

**Подтип 3. Позвоночные, или черепные –
Vertebrata (Craniota)**

Раздел Бесчелюстные - Agnatha

Класс Круглоротые – Cyclostomata

Раздел Челюстноротые - Gnathostomata

Первичноводные - Anamniа

Надкласс Рыбы - Pisces

Класс Хрящевые рыбы - Chondrichthyes

Класс Костные рыбы - Osteichthyes

Надкласс Четвероногие - Tetrapoda

Класс Земноводные - Amphibia

Первичноназемные - Amniota

Класс Пресмыкающиеся - Reptilia

Класс Птицы - Aves

**Класс Млекопитающие, или звери – Mammalia
(Theria)**

Общая характеристика

Позвоночные — высший подтип хордовых. Среди позвоночных нет видов, ведущих сидячий (прикрепленный) образ жизни. Позвоночные активно разыскивают и захватывают пищу, находят особей противоположного пола, спасаются от врагов.

У всех позвоночных развит **головной мозг**, работа которого обеспечивает высшую нервную деятельность. **Органы чувств** разнообразны и сложно устроены. Для защиты головного мозга и органов чувств появляется **череп**. В качестве осевого скелета хорду заменяет **позвоночный столб**, который выполняет не только опорную функцию, но служит футляром для спинного мозга.

В области переднего отдела кишечной трубки возникают подвижные части скелета, из которых формируется **челюстной аппарат** (кроме бесчелюстных). Появление челюстного аппарата обеспечивает схватывание, удержание пищи, а у высших также ее измельчение.

Интенсивность обмена веществ обеспечивается наличием мощного **сердца** (быстрый кровоток) и **почек** (быстрое выведение продуктов обмена).

Позвоночные появились уже в силуре, а в юре существовали уже представители всех известных ныне их классов. Общее число современных видов до 50 тыс. (оценки разнятся у разных авторов).

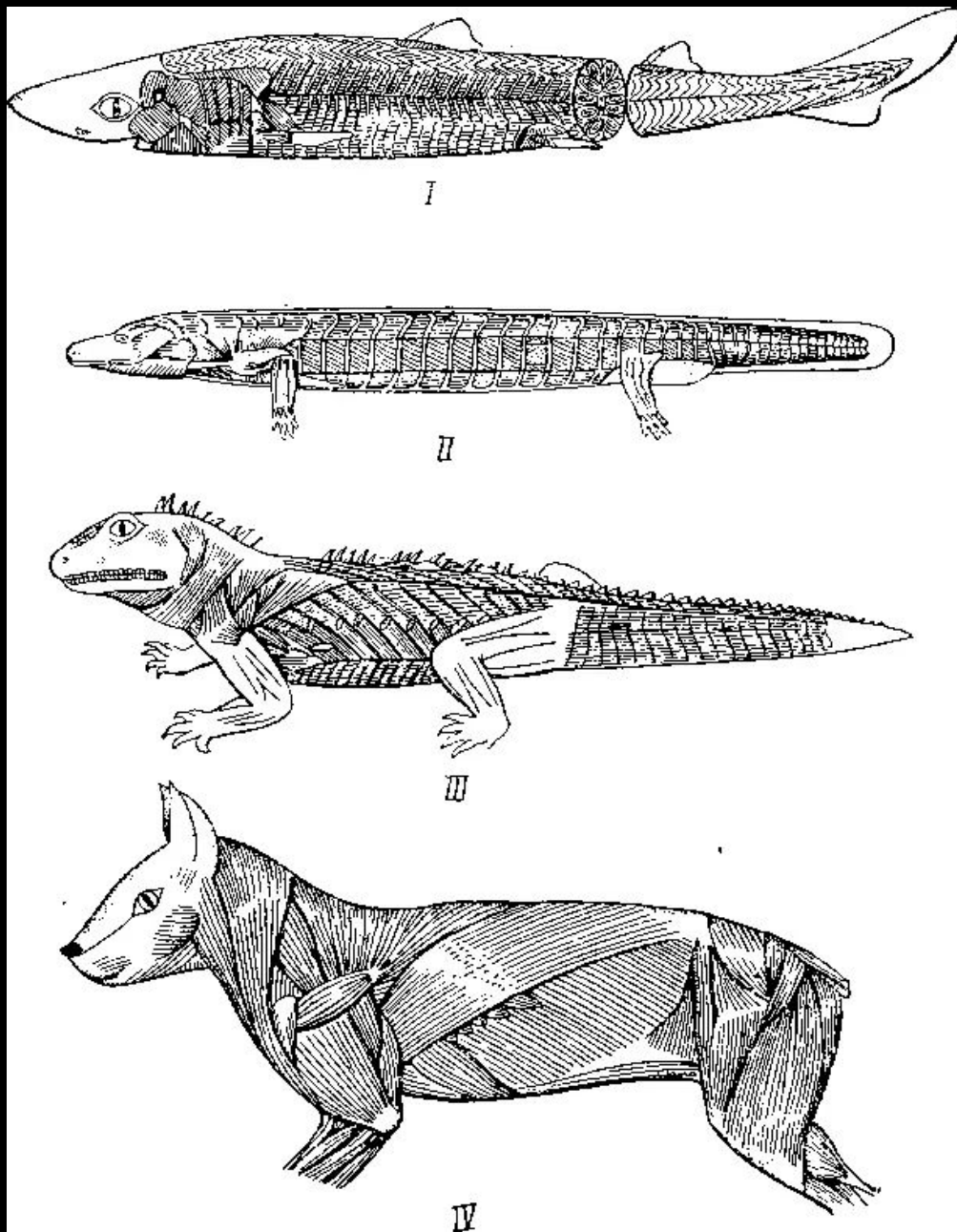
Наружные покровы позвоночных животных



Кожные покровы. Для кожи позвоночных характерна **двуслойность**. Наружный слой — **эпидермис** — имеет эктодермальное происхождение. Он всегда многослоен. Эпидермис дает начало роговым производным — роговым чешуям, перьям, когтям, копытам, полым рогам. В эпидермисе развиваются разнообразные кожные железы.

Внутренний слой кожи — **кориум**, иначе именуемый **кутисом**, **дермой**, или **собственно кожей**, — развивается из мезодермы. Слой кориума толст, он составляет основную часть кожи, обладающую большой прочностью. В этом слое кожи развиваются разнообразные окостенения в виде чешуи рыб, покровные кости, костные рога оленей.

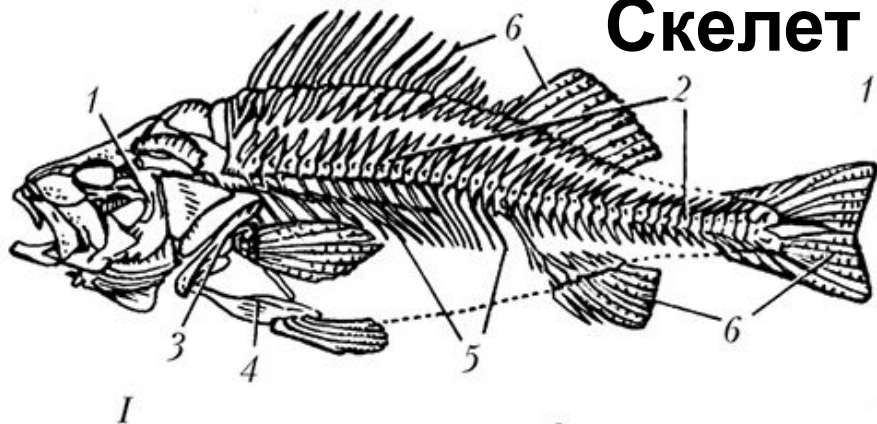
Мускулатура



Мускулатура. Под кожей располагается слой мышц, который составляет мускулатуру тела, или **соматическую**. У низших позвоночных, так же как и у бесчерепных, мускулатура имеет сегментированный характер. У высших сегментация нарушается в связи с усложнением телодвижений, совершенным развитием конечностей.

Кроме соматической мускулатуры существует мускулатура челюстного аппарата, кишечника и некоторых других внутренних органов. Эта мускулатура не бывает сегментированной и называется **висцеральной**.

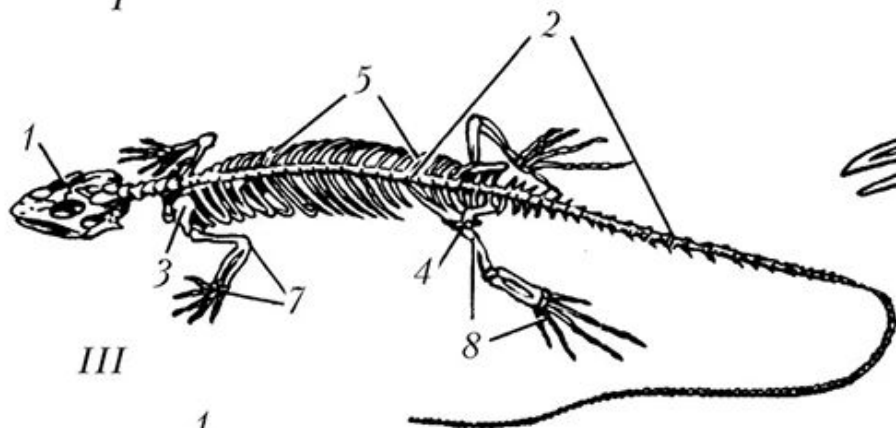
Скелет



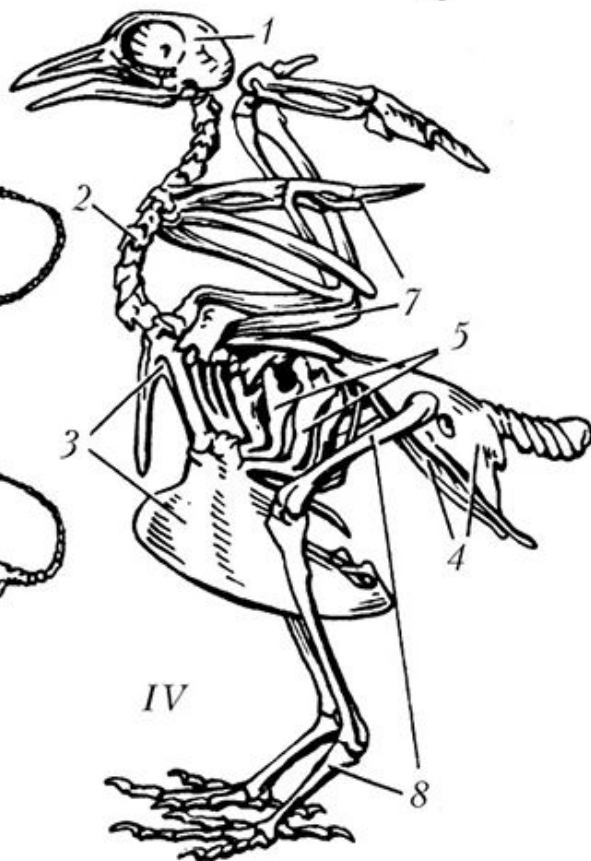
I



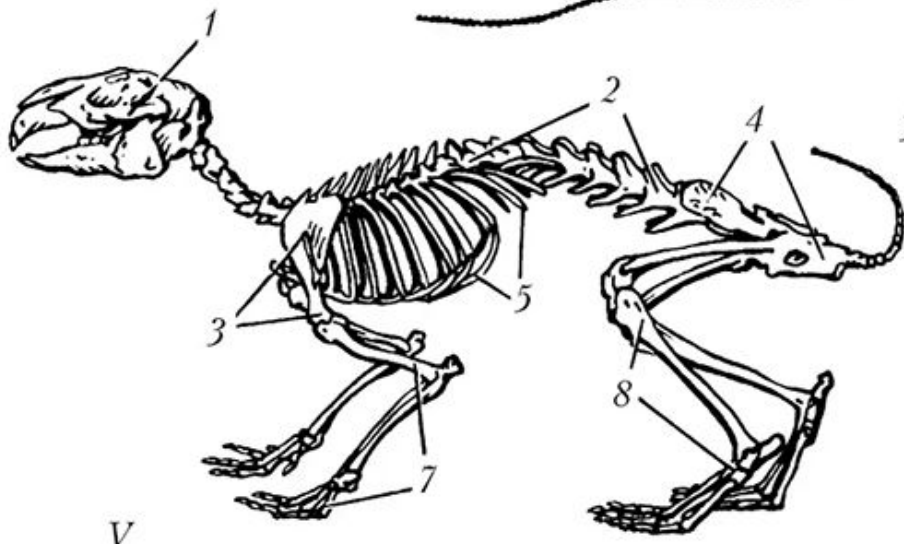
II



III



IV



V

Внутренний скелет. Топографически скелет позвоночных разделяют на **осевой скелет**, **висцеральный** и **скелет конечностей и их поясов**.

Осевой скелет изначально представлен **хордой** (энтодемальная), вокруг хорды и нервной трубки располагается соединительнотканная оболочка (мезодермальная). Именно из этой оболочки развивается позднее скелет (хрящевой или костный).

В осевом скелете различают **позвоночный столб** и **мозговой череп**. При развитии позвонков первоначально закладываются парные хрящи, прилегающие к поверхности хорды. Это зачатки верхних и нижних дуг позвонков. **Верхние дуги** разрастаются и смыкаются, образуя **спинномозговой канал**. **Нижние дуги** смыкаются только в хвостовом отделе (у рыб), образуя **гемальный канал**, где проходят спинная аорта и хвостовая вена. Внутренние концы верхних в нижних дуг также смыкаются и образуют тело позвонка, внутри которого может сохраняться хорда.

Мозговой череп, или **черепная коробка**, закладывается в виде двух пар хрящей, лежащих под зачатком головного мозга (трабекулы – передняя пара, парахордалии – задняя). Разрастание и смыкание этих хрящей приводят к образованию **основной пластинки черепа**, на которой лежит головной мозг. Одновременно возникают хрящевые **капсулы органов чувств** (обоняния, слуха). Они располагаются чуть выше основной пластинки черепа и закрывают головной мозг с боков. В последующем капсулы соприкасаются (у круглоротых) или срастаются с осевой пластинкой черепа. Если череп хрящевой, то полной крыши мозговой коробки не возникает. В крыше черепа остаются отверстия — фонтанели. Они затянуты соединительнотканной перепонкой. Сплошная крыша черепа возникает лишь с окостенением скелета, путем образования накладных (кожных) костей (лобных, теменных).

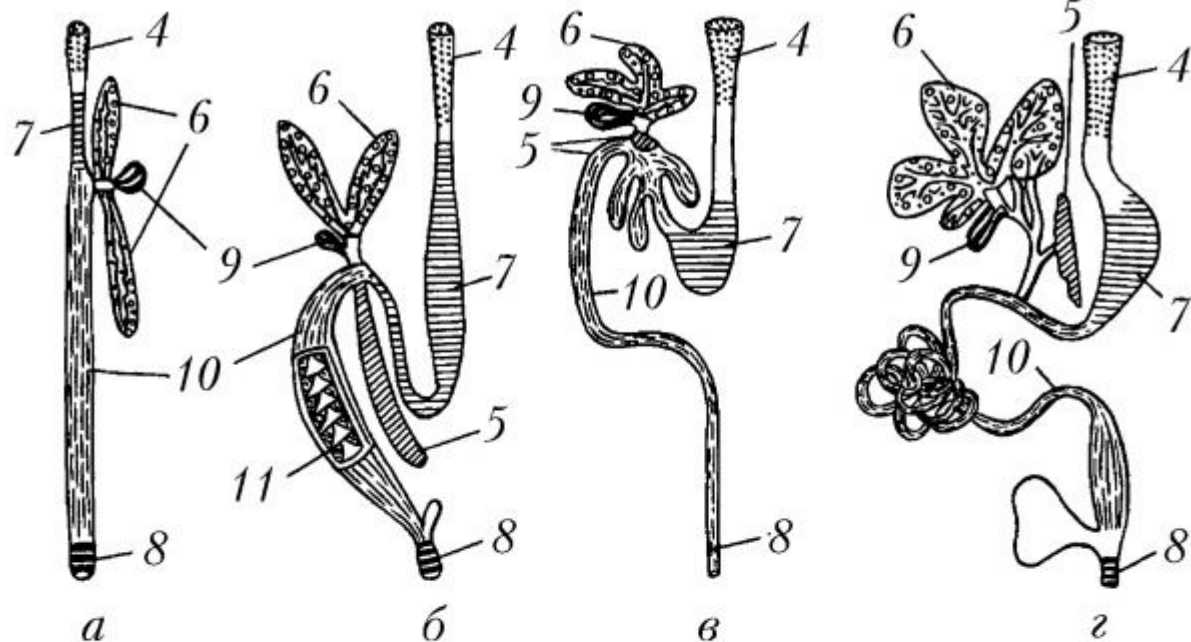
Висцеральный череп филогенетически развивался независимо от мозгового черепа. Первоначально висцеральный скелет представлял многочисленный **ряд жаберных дуг**. В последующем их число сократилось. Первые две пары редуцировались, третья и четвертая сформировали **челюстную и подъязычную дуги**, а следующие сохранили функцию **жаберных дуг** (у водных). У наземных позвоночных произошли преобразования как жаберных, так и подъязычной дуги.

Конечности. Следует различать конечности двух типов: непарные и парные. Непарные конечности — это **спинной, хвостовой и анальный плавники**. Их скелет состоит из хрящевых или костных лучей, которые не связаны с другими частями скелета.

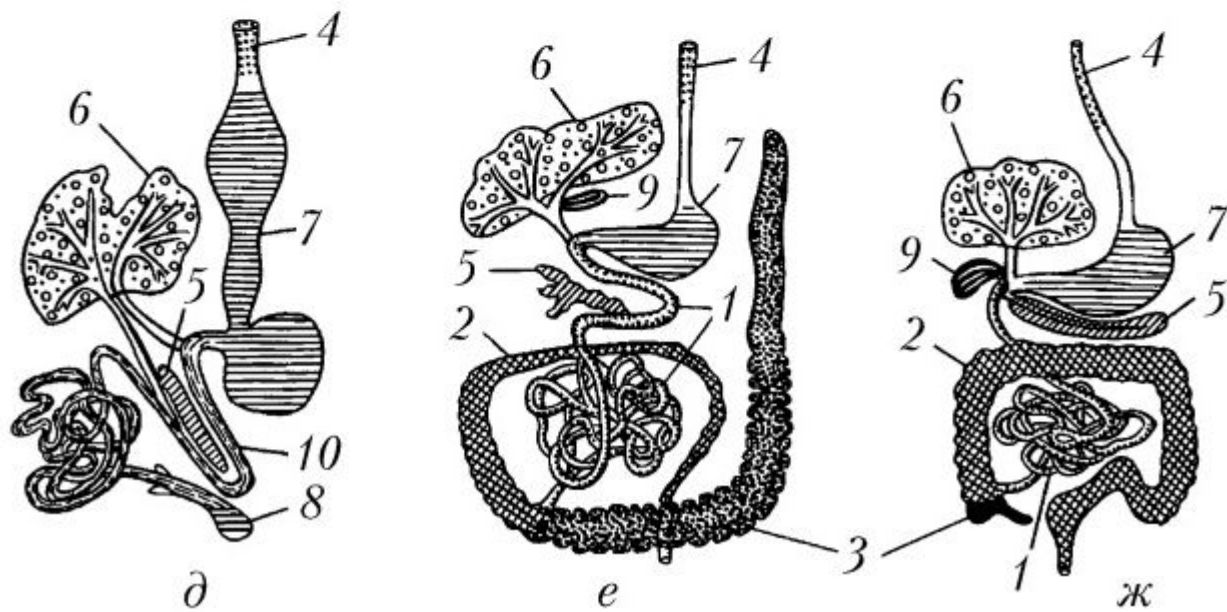
Скелет парных конечностей подразделяется на скелет **поясов конечностей** и на скелет **свободной конечности**. Пояса конечностей всегда располагаются внутри тела животного. Скелет свободной конечности бывает двух типов: **плавник рыб** и **пятипалая конечность** четвероногих.

Скелет плавников состоит из нескольких рядов хрящиков или косточек, которые перемещаются относительно пояса как единый рычаг.

Скелет пятипалой конечности состоит из нескольких рычагов, способных перемещаться не только совместно относительно пояса, но и независимо по отношению друг к другу.



а) Миксина;
 б) Акула;
 в) Окунь;
 г) Лягушка;
 д) Голубь;
 е) Кролик;
 ж) Человек.



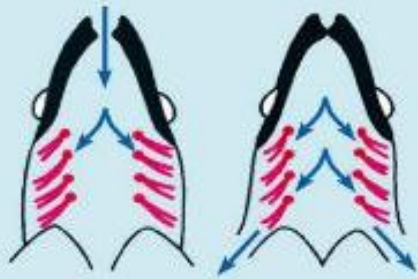
Органы пищеварения. Система пищеварительных органов представлена трубкой энтодермального происхождения, которая начинается ротовым отверстием и заканчивается анальным.

Пищеварительный тракт подразделяется на следующие основные отделы: 1) **ротовая полость**; 2) **глотка** — отдел, всегда связанный с органами дыхания (дыхательный отдел пищеварительной трубки, жабры или легкие); 3) **пищевод**; 4) **желудок** — расширение кишечного тракта; может иметь весьма сложное устройство (например, у жвачных); 5) **кишечник** (в типичном случае подразделяется на переднюю (**тонкую**), среднюю (**толстую**), и заднюю (**прямую**)).

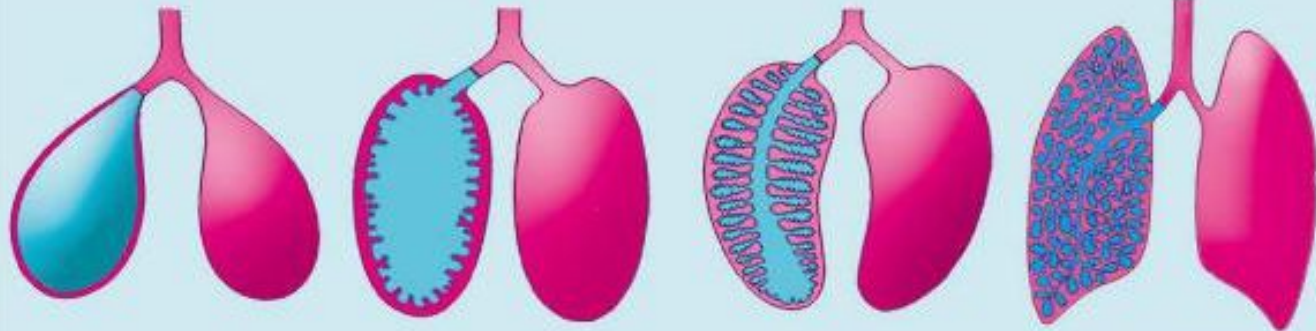
Две основные **пищеварительные железы** — это **печень** и поджелудочная **железа**. Они имеют энтодермальное происхождение. При эмбриональном развитии печень возникает из слепого выроста кишечника (вспоминайте печеночный вырост у ланцетника). Протоки этих желез впадают, как правило, в тонкую кишку. Печень выделяет жёлчь, которая эмульгирует жиры, ферменты поджелудочной железы расщепляют белки, жиры и углеводы. Однако функции обеих желез шире, чем пищеварительные.

Печень служит важным органом обмена веществ. Здесь нейтрализуются продукты распада, образуется мочеви́на, накапливается гликоген.

Поджелудочная железа одновременно служит органом внутренней секреции (инсулин). Расстройство этой функции приводит к потере способности организма использовать сахар. В результате возникает тяжелое заболевание — диабет.



1



2



Жабры рыб (1) и усложнение лёгких у наземных позвоночных животных (2)

Органы дыхания позвоночных бывают двух типов: жабры и легкие; кроме того, у некоторых существенное значение имеет кожное дыхание.

Органы кровообращения. Кровеносная система **замкнутая**. Состоит из многих сообщающихся сосудов, которые в грубой схеме могут быть сведены к двум стволам: спинному, где кровь течет от головы к хвосту, и брюшному, по которому она двигается в обратном направлении.

Имеется **сердце**. Представляет собой толстостенный мускульный мешок. Делится на **несколько отделов — камер**. Основными отделами являются **предсердие**, принимающее кровь, и **желудочек**, направляющий ее по телу. Число камер сердца различно у разных классов.

Кровеносные сосуды подразделяются на две системы: **артериальную**, в которой кровь течет от сердца, и **венозную**, по которой кровь возвращается к сердцу.

У низших позвоночных (круглоротые и рыбы) имеется **один круг кровообращения** и все вены и сердце содержат венозную кровь.

В связи с появлением **легких** появляется **два круга кровообращения**:

1) **большой** (несет кровь от сердца к системам органов и обратно к правому предсердию)

2) **малый** (несет кровь от сердца к легким и обратно к левому предсердию).

В артериях большого круга кровь артериальная, в артериях малого круга - венозная. Вены большого круга содержат венозную кровь, вены малого круга — артериальную.

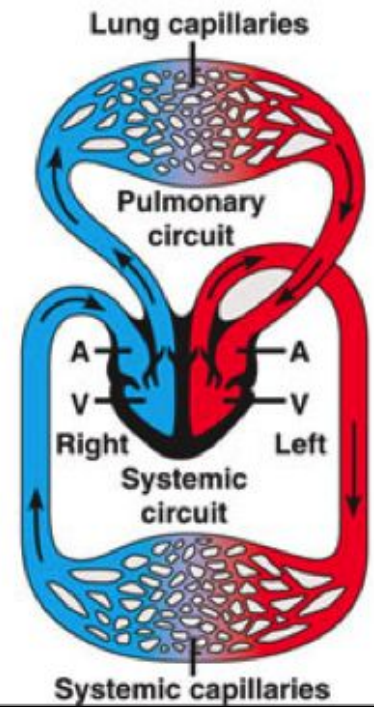
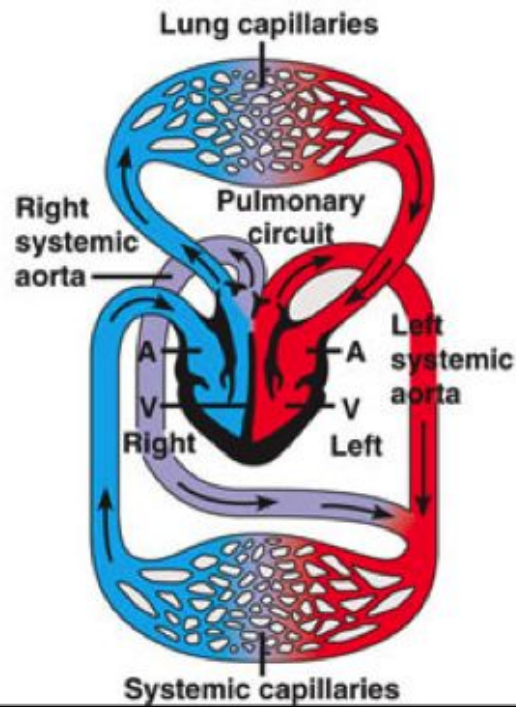
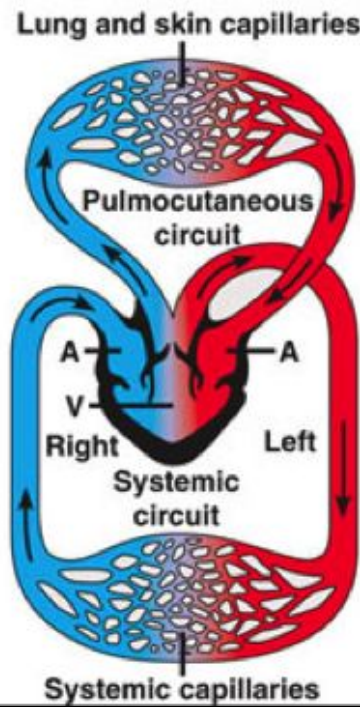
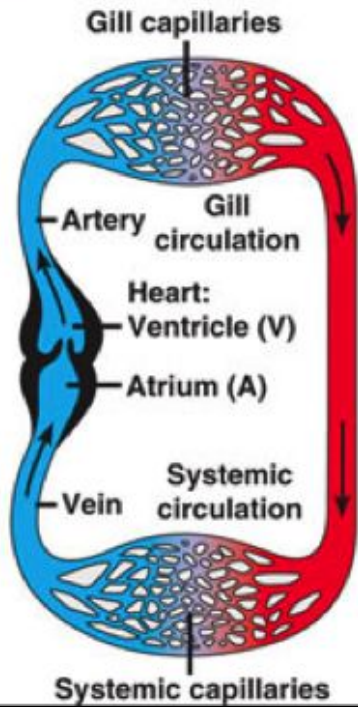


FISH

AMPHIBIAN

REPTILE

MAMMAL OR BIRD



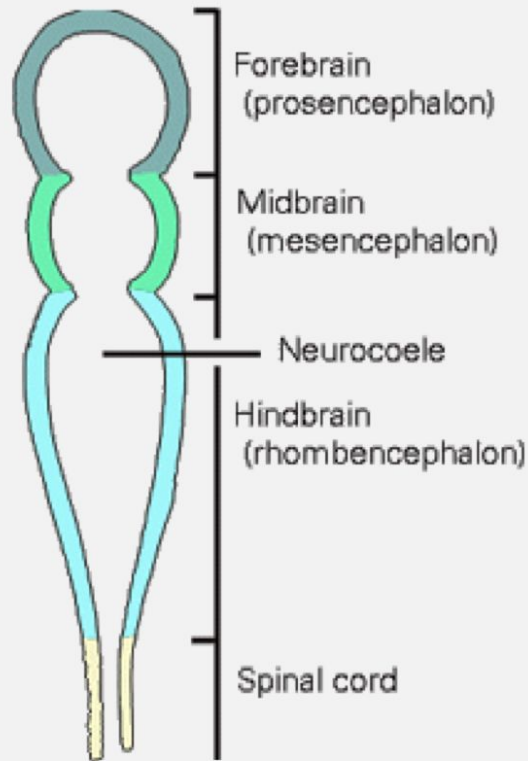
Кровь позвоночных состоит из бесцветной жидкости — **плазмы**, в которой находятся **форменные элементы** крови: красные кровяные тельца, или **эритроциты**, содержащие **гемоглобин**, и белые кровяные тельца, или **лейкоциты**. Раньше животных иногда делили на тех, что с белой кровью (беспозвоночные), и тех, что с красной кровью (позвоночные).

Эритроциты переносят кислород. Лейкоциты участвуют в уничтожении микроорганизмов. Есть амебообразные клетки — **тромбоциты**, играющие важную роль в свертывании крови.

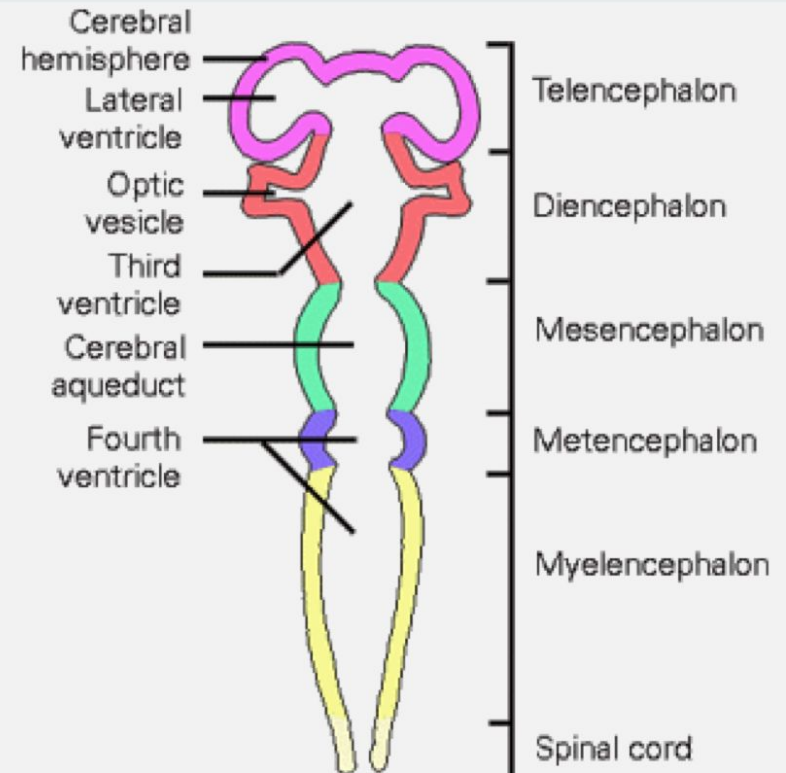
Наряду с кровеносной системой у позвоночных есть другая, связанная с ней сосудистая система, — **лимфатическая**. Она состоит из лимфатических сосудов и лимфатических желез. Лимфатическая система **незамкнутая**. Только крупные ее сосуды имеют самостоятельные стенки, в то время как их разветвления открываются в межклеточные пространства различных органов, в том числе и кровеносных сосудов. Лимфатические сосуды содержат бесцветную жидкость лимфу, в которой плавают **лимфоциты**, образующиеся в **лимфатических железах**. Движение лимфы обуславливается сокращением стенок некоторых участков крупных сосудов (так называемых лимфатических сердец) и давлением на сосуды различных органов. Лимфатическая система служит посредницей в обмене веществ между кровью и тканями.

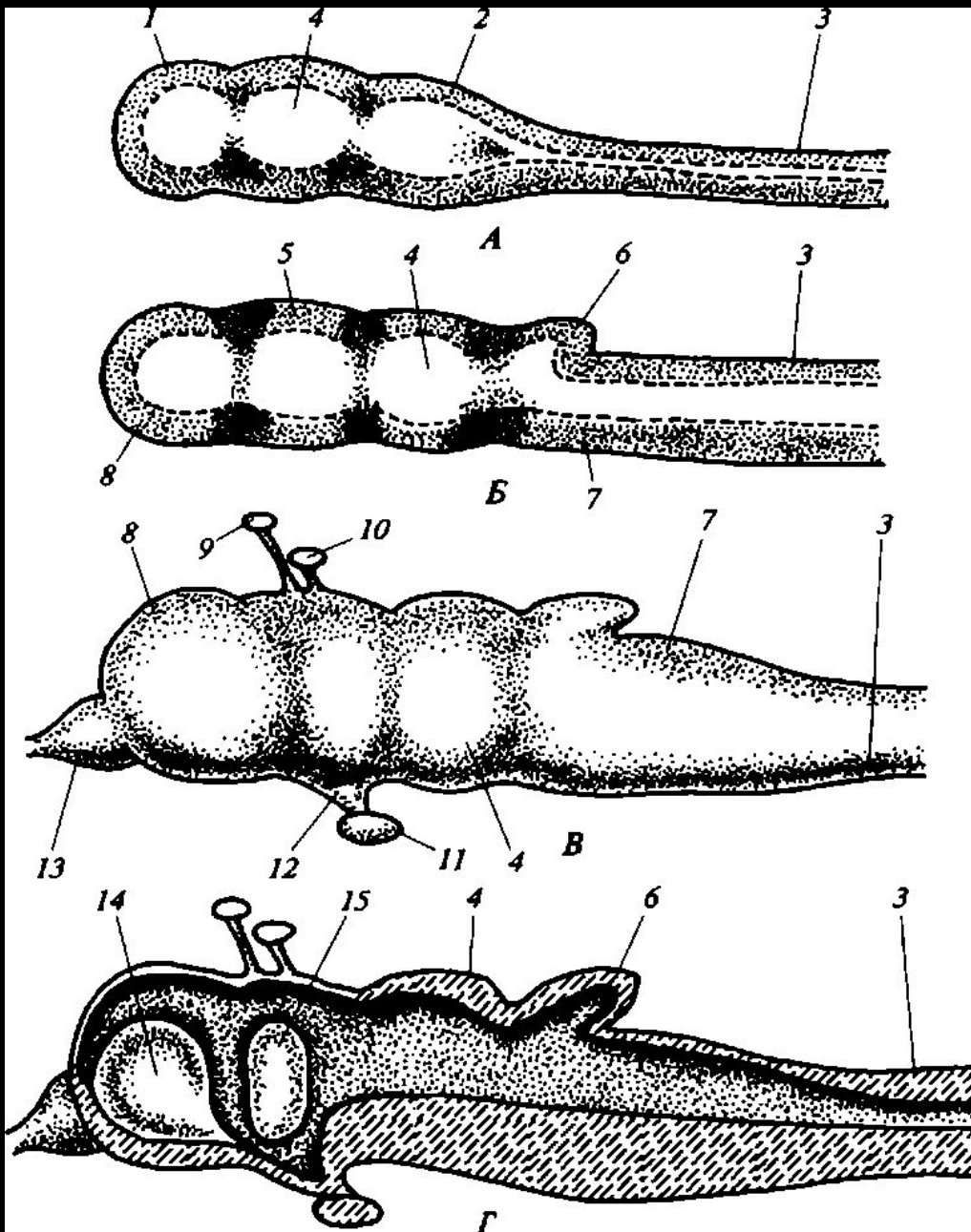
Стадии трёх и пяти мозговых пузырей

3 Vesicle Stage



5 Vesicle Stage





А — стадия трёх пузырей; Б — стадия пяти пузырей; В, Г — схема полностью развитого мозга первично-водного позвоночного. А — В — вид сбоку; Г — сагиттальный разрез; 1 — первичный передний мозг; 2 — первичный задний мозг; 3 — спинной мозг; 4 — средний мозг; 5 — промежуточный мозг; 6 — мозжечок; 7 — продолговатый мозг; 8 — конечный мозг; 9 — париетальный орган; 10 — пинеальный орган; 11 — гипофиз; 12 — воронка; 13 — обонятельная луковица; 14 — полосатое тело; 15 — зрительный бугор

Нервная система позвоночных возникает, так же как у бесчерепных, в виде **полной трубки**. Эта трубка закладывается на спинной стороне зародыша из эктодермы. Позже происходит дифференцировка трубки и образуется:

- 1) центральная нервная система (**головной и спинной мозг**),
- 2) периферическая нервная система (**нервы, отходящие от головного и спинного мозга**)
- 3) симпатическая нервная система (**нервные узлы**, расположенные около позвоночного столба и связанные продольными тяжами).

Головной мозг закладывается следующим образом. Передний отдел нервной трубки образует вздутие. Это вздутие делится на **три первичных мозговых пузыря**.

Первый мозговой пузырь. Спереди отделяется вздутие, дающее начало **переднему мозгу**, который позднее подразделяется на правую и левую половины; задняя часть первого пузыря преобразуется в **промежуточный мозг**.

Второй мозговой пузырь не дифференцируется на отделы и из него формируется **средний мозг**.

Третий мозговой пузырь путем выпячивания образует **мозжечок**, под мозжечком располагается **продолговатый мозг**.

Одновременно с разрастанием и дифференцировкой переднего отдела нервной трубки происходит преобразование **невроцеля**.

В полушариях переднего мозга он расширяется и образует **боковые желудочки мозга**. У низших позвоночных боковые желудочки не обособлены друг от друга.

В промежуточном отделе мозга образуется **третий желудочек**, полость среднего мозга формирует **сильвиев водопровод**, полость продолговатого мозга — **четвертый желудочек**.

Спинной мозг не имеет резкой границы с продолговатым мозгом. В центре спинного мозга сохраняется невροцель, известный под названием спинномозгового канала.

От спинного мозга метамерно (по числу сегментов) отходят спинномозговые нервы. Они начинаются двумя корешками: спинным — чувствующим и брюшным — двигательным. Эти корешки вскоре по выходе из спинного мозга сливаются, образуя спинномозговые нервы, которые затем вновь делятся на спинную и брюшную ветвь. При этом спинная ветвь сохраняет целиком чувствующий характер, а брюшная становится смешанной.

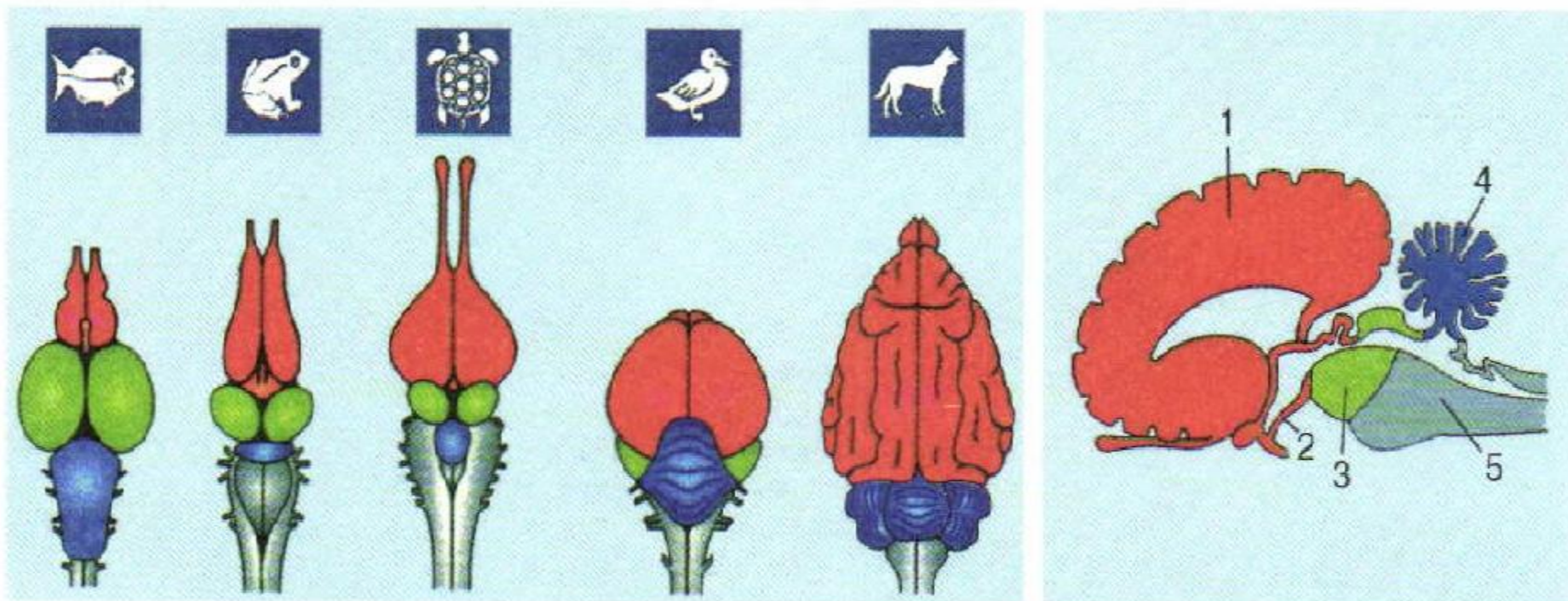


Рис. 153. Усложнение строения головного мозга у позвоночных животных: 1 — передний мозг; 2 — промежуточный мозг; 3 — средний мозг; 4 — мозжечок; 5 — продолговатый мозг

Минога



Продолговатый
мозг

Мозжечок

Акула



Обонятельная
доля

Зрительная
доля

Треска



Другие доли
головного мозга

Лягушка



Крокодил



Гусь



Лошадь



Органы чувств: **Органы боковой линии** свойственны только первичноводным позвоночным.

Органы обоняния эмбрионально возникают как парные впячивания на переднем конце головы. Из этих впячиваний формируются **обонятельные капсулы**, которые сообщаются с окружающей средой через наружные **ноздри**.

Органы зрения формируются наиболее сложно. От боковых стенок **промежуточного** мозга вырастают парные вздутия, которые по мере роста уплощаются, а затем впячиваются внутрь. Так формируется двухслойный **глазной бокал**, внутренний слой которого превращается в **сетчатку**, а наружный — в **пигментную** оболочку глазного яблока. Основание зачатка суживается, и стебелек, на котором сидит глазной бокал, превращается в **зрительный нерв**. Одновременно от эктодермы отшнуровывается участок, лежащий против развивающегося глазного бокала. Это зачаток **хрусталика**. Снаружи глазной бокал обрастает мезодермой, формирующей **сосудистую оболочку глаза и склеру**. В переднем своем отделе склера срастается с эктодермой, становится тонкой и прозрачной и превращается в **роговицу**. Таким образом, глазное яблоко развивается из мозгового вещества (сетчатка и пигментная оболочка), мезодермы (сосудистая оболочка, склера и частично роговица) и эктодермы (хрусталик и частично роговица). **Внутренняя полость** глазного яблока состоит из двух частей: **передней камеры**, расположенной между хрусталиком и роговицей, и **задней камеры**, находящейся между хрусталиком и сетчаткой. Первая камера заполнена жидкостью — **водянистой влагой**; вторая — студенистым веществом — **стекловидным телом**.

Орган слуха эмбрионально возникает как парное впячивание эктодермы по бокам головы. По мере углубления впячивания внутренняя часть расширяется, наружная, наоборот, суживается и превращается в канал — **эндолимфатический проток**, который чаще теряет связь с внешней средой. Внутренний отдел зачатка — **слуховой пузырек** — дифференцируется на две части: верхнюю, именуемую **овальным мешочком**, и нижнюю, именуемую **круглым мешочком**. От овального мешочка отходят **три полукружных канала**, расположенных во взаимно перпендикулярных плоскостях.

От круглого мешочка отходят упомянутый выше **эндолимфатический проток** и часто еще полый, спирально извитой и слепо заканчивающийся вырост — **улитка**.

Все описанное образование носит название **перепончатого лабиринта или внутреннего уха**.

Перепончатый лабиринт наполнен жидкостью — **эндолимфой**, в которой взвешено множество известковых конкреций — **отолитов**, придающих эндолимфе белый цвет. На внутренних стенках перепончатого лабиринта обособляются участки, богатые нервными окончаниями, — **слуховые пятна**. Наибольшее развитие они получают в областях соединения полукружных каналов с овальным мешочком, где образуются вздутия — ампулы. В ампулах находятся и наиболее крупные отолиты (**статолиды**).

Вся система перепончатого лабиринта замкнута в слуховую капсулу (хрящевую или костную), причем между лабиринтом и капсулой имеется небольшая полость, заполненная жидкостью — **перилимфой**.

Внутреннее ухо, или перепончатый лабиринт, — наиболее важная в функциональном отношении часть органа слуха, имеющаяся у всех позвоночных.

Органы выделения. Выделительные органы всех позвоночных представлены почками.

Предпочка (головная почка, пронефрос) – характерна для зародышей позвоночных. Система выделительных канальцев, которые открываются воронками (нефростомами) в полость тела. Возле нефростомов находятся сосудистые клубочки со сплетением капилляров (транспорт продуктов выделения путем их фильтрации из крови). Противоположный конец канальца впадает в общий пронефрический канал.

Туловищная, или первичная, почка мезонефрос (у взрослых особей низших позвоночных). Мезонефрос закладывается позади предпочки. Выделительные канальцы почти теряют связь с полостью тела и получают продукты выделения из крови. Нефростомы рудиментарны. Сосудистые клубки образуют сложное сплетение капилляров и располагаются в боуменовых капсулах.

Ко времени формирования туловищной почки пронефрос редуцируется.

Образуется два выводящих канала:

1) **вольфов канал**. В него открываются протоки мезонефроса (у самцов – и семяпровод, и мочеточник; у самок – только мочеточник).

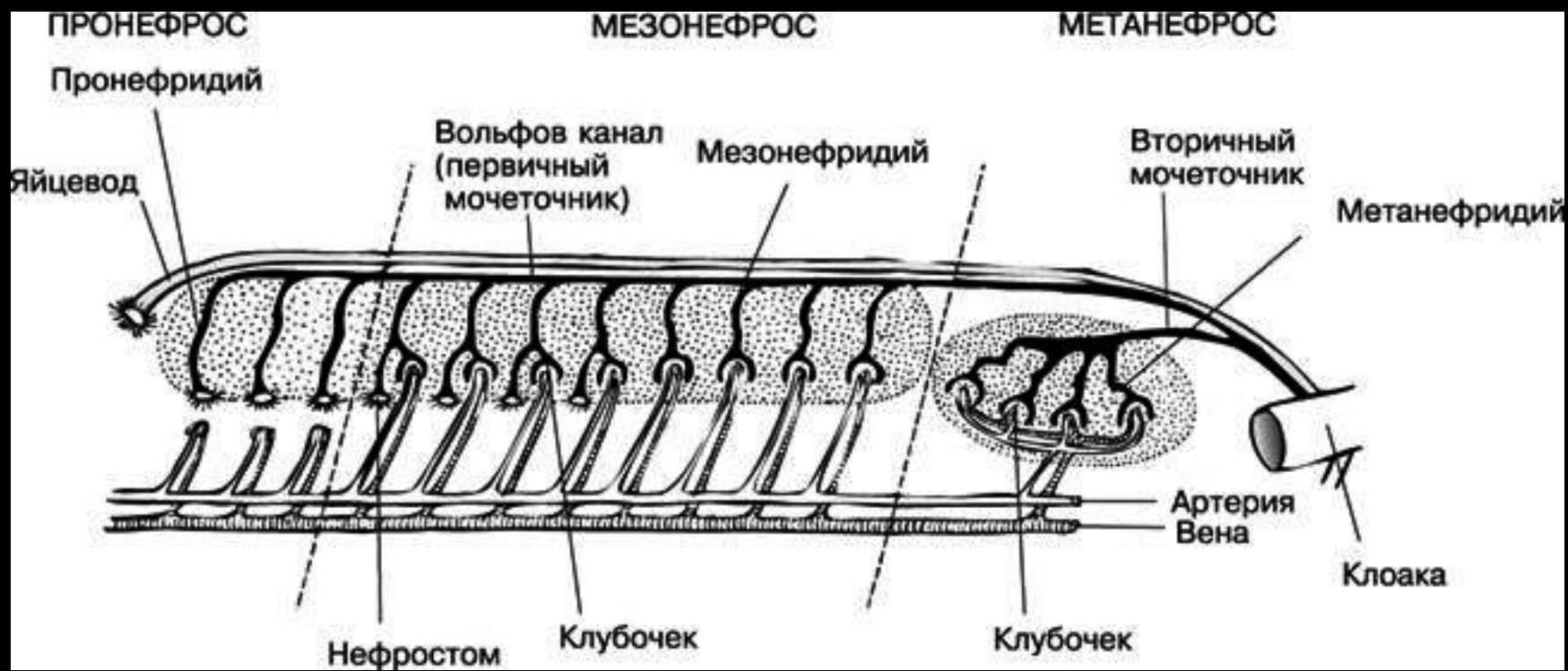
2) **мюллеров канал**. Связан с пронефросом. После редукции пронефроса у самцов он исчезает, а у самок функционирует как половой проток (**яйцевод**).

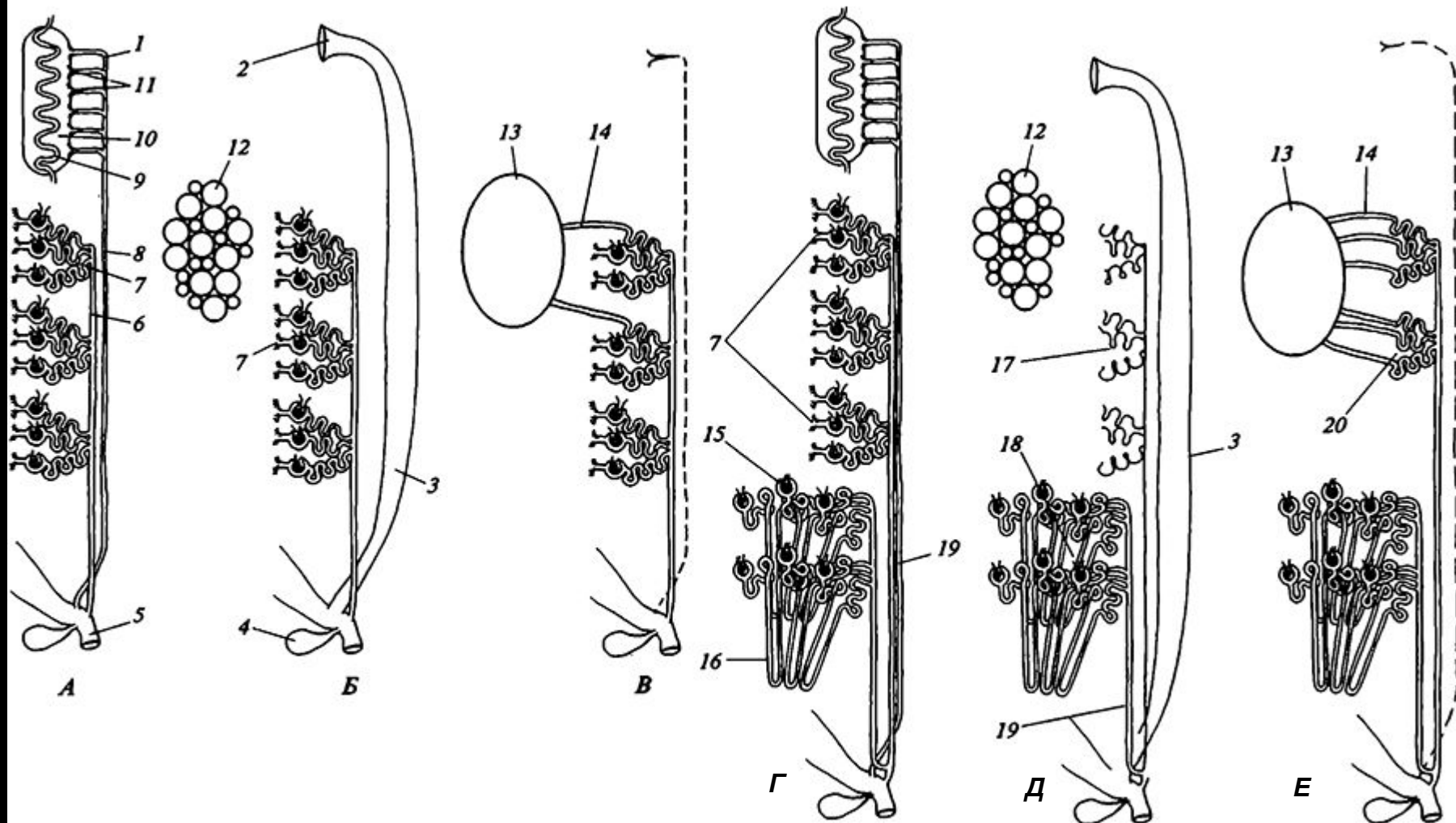
Тазовая почка, или метанефрос, развивается позади туловищной почки (у высших позвоночных пронефрос не развивается, а у зародыша функционирует мезонефрос). Почечные канальцы не имеют воронок, начинаются мальпигиевым тельцем, т. е. боуменовой капсулой с сосудистым клубком.

От заднего конца вольфова канала к метанефросу отрастает канал - **мочеточник**.

Мезонефрос после формирования тазовой почки исчезает нацело у самок, у самцов от него остаются передние участки и образуют придаток семенника. Через него проходят канальцы, которые соединяют семенник с вольфовым каналом. Т. е., **вольфов канал** у самцов высших позвоночных выполняет функцию **только полового протока (семяпровода)**. У самок эту роль выполняет как и раньше **мюллеров канал (яйцевод)**.

Половые органы. Половые железы позвоночных, как правило, парные. Они развиваются из мезодермы. Гермафродитов среди позвоночных очень мало. Все высшие представители раздельнополы.





А, Г — последовательно возникающие в онтогенезе поколения почек; **Б, Д** — состояние у самок; **В, Е** — у самцов; (**А—В** — картина у анамний; **Г—Е** — состояния, характерные для амниот); **1** — головная почка (предпочка, пронефрос); **2** — воронка яйцевода; **3** — яйцевод; **4** — мочевого пузыря; **5** — клоака; **6** — вольфов канал — архинефрический проток; **7** — туловищная почка (первичная, мезонефрос); **8** — мюллеров канал; **9** — сосудистый клубок; **10** — внешняя целомическая камера; **11** — воронки — нефростомы; **12** — яичник; **13** — семенник; **14** — семявыносящий каналец; **15** — почечное тельце; **16** — петля Генле; **17** — рудимент мезонефрической почки; **18** — тазовая почка (вторичная, метанефрос); **19** — вторичный мочеточник; **20** — придаток семенника