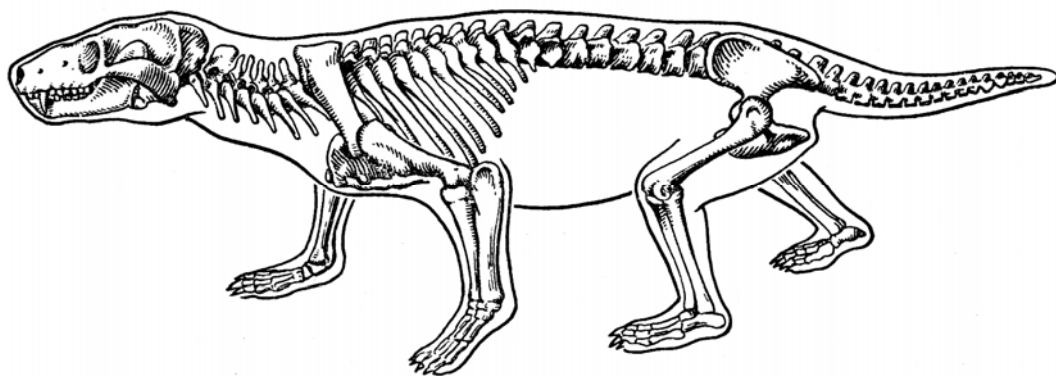


С.В. ТИТОВ, Д.Г. СМИРНОВ, Н.М. КУРМАЕВА

**ПОСОБИЕ
ПО АНАТОМИИ
ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ
Часть 1. СКЕЛЕТ**



Пенза - 2011

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РФ
ПЕНЗЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ В. Г. БЕЛИНСКОГО

УДК 591.471.3

С.В. Титов, Д.Г. Смирнов, Н.М. Курмаева

**ПОСОБИЕ
ПО АНАТОМИИ
ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ
Часть 1. СКЕЛЕТ**

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

Пенза – 2011

Печатается по решению редакционно-издательского совета Пензенского государственного педагогического университета имени В. Г. Белинского

УДК 591.471.3

ПОСОБИЕ ПО АНАТОМИИ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖВОТНЫХ.
Часть 1. СКЕЛЕТ: Учебное пособие / Авторы-составители: С.В. Титов, Д.Г. Смирнов, Н.М. Курмаева (Пенз. гос. пед. ун-т им. В. Г. Белинского). – Пенза, 2011. – с. 80.

Учебное пособие «Пособие по анатомии позвоночных животных. Часть 1. Скелет» составлено в соответствии с требованиями действующего Государственного образовательного стандарта и программой. В пособии излагаются основные данные о строении и морфофункциональных связях элементов скелетной системы позвоночных животных, представлены основные концепции о путях эволюции некоторых отделов скелета. Пособие рекомендовано студентам биологических специальностей вузов, учителям школ и старшеклассникам, интересующихся зоологией.

Авторы-составители: доктор биологических наук, доцент
С.В. Титов
кандидаты биологических наук, доценты
Д.Г. Смирнов, Н.М. Курмаева

Рецензент: заведующий лаборатории популяционной экологии
Института проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН, доктор биологических наук
А.В. Чабовский

© Коллектив авторов

© Пензенский государственный педагогический университет
имени В. Г. Белинского, 2011

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
РАЗДЕЛ I. ОБЩАЯ АНАТОМИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ СКЕЛЕТА ПОЗВОНОЧНЫХ	7
ГЛАВА 1. ОСЕВОЙ СКЕЛЕТ	7
1.1. Хорда и позвоночник	7
1.2. Обзор строения позвонков у позвоночных	9
1.3. Грудина и ребра	12
ГЛАВА 2. СКЕЛЕТ ГОЛОВЫ	15
2.1. Мозговой череп (нейрокраниум)	15
2.1.1. Обзор строения мозгового черепа в различных группах позвоночных	16
2.2. Кожный скелет головы (дермокраниум)	18
2.3. Висцеральный череп (спланхнокраниум)	20
2.4. Височные окна тетрапод	24
2.5. Вторичный челюстной сустав млекопитающих	25
2.6. Кинетизм черепа тетрапод	29
ГЛАВА 3. СКЕЛЕТ КОНЕЧНОСТЕЙ И ИХ ПОЯСОВ	32
3.1. Непарные плавники	32
3.2. Хвостовой плавник	33
3.3. Парные конечные	35
3.4. Обзор строения парных плавников у современных рыб	36
3.5. Некоторые сведения о парных плавниках вымерших водных позвоночных	37
3.6. Проблема происхождения парных плавников	38
3.7. Конечности тетрапод	40
3.7.1. Передняя конечность	40
3.7.2. Задняя конечность	41
3.8. Обзор строения поясов конечностей	43
3.8.1. Плечевой пояс	43
3.8.2. Тазовый пояс	44
3.9. Проблема происхождения пятипалой конечности	45
3.10. Начальные этапы эволюции поясов конечностей	50
РАЗДЕЛ II. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ СКЕЛЕТНЫХ СИСТЕМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РАЗЛИЧНЫХ ГРУПП ПОЗВОНОЧНЫХ	51
Класс КРУГЛОРОТЫЕ – AGNATHA	51
Класс ХРЯЩЕВЫЕ РЫБЫ – AGNATHA	52
Класс КОСТНЫЕ РЫБЫ – OSTEICHTHYES	55
Класс ЗЕМНОВОДНЫЕ, ИЛИ АМФИБИИ – AMPHIBIA	59
Класс ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ, ИЛИ РЕПТИЛИИ – REPTILIA	62
Класс ПТИЦЫ – AVES	66
Класс МЛЕКОПИТАЮЩИЕ – MAMMALIA	70
ПРИЛОЖЕНИЕ	73
СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	78

ВВЕДЕНИЕ

У всех позвоночных в состав скелета входят твердые вещества, но и у всех, за исключением некоторых вторично уклоняющихся групп, он образован, по крайней мере частично, костной тканью. Поверхностные части скелета – кожный покровный скелет – функционально соответствуют панцирю некоторых беспозвоночных и обычно состоят из кости; внутренние скелетные структуры – **эндоскелет** – у зародышей состоят из **хряща**, который во взрослом состоянии, как правило, замещается костью. Сходные с хрящом материалы обнаружены у некоторых беспозвоночных, однако **костная ткань** имеется только у позвоночных. По текстуре и микроструктуре она отличается от типичных хитиновых или известковых материалов скелета беспозвоночных. Минеральным компонентом кости чаще всего является фосфат кальция, тогда как в скелетные структуры большинства (но не всех) беспозвоночных кальций входит в виде карбоната.

Направления и плоскости. При сравнительном изучении организации позвоночных животных и сопоставлении их с низшими хордовыми и беспозвоночными выработана общая терминология, которая помогает сопоставлять разных животных друг с другом.

Передний конец двусторонне-симметричного животного носит название **рострального** или **краниального** отдела – от слова рыло (rostrum) или череп (*cranium*), задний отдел – **каудального** от слова хвост (cauda). Спинная поверхность тела называется **дорзальной** стороной от слова спина (dorsum), брюшная – **вентральной** от слова брюхо (venter) (рис. 1).

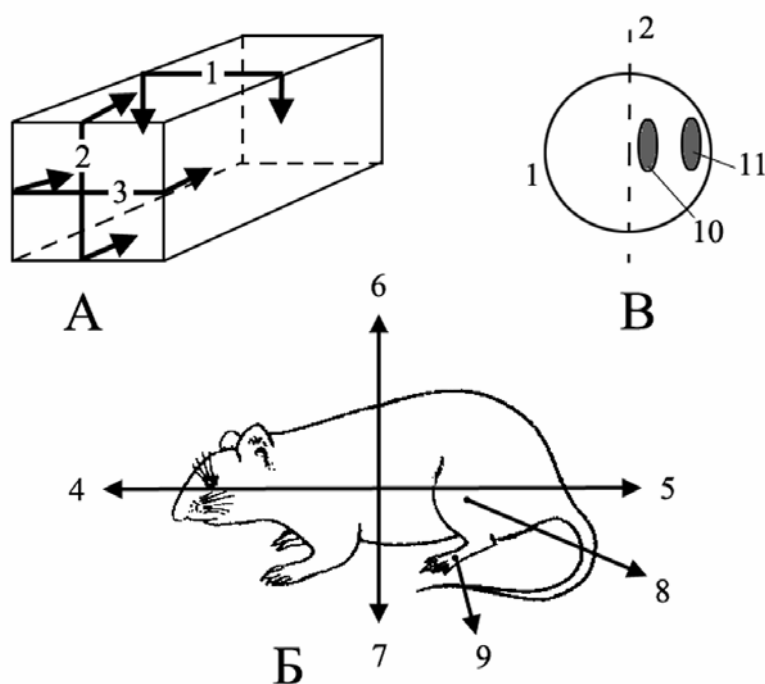


Рис. 1. Направления и плоскости в строении тела позвоночного.

А – плоскости рассечения:

1 – поперечная или трансверсальная,

2 – сагиттальная,

3 – фронтальная;

Б – направления в строении тела:

4 – переднее или краниальное (ростральное),

5 – заднее или каудальное,

6 – спинное или дорсальное,

7 – брюшное или вентральное,

8 – проксимальное (ближнее к туловищу),

9 – дистальное (дальше от туловища);

В – то же на трансверсальном разрезе:

10 – медиальное,

11 – латеральное.

Продольная плоскость, делящая тело животного на две неодинаковые по строению половины (спинную – дорзальную и брюшную – вентральную), носит название **фронтальной** плоскости. На дорзальной стороне тела у позвоночных располагаются центральная нервная система и хорда или позвоночник с мускулатурой. На вентральной помещаются ротоглоточная и брюшная полости с внутренними органами. Продольная плоскость, делящая тело двусторонне-симметричного животного на две равные половины, правую и левую, из которых каждая является зеркальным отражением другой, носит название **медиальной** или **сагиттальной**.

По схеме строения непарные органы у позвоночных помещаются по средней линии, но могут смещаться вправо или влево; парные обычно располагаются по отношению к этой срединной линии справа и слева.

Плоскость сечения, делящая тело животного на передний и задний концы, носит название **трансверсальной**. Органы, располагающиеся наиболее близко к средней, медиальной плоскости, носят название **проксимальных**, а органы, наиболее удаленные от этой плоскости в стороны, – **дистальных**. Так, в конечностях наземных позвоночных плечо и бедро будут занимать проксимальное положение, а кисть и стопа – дистальное положение по отношению к телу животного.

Латинские или латинизированные названия различных органов являются международной анатомической номенклатурой. Без знания этих названий трудно пользоваться анатомической литературой, как русской, так и иностранной. Многие латинские термины не имеют перевода или являются основой для образования анатомического термина, как это имеет место, например, в английском языке. Поэтому рекомендуется с первых же занятий для обозначения того или иного органа пользоваться только латинскими названиями. Для облегчения запоминания терминов они приводятся для всех органов в именительном падеже единственного числа (см. приложение).

Классификация скелетных элементов. Скелет включает множество элементов, имеющих различную форму, строение, функцию, положение и эмбриональное происхождение, объединенных в различных комбинациях и обнаруживающих существенные различия в разных группах позвоночных. Классифицировать скелетные элементы трудно, и ни какая из существующих классификаций не является абсолютной. В пособии мы придерживаемся следующей схемы основных подразделений:



Закладка костных элементов скелета происходит двумя путями. Костная ткань может формироваться непосредственно в исходных хрящевых закладках, постепенно полностью замещая хрящ. Так возникают **первичные** или **замещающие** кости. Кости такого типа полностью принимают на себя функции хрящевых предшественников. Второй путь формирования костей – образование очагов окостенений в соединительнотканном слое кожи (кориуме), вне связи с внутренним хрящевым скелетом. Воз-

нившиеся таким путем кости называются *вторичными* или *покровными*. Они или сохраняются как самостоятельные образования (например, «жучки» в коже осетровых рыб) или накладываются на хрящевую основу *внутреннего* скелета или *эндоскелета* (например, покровные кости черепа тех же осетровых). В последнем случае хрящевая основа может полностью резорбироваться и соответствующие части скелета оказываются составленными исключительно из вторичных костей, смыкающихся с первичными. Кроме этого нередко покровные и замещающие костные образования в процессе филогенеза сливаются, образуя костные образования смешанной природы (*смешанные* кости).

Появление в эволюции вторичных окостенений имеет большое значение. Возникая вне хрящевого скелета, они могут формировать новые его элементы и приобретать различный внешний вид, дополняя и расширяя функции, свойственные скелету предковых форм.

Среди эндоскелетных элементов можно провести разграничение на две категории неравного объема – *соматические* и *висцеральные* элементы (связанная с ними мышечная система может быть подразделена таким же образом). К висцеральному скелету причисляют элементы, которые, располагаясь между жаберными отверстиями, управляют движениями стенок глотки, и производные этих элементов, такие, как эндоскелетные части челюстей и слуховые косточки. Соматический скелет включает в себя все остальные внутренние элементы. Висцеральный скелет образуется из нервного гребня, и это долго считалось его отличием от остального скелета, который образуется, как полагали, из обычной мезодермы. Однако теперь показано, что большинство костей черепа – будь они покровными, висцеральными или соматическими – являются производными нервного гребня, и резкого отличия между соматическими и висцеральными элементами не существует. Висцеральный скелет относится к теоретическому «висцеральному животному», тогда как остальные скелетные образования принадлежат к теоретическому «соматическому животному». Этот соматический скелет включает в число своих более архаичных – осевых – частей позвонки, ребра и другие связанные с ними элементы туловища и хвоста, а впереди – большую часть мозговой коробки, которая является главным элементом черепа. Эти образования составляют осевой скелет. Скелет конечностей, состоящий из поясов и свободных частей, можно считать производным осевого скелета.

В некоторых случаях обнаруживается, что структурные единицы или даже одиночные кости скелета взрослого животного содержат элементы, происходящие из двух или большего числа различных источников. Так, например, плечевой пояс многих позвоночных содержит и покровные, и эндоскелетные компоненты; нижняя челюсть в нескольких классах позвоночных включает и висцеральные, и покровные элементы. Сложнее всего устроен череп, который у костных рыб и наземных позвоночных образован покровными, соматическими и висцеральными элементами.

РАЗДЕЛ I

ОБЩАЯ АНАТОМИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ СКЕЛЕТА ПОЗВОНОЧНЫХ

ГЛАВА 1. ОСЕВОЙ СКЕЛЕТ

Хорда развивается из специального *хордо-мезодермального* зачатка. Клетки вакуолизируются, ядра смещаются к периферии, где образуется синцитий («эпителий хорды»), выделяющий оболочки: наружную – *membrana elastica externa* и внутреннюю – волокнистую.

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

Для реализации ундуляционного (угревидного) плавания от осевого скелета требуются гибкость и продольная несжимаемость, чем как раз и отличается хорда как жидкостный столб, толщина которого ограничена.

У ланцетника в многочисленных плазматических поперечных перегородках хорды обнаружены слои горизонтальных мышечных волокон, получающих иннервацию от спинного мозга. Возможно, первоначально хорда была представлена сплошным пластом коротких поперечных мускульных волокон, который в напряженном состоянии обладал теми же механическими свойствами — ведь напряженная мышца весьма упруга (т.е. сопротивляется деформации), если ее сжимать поперек направления волокон.

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

1.1. ХОРДА И ПОЗВОНОЧНИК

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

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

У *акул*, согласно классической точке зрения (рис. 2, А), клетки скелетогенной мезенхимы проникают через особые поры в наружной эластической оболочке (*membrana elastica externa*) в волокнистую оболочку хорды и вызывают ее охрящевание, тем самым, способствуя формированию тела позвонка. Одновременно скелетогенная мезенхима образует верхние и нижние дуги, основания которых обрастают хорду снаружи. Вклад хорды в образование тела позвонка (*centrum*) дает основание считать его **хордоцентральным** в отличие от **аркоцентральных** позвонков большинства лучеперых рыб и всех тетрапод (арка – дуга).

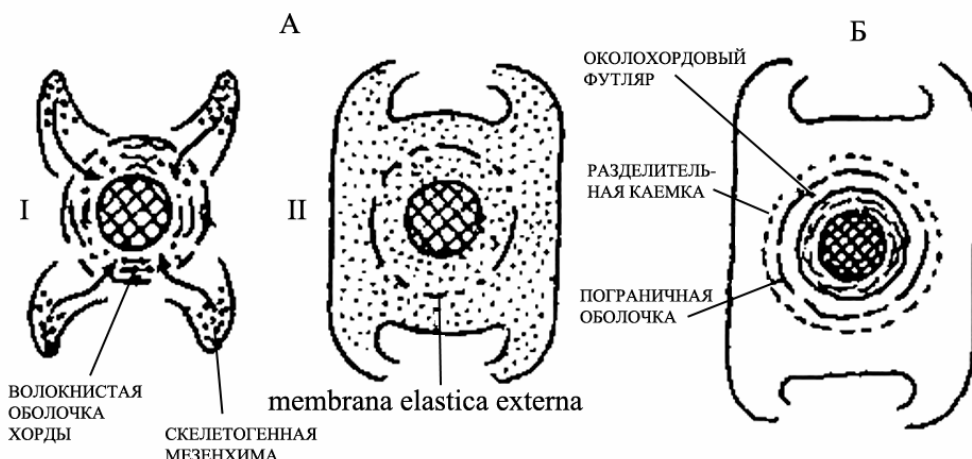


Рис. 2. Развитие позвонка акулы (схема поперечного разреза): А – классические представления, Б – по В.Г. Борхварду; I, II – стадии развития. Стрелками показано предполагаемое перемещение клеток скелетогенной мезенхимы.

По данным В.Г. Борхвардта, от миосепт идут цепочки клеток к осевому комплексу, но только вперед – это так называемые **пресептальные скопления**. В продольных желобках между нервной трубкой, хордой и спинной аортой скапливаются несегментированные массы клеток – **околохордовые гребни**. Позже образуется сплошной покров из клеток скелетогенной мезенхимы вокруг хорды – **околохордовый футляр**. Из пресептальных скоплений возникают только нижние дуги в туловище (которые связаны с ребрами), а все остальные элементы дуг формируются из околохордовых гребней. Сегментируются они позже, на формирование верхних дуг в туловище, возможно, влияют брюшные корешки.

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

У осетровых основные дуги (верхние и нижние) возникают из пресептальных скоплений, а вставочные пластинки – из околохордовых гребней. Эта картина подходит в качестве исходной схемы и для костных рыб, и для тетрапод.

1.2. ОБЗОР СТРОЕНИЯ ПОЗВОНКОВ У ПОЗВОНОЧНЫХ

Среди кистеперых рыб группы рипидистий (рис. 3) у *Osteolepis* позвонок **анцидоспондильный** («дугопозвонковый») и **рахитомный** (т.е. состоит из «усеченных сегментов»). Но как в этой сложной мозаике выделить функциональный сегмент – реальный, работающий позвонок? М.А. Шишкин сделал это, определив по рельефу поверхности места более тесного контакта элементов; они даже могут срастаться между собой, образуя **моноспондильный** (с единым телом) позвонок, например, у *Thursius* (рис. 3, Б).

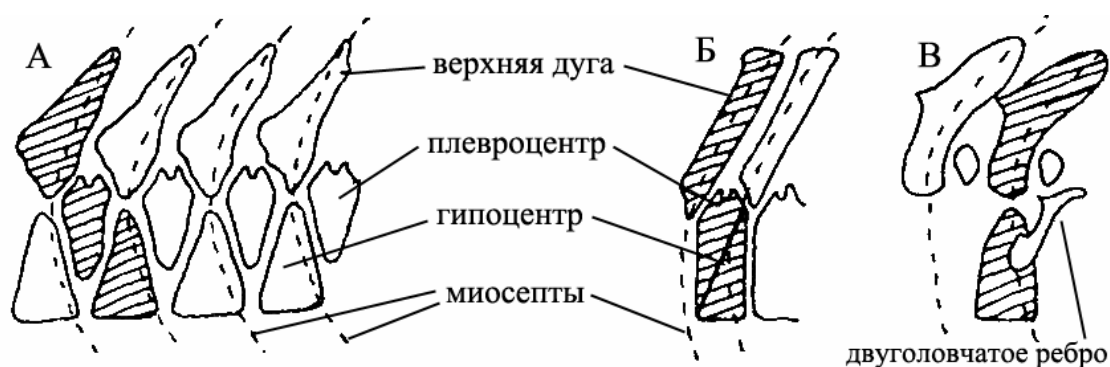


Рис. 3. Позвонки рипидистий: А – *Osteolepis*, Б – *Thursius*, В – *Eusthenopteron*. Функциональный сегмент (позвонок) заштрихован.

Оказалось, что позвонок *Osteolepis* – **внутрисегментальный** и связан с двумя миосептами. У рипидистии *Eusthenopteron*, близкой к древнейшим четвероногим, позвонок скомпонован иначе (рис. 3, В) – его элементы как бы объединены при одной миосепте. Позвонок подвергся **ресегментации** и стал **межсегментальным**.

У костистых рыб тело позвонка формируется рано и независимо от дуг в виде тонкостенного цилиндра (по типу покровной кости).

Для тетрапод специфично соединение невральных дуг соседних позвонков при помощи сочленовных отростков, придающих позвоночнику прочность на скручивание (что важно при опоре в ходе наземного движения на одни лишь диагональные ноги).

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

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

У ранних амфибий – лабиринтодонтов – позвонки **рахитомные** (рис. 4, 5, А), как у *Osteolepis*. Для наземного движения они слабы – это просто хорда, бронированная костными щитками. Но поскольку эти щитки косоугольны, они могли передавать только косо направленные силы (перпендикулярно границам, т.е. линиям взаимного

контакта). Для передачи продольных сил нужны вертикальные границы между позвонками. Такая структура позвоночника была достигнута в разных линиях четвероногих различными путями. **Стереоспондильный** тип (рис. 5, Б) – результат редукции **плевроцентра** у тяжелых водных лабиринтодонт. В других вариантах, наоборот, наступало усиление плевроцентра – во-первых, при **эмболомерном** типе (рис. 5, В, характерном для одноименной группы вымерших амфибий) и, во-вторых, при **гастроцентрально** типе у антракозавров (амфибий, близких к рептилиями) и амниот (рис. 5, Г). **Гипоцентр** редуцирован или полностью исчезает (у амниот он называется интерцентром). Разросшийся плевроцентр (у амниот – просто центр) расположен в значительной мере между миосептами, судя по тому, что в последних ребра и гемальные дуги крепятся к рудиментам **интерцентров** или между позвонками (интервертебрально). Но это несущественно, поскольку у амниот миосепта распалась на отдельные сухожилия.



Рис. 4. Позвонки рахитомного лабиринтодонта (заштрихован).

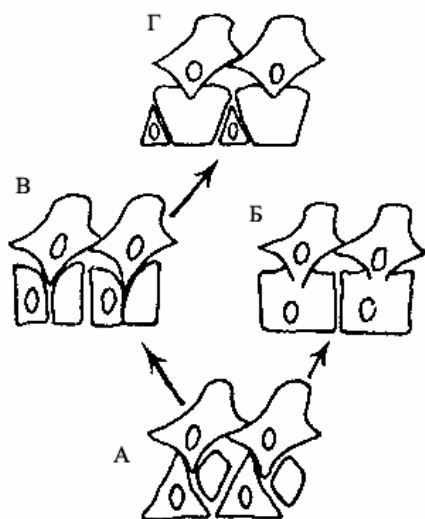


Рис. 5. Схема эволюции основных типов позвонков у тетрапод:

- А – рахитомный,
- Б – стереоспондильный,
- В – эмболомерный,
- Г – гастротельный.

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

Обсуждая позвоночник в целом, стоит обратить внимание на сочленения между телами позвонков. У рыб (кроме костного ганоида – панцирной щуки *Lepisosteus*) позвонки **амфицельные** (рис. 6); они соединяются между собой через остаток хорды – округлую студенистую подушку, которая окружена эластичной соединительнотканной оболочкой. У тетрапод встречается иногда те же анатомические структуры (у примитивных амфибий, гаттерии, некоторых ящериц), но у большинства из них между позвонками развивается вытесняющий хорду межпозвоночный хрящ, превращающийся затем в диск (у млекопитающих) или разделяемый суставной щелью на две части, которые образуют торцевые поверхности тел смежных позвонков.

В **опистотельных** позвонках эта щель выпукла вперед (высшие хвостатые амфибии и одна рыба – панцирная щука),

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

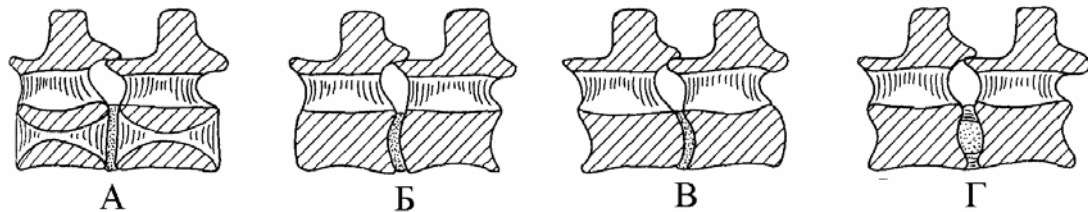


Рис. 6. Схема сагиттальных разрезов позвонков. Передние концы обращены вперед.

А – амфицельный, Б – опистоцельный, В – процельный, Г – платицельный (ацельный).



Рис. 7. Схема сагиттального разреза атланта и эпистрофея рептилий.

Заслуживают обсуждения некоторые особенности шейного отдела позвоночника амниот, прежде всего первый и второй позвонки – **атлант** и **эпистрофей** (рис. 7). В составе атланта различимы интерцентр и верхняя дуга, а эпистрофией помимо своего центра, интерцентра и невральная дуги включает еще и центр атланта (образующий зубовидный отросток). Благодаря такому необычному перемещению вперед межпозвоночной границы, которая фактически оказалась внутри первого позвонка,

достигнута концентрация подвижности позади черепа. Хорошая вращательная подвижность у рептилий и птиц осуществляется уже около их непарного затылочного мыщелка, но у млекопитающих, обладателей пары мыщелков, ось такого вращения образована зубовидным отростком.

В **гетероцельных** позвонках шеи птиц (рис. 8) седловидная суставная поверхность кажется передневогнутой при рассматривании снизу, но задневогнутой – при взгляде сбоку. Первое – наследие процельности предков, второе – средство совмещения обычного устройства сочленовных отростков (задние налегают на передние сверху) с гибкостью шеи в вертикальной плоскости.

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

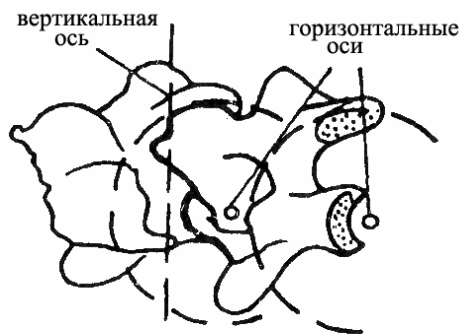


Рис. 8. Гетероцельные позвонки вороны (XI XII шейные), вид сбоку.

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

мышц. Во-вторых, таковы китообразные, поскольку при характерном для них способе плавания голова должна быть слита с туловищем – как у рыб.

Крестцовый отдел позвоночника – место прочной фиксации на нем тазового пояса. Принципиальная роль такой фиксации – снижение потерь энергии толчков задними конечностями (амортизация рассеивает энергию, а задние конечности – толчковые). У анамний крестец образован лишь 1 позвонком, у амниот – 2 истинных крестцовых позвонка (они отличаются присутствием рудиментов ребер – посредников в сочленении с тазом). При высоких нагрузках, прежде всего у двуногих форм, могут вовлекаться дополнительные позвонки, что приводит к формированию сложного крестца – у млекопитающих (до 5 позвонков – у человека) и особенно у птиц (15 позвонков и больше).

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

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

Некоторые общие особенности отличают позвоночник птиц. В отличие от длинной гибкой шеи его туловищный отдел малоподвижен, часть грудных позвонков у голубей и куриных слита в **спинную кость** (notarium s. dorsale). Хвостовой отдел подразделен на 3 части: его передние сросшиеся позвонки вошли в состав сложного крестца, средние позвонки подвижны, задние слиты в **пигостиль**.

1.3 ГРУДИНА И РЕБРА

Издавна обсуждается классификация ребер, среди которых различают только 2 типа – **верхние** и **нижние**. Надежных критериев такого выделения пока не найдено. Среди них популярны два:

1. Критерий положения. У многопера (рис. 9) одновременно присутствуют ребра обоих типов, располагающиеся в миосептах: нижние на их вентральном краю (по границе брюшной полости), верхние – на пересечении с горизонтальной септой. Позже обнаружено, что в ходе онтогенеза ребра могут как бы переползать, т. е. менять положение в миомере вследствие неравномерного роста его частей.

2. Критерий развития. В эмбриогенезе нижние ребра формируются из хряща и растут от позвоночника – центробежно, а верхние растут от периферии – центростремительно – и притом без хрящевого предшественника, т.е. по типу покровной кости.

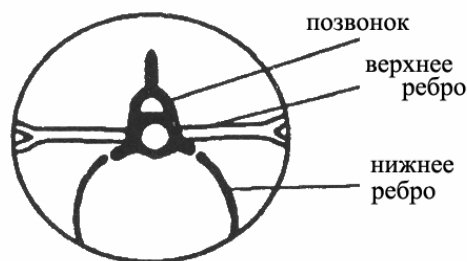


Рис. 9. Схема поперечного разреза осевого скелета многопера.

Но, по данным В.Г. Борхвардта, у хвостатых амфибий направление роста может меняться в разных сегментах (от головы к хвосту), лучшим критерием он считает рост верхних ребер вдоль латеральных сегментальных артерий.

Таким образом, о типах ребер у многоперых и костистых рыб разногласий нет – у них имеются оба типа. У хвостатых амфибий – верхние ребра. О ребрах акул, червяг и амниот остаются разногласия. Проблема носит чисто формальный оттенок.

У тетрапод зона крепления ребра к позвонку в типичном случае раздвоена. Головка ребра причленена архаичным образом – к нижней дуге позвонка (исходно образующей боковой отросток – *парапофиз*, или *плеврапофиз*), а если ее нет, то непосредственно к телу – к гипоцентру или после его исчезновения у амниот – к плевроцентру (у млекопитающих – к двум смежным плевроцентрам, т. е. интервертебрально). Бугорок ребра соединен суставом с основанием верхней дуги, несущей соответствующий отросток, так называемый поперечный, или *диапофиз*. Между головкой и бугорком ребра располагается его шейка.

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

Появление двухголовчатого ребра (подвешенного к верхней дуге на связке) у кистеперых рыб, по-видимому, обусловило интеграцию полуцентров позвонка около одной миосепты, т.е. ресегментацию.

Нередко встречается прирастание ребер. К поясничным позвонкам млекопитающих они прирастают только в области поперечного отростка, но в шее птиц и млекопитающих имеет место двойное прирастание, при котором шейка ребра обрам-

ляет канал для позвоночной артерии. В крестцовое сочленение – между тазом и истинными (т. е. первичными) крестцовыми позвонками – обязательно вставлены в качестве посредников приросшие ребра. Это крестцовые ребра, наследие древней стадии развития. В сложном крестце птиц истинные крестцовые позвонки определяются по сохранившимся остаткам шеек ребер.

Заслуживают внимания некоторые особенности ребер у амниот. Важно, что **грудная клетка** обеспечила исчерпывающее решение проблемы легочного дыхания (успешно осуществляет вентиляцию легких любого размера и строения), тем самым, сняв необходимость кожного. Грудные ребра амниот двучленные, состоят из позвоночного и грудинного отделов. У гаттерии, крокодилов и птиц (кроме паламедей) ребра снабжены **крючковидными отростками** (processus uncinatus). У птиц они не могут укреплять каждое ребро за счет опоры на соседнее, поскольку очень слабы, по сравнению с ребрами, в поперечной плоскости грудной клетки. Прочны они в парасагиттальной плоскости, так как подвешены к ребрам фасциями. Эти отростки дают новое место крепления наружным межреберным мышцам, тем самым, сообщая им новую ориентацию (вдоль ребер, а не наискось) и высокую эффективность в расширении грудной клетки (при вдохе).

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

ГЛАВА 2. СКЕЛЕТ ГОЛОВЫ

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

2.1. МОЗГОВОЙ ЧЕРЕП (НЕЙРОКРАНИУМ)

Начнем с некоторых данных об эмбриональном развитии этого отдела (рис. 10, 11, А). Он формируется из материала двоякого происхождения.

Главный источник – тот же, что для позвоночника, это *осевая мезенхима* склеротомного происхождения. Из нее полностью формируются *парахордалии*, расположенные по бокам от переднего отрезка хорды, и затылочные дуги, или стойки — позади от них. Хорда у позвоночных (в отличие от ланцетника) впереди короче центральной нервной системы, доходит лишь до гипофиза, т.е. до уровня промежуточного мозга.



Рис. 10. Эмбриональное развитие мозговой коробки (вид сбоку): римскими цифрами показаны будущие отверстия для нервов и кровеносных сосудов.

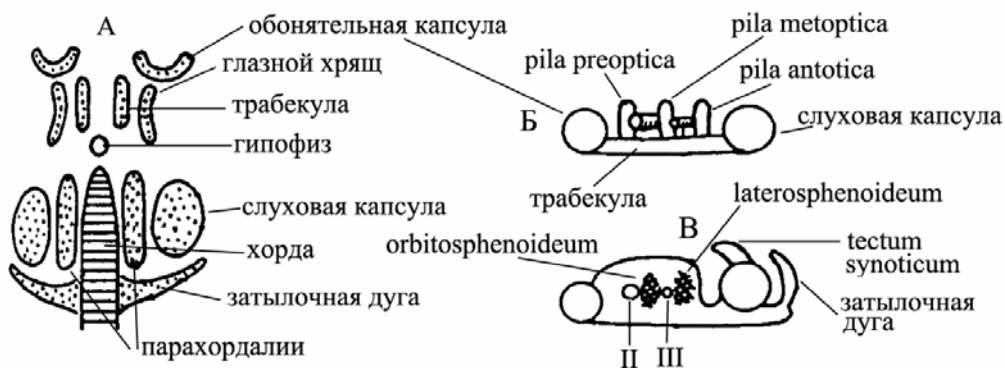


Рис. 11. Схема эмбриональных закладок неурокраниума рыб: А – вид сверху; Б, В – вид сбоку, последовательные стадии.

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

В ходе дальнейшего развития этой стенки у высших рыб и низших тетрапод (рис. 11, Б, В) над трабекулой развиваются три вертикальные стойки – **преоптическая** (pila preoptica), **заоптическая** (p. metoptica) и **предушная** (p. antotica). Между первой и второй проходит зрительный нерв (II), а между второй и третьей – глазодвигательный (III). Позже стойки сливаются между собой, в заоптической возникает **глазозаклиновидное** окостенение (orbitosphenoideum), в предушной стойке – **боковая клиновидная** кость (laterosphenoideum, s. pleurosphenoideum), формируется зачаточный **межушный свод** (tectum synoticum), связывающий обе слуховые капсулы над мозгом.

2.1.1. Обзор строения мозгового черепа в различных группах позвоночных

У **бесчерепных** (Acrania) мозговой череп представляет собой хрящевой монолит, снаружи покрытый костным щитом. По его всем поверхностям (включая стенки каналов) он также облицован тонким слоем кости. Благодаря этому знаменитый шведский палеонтолог Э. Стеншио смог реконструировать по сериальным шлифам детали строения черепа, нервной, кровеносной систем и т. д.

У **панцирных рыб** (Placodermi) и **акантод** имелся сходный хрящевой монолит нейрокраниума, который частично окостеневает (или обызвествляется).

У **кистеперых рыб** (рис. 12) осевой череп состоит из двух отдельных монолитных костных блоков – **этмосфеноидного**, называемого также **трабекулярным**, или прехордальным отделом черепа, вмещающего гипофиз, и **отико-окципитального** – **парахордального**, или хордального отдела черепа. Хорда прободает отико-окципитальный блок по специальному каналу и упирается передним концом в этмосфеноидный блок. Мозг размещается в обоих блоках, между ними выходит первая ветвь тройничного нерва. Это **латибазальный** тип черепа, как и у современных хрящевых и двоякодышащих рыб. У позвоночных более высоких классов головной мозг размещается в мозговой камере, которая на общем плане черепа располагается за глазами. Такой тип строения черепа называется **тропобазальным**.

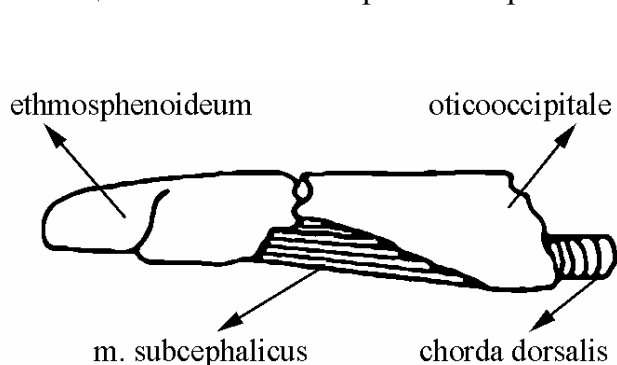


Рис. 12. Двублочный мозговой череп рипидистий.

Биологическая роль двублочности осевого черепа, по-видимому, состоит в том, что задираание рыла позволяет активно преследующему хищнику открывать рот точно вперед — навстречу добыче. У хищников среди костистых рыб задирается череп в целом, вопреки распространенному представлению о его полной неподвижности относительно позвоночника.

У **двоякодышащих** рыб нейрокраниум представляет собой полностью хрящевой монолит. Длинный затылок с приросшими ребрами, возможно, представляет собой средство уменьшения гибкости переднего участка хорды (аналогичная картина характерна для химер и осетровых, у которых пожизненно сохраняется хорда).

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

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

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

Представляют существенный интерес механизм и причины распада монолитных костных блоков на отдельные окостенения. Нужно иметь в виду, что костный монолит может увеличиваться только путем нарастания с поверхности, но не способен к вставочному росту, обеспечивающему сохранение геометрического подобия. Поэтому блоки в течение онтогенеза оставались хрящевыми и окостеневали только после завершения роста. Соответствующее окостенение распространялось быстро, и без сомнений — из многих центров окостенения. В процессе поисков удачного (равномерного) распределения центров складывалась их мозаика с временными хрящевыми прожилками, которая в благоприятном варианте могла обеспечивать вставочный рост и вследствие этого закрепиться в эволюции как постоянная.

У **костистых** рыб и всех **тетрапод** нейрокраниум испытывает значительную трансформацию, связанную с объединением его костных элементов с элементами других отделов черепа. Лишь небольшая часть костей затылочной и латеральной части черепа сохраняет свою самостоятельность. Подчеркивая принадлежность таких костных элементов черепа к нейрокраниуму, за ними сохраняют те же названия.

2.2. КОЖНЫЙ СКЕЛЕТ ГОЛОВЫ (ДЕРМАТОКРАНИУМ)

Среди *бесчелюстных* у гетерострак панцирь был построен из отдельных крупных щитков, промежутки заполнены мелкими *тессерами*. Остеостраки были снабжены цельным костным головным щитом. Анаспиды, вероятно бывшие подвижными хищниками, имели панцирь из мелких пластин.

Артродиры из *панцирных* рыб (Placodermi) несомненно были активными хищниками, способными задирать голову перед схватыванием добычи, для чего имели подвижное сочленение дерматокраниума с «вторичным» плечевым поясом. Пластинки, слагающие крышу черепа, возникли независимо по отношению к костным рыбам и не гомологичны их костям. Вместо зубов челюсти были вооружены костными лезвиями (возможно, имевшими роговой покров).

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

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

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

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

В эволюции *двоякодышащих* также первична мелкая мозаика, но процесс анизомеризации шел независимо и в совершенно иных условиях (двоякодышащие давно специализированы в склерофагии – питании организмами, защищенными твердым панцирем). В результате этого, по сравнению с черепом других позвоночных, крыша черепа современных двоякодышащих построена настолько своеобразно, что костные элементы не гомологизируются.

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

Среди *лучеперых* рыб у наиболее ранних представителей – палеонисков – картина окостенений крыши черепа близка к дерматокраниуму рипидистий.

У **многопера** имеется сплошная крыша черепа, построенная весьма своеобразно, так что аккуратные попытки гомологизации почти каждой кости натываются на свидетельства их комплексного характера. Щечная область, покрытая в основном крупной костью – продуктом срастания чешуйчатой кости с предкрышкой, – отделена от центральных костей крыши довольно широкой полоской, занятой нестабильными мелкими костями.

У **костнохрящевых** рыб (осетровых) голова покрыта панцирем из чешуй, близких к «жучкам», таким, как на теле, но образующих местами неорганизованную мозаику. Как показал А.Н. Северцов, с возрастом число мелких щитков сокращается – они сливаются, продолжается процесс анизомеризации. По мнению А.А. Цессарского, покровные окостенения вентральной поверхности рострума гомологичны переднему отделу парасфеноида и сошнику.

У **костных ганоидов** редуцирован задний поперечный ряд костей и, кроме того, идет процесс редукции щечных костей.

У **костистых** рыб эти процессы завершены, так что остается лишь сравнительно малый набор костей: это прежде всего, собственно крыша, включающая 3 пары костей – носовые, лобные и теменные – и окологлазничное кольцо из мелких косточек (передняя, единственная крупная среди них – слезная кость, *lacrimale*). От всего набора щечных костей остается предкрышка, расположенная на гиоидной дуге. Некоторые окостенения вросли в подстилающий хрящ и тем самым приобрели смешанный характер; это окологлазничные кости – предлобная (упомянута выше, как боковая обонятельная), заднелобная (клиновидноушная), а также боковая кость собственно крыши черепа – надвисочная (крыловидноушная); сохранение в этих костях покровного компонента обусловлено их связью с каналом боковой линии. Наконец, имеются вторично непарный сошник и единый парасфеноид.

Черепная коробка **амфибий** представляет собой неразрывный комплекс дерматокраниума с нейрокраниумом. У ихтиостеги – самой древней амфибии (девон) – еще сохранялись остатки костей жаберной крышки – *preoperculum* (щечная кость) и *operculum*, а также следы двублочности нейрокраниума в виде щели на границе блоков. В целом расположение костей дерматокраниума у амфибий является типичным для всех тетрапод (рис.13).

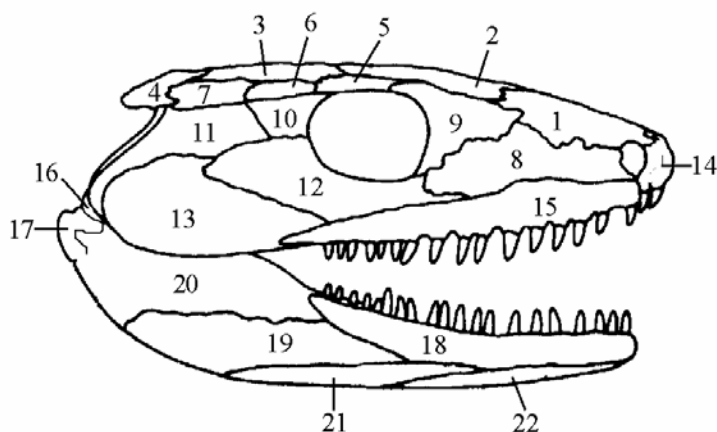


Рис. 13. Череп примитивного антракозавра: 1 – носовая (*nasale*), 2 – лобная (*frontale*), 3 – теменная (*parietale*), 4 – таблитчатая (*tabulare*), 5 – заднелобная (*postfrontale*), 6 – межвисочная (*intertemporale*), 7 – надвисочная (*supratemporale*), 8 – слезная (*lacrimale*), 9 – предлобная (*praefrontale*), 10 – заглазничная (*postorbitale*), 11 – чешуйчатая (*squamosum*), 12 – скуловая (*jugale*), 13 – квадратноскуловая (*quadratojugale*), 14 – предчелюстная (*praemaxillare*), 15 – верхнечелюстная (*maxillare*), 16 – квадратная (*quadratum*), 17 – сочленовная (*articulare*), 18 – зубная (*dentale*), 19 – угловая (*angulare*), 20 – надугловая (*suprangulare*), 21 – заднепластинчатая (*postspleniale*), 22 – пластинчатая (*spleniale*).

2.3. ВИСЦЕРАЛЬНЫЙ ЧЕРЕП (СПЛАНХНОКРАНИУМ)

Хрящевые зачатки частей висцерального черепа формируются из материала нервных гребней – *эктомезенхимы* (т.е. мезенхимы эктодермального происхождения). Важной предпосылкой такой судьбы нервных гребней послужило их частичное освобождение от обычного для остального тела участия в формировании ганглиев чувствующих спинномозговых нервов (спинальных ганглиев) и симпатических ганглиев (в головном мозге нет симпатических центров, а ганглии чувствующих головных нервов образуются преимущественно из утолщений эктодермы – *плакод*).

Анатомически спланхнокраниум образован тремя дугами: челюстной, подъязычной и жаберной. Последняя всегда представлена серией из 5 – 7 штук (рис. 14). У представителей разных групп позвоночных висцеральный скелет имеет характерное для них строение.

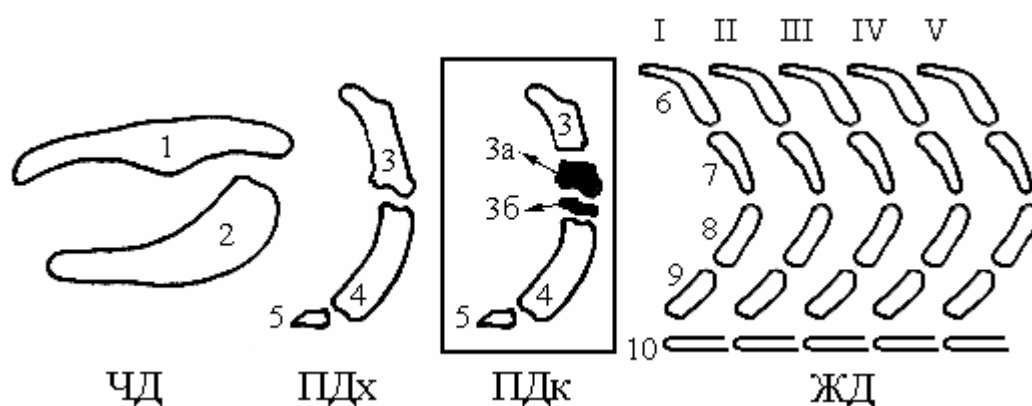


Рис. 14. Висцеральный скелет рыбы: ЧД – челюстная дуга: 1 – небноквадратный хрящ (верхняя челюсть), 2 – меккелев хрящ (нижняя челюсть); ПДх – подъязычная дуга хрящевых рыб: 3 – гиомандибуляре, 4 – гиод, 5 – базигиале; ПДк – тоже для костных рыб: 3а - симплектикум, 3б – интергиале (стилогиае), ЖД – жаберная дуга: 6 – фарингобранхиале, 7 – эпибранхиале, 8 – цератобранхиале, 9 – гипобранхиале, 10 – базибранхиале.

Висцеральный скелет неплохо изучен у *бесчелюстных* – остоострак из цефаласпидоморф. Реконструкции Э. Стеншио, изготовленные по шлифам, предельно точно передают форму и расположение жаберных мешков, а также строение периферической нервной системы. А. Ромер уверенно установил нумерацию нервов, приняв заключение, что *челюстной дуге* соответствует *третья* висцеральная дуга, *брызгальцу* – *третья* висцеральная *щель*. Вентральный щит головы подвижен и потому построен мозаично (его движения обеспечивали прокачивание воды). Вообще значение висцерального скелета у этих животных состояло в том, что он поддерживал открытость жаберных мешков.

Среди *круглоротых* у многи передние висцеральные дуги (пребранхиальные, т.е. преджаберные) использованы для построения присасывательного аппарата.

У *рыб* каждая *жаберная дуга* расчленена на 4 парных элемента, сверху вниз: pharyngobranchiale, epibranchiale, ceratobranchiale и hypobranchiale (рис. 14). Последние элементы соединены вентрально с непарными члениками – *копулами*

(basibranchiale). Членистые жаберные дуги разгибаются и сгибаются, при этом дно ротоглоточной полости смещается вниз и вверх, а полость работает как насос, соответственно набирая воду и выдавливая ее наружу через жаберные щели (ротовое отверстие при этом должно быть закрытым, как и брызгальца, которые снабжены специальными клапанами). Таков механизм *гулярного* дыхания. Оба движения совершаются активно – за счет мускулатуры.

Челюстная дуга специализировалась в схватывании на базе конструкции, типичной для жаберных дуг. На этот счет существуют традиционные, довольно широко принятые представления, которые, однако, в свете данных, добытых шведскими палеонтологами, приходится признать устаревшими, по крайней мере, в отношении кистеперых рыб.

Согласно традиционным представлениям, **небноквадратный** хрящ – это в основном еrimandibulare, а **меккелев** хрящ – почти исключительно ceratomandibulare (возможно, с остатками hypomandibulare). Челюстную дугу считают третьей висцеральной дугой. Основания к такому суждению дают сравнение рыб с остеоотраками, указывающие на двойственность (чаще всего эмбриональная) ганглия тройничного нерва, присутствие двух пар губных хрящей в верхней челюсти акул и т.п.

Примечательна судьба эмбрионального материала первых двух висцеральных дуг, которые принимаются у челюстноротых как редуцированные. Считают, что он заимствуется повторно: теперь эктомезенхима, возникающая из предглазничного выступа нервного гребня, используется для формирования передних участков трабекул, т.е. частей мозгового черепа.

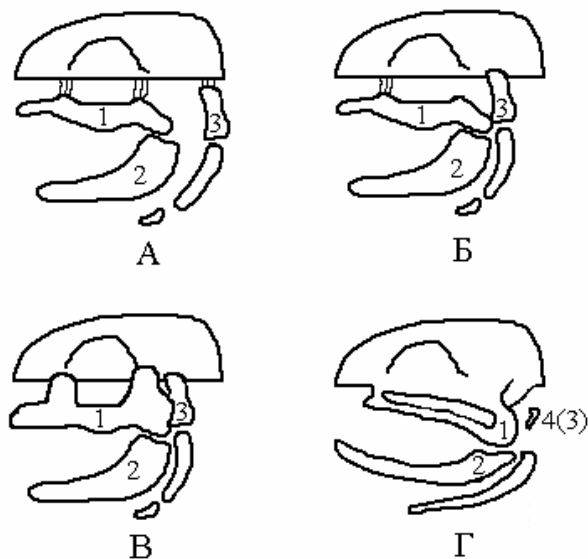


Рис. 15. Различные типы крепления челюстной и подъязычной дуги к мозговому черепу:

А – протостилия, Б – гиостилия, В – амфистилия, Г – аутостилия;
1 – верхняя челюсть, 2 – нижняя челюсть, 3 – гиомандибуляре, 4 – стремя.

Особого рассмотрения заслуживают способы причленения челюстной дуги к подъязычной и обеих дуг к мозговому черепу. Т. Гексли предложил очень простую типологию (формальную классификацию) особенностей строения висцерального черепа позвоночных, имея в виду способ крепления висцеральных дуг к черепу — тип подвески (рис. 15). Для **акантодий** характерен простейший тип, **протостилия**, которую Т. Гексли считал гипотетической. У **хрящевых** рыб представлены все три остальных типа подвески. Во-первых, это **амфистилия**, характерная для примитивных акул (плащеносной, шестижаберной и семижаберных). У них имеет место самостоятельное крепление небноквадратного хряща к заглазничному отростку, но проявляется и соответствующая специализация следующей висцеральной дуги – подъязычной. Ее дорсальный элемент, **гиомандибуляре** (hyomandibulare, в основном образованное эпигиальным элементом), прочно причленяется верхним

концом к черепу, а нижним соединяется с **гиоидом** (hyoideum, гомологом ceratohyale), а кроме того, через связки – с небноквадратным и меккелевым хрящами, тем самым приобретая роль подвеска челюстной дуги.

Во-вторых, это **гиостилия**, характерная для большинства акул и скатов – представителей подкласса эласмобранхий. Скелетная подвеска челюстной дуги осуществляется только через гиомандибуляре, самостоятельный контакт небноквадратного хряща с черепом разорван. Благодаря этому увеличена подвижность челюстной дуги как целого, что важно для акул при ловле добычи и для скатов при сборе бентосного корма. Эта подвижность нейтрализует невыгодное влияние выступающего впереди рта рострума, который служит несущей плоскостью, помогая в движении компенсировать избыточный вес, но лишает этих рыб возможности иметь конечный рот. Относительной свободой челюстной дуги обусловлена необходимость прочного срастания ее левой и правой половинок.

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

Строение висцеральных дуг у **костных** рыб имеет ряд особенностей. В составе челюстной дуги различают **первичную верхнюю челюсть** — небно-квадратный хрящ с возникающими в нем и на нем окостенениями (соответственно, замещающими и покровными). Среди них квадратная (quadratum) и задняя крыловидная кости (metapterygoideum) – замещающие, наружная и внутренняя крыловидные кости (ecto- и entopterygoideum) – покровные, небная (palatinum) – как правило, смешанная (продукт срастания замещающей autopalatinum и покровной dermopalatinum). В дополнение к первичной верхней челюсти снаружи и впереди от нее на краю ротовой щели сформирована **вторичная верхняя челюсть**, состоящая из двух парных костей – верхнечелюстной (maxillare) и предчелюстной (premaxillare).

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

Подъязычная дуга становится более многозвенной, чем у акулы (рис. 14). Как правило в ней возникают два дополнительных членика – **симплектикум** (symplecticum), результат фрагментации вентрального конца гиомандибуляре, и **интергиале**, или **стилогале** (interhyale s. stylohyale), охрящевевшая или окостеневшая

связка, соединяющая геоид с гиомандибуляре и расширяющая свободу их взаимной подвижности в связи с **оперкулярным** механизмом дыханием.

Гиомандибуляре причленяется к отико-окципитальному блоку мозгового черепа у примитивных костных рыб двумя суставами (в двух точках), вследствие чего способно поворачиваться (отгибаться вбок и прижиматься к черепу) около оси, проходящей через центры обоих суставов. Как будет показано ниже, взаимное расположение названных суставов позволяет судить об ориентации этой оси и тем самым дает важные отправные моменты для функционального анализа черепа. В жаберных дугах у костных рыб имеются те же отделы, что и у хрящевых рыб, но, как правило, представленные замещающими окостенениями, на которые налегают покровные – небольшие многочисленные зубные пластинки – образования той же природы, что и все покровные кости ротовой полости. Их распространение вплоть до задней жаберной дуги свидетельствует о глубине проникновения **стомодеума** – области эктодермальной выстилки глотки.

К числу вторичных костных компонентов черепа рыб, целиком образованных покровными окостенениями (т.е. частями дерматокраниума), относятся: 1) описанные выше верхняя и нижняя вторичные челюсти, 2) бранхиостегальные элементы (branchiostegalia), за счет которых формируются и крупные кости жаберной крышки (operculum, suboperculum, interoperculum), а также гулярные пластинки (gularae); эти кости связаны с гиомандибуляре, щечной областью дерматокраниума и нижней челюстью.

Наиболее значительные изменения спланхнокраниум испытывает у **тетрапод**, приспособившихся к наземному образу жизни. Прежде всего, изменился характер подвески. Резко снизилась потребность в прокачивании воды через ротоглоточную полость, а вместе тем – и значение характерной для рыб поперечной подвижности шеи; вследствие этого отпал гиостильный компонент подвески. Установилась аутостилия, однако не такая, как у химер и двоякодышащих (с их абсолютной монолитностью черепа). У тетрапод первичная верхняя челюсть крепится к черепу самостоятельно, но подвижно. Известны 4 различные зоны крепления небно-квадратного хряща к черепу. Это, во-первых, **эптоидная** область, где причленяется крыловидный отросток небноквадратного хряща, во-вторых, **базиптеригоидное** сочленение, в которое вступает покровная (внутренняя) крыловидная кость, затем **контакт ушным отростком** (pt. oticus), включающим квадратную кость, со слуховой капсулой и, наконец, – крепление к боковой стенке черепной коробки восходящим отростком (pt. ascendens), представленным верхнекрыловидной костью (epipterygoideum). Сочленение со слуховой капсулой черепа – самое нагруженное и постоянное у тетрапод.

Верхний элемент подъязычной дуги (**гиомандибуляре**) утратил у тетрапод функции, связанные с подвеской челюстной дуги и креплением жаберной крышки (поскольку редуцировался жаберный аппарат). Но сложились удачные предпосылки для передачи рудиментом жаберной крышки вибраций из воздуха через гиомандибуляре на стенку черепа (слуховой капсулы). Если центр рудимента располагается на одной линии с местами причленения гиомандибуляре к черепу, это двойное крепление жестко связывает остаточную крышку с черепом, благодаря чему способно эффективно передавать ее колебания на стенку слуховой капсулы. Возникает среднее ухо со стремением (рис. 16).

Стремя (stapes) образуется из вентрального сочленовного бугорка гиомандибуляре; И.И. Шмальгаузен гомологизирует его (а следовательно, и стремя) с фаринго-

гиале (нижним из двух, поскольку принимает его за дойное в исходном состоянии, как в передних жаберных дугах у осетровых). Из собственно гиомандибуляре (эпигиале).

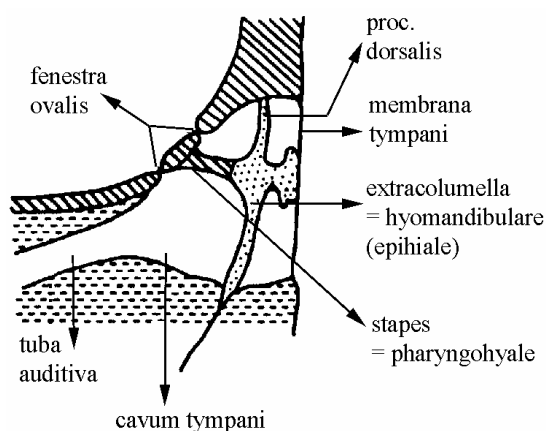


Рис. 16. Схема строения среднего уха на поперечном разрезе головы лягушки

И.И. Шмальгаузен выводит хрящевую экстраколумеллу с дорсальным отростком (pr. dorsalis) на месте верхнего сочленения гиомандибуляре с черепом. Из стенки слуховой капсулы кольцевым желобком вырезан кружок, приросший к стремяни в качестве его подошвы (clipeolus), а в стенке осталось так называемое овальное окно (fenestra ovalis). Экстраколумелла прикреплена изнутри к барабанной перепонке и вместе со стремением располагается внутри барабанной полости (cavum tympani), возникшей из брызгальца, как и соединяющая ее с глоткой евстахиева, или слуховая, труба (tuba auditiva).

2.4. ВИСОЧНЫЕ ОКНА ТЕТРАПОД

Общее направление эволюции крыши черепа у тетрапод – постепенная редукция **стегального** черепа (сплошного панциря). Она совершалась за счет образования **височных окон** (ям) – процесса **фенестрации**.

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

Фенестрация осуществлялась в апсидных ветвях эволюции рептилий независимо и проявилась в различных вариантах. Именно по этой причине типология крыши черепа в значительной мере соответствует существующим филогенетическим представлениям. Различают следующие типы черепа (рис. 17).

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

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

3. **Эвриапсидный** череп – комбинация единственного височного окна в положении верхнего окна диапсид с вентральной вырезкой, возникшей вследствие утраты квадратно-скуловой кости. Он характерен для рептилий подкласса синаптозавров, включающего сравнительно мелкие ящерицеобразных ареосцелидий и крупных водных зауроптеригий – плезиозавров.

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

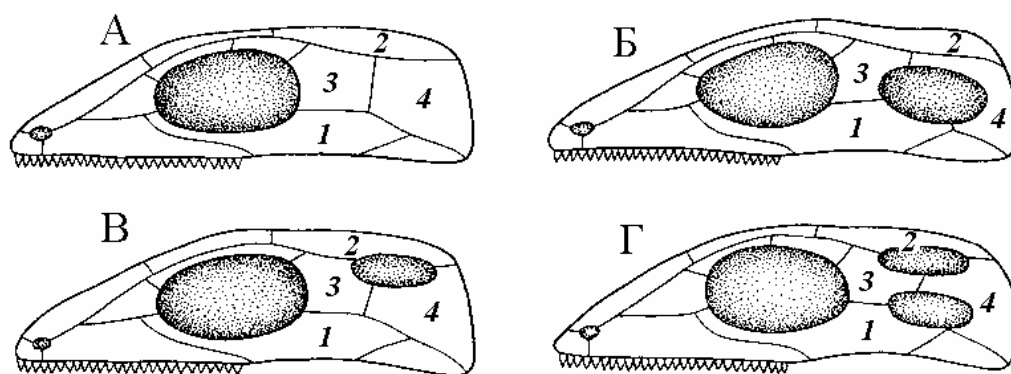


Рис. 17. Схема расположения височных ям у рептилий. А – анапсидный тип (котилозавры, черепахи), Б – синапсидный (звероподобные рептилии), В – эвриапсидный (вымершие плезиозавры), Г – диапсидный (клювоголовые, архозавры, а также ящерицы и змеи, утратившие одну или обе височные дуги); 1 – скуловая, 2 – теменная, 3 – заглазничная, 4 – чешуйчатая кости.

2.5. ВТОРИЧНЫЙ ЧЕЛЮСТНОЙ СУСТАВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Важная черта млекопитающих – характерной для них стратегии питания – обработка пищи в ротовой полости за счет пережевывания сложными специализированными зубами (у них *гетеродонтная* зубная система). Для этого необходимы большая сила мышц и прочность черепа. Подвижных сочленений в черепе нет (не считая челюстного сустава и подвески слуховых косточек).

Принципиальная конструкция челюстного аппарата у млекопитающих совершенно уникальна. **Аддукторные мышцы** очень широко дифференцированы по местам крепления и направлению волокон (а соответственно – и развиваемых сил). В аддукторной мускулатуре четко выделены две главные мышцы, что, по-видимому, было характерно уже для их предков – синапсидных зверозубых рептилий (рис. 18). Важно, что хотя нижняя челюсть имела сложный состав, эти мышцы оканчивались непосредственно на гипертрофированной зубной кости. Передняя из главных мышц, большая **жевательная**, или **массетер**, тянула зубную кость вперед и вверх, начинаясь на скуловой кости (уникальный случай среди позвоночных) и потому располагаясь в непосредственной близости от коренных зубов – места приложения силы. Задняя мышца – **височная** – тянет зубную кость назад за особый (венечный) отросток. Благодаря та-

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

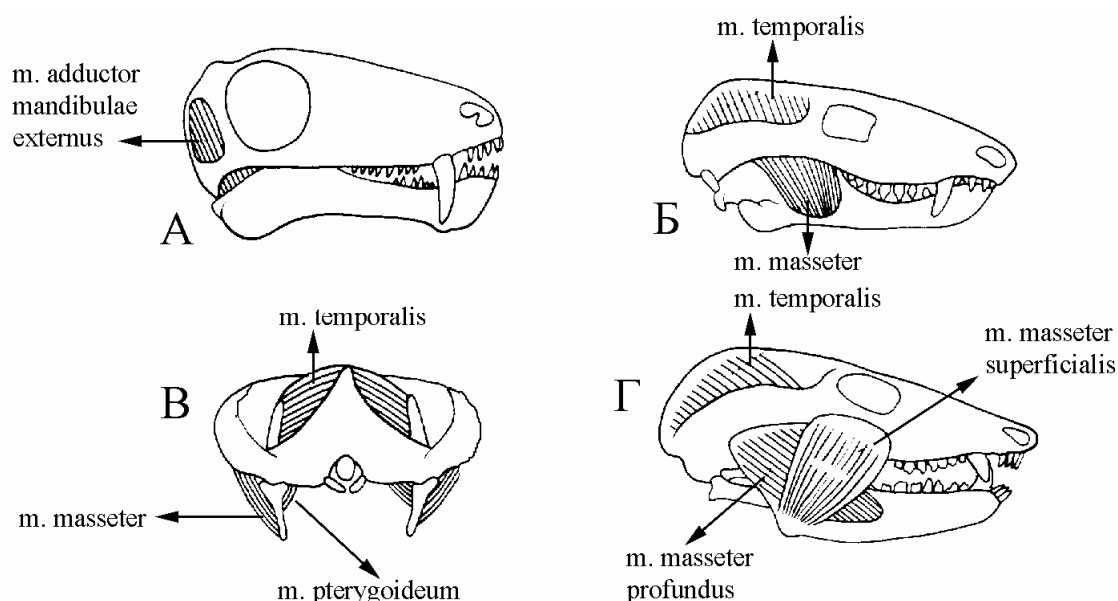


Рис. 18. Эволюция челюстной аддукторной мускулатуры млекопитающих: А – примитивные тирапсиды, Б – примитивный цинодонт, В – тоже вид сзади, Г – продвинутый цинодонт.

Так, если перенести векторы мускульных сил из действительных точек приложения к нижней челюсти в точку пересечения линий действия и сложить их тут по правилу параллелограмма, то равнодействующая сила, которую нижняя челюсть в этих условиях прилагает к верхней челюсти и к добыче, вполне пригодна для обработки последней (рис. 19, 20).

Возможность обработки добычи без обязательной опоры зубной кости через остальную часть нижней челюсти на квадратную кость открыла путь к редукции этой многозвенной и потому в принципе слабой опоры, а зубная кость нашла новую опору на черепную коробку, получив контакт с чешуйчатой костью – **вторичный челюстной сустав**. Таким образом, увеличение силы и прочности челюстного аппарата в эволюции млекопитающих достигнуто в результате глубокой качественной перестройки, которая осуществила замену многозвенных путей передачи усилий при обработке добычи на систему более прямых связей.

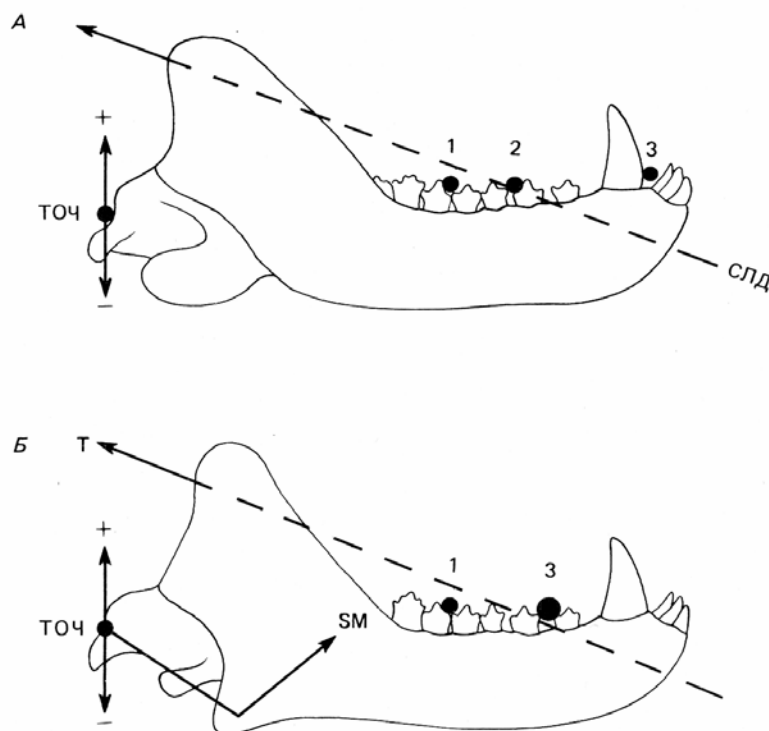


Рис. 19. Разложение сил, действующих на челюстной сустав зверообразной рептилии (на основе двуслойной модели Bramble, 1978). Сокращения: СЛД – спроецированная линия действия височной мышцы; ТОЧ – точка опоры челюстного сустава; Т – височная мышца; SM – поверхностная жевательная мышца; 1, 2, 3 – прикусные точки опоры.

А. Когда прикусная точка опоры находится в положении 3 (в передней части рта), сокращение височной мышцы прилагает положительное усилие к челюстному суставу. Когда прикусная точка опоры находится в положении 1 (у заднего конца челюсти), на челюстной сустав действует отрицательная сила. Когда прикусная точка опоры находится непосредственно на спроецированной линии действия мышцы, приложенная к суставу сила нейтральна.

Б. Уравновешивание сил, генерируемых височной и поверхностной жевательной мышцами. Поверхностная жевательная мышца, сила которой изображена стрелкой SM, действует почти под прямым углом к височной (Т). Когда прикусная точка опоры находится у переднего края челюсти (3), сила, приложенная к челюстному суставу, отрицательна, а когда в положении 1 – положительна. Примерно в середине челюсти будет находиться точка опоры, при которой силы височной и поверхностной жевательной мышц нейтрализуют друг друга

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

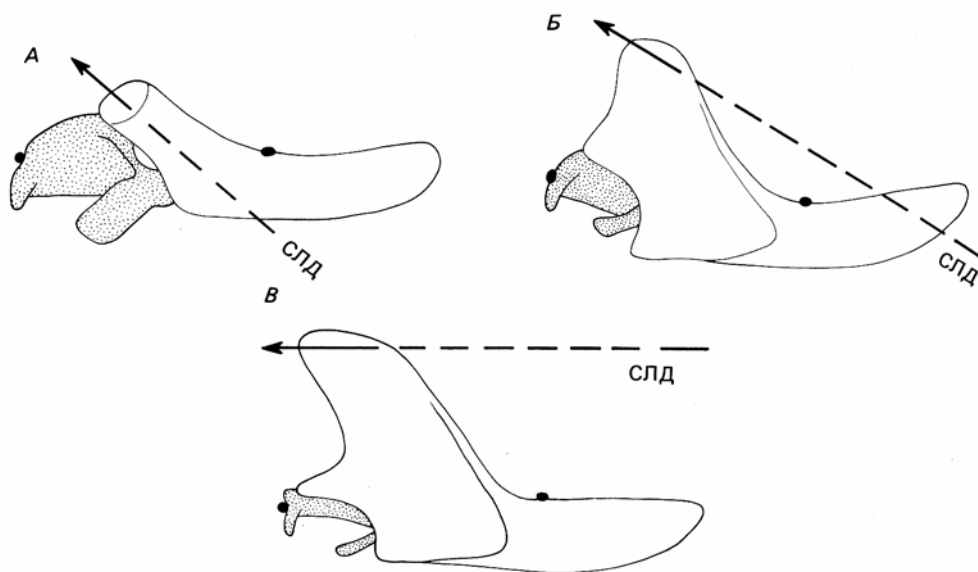


Рис. 20. Челюсти трех цинодонтов. Показано изменение сил, действующих на челюстной сустав, при постепенном росте вверх венечного отростка. Рассмотрена только височная мышца.

А. У *Procynosuchus* спроецированная линия мышечного действия (СЛД) пересекает нижнюю челюсть позади зубного ряда, и сила, приложенная к челюстному суставу, положительна независимо от места прикусывания пищи.

Б. У *Trirachodon* СЛД пересекает середину зубного ряда, так что более передний укус будет создавать положительное усилие, а более задний – отрицательное.

В. У *Probainognathus* СЛД проходит выше конца челюсти, и сила, приложенная к челюстному суставу, отрицательна независимо от того, где прикушена пища. С образованием поверхностной жевательной мышцы укус цинодонт стал значительно сильнее, в то время как челюстной сустав уменьшился. Этот процесс объясняет, как могли редуцироваться постдентальные кости поздних терапсид в связи с эволюцией среднего уха млекопитающих (Bramble, 1978)

Редуцированная каудальная часть челюстного аппарата использована у млекопитающих при становлении среднего уха. **Угловая** кость превратилась в **барабанную** (tympanicum), которая образует кольцевую рамку для барабанной перепонки, а у обладателей **слухового барабана** (bulla tympani) – также и латеральную часть его стенки; медиальная часть формируется при участии тонкой пластинки из волокнистого хряща (entotympanicum). **Сочленовная** кость превратилась в **молоточек** (malleus), **квадратная** – в **наковальню** (incus), ее сочленение с молоточком представляет собой первичный челюстной сустав. **Стремя** здесь бесспорно соответствует собственно **гиомандибуляре** (экстраколумеллы нет), его соединение с наковальней может рассматриваться как наследие гиостилической подвески (рис. 21).

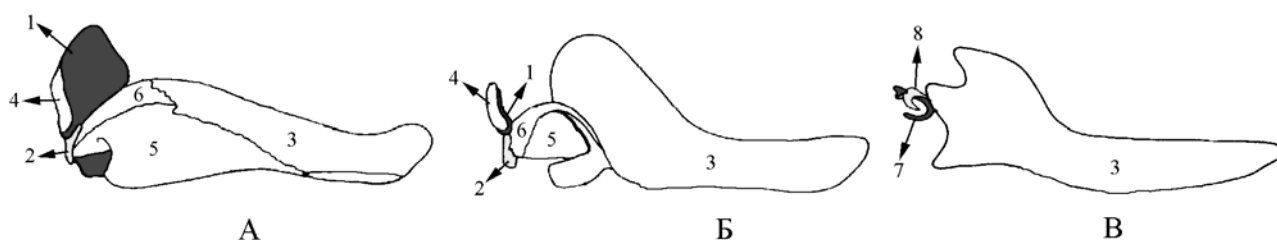


Рис. 21. Постепенные изменения в строении нижней челюсти и элементов среднего уха при переходе от пеликозавров к млекопитающим: А – пеликозавр, Б – продвинутый цинодонт, В – юрская пантотерия; 1 – квадратная кость, 2 – сочленовная, 3 – зубная, 4 – квадратноскуловая, 5 – угловая, 6 – надугловая, 7 – барабанное кольцо, 8 – молоточек.

Любопытна у млекопитающих судьба *эпиптеригоида*. Функциональное значение этой кости первичной верхней челюсти у ящериц связано с внутричерепной подвижностью, которой у млекопитающих нет. У сумчатых и плацентарных млекопитающих эпиптеригоид в виде так называемой **крылоклиновидной** кости (*alisphenoideum*) используется для дополнительного укрепления боковой стенки черепа, что особенно южно в связи с колоссальным разрастанием головного мозга (повышением уровня церебрализации). У однопроходных эту роль выполняет новообразование – особая костная пластинка, рано срастающаяся с ушной костью (которая здесь едва ли гомологична конкретным окостенениям слуховой капсулы зауропсид и потому именуется просто околоушной костью – *perioticum*).

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

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

2.6. КИНЕТИЗМ ЧЕРЕПА ТЕТРАПОД

Этот термин предложен Я. Верслюисом (1910) для стегоцефалов и зауропсид, но позже его пытались применить и в отношении рыб, говорили о нейрокинетизме (подвижность в пределах нейрокраниума), спланхнокинетизме (внутренние движения спланхнокраниума). Под **кинетизмом** черепа понимают подвижность верхней челюсти, входящей в так называемый **челюстной** (максиллярный) «сегмент», относительно **затылочного** (окципитального) «сегмента», основу которого составляет костная черепная коробка (затылочные, ушные, клиновидные кости). Движение верхней челюсти вверх и вперед называется **протракцией**, обратное – **ретракцией**.

Варианты внутричерепной подвижности классифицируются по расположению гибкой зоны дерматокраниума, разделяющей упомянутые выше «сегменты» (рис. 22). Исходным типом считает **метакинетизм**, при котором гибкая зона нахо-

дится в крайнем каудальном положении – между задним краем крыши черепа и затылком. Дерматокраниум вместе с верхней челюстью поднимается и опускается, поворачиваясь относительно проходящей в этой области поперечной оси. Такой тип кинетизма черепа характерен для древних амфибий и гаттерии.

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

По-видимому, вторичная утрата ящерицами квадратно-скуловой кости и тем самым нижней скуловой дуги связана как раз с характерной для, их черепа **мезокинетической** подвижностью (как компонентом амфикинетизма). **Мезокинетизм** в чистом виде установлен у некоторых змей, черепная коробка которых имеет гибкую зону в области глазниц (предлобные кости входят в максиллярный «сегмент»).

В отношении внутричерепной подвижности змей распространен другой термин – **гиперкинетизм**, который отражает беспрецедентно широкий размах независимой продольной подвижности правой и левой половинок черепа. Эта подвижность используется при заглатывании добычи. Половинки челюстного аппарата работают поочередно: одной змея втаскивает добычу в глубь зева, а другая половинка в это время раскрывается и выносится вперед для нового захвата. У ядовитых змей несколько меньшей по размаху протракцией обеспечивается поворот качающейся верхнечелюстной кости для приведения сидящего на ней ядовитого зуба в рабочее положение.

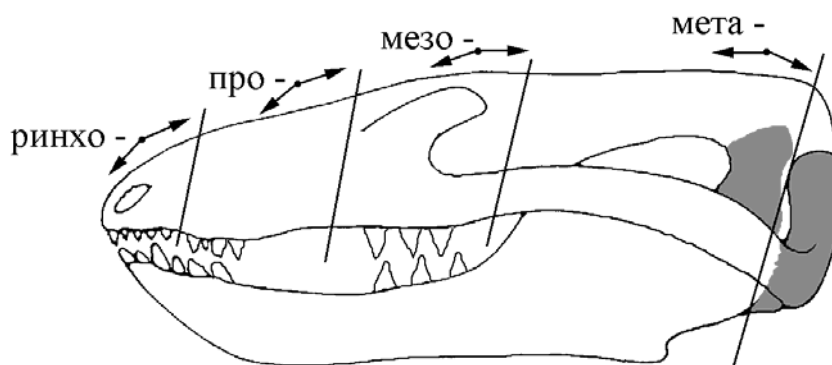


Рис. 22. Примеры кинетичности черепа у тетрапод. Приставками на рисунке обозначены названия гибких кинетических зон. Серым цветом закрашен затылочный «сегмент», ему противопоставляется челюстной «сегмент» (на рисунке не закрашен).

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

тизм, при котором гибкость локализуется в пределах надклювья (rhynchos – клюв). Гибкая зона крыши располагается фактически не в крыше черепа, а впереди от нее; иногда она растянута на всю длину костной ноздри, захватывает предчелюстную кость (вторично непарную у птиц) и обычно также предчелюстные отростки носовых костей. Носовая перегородка в этом месте прерывается. Очевидно, это более примитивная форма кинетизма черепа птиц. Иногда ринхокинетическое надклювье достигает высокого уровня специализации, например у вальдшнепа, челюстной аппарат которого, кстати, первым привлек внимание морфологов. У него гибкая зона располагается на границе конечной трети надклювья, что позволяет ему раскрывать конец вонзенного на всю длину в землю клюва и схватывать там червей.

Во-вторых, это характерный для большинства птиц **прокинетизм** («передний кинетизм»), при котором гибкая зона образована почти исключительно носовыми костями при самом основании верхней челюсти: Межглазничная перегородка в этом месте отделена от носовой перегородки широким окном – так называемой черепно-лицевой щелью. Прокинетизм выгоден тем, что верхняя челюсть при нем прочнее и приспособлена для сжимания добычи на всем протяжении клюва, а не только концом, как у большинства обладателей ринхокинетизма.

Интересен вопрос о биологической роли кинетизма черепа. Имеется целый список возможных выгод подвижности верхней челюсти: а) выгодно встречное ускорение челюстей; б) кинетизм позволяет прилаживать зубы к добыче и в) даже манипулировать с добычей; г) кинетизм обуславливает напряжение верхней челюсти на встречу нагрузке, компенсируя ее уступающую деформацию и тем самым помогая оптимальным образом эксплуатировать ажурный, облегченный череп; д) кинетизм позволяет амортизировать толчки, рывки добычи и т.п.

ГЛАВА 3. СКЕЛЕТ КОНЕЧНОСТЕЙ И ИХ ПОЯСОВ

Для позвоночных характерно наличие придатков тела, которые выполняют локомоторную функцию. У первичноводных позвоночных такими органами являются парные и непарные **плавники**, у наземных позвоночных – **пятипалые конечности**, у вторичноводных позвоночных – **ласты**.

3.1. НЕПАРНЫЕ ПЛАВНИКИ

Эмбрионально эти плавники развиваются (рис. 23) как **эктодермальная плавниковая складка**, внутри которой вселяется скелетогенная мезенхима из нервного гребня (**эктомезенхима**), первично несегментированная. Из миотомов сомитов в нее врастают мускульные почки, которые навязывают зачатку сегментации, стимулируя формирование из мезенхимы плавниковых лучей (radialia).



Рис. 23. Эмбриональные компоненты непарного плавника. Схема поперечного среза зародыша

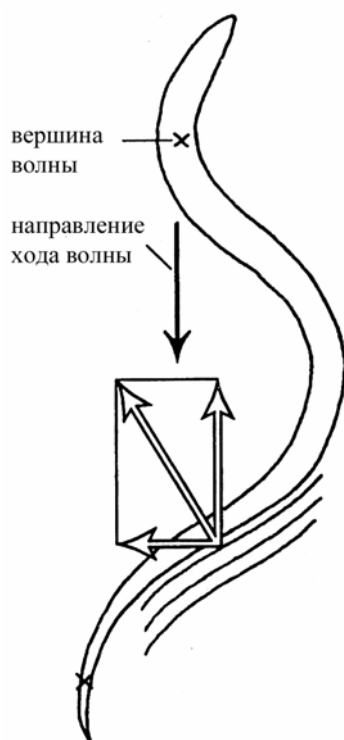


Рис. 24. Схема угревидного движителя, вид сверху. Источники тяги при ундуляционном плавании

Чтобы обсуждать значение непарных плавников, нужно привлечь некоторые сведения об **ундуляционном** плавании рыб, исходным вариантом которого считают угревидный движитель (рис. 24). Образованная боковыми изгибами тела локомоторная волна пробегает по нему спереди назад. Косо ориентированные участки тела смещаются назад, оттесняя воду. Вода сопротивляется и прилагает усилия к телу рыбы – перпендикулярно поверхности контакта (трение при малых скоростях несущественно). Косые усилия разлагаем по правилу параллелограмма на продольные и поперечные составляющие. Первые суммируются, образуя силу тяги, вторые взаимно нейтрализуются. Эффективность зависит от массы воды, с которой взаимодействует тело, и потому повышается при расширении силуэта непарными плавниками – непрерывной плавниковой каймой вдоль спины и вентральной кромки хвоста (позади анального отверстия или клоаки). Угревидный движитель используется медленными пловцами и мальками как более экономичный (малькам сильно мешает вязкость воды).

Специализация в быстром плавании сопровождалась во многих группах рыб формированием *скомброидного* движителя (рис. 25; название от слова *Scomber* – скумбрия). Это результат нескольких преобразований – уменьшения амплитуды локомоторной волны, увеличения скорости ее пробегания и расширения задней кромки плавниковой каймы; последнее привело к выделению хвостового плавника. У крайних форм серповидный хвост работает как машущее крыло.

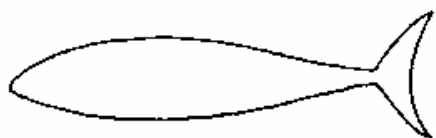


Рис. 25. Силуэт скомброидного пловца

После распада непрерывной плавниковой каймы из нее возникают три категории плавников. **Задний спинной** и **анальный** расширяют силуэт рыбы позади центра масс и действуют как стабилизаторы, подобно оперению стрелы. **Передний спинной** плавник расширяет силуэт впереди от центра масс и действует

в качестве дестабилизатора. Он повышает маневренность рыбы, помогая ей выполнять резкие повороты. У хищных колючеперых (окунеобразных) рыб плавниковые лучи переднего грудного плавника прочны, как "мачты" для передачи больших поперечных усилий при резких поворотах.

3.2. ХВОСТОВОЙ ПЛАВНИК

Существует старая типология, которая классифицирует известные варианты хвостового плавника по их конструкции (рис. 26).

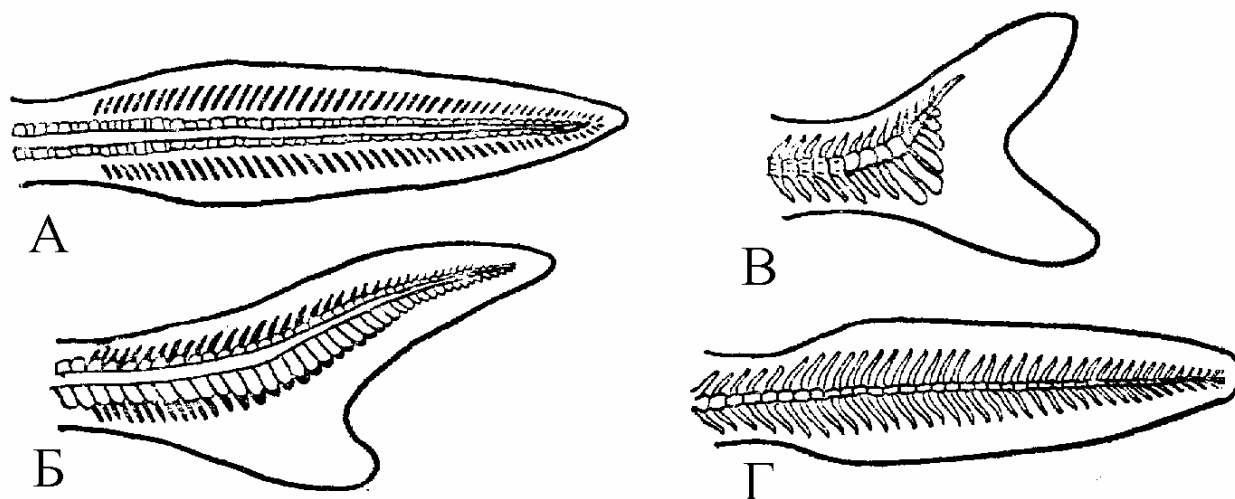


Рис. 26. Типы хвостовых плавников рыб: А – протоцеркальный, Б – гетероцеркальный, В – гомоцеркальный, Г – дифицеркальный

1. **Протоцеркальный** плавник – первично **равнолопастный** (для позвоночных это – *гипотетическая ранняя стадия*, у современных форм не встречается).

2. **Гетероцеркальный** плавник – внешне и внутренне **неравнолопастный**; характерен для многих вымерших бесчелюстных, панцирных рыб (Placodermi), акантод, акул, акул, а из лучеперых – для палеонисков и костнохрящевых, или хрящевых.

вых ганоидов. У акулы верхняя лопасть хвостового плавника крупнее (поскольку в нее заходит осевой скелет), но если иметь в виду соотношение кожных лопастей, то крупнее нижняя. Радиалии переименованы в дорсоспиналии и вентроспиналии. Последние у катрана сильно редуцированы и сращены с увеличенными гемальными дугами.

Значение гетероцеркии у акул состоит в компенсации избыточного веса. Механизм несложен: более крупная нижняя лопасть отгибается сопротивлением воды, слегка перекручивая весь плавник, и отбрасывает воду вниз, создавая компонент силы тяги, направленный вверх. У скоростных и крупных акул (последние могут достигать нейтральной плавучести благодаря жировому поплавку – печени) эта проблема несущественна, сила тяги, создаваемая нижней лопастью, направлена более или менее строго вперед, поскольку более круто изогнут хвостовой стебель (рис. 27, А) и этим как бы исправлена асимметрия плавника, внутреннее строение которого осталось типичным. Аналогичен хвостовой плавник ихтиозавра (рис. 27, Б), хотя его асимметрия противоположна акулей (она возникла в условиях избыточной плавучести).

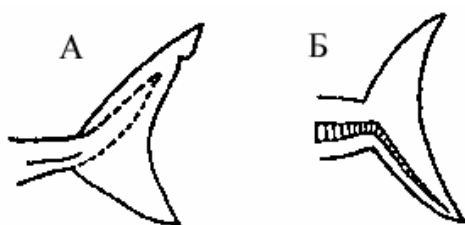


Рис. 27. Хвостовой плавник пелагической акулы (А) и ихтиозавра (Б)

3. **Гомоцеркальный** плавник, широко распространенный у костистых рыб, – это плавник, **равнолопастный** вторично и лишь внешне (при сохраняющейся дорсо-вентральной асимметрии скелета). Внешняя симметрия связана с отсутствием необходимости компенсировать избыточный вес – у этих рыб либо нейтральная плавучесть (плавательный пузырь), либо – у пелагических пловцов – высокая

скорость, при которой отрицательная плавучесть не мешает (многие из них вторично лишены пузыря). Исчезновение внешних следов асимметрии обусловлено тем, что в онтогенезе плавник возникает в виде единой кожной лопасти; мясистая лопасть сильно редуцирована, как и в других плавниках костистых рыб.

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

4. **Дифицеркальный** плавник вторично симметричен – как внешне, так и внутренне. Внутреннюю асимметрию, по-видимому, уничтожила имевшаяся в филогенезе стадия нитевидного плавника (угревидного движителя). Дифицеркальным плавником обладают двоякодышащие рыбы, латимерия и тресковые из костистых рыб.

3.3. ПАРНЫЕ КОНЕЧНОСТИ

Развитие парных конечностей (рис. 28) начинается с появления полого выпячивания **эктодермы** (это **плавниковая складка**, у наземных позвоночных – «**почка конечности**»). Клетки скелетогенной мезенхимы, заполняющие зачаток, выселяются из париетального листка боковой пластинки мезодермы, а мышечные зачатки вырастают сюда в виде почек от миотомов сомитов (у акул – по 2 на сегмент), обуславливая затем сегментацию скелетогенной мезенхимы. В плавниковой складке каждая почка делится на две – дорсальную и вентральную, что определяет раннее обособление дорсальной и вентральной мускулатуры. Оказалось, что по характеру развития парные плавники рыб очень близки к непарным. Потенциальной способностью образовывать конечность обладает стенка тела на узкой продольной полосе, которая тянется через все туловище. Опыты Б.И. Балинского по искусственной стимуляции образования добавочных конечностей у личинок тритона позволили ему в передней части туловища получить развитую конечность, но без пояса, а в задней – наоборот, почти нормальный таз с маленьким стерженьком вместо конечности.

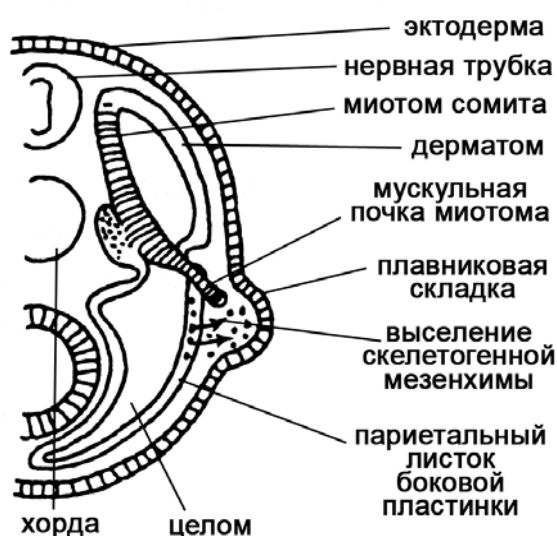


Рис. 28. Эмбриональные компоненты парной конечности. Схема поперечного среза зародыша.



Рис. 29. Развитие скелета плавника акулы

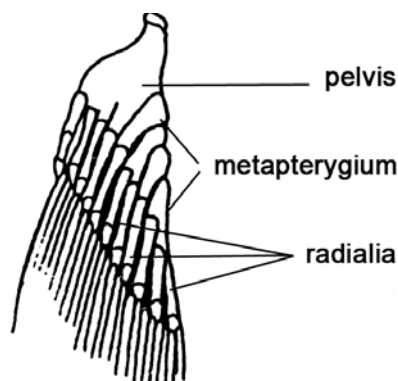


Рис. 30. Скелет брюшного плавника осетровой рыбы, вид снизу.

Развитие скелета плавников у рыб (рис. 29; данные А.Н. Северцова и С.Г. Крыжановского) начинается с посегментного сгущения мезенхимы, образующей зачатки **радиалий**. Позже от внутреннего конца каждой радиалии отделяется утолщенный членик – зачаток базального элемента; эти членики соединяются между собой, образуя членистый или единый стержень – **метаптеригиум**. Передние базалии – результат слияния радиалий. Тазовый пояс формируется из этого же материала, а плечевой развивается отдельно. В брюшном плавнике осетровых (рис. 30) членистый метаптеригиум плавно переходит в тазовый пояс (по-видимому, нечеткость их границы – результат вторичного упрощения).

3.4. ОБЗОР СТРОЕНИЯ ПАРНЫХ ПЛАВНИКОВ У СОВРЕМЕННЫХ РЫБ

У хрящевых рыб они состоят из двух лопастей – *мясистой* и *кожной*. Мясистая лопасть снабжена хрящевым скелетом. В грудном плавнике это 3 базальных хряща (basalia) – pro-, meso- и metapterygium, характеризующие собой так называемый *три-базальный* плавник (имеющийся, например у катрана). Палочковидные радиалии (radialia) примыкают к ним дистальнее, образуя несколько рядов. Брюшной плавник проще: его мясистая лопасть содержит один или два базальных хряща и один ряд радиальных. Кожная лопасть, укрепленная эластиновыми (или эластоидиновыми) нитями, у акул несколько крупнее мясистой, но у скатов, плавающих за счет активной ундуляции грудных плавников, они целиком представлены мясистой лопастью.

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

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

В плечевом поясе костных рыб доминирует так называемый *вторичный пояс*, относящийся к кожному панцирю. Он состоит из покровных окостенений: cleithrum, supracleithrum, posttemporale, у осетровых есть еще и ключица (clavicula). Этот покровный пояс соединяется верхним концом с черепом. Название «вторичный» некорректно, поскольку этот пояс, видимо, старше внутреннего «первичного». Последний обычно относительно невелик, может окостеневать, образуя лопатку и коракоид, к которым причленяется свободный плавник. Тазовый пояс – всегда только внутренний, у костистых рыб это пара костей в вентральной стенке тела.

В *стенобазальных* плавниках – плавниках с узким основанием – доминирует мясистая лопасть, способная к сложным движениям, к опоре на водные растения, на грунт и т.п. Основание сужено глубокой подмышечной вырезкой, скрывающей строго сегментальный характер плавника. Таковы, например, парные плавники мясистолапстных рыб – двоякодышащих (рис. 31, А) и латимерии, – а также многопера (рис. 31, Б; у него хорошо представлены обе лопасти).

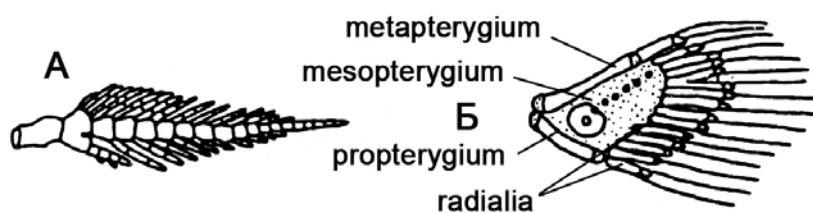


Рис. 31. Стенобазальные плавники:

А – двоякодышащей рыбы (*Epiceratodus*),
Б – многопера (*Polypterus*), вид сбоку.

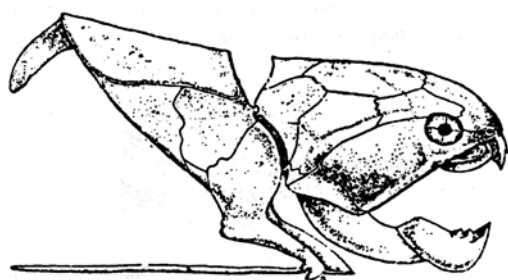


Рис. 32. Панцирь *Duncleosteus* (Arthrodira, Placodermi), вид сбоку (из Ромера).

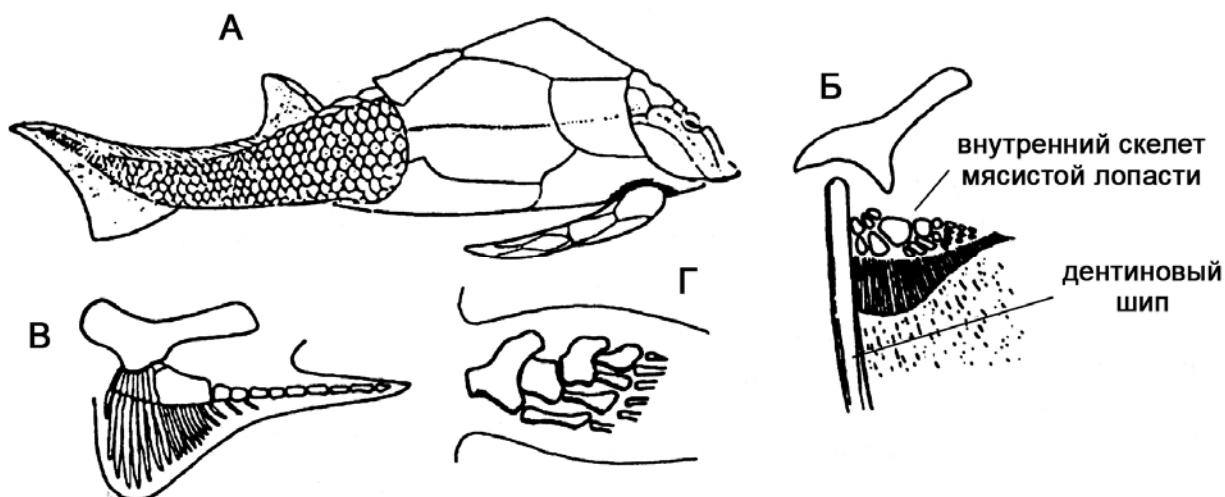


Рис. 33. Скелет грудного плавника некоторых костных рыб: А – антиарх (Antiarchi, Placodermi); Б – *Acanthodes* (по Уотсону), В – кладоселахии (Cladodonta), Г – кистеперой рыбы *Eusthenopteron* (Rhipidistia, Crossopterygii).

3.5. НЕКОТОРЫЕ СВЕДЕНИЯ О ПАРНЫХ ПЛАВНИКАХ ВЫМЕРШИХ ВОДНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

У **бесчелюстных** четко выраженных подвижных парных плавников не обнаружено, есть лишь их зачатки. Например, у телодуса на отпечатке верхней стороны тела оно сильно расширено позади головы, будто там имелись кожистые лопасти. У *Cephalaspis* допускают существование мягких лопастей позади каудолатеральных углов головного щита. Э. Стеншио нашел у него внутреннюю поперечную перегородку, которую счел аналогом плечевого пояса. У Anapsida назад от задних жаберных отверстий шли два конвергирующих ряда шипов.

Среди **панцирных рыб** (Placodermi) у Arthrodira (нектонных хищников) плавник своим скелетом напоминал трибазальный плавник акулы и имел мощно развитый "вторичный" плечевой пояс (рис. 32). У другой группы панцирников, бентосных Antiarchi, панцирь туловища был еще мощнее и неподвижно сращен с панцирем головы, свободный плавник также был закован в броню (рис. 33, А).

У **акантод** (Acanthodei) обсуждаемые плавники были представлены парными рядами дентиновых шипов (до 9 пар) с мягкой лопастью позади каждого. В одном случае известен ее внутренний скелет, также трибазального типа (рис. 33, Б).

У **кладоселахий**, в частности у Cladodus (рис. 33, В), плавник напоминает стадию развития плавника современной акулы, выглядит как отрезок продольной складки. У донных акул *Pleuracanthodii* скелет грудного плавника выглядел примерно, как у це-

ратода. У вымерших *кистеперых* рыб группы рипидистий (рис. 33, Г) плавник пригоден как прототип для выведения пятипалой конечности (у основания одна кость, затем две и т.д.); он может быть представлен как членистая ось с ветвями на одной стороне. В покровном плечевом поясе у рипидистий известен довольно полный набор окостенений; помимо ключицы (*clavicula*) внизу имеется еще и непарная кость – межключица (*interclavicula*).

3.6. ПРОБЛЕМА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПАРНЫХ ПЛАВНИКОВ

Теория К.Гегенбаура

Первая задача – найти первичный, наиболее древний тип плавника (*архиптеригий*), из которого можно было бы вывести остальные типы. Сначала К. Гегенбаур выдвинул представление об *унисериальном* (однорядном) архиптеригии (рис. 34, А), прототипом для которого служили – грудной и брюшной плавники акулы. Позже возникло представление о *бисериальном* (двухрядном) архиптеригии, организованному по образцу плавника двояко-дышащей рыбы цератода (триас). Унисериальный легко выводится из этого типа. Первичный плавник К. Гегенбаур выводил из жаберной перегородки, его скелет – из объединившихся жаберных лучей (ветвистые лучи встречаются, например, на подъязычной дуге катрана), а пояс – из висцеральной дуги (рис. 34).

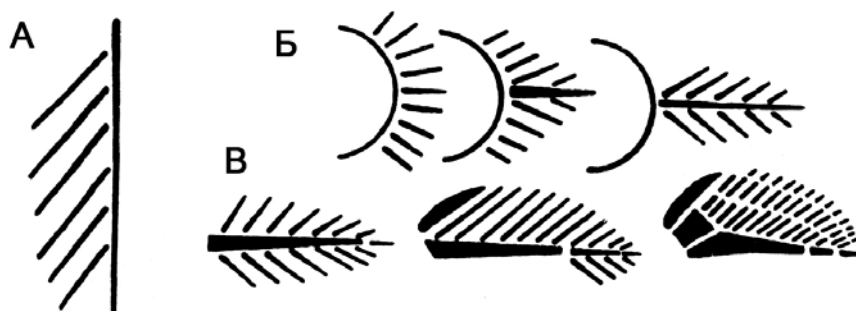


Рис. 34. К теории происхождения парных плавников, по Гегенбауру: А – унисериальный архиптеригий; Б – схема предполагаемого происхождения бисериального архиптеригия из жаберных лучей путем их конденсации; В – схема превращения бисериального архиптеригия в унисериальный (плавник акулы)

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

1. Жаберные перегородки вертикальны, а плавники исходно горизонтальны.
2. Брюшные плавники у примитивных рыб расположены далеко позади и лишь у высших рыб (окунеобразных) приближены к жаберному аппарату, что, исходя из теории Гегенбаура, следовало бы считать первичной картиной.

3. Мускулатура плавников развивается из миотомов сомитов (соматическая), иннервируется брюшными корешками, а мускулатура жаберных дуг (висцеральная) развивается из висцерального листка боковой пластинки и иннервируется жаберными головными нервами, гомологами спинных корешков. (Есть исключение – висцераль-

ный по происхождению трапецевидный мускул при плечевом поясе, но при тазовом такого нет.)

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

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

Исторический интерес обсуждаемая теория сохраняет до сих пор, потому что К. Гегенбаур построил хорошо продуманные ряды из известных в то время «морфологических состояний» и на этой основе создал правдоподобную версию, непригодность которой обнаружилась лишь вследствие накопления новых фактов.

Теория боковой складки (или теория эврибазального плавника)

Разработка этой теории связана с именами таких крупных эмбриологов, как Майварт и Бальфур. Затем ее поддержали А. Дорн и А.Н. Северцов. Главные предпосылки этой теории состояли в поразительном сходстве парных плавников с непарными и в метамерности самих парных плавников. Согласно этой теории последовательность эволюционных преобразований представляется в следующем виде. Сначала возникли вентролатеральные метаплевральные складки такого типа, как у ланцетника, выполнявшие роль килей. Но сплошные складки вступали в конфликт с ундуляционными движениями – морщились или должны были растягиваться при изгибании туловища, что привело к их распадению. При этом мог сохраниться целый ряд фрагментов (как у акантод); они были пригодны в качестве рулей глубины, особенно эффективных – крайние участки единой складки, которые и сохранились у большинства рыб. Так возникли эврибазальные парные плавники (в том числе трибазальные). Надвигавшаяся сзади вырезка отделяла от стенки тела рыбы каудальную часть плавника (лучи которой сохраняли опору на метаптеригиальной оси), увеличивая его подвижность и в конце концов превращая его в стенобазальный унисериальный архиптеригий. Бисериальный архиптеригий возникал вторично благодаря, так сказать, переполнению радиальных элементов через вершину метаптеригия на его первично медиальную сторону.

Теория Грегори

По мнению этого автора, плавники с широким основанием (как у кладоселахий) возникли в результате вторичного изменения, пример которого являют расширенные грудные плавники скатов. Стенобазальные плавники также вторичны, это продукт редукции базальных элементов. А истинно первичный тип представлен трибазальным плавником акульского типа. Такому плавнику предшествовал дентиновый шип (как у Anapsida из бесчелюстных). Предполагается, что образовавшие ряд шипы могли совместно действовать в качестве единого пассивного кия (их объединяет пограничный слой обтекающего потока). После этого установилась связь шипов с миомерами, что сделало киль активно подвижным (меняющим ориентацию). Затем за счет разрастания мышц позади каждого шипа образовалась складка и в ней – внутренний скелет по типу трибазального, как у акантод. Эта теория интересна оригинальным подходом к построению морфологического ряда – от такого обычного атрибута плавника, как шип. Но последний, притом весьма ответственный этап (разрастание мышц) представляется абсолютно искусственным, чисто умозрительным и нереальным, что дискредитирует эту теорию.

3.7. КОНЕЧНОСТИ ТЕТРАПОД

Общепризнано, что части скелета передней и задней конечностей взаимно гомологичны, гомодинамны¹, в связи с чем для них может быть сформулирована общая схема, архетип.

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

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

3.7.1. Передняя конечность

У амфибий в базиподиуме (рис. 39, А) обычны центральные кости двух категорий – проксимальные (*centrale proximale*) и дистальные, или просто медиальные (*s. distale, s. mediale*). У хвостатых амфибий слиты 1-я и 2-я карпальные дистальные кости. Часто редуцирован V палец (реже – и другие), возможно, это обусловлено тем, что при характерном для этой группы широко расставленном положении конечностей латеральные пальцы не достигают контакта с фунтом и нередко редуцируются как неэффективные.

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

У рептилий развит *интеркарпальный сустав*, который взял на себя сгибательно-разгибательную подвижность, возможно, в связи с тем, что предплечно-запястное сочленение «занято» специализацией в ротационной подвижности, добавление кото-

¹ Гомодинамия – сходство органов или частей, расположенных последовательно на продольной оси тела животного.

рой, по-видимому, было неизбежным вследствие характерной для этого класса широкой постановки конечностей.

В запястье у рептилий развита **гороховидная кость** (pisiforme), типичная также для млекопитающих. Существуют две версии ее происхождения. Во-первых, возможно, это остаток VI пальца (postminimus), а во-вторых, она могла возникнуть как сесамовидная кость (типа коленной чашки), поскольку всегда связана с конечным сухожилием одной из мышц предплечья – локтевого сгибателя запястья.

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

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

Довольно своеобразна по строению кисть крокодилов (рис. 35): она несет на себе следы глубоких преобразований, имевших место, по-видимому, у двуногих предков (частичная редукция, вытягивание базиподиума).

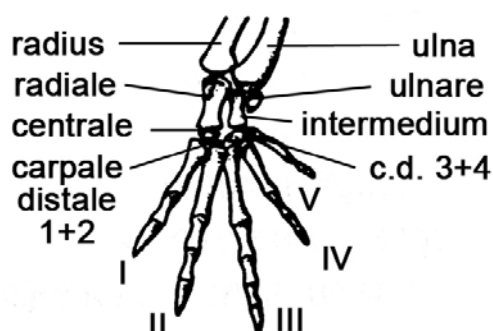


Рис. 35. Кисть крокодила

У птиц неясна нумерация пальцев. Более распространенная точка зрения присваивает им номера с I по III, но существует мнение, что это II – IV пальцы. В связи с разногласиями предложены имена для пальцев в обход номеров: **крылышковый**, **большой** и **малый**. Нередко встречаются когтевые фаланги на всех пальцах (например, у гусеобразных). Неясен состав проксимальных косточек запястья. Одна из версий такова: преаксиальная косточка – это radiale+intermedium, а задняя – ulnare+pisiforme.

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

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

3.7.2. Задняя конечность

Среди земноводных у хвостатых слиты 1-я и 2-я тарзальные дистальные кости. У бесхвостых кости голени слиты (причина та же, что и для предплечья), а tibiale и fibulare – вытянуты и образуют дополнительное звено в **многорычажной конечности-катапульте**.

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

Икроножные мышцы крепятся к 5-й плюсневой кости латеральное интертарзального сустава, а потому не так сгибают его, как поворачивают стопу пальцами наружу (отводят) – таково движение толчка при широко расставленной постановке конечностей.

Фаланговая формула: 2–3–4–5–4. Четыре первых пальца выстроены так, что все достают до фунта, а V палец противопоставляется им и участвует в обхватывании ветвей – аналогично I пальцу человеческой руки. Налицо коленная чашка – сесамовидная кость (образующаяся в толще сухожилия).

Для птиц, как и для рептилий, характерен интертарзальный сустав. Произошло срастание костей с образованием tibiotarsus и tarsometatarsus (**цевки**). Последнее, как и в других случаях, повышает удельную прочность стопы (при той же массе). Далее, произошла частичная редукция малой берцовой кости, проксимальный конец которой развит хорошо – он стабилизирован своим участием в сочленении с бедренной костью.

Ротулярный отросток тибиотарзуса у поганок и гагар (рис. 36) эффективно увеличивает место для размещения икроножной мышцы. При этом ответственную роль играет не величина поверхности для крепления; как нередко думают, а объем, в данном случае дополнительно выкроенный за счет длины (чтобы мышца не была слишком толстой: по мере приближения к шаровидной форме должно повышаться внутреннее давление в мышце с неизбежными помехами кровообращению).



Рис. 36. Схема скелета левой голени гагары, вид слева.

У млекопитающих, в отличие от зауропсид, имеется **голеностопный сустав** (его присутствие, вероятно, сопряжено с ослаблением ротационного компонента подвижности вследствие **парасагиттальной ориентации конечности**). Пяточная кость (*calcaneum*) возникла из *fibulare*, т.е. из латеральной кости стопы. В этом можно видеть аналогию ящерицам, однако у млекопитающих пяточный бугор вторично занимает вентральное положение, благодаря чему прикрепляющаяся на нем икроножная мышца осуществляет простое сгибание (с распрямлением) голеностопного сустава, без абдукции¹. Таранная кость (astragalus) – это продукт слияния intermedium и centrale, судьба tibiale неясна.

¹ Абдукция — (лат. abductio от abducere отводить) – отведение какой либо части тела от прямой линии, мысленно проводимой посредине тела.

3.8. ОБЗОР СТРОЕНИЯ ПОЯСОВ КОНЕЧНОСТЕЙ

3.8.1. Плечевой пояс

У хвостатых амфибий нет покровного («вторичного») пояса. Первичный состоит в основном из хряща. В нем имеется одно единственное окостенение (какое именно – под вопросом; называют его *scapulocoracoideum*). Пояс представлен двумя обособленными и взаимно подвижными половинками. Их вентральные горизонтально ориентированные (коракоидные) отделы налегают друг на друга; своим закругленным медиальным краем каждая скользит в специальном желобке прилегающей каудально грудины. Как установил И.С. Гамбарян (1990), во время движения, при опоре на одну из передних конечностей способность половинки пояса вместе с конечностью поворачиваться около вертикальной оси предотвращает необходимость укорочения напряженных мышц, которое неизбежно сопряжено с затратами энергии.

У бесхвостых амфибий в плечевом поясе представлены два замещающих окостенения – **коракоид** (*coracoideum*) и **лопатка** (*scapula*); имеются кости «вторичного» пояса (покровные). Это **клеитрум** (*cleithrum*; у жаб) и **ключица** (*clavicula*), налегающая на небольшой **прокоракоидный хрящ**. На ранних стадиях после метаморфоза заметно наложение вентральных отделов половинок пояса. Но у взрослых устанавливаются взаимный упор и прочное соединение коракоидов, поскольку передние конечности лягушек действуют синхронно и не выполняют поочередных шагов.

У рептилий в набор костей «вторичного» пояса входят **ключицы** (которые, правда, отсутствуют у крокодилов) и **надгрудинник**, или **межключица** (*episternum*, s. *interclavicula*). Коракоиды подвижно соединены с грудиной, имеется крупный **прокоракоидный хрящ**.

У черепах V-образная лопатка, имеющая такую форму из-за длинного **акромиального отростка**, подвешена концами обеих своих «ветвей» к панцирю и может поворачиваться около вертикальной оси. При этом она продольно перемещает плечевой сустав и тем самым удлиняет шаг, чем компенсируется ограниченная подвижность конечностей.

У птиц характерное срастание ключиц в **вилочку** (*furcula*) укрепляет каждую из них против ротации около своей длинной оси, делая надежным местом крепления грудной мышцы и прочной фасции. Мощные коракоиды получают высокую нагрузку на сжатие со стороны **грудной и надкоракоидной мышц**, их длина увеличивает предоставляемое этим мышцам пространство. Но длинные коракоиды выносят плечевые суставы далеко вперед и вверх, не оставляя места над ними для лопаток. Результат – саблевидная форма и продольная ориентация лопаток.

Требования свободы движений грудной клетки – для интенсивного дыхания – не допускают жесткости плечевого пояса, несмотря на необходимость его высокой прочности. Для него характерны не только подвижность коракоида относительно грудины (известная также у хвостатых амфибий и у рептилий), но и уникальная подвижность лопатки относительно коракоида в имеющемся между ними **синхондрозе** (соединении при помощи хряща).

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

Среди млекопитающих однопроходные имеют весьма полную и архаичную кон-

струкцию плечевого пояса (рис. 37) – как у древних синапсидных рептилий. Имеются две кости вторичного плечевого пояса (ключица, надгрудинник) и два коракоида (передний из них – *procoracoideum*).

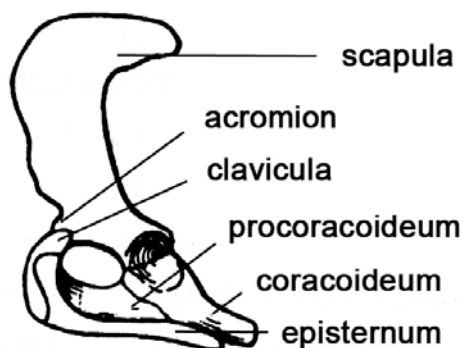


Рис. 37. Плечевой пояс утконоса, вид сбоку.

У сумчатых и плацентарных коракоиды редуцированы, остаток прирос к лопатке в виде одноименного отростка. У копытных, большинства хищных и многих зайцеобразных редуцирована также и ключица. Это следствие подгонки конструкции передней конечности млекопитающих под некую оптимальную для парасагиттальной конечности схему. Такая Z-образная трехзвенная конечность характерна для типичных млекопитающих (как передние, так и задние конечности) и птиц (задние конечности).

Упомянутая подгонка достигнута за счет функционального уподобления лопатки бедру, что выразилось в нескольких преобразованиях (работы А.Н. Кузнецова, 1985-1995). Во-первых, она освобождена от связи с грудиной ценой утраты коракоида, а нередко и ключицы. После этого плечевой сустав сравним с коленным. Во-вторых, форма лопатки усложнена из-за гипертрофии мышц в связи с потребностью в активном разгибании плечевого сустава – **протракции плеча** (т.е. в его повороте вперед). У рептилий с выступающими вбок локтями ее заменяла потребность в аддукции (повороте в медиальном направлении), которую обеспечивали грудная и надкоракоидная мышцы.

3.8.2. Тазовый пояс

Среди амфибии у карбонового *Eogyrinus* восходящий – **подвздошный** – отдел таза налегал на ребра подобно лопатке (в этом видна предпосылка к приобретению ребрами посреднической роли в крестцовом сочленении). У хвостатых земноводных в тазовом поясе существуют два окостенения – **подвздошная** кость и **седалищная**, а **лобковой** кости нет, соответствующий отдел пояса образован хрящом. Бесхвостым присущи те же окостенения, но форма своеобразна. Во-первых, медиально сближены вертлужные впадины (это центрирует силу толчка), что привело к утрате горизонтальной тазовой пластинки. Во-вторых, вытянутая подвздошная кость образует дополнительный рычаг катапульти благодаря подвижности крестцового сочленения и присутствию специальной мышцы.

У рептилий добавлена лобковая кость. Подвздошная кость у ящериц наклонена назад, возможно, для эффективного противодействия в качестве упора главной нагружающей крестцовое сочленение силе: сильнейшая толчковая мышца задней конечности, расположенная в хвосте, угрожает «сорвать» таз именно по направлению назад с его позиции на позвоночнике.

У птицетазовых динозавров, в отличие от ящеротазовых, лобковая кость двуветвиста; задняя ветвь сильно отклонена каудально, и она нередко крупнее передней, что придает тазу сходство с птичьим. Возможно, этот вариант связан с двуногостью и переходом конечностей из широко расставленного положения в парасагиттальное. В этом случае лобковая кость, вероятно, переносит назад место отхождения важных

мышц-аддукторов, утративших топографические предпосылки к эффективному функционированию. В результате новой ориентации они могли стать эффективными **ретракторами** бедра.

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

Птицы приобрели **открытый таз**, который потерял кольцевидную конструкцию в связи с откладкой крупных яиц. **Лобковый симфиз** образовался вторично (задние концы лобковых костей срослись вентральнее клоаки) только у одной птицы, причем самой крупной из современных – у африканского страуса, яйца которого в сравнении с массой тела невелики. У него же, по-видимому, максимальна функциональная потребность во взаимном укреплении половинок таза в связи с высокой адаптацией к бегу. У всех птиц этой потребностью, видимо, обусловлена уникальная длина подвздошной кости, на большом протяжении соединенной с позвоночником (со **сложным крестцом**).

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

3.9. ПРОБЛЕМА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПЯТИПАЛОЙ КОНЕЧНОСТИ

Прежде всего, достойны упоминания некоторые ранние гипотезы. К. Гегенбаур разработал принцип выведения наземной конечности из уни-сериального архиптеригия, нашел способ представить ее в виде членистой оси с одним рядом боковых лучей. Трудность состоит в том, что этот способ предусматривает, по крайней мере, два формально равноценных варианта. Из них самый перспективный, как мы теперь понимаем, таков (рис. 38): **членистая ось** – humerus, ulna, ulnare и т.д., включая V палец; **первый боковой луч** – radius, radiale, centrale и I палец; **второй луч** – intermedium, centrale и далее, включая II палец и т.д. Но членистую ось можно проводить по-разному, сам К. Гегенбаур испробовал только два из возможных вариантов. Выбор варианта – отдельная проблема.

В теории Х. Клаач (1896) эволюционной интерпретации подвергнут грудной плавник многопера (рис. 31, Б). Она выводит **предплечье** наземной конечности из **про-** и **метантеригия**, **плечевую** кость – из их отделившихся и взаимно объединенных проксимальных концов. Базиподиум рассматривается как продукт распада сместившейся дистально пластинки **мезоптеригия**, пальцы выводятся из **радиалий**. Весьма искусственное построение, оправданное недостатком данных: плавник рипидистий тогда еще не был известен.

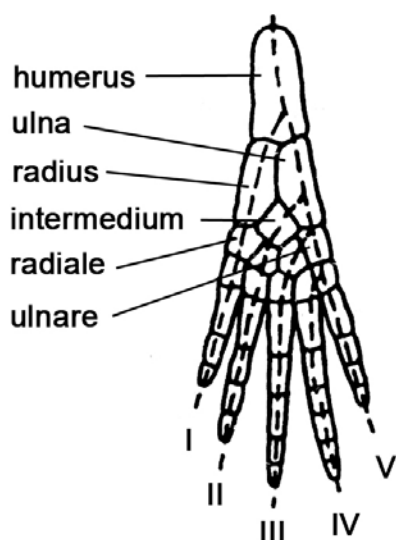


Рис. 38. Интерпретация наземной конечности в виде унисериального архиптеригия.

К. Рабль (1906) построил сравнительно-анатомический ряд, в начале которого стоит жгутообразный плавник американской двояко дышащей рыбы *Lepidosiren* (одна лишь членистая ось). По мысли автора – исходной является однопалая конечность. Продолжение ряда образуют вторичноводные амфибии с неполным числом пальцев: *Proteus*, *Amphiuma*, *Siren*, *Necturus*, *Siredon*. В своем возражении К. Раблю И.И. Шмальгаузен подчеркивает, что по данным эмбриогенеза этих амфибий недостающие пальцы редуцированы вторично (т.е. их предки имели больше пальцев).

Российские ученые А.Н. Северцов и И.И. Шмальгаузен приняли общий подход К. Гегенбаура, используя в качестве исходного унисериального архиптеригия уже открытый тогда плавник кистеперых рыб – *рипидистии* (рис. 33, Г).

Они считали, что исходная схема конечности имела не менее 7 лучей и включала более многочисленные элементы базиподиума, чем встречаются у современных тетрапод. Таково представление И.И. Шмальгаузена (1915) об архихиридии (т.е. древней пятерне, рис. 39, А), помимо которого он допускал существование переходной стадии между плавником и наземной конечностью – *птеригохиридия* (рис. 39, Б). Развитие конечностей не дает надежных указаний на положение членистой оси: по данным А.Н. Северцова (1908), у геккона ускоренно развивается постаксиальный край (лидирует IV палец), по свидетельству И.И. Шмальгаузена (1915), у хвостатых амфибий – преаксиальный край. Оба варианта, возможно, связаны с функциональными требованиями, зависящими от косой (с приподнятым латеральным краем) постановки *аутоподиев* на грунт вследствие широко расставленного положения конечностей (см. ниже). Далее, И.И. Шмальгаузен обнаружил *радиальное расположение* зачатков базиподиума, в котором усматривал наследие рыбообразных предков и сильный довод против теории Клаач: при вторичном распадении *мезоптеригиальной пластинки* многопера радиальное расположение фрагментов возникнуть не могло.

А.Н. Дружинин (1933) обнаружил двуветвистость, вильчатость принципиальной схемы скелета плавников цератода (рис. 31, А), которая характерна также для зачаточной конечности хвостатых амфибий (по И.И. Шмальгаузену) и для плавника рипидистий (если иметь в виду его наиболее крупные компоненты). Постаксиальная ветвь вилки – *метаптеригиальная ось*, преаксиальная – самый крупный боковой луч, обычно также ветвящийся и несущий на конце несколько пальцев. Конечность предстает в виде вилки из двух ветвей – большей *постаксиальной* и меньшей *преаксиальной*. Еще более четко двуветвиста недавно найденная конечность мелкого эмболомерного стегоцефала *Tulerpeton* (рис. 40).

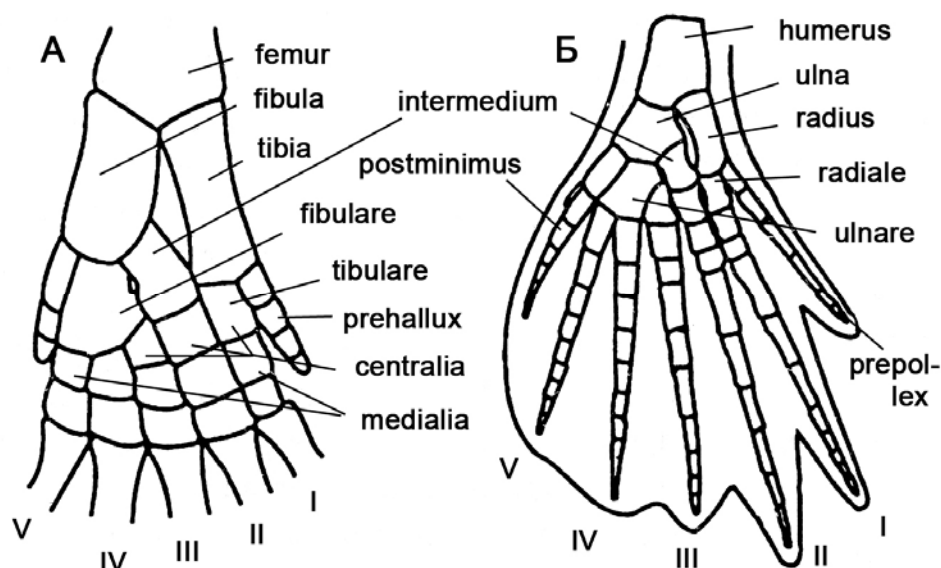


Рис. 39. Гипотетические ранние варианты строения парных конечностей тетрапод, по И.И. Шмальгаузену: А – архихиридий (предполагаемая исходная схема) задней конечности; Б – птеригохиридий (переходная стадия от грудного плавника).

Интересен вопрос о **положении членистой оси** в схеме пятипалой конечности. Обсуждались два альтернативных варианта – либо эта ось проходит постаксиально (рис. 41, А, Грегори, Шмальгаузен), либо она расположена преаксиально (рис. 41, Б, Ромер). А. Ромер руководствовался следующими мотивами. Судя по аналогии с современными костными рыбами, грудной плавник у рипидистий, в противоположность брюшному, был обращен велярной стороной наружу, и его надо сопоставлять с пятипалой конечностью в соответствующей позе (при этом I палец должен располагаться дорсально, как на рис. 41, Б). Представление о различном положении плавников у рипидистий подтверждается разницей во взаиморасположении мест крепления дорсальных и вентральных мышц на поясах у низших тетрапод. Эти места крепления реконструированы А. Ромером по рельефу костей. Как видно на рис. 42, на плечевом поясе вентральная мускулатура сильно сдвинута вперед, а на тазовом – назад.

Это предполагаемое резкое различие между плавниками удивительным образом совпадает с разницей передних и задних конечностей у низших тетрапод, чем подтверждается его реальность. Во-первых, вентральная вращательная подвижность в передней конечности свойственна среднему суставу (локтевому), а в задней – дистальному (голеностопному); во-вторых, в задней конечности дорсальная поверхность бедра плавно переходит на голень, а в передней конечности дорсальные поверхности плеча и предплечья разорваны (конечность перекручена). А. Ромер разработал внутренне логичное и правдоподобное представление о процессе постановки конечностей рипидистий на грунт, объясняющее их морфологические особенности, характерные для тетрапод. В случае брюшного плавника наступали отведение вбок и сгибание с образованием коленного и голеностопного суставов. Пальцы отчасти поворачивались вперед путем ротации голеностопного сустава, но ставились на грунт косо (рис. 43). Латеральные пальцы у древних амфибий нередко редуцировались, у рептилий – наоборот, удлиннились (этому соответствует их фаланговая формула: число фаланг в пальцах от I к IV последовательно нарастает). У млекопитающих вперед повернулось бедро (а значит, и вся конечность).

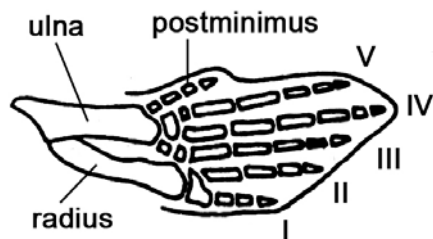


Рис. 40. Предплечье и кисть *Tulerpeton* (по Кузнецову и Лебедеву).

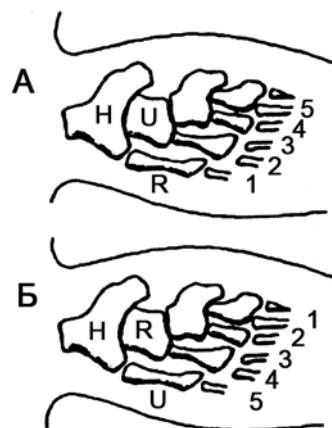


Рис. 41. Варианты проведения метаптеригиальной оси в скелете грудного плавника рипидистий: А – по Грегори, Б – по Ромеру.

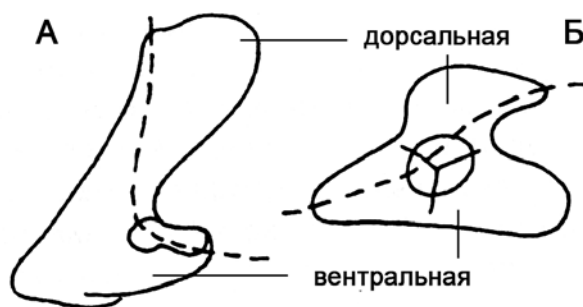


Рис. 42. Границы областей крепления дорсальной и вентральной мускулатуры конечностей на плечевом (А) и тазовом (Б) поясах стегоцефалов (по Ромеру и Бэрну).

Для грудного плавника такое движение было бы неприемлемо, так как оно поставило бы кисть на фунт тыльной стороной. Понадобилось перекручивание внутрь предплечья с образованием торчащего назад локтя; при этом кисть легла пальцами вперед, ее ротации не понадобилось. Гипотеза А. Ромера имеет одно неприятное побочное следствие: передняя и задняя конечность построены по-разному, передняя – в соответствии с рис. 41, А, а задняя – с рис. 41, Б.



Рис. 43. Контакт кисти с грунтом при широкой боковой постановке конечностей у стегоцефала (А) и ящерицы (Б)

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

Оригинальную теорию предложили У. Грегори и Х. Рейвн (1941). Прежде всего, они исходили из того, что грудной плавник рипидистий располагался волярной стороной внутрь. Благодаря этому, как они полагали, образование локтя при постановке

на грунт должно было идти без перекручивания – исключительно за счет сгибания исходного плавника в плоскости. Кроме того, их внимание привлекло запястье *Eryops* (рис. 44), из особенностей расположения косточек в котором они надеялись извлечь информацию о примитивном состоянии. Далее У. Грегори и Х. Рейвн сделали несколько допущений. Во-первых, что сгибание плавника в плоскости сопровождалось редукцией преаксиальных лучей, за исключением первого. Во-вторых, в запястье *Eryops* они выделили направленный в промежуток между I и II пальцами косой ряд косточек, который приняли за продолжение метаптеригиальной («мезомеральной») оси. Наконец, в-третьих, они предположили, что пястные кости и пальцы с II по V образовались заново по постаксиальному краю кисти за счет дифференцировки мускульной каймы. Этот морфогенетический компонент теории, как и в выдвинутой У. Грегори теории происхождения парных плавников, представляется искусственным. Существенную ясность в эти вопросы внесли исследования Дж. Ракофа (1980), который препарировал скелет грудного плавника у вновь найденной рипидистий *Sterropterygion*. У этого экземпляра грудной плавник, судя по прекрасно сохранившемуся чешуйному покрову, находится в естественной позе и бесспорно обращен волярной стороной наружу. Но при этом, как оказалось после снятия чешуи, боковые лучи направлены вверх, а не вниз, как на образцах, из которых исходил А. Ромер (невозможно было судить, насколько эта позиция естественна, поскольку стенобазальные плавники считались очень подвижными). Тем самым снимаются противоречия теории Ромера, но отпадает и принятое им положение метаптеригиальной оси. Специфические отростки постаксиального края скелета плавника (члеников метаптеригиальной оси), по мнению Дж. Ракофа, дают место для крепления мышц-ротаторов и служат индикаторами ротационной подвижности. Эти отростки по-разному распределены в грудном и брюшном плавниках (рис. 45): в грудном – на 1-м и 3-м члениках, в брюшном – на 2-м и 3-м. Отсюда можно заключить, что ротационная подвижность распределена согласно ожиданиям А. Ромера (в локтевом и голеностопном суставах).

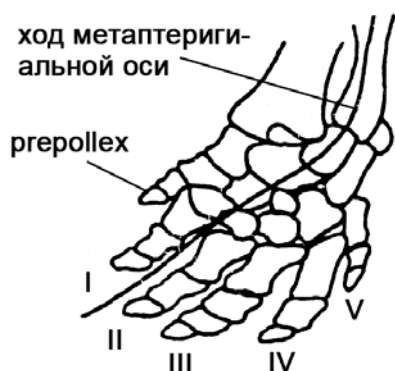


Рис 44. Скелет кисти *Eryops* (из Грегори и Рейвна).

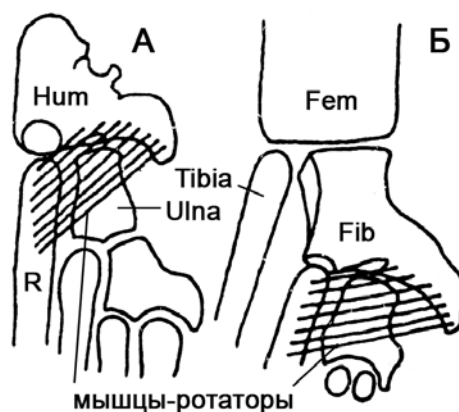


Рис. 45. Скелет плавников рипидистий *Sterropterygion brandei*: А – грудного, Б – брюшного (по Ракофу).

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

двигаются так называемыми симметричными походками типа рыси, при которых тело опирается в основном на две диагонально расположенные конечности (левую переднюю и правую заднюю или наоборот). На ходу по мере перемещения центра масс относительно опорных лапок плавно изменяется нагрузка каждой конечности. Понятно, что передняя конечность максимально приближена к проекции центра масс и потому наиболее нагружена в конце своего шага (рис. 46, А), а задняя конечность – в начале (рис. 46, Б). Благодаря характерному повороту локтевого и коленного суставов предплечье и голень именно в этот момент приближаются к вертикальной ориентации, что позволяет конечностям достичь максимальной "грузоподъемности". Пальцы обеих конечностей для лучшего сцепления с неровностями фунта поворачиваются вперед: в задней конечности – вместе с коленом, а в передней – против поворота локтя (отсюда и перекручивание предплечья).

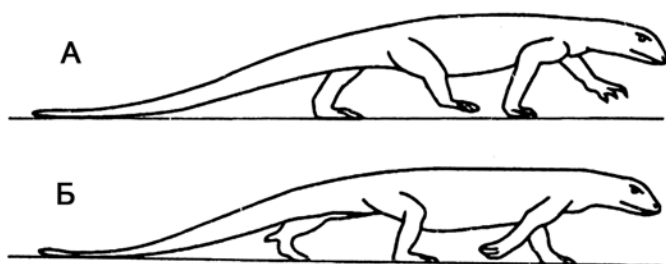


Рис 46. Стадии четвероногого движения ящерицы (комодского варана): А – максимально нагружена передняя конечность; Б – максимально нагружена задняя конечность. Объяснения см. в тексте.

3.10. НАЧАЛЬНЫЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ ПОЯСОВ КОНЕЧНОСТЕЙ

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

РАЗДЕЛ II ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ СКЕЛЕТНЫХ СИСТЕМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РАЗЛИЧНЫХ ГРУПП ПОЗВОНОЧНЫХ

ПОДТИП ПОЗВОНОЧНЫЕ – VERTEBRATA

РАЗДЕЛ БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ – CYCLOSTOMATA

Класс КРУГЛОРОТЫЕ – AGNATHA

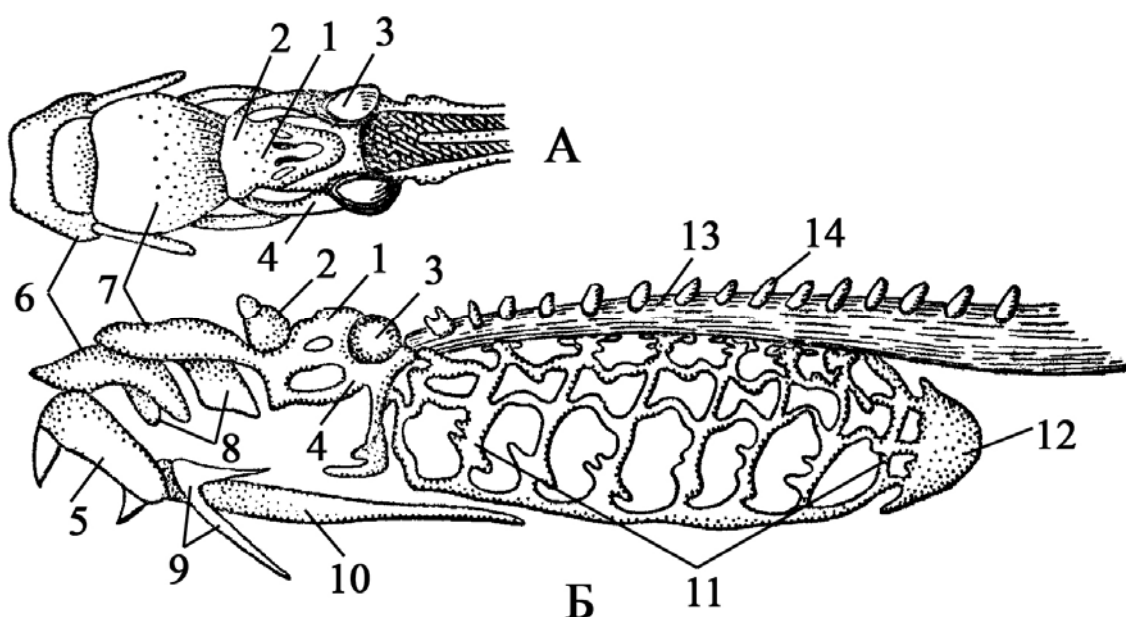


Рис. 47. Скелет миноги. А – вид сверху; Б — вид сбоку:

Мозговой череп:

- 1 – черепная коробка (neurocranium),
- 2 – обонятельная капсула (capsula olfactoria),
- 3 – слуховая капсула (capsula auditiva),
- 4 – подглазничная дуга (cartilage subocularis) .

Висцеральный череп:

- 5 – кольцевой хрящ (cartilago annularis),
- 6 – передний верхний хрящ (cartilago tectoria),
- 7 – задний верхний хрящ (cartilago trabecularis),
- 8 – боковые хрящи (cartilago lateralis, cartilago rhomboidea),
- 9 – палочковидные хрящи (cartilago spinosa),
- 10 – подъязычный хрящ (cartilago glossae c. gl.),
- 11 – околожаберная решетка (arcus branchialis),
- 12 – околосердечный хрящ (cartilago cardiobranchialis).

Осевой скелет:

- 13 – хорда (chorda dorsalis),
- 14 – верхние дуги (невральные хрящи) (arcus neuralis).

РАЗДЕЛ ЧЕЛЮСТНОРОТЫЕ – GNATHOSTOMATA

НАДКЛАСС РЫБЫ PISCES

Класс ХРЯЩЕВЫЕ РЫБЫ – AGNATHA

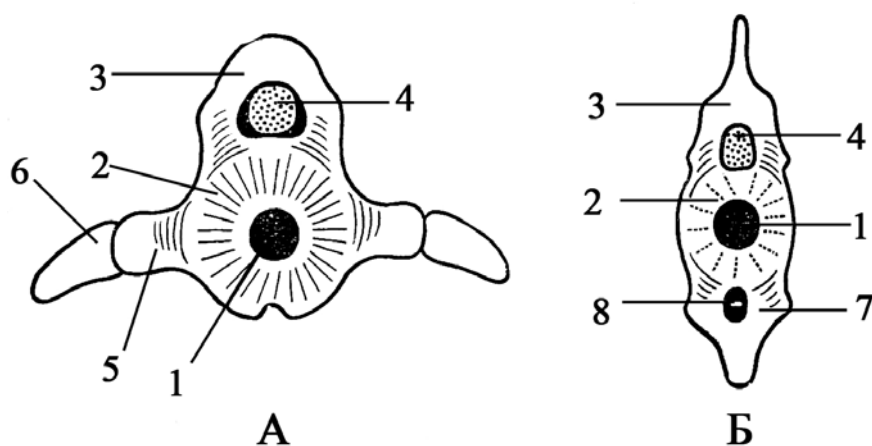


Рис. 48. Поперечный разрез позвонков акулы.

А – туловищный позвонок, Б – хвостовой позвонок:

1 – хорда (chorda dorsalis), 2 – тело позвонка (corpus vertebrae), 3 – верхняя дуга (arcus neuralis, arcus superior), 4 – спинной мозг (medulla spinalis), 5 – поперечный отросток (processus transversus), 6 – ребро (costa), 7 – нижняя дуга (arcus haemalis, arcus inferior), 8 – гемальный канал (arcus haemalis).

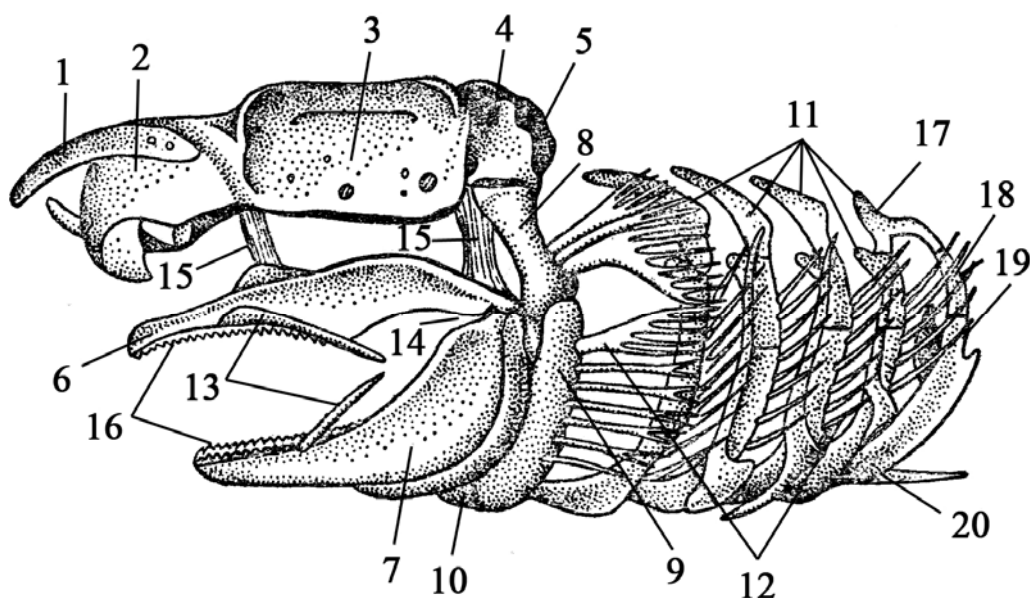


Рис. 49. Череп акулы:

Мозговой череп:

1 – рострум (rostrum), 2 – обонятельная капсула (capsula olfactoria), 3 – глазница (orbita), 4 – слуховой отдел (pars auditiva), 5 – затылочный отдел (pars occipitalea).

Висцеральный скелет:

6 – нёбно-квадратный хрящ (palato-quadratum),
 7 – меккелев хрящ (cartilago Meckeli), 8 – подвесок (hyomandibulare), 9 – гиод (hyoideum), 10 – копула подъязычной дуги (basi-hyale), 11 – жаберные дуги (I-V) (arcus branchialis), 12 – жаберные лучи (radius branchialis), 13 – губные хрящи (cartilago labialis), 14 – челюстной сустав (articulatio mandibularis), 15 – связка (fauces spiracularis), 16 – зубы (dens).

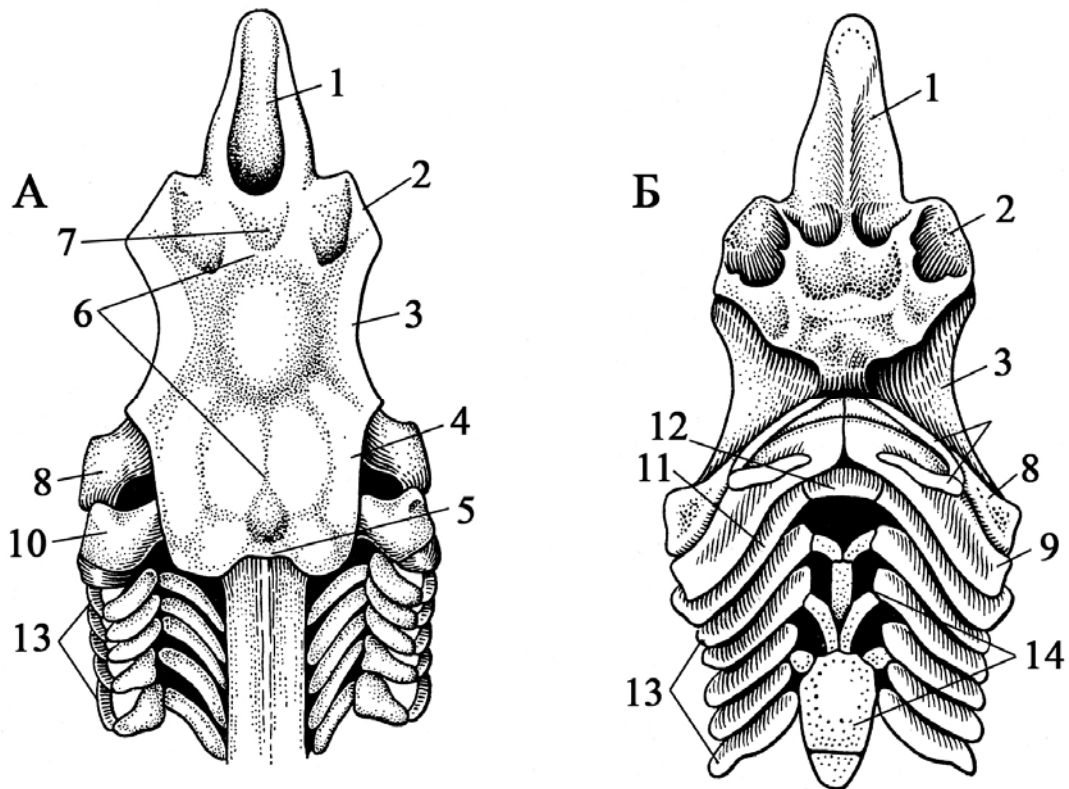


Рис. 50. Череп акулы. А – вид сверху; Б – вид снизу:

1 – рострум (rostrum), 2 – обонятельная капсула (capsula olfactoria), 3 – глазница (orbita), 4 – слуховой отдел (pars auditiva), 5 – затылочный отдел (pars occipitalea), 6 – крыша черепа (calvaria), 7 – фонтанель (fenestra basicranialis anterior), 8 – нёбно-квадратный хрящ (palato-quadratum), 9 – меккелев хрящ (cartilago Meckeli), 10 – подвесок (hyomandibulare), 11 – гиод (hyoideum), 12 – непарный элемент подъязычной дуги (basi-hyale), 13 – жаберные дуги (I-IV) (arcus branchialis), 14 – копулы жаберных дуг (basi-branchiale, s. copula), 15 – губные хрящи (cartilago labialis).

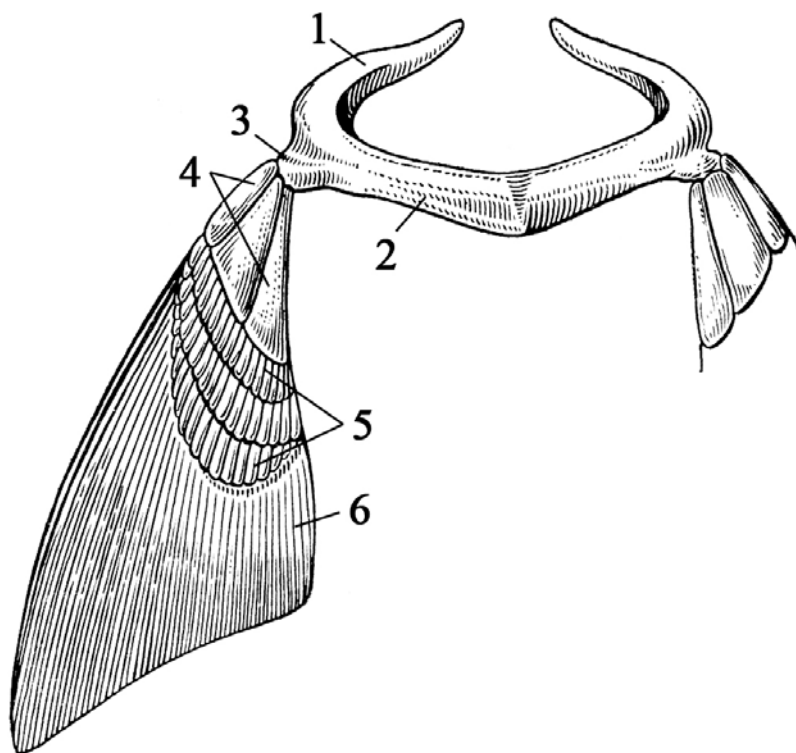


Рис. 51. Плечевой пояс и скелет грудного плавника (pinna thoracalis) акулы: 1 – лопаточный отдел плечевого пояса (pars scapularis), 2 – коракоидный отдел плечевого пояса (pars coracoidea), 3 – сочленовный вырост (processus articularis), 4 – базальные хрящи скелета грудного плавника (basalia), 5 – ряды радиальных хрящей (radialia), 6 – эластотрихии (elastotrichia).

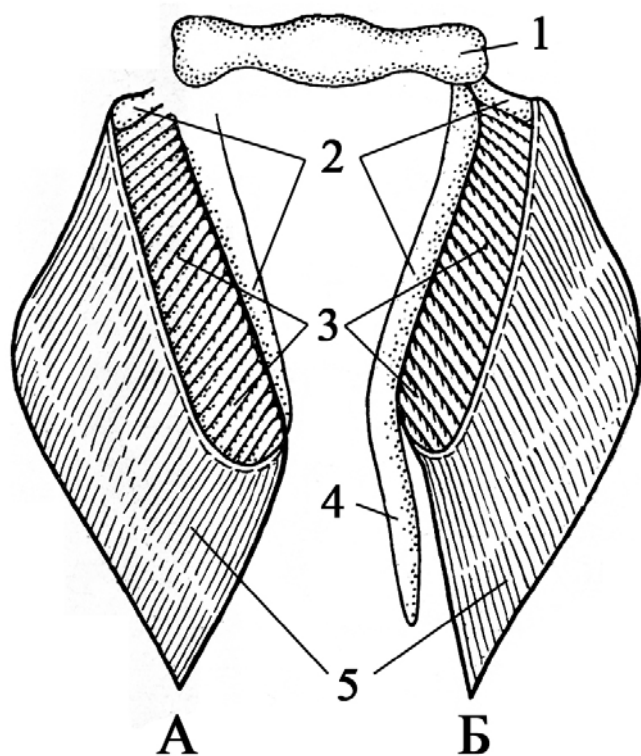


Рис. 52. Тазовый пояс и скелет брюшных плавников (pinna abdominalis) акулы. А – плавник самки; Б – плавник самца: 1 – тазовая пластинка (pelvis), 2 – базальный хрящ брюшного плавника (basalia), 3 – радиальные хрящи (radialia), 4 – копулятивный вырост базального хряща брюшного плавника самца (basipterygium), 5 – эластиновые нити (elastotrichia).

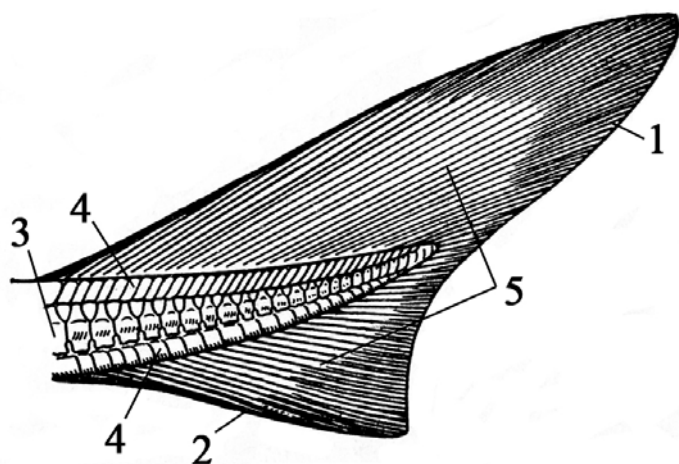


Рис. 53. Гетероцеркальный хвостовой плавник акулы:

- 1 – верхняя лопасть (lobus pinna caudalis superior),
- 2 – нижняя лопасть хвостового плавника (lobus pinna caudalis inferior),
- 3 – позвоночный столб (columna vertebralis),
- 4 – дорзоспинальные хрящи (dorsospinales),
- 5 – эластиновые нити (elastotrichia).

Класс *КОСТНЫЕ РЫБЫ – OSTEICHTHYES*

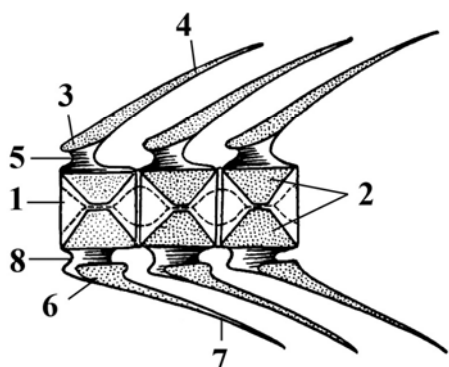


Рис. 54. Схема продольного разреза хвостового отдела позвоночника судака: 1 – редуцированная хорда (chorda), 2 – тело позвонка (corpus vertebrae), 3 – верхняя дуга (arcus neuralis, arcus superior), 4 – верхний остистый отросток (processus spinosus superior), 5 – канал для спинного мозга (canalis vertebralis), 6 – нижняя дуга (arcus haemalis, arcus inferior), 7 – нижний остистый отросток (processus spinosus inferior), 8 – гемальный канал (canalis haemalis).

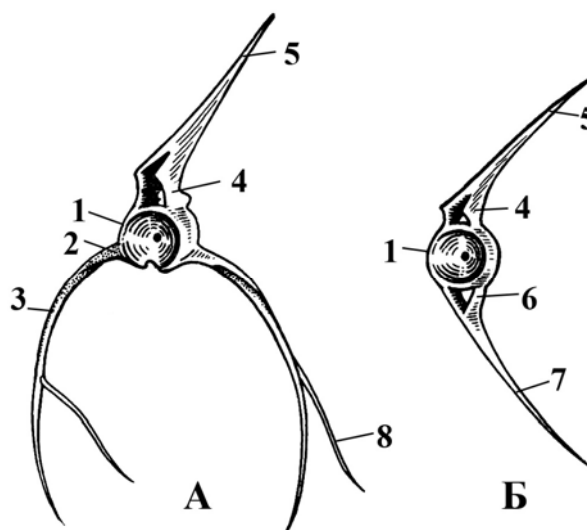


Рис. 55. Позвонки судака. А – туловищный позвонок; Б – хвостовой позвонок:

- 1 – тело позвонка (corpus vertebrae),
- 2 – поперечный отросток (processus transversus), 3 – ребро (costa), 4 – верхняя дуга (arcus neuralis, arcus superior),
- 5 – верхний остистый отросток (processus spinosus superior), 6 – нижняя дуга (arcus haemalis, arcus inferior),
- 7 – нижний остистый отросток (processus spinosus inferior), 8 – мышечная косточка (costa muscularis).

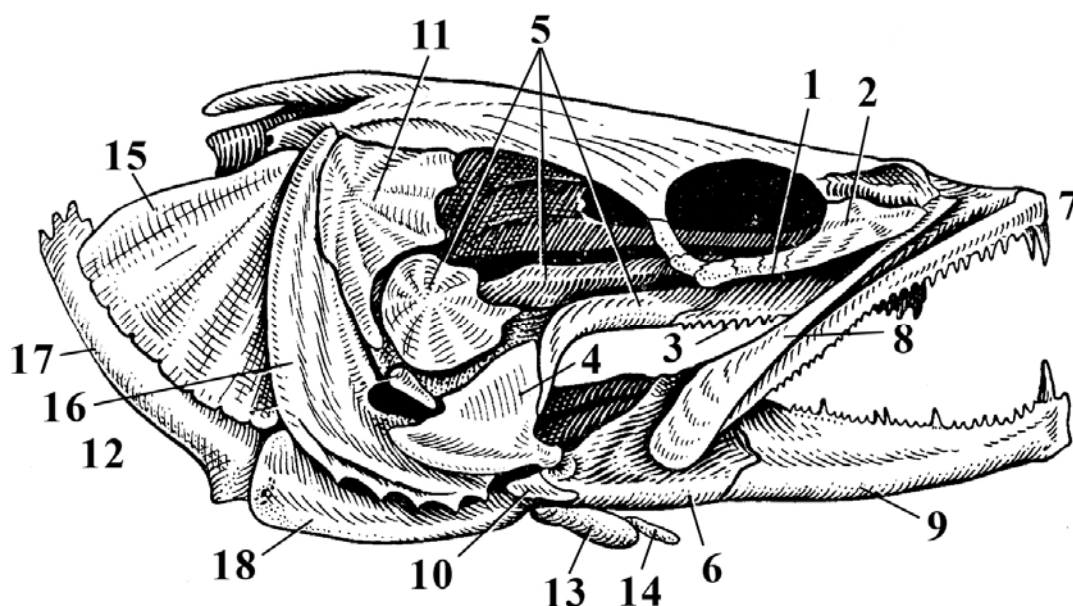


Рис. 56. Череп судака сбоку:

1 – окологлазничные кости (*ossa infraorbitalia*), 2 – слезная кость (*lacrimale*), 3 – нёбная кость (*palatinum*), 4 – квадратная кость (*quadratum*), 5 – крыловидные кости (*meta-, ecto- и entopterygoideum*), 6 – сочленовная кость (*articulare*), 7 – предчелюстная кость (*praemaxillare*), 8 – верхнечелюстная кость (*maxillare*), 9 – зубная кость (*dentale*), 10 – угловая кость (*angulare*), 11 – подвесок (*hyomandibulare*), 12 – симплектикум (*symplecticum*), 13 – гиоид (*hyoideum*), 14 – копула гиоида *corula*, s. *basi-hyale*), 15 – крышечная кость (*operculum*), 16 – предкрышечная кость (*praepoperculum*), 17 – подкрышечная кость (*suboperculum*), 18 – межкрышечная кость (*interoperculum*).

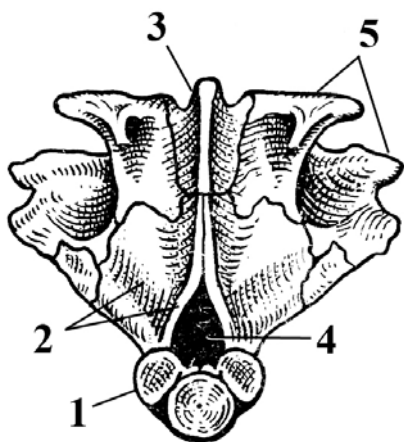


Рис. 57. Затылочный отдел осевого черепа судака:

1 – основная затылочная кость (*basioscapitale*), 2 – боковая затылочная кость (*occipitale laterale*), 3 – верхняя затылочная кость (*supraoccipitale*), 4 – затылочное отверстие (*foramen occipitale magnum*), 5 – ушные кости *ossa otici*).

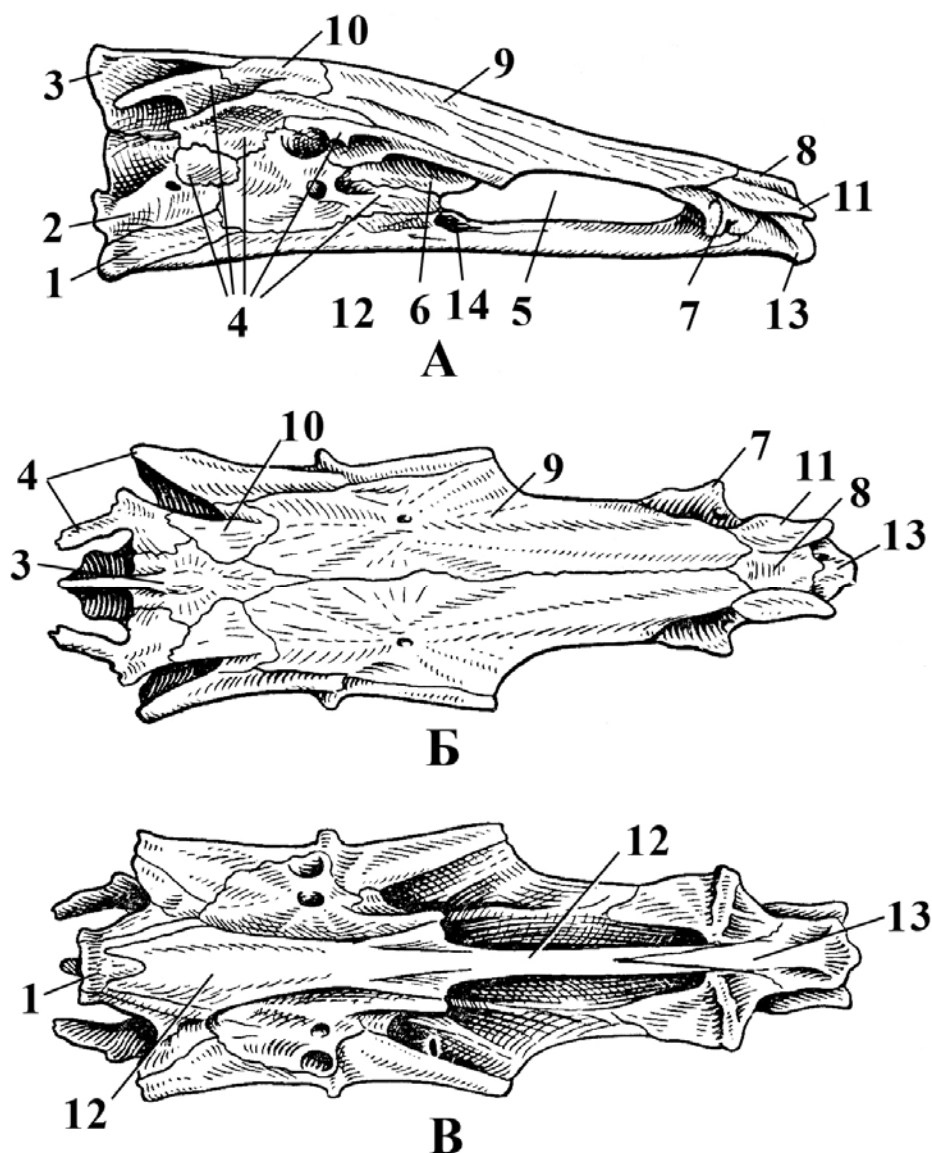


Рис. 58. Осевой (мозговой) череп судака. **А** – сбоку; **Б** – сверху; **В** – снизу:

1 – основная затылочная кость (*basioccipitale*), 2 – боковая затылочная кость (*occipitale laterale*), 3 – верхняя затылочная кость (*supraoccipitale*), 4 – ушные кости (*ossa otici*), 5 – глазница (*orbitalia*), 6 – боковая клиновидная кость (*laterosphenoideum*), 7 – боковая обонятельная кость (*ectoethmoideum*), 8 – средняя обонятельная кость (*mesethmoideum*), 9 – лобная кость (*frontale*), 10 – теменная кость (*parietale*), 11 – носовая кость (*nasale*), 12 – парасфеноид (*parasphenoideum*), 13 – сошник (*vomer*), 14 – основная клиновидная кость (*basisphenoideum*).

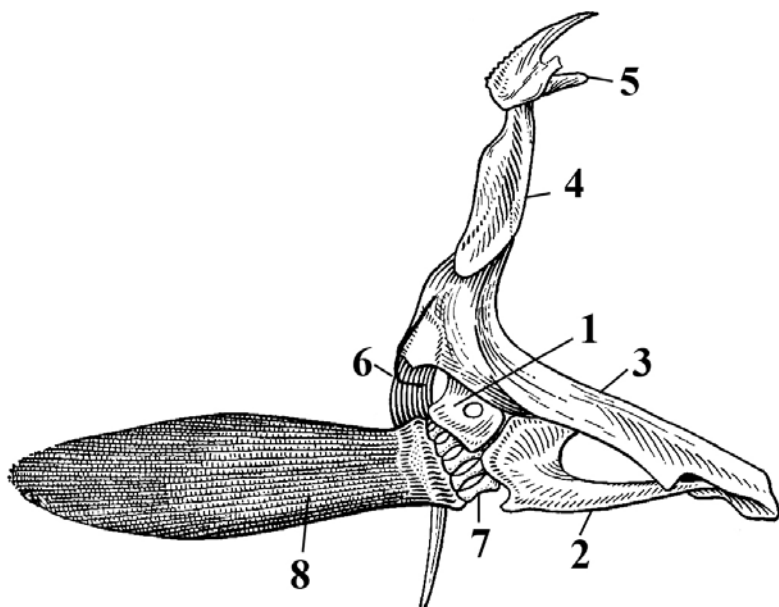


Рис. 59. Плечевой пояс и грудной плавник судака:

1 – лопатка (scapula), 2 – коракоид (coracoideum), 3 – клейтрум (cleithrum), 4 – над-клейтрум (supracleithrum), 5 – заднетеменная кость (posttemporale), 6 – заднеключичная кость (postcleithrum), 7 – радиалии (radialia), 8 – костные кожные лучи (lepidotrichium).

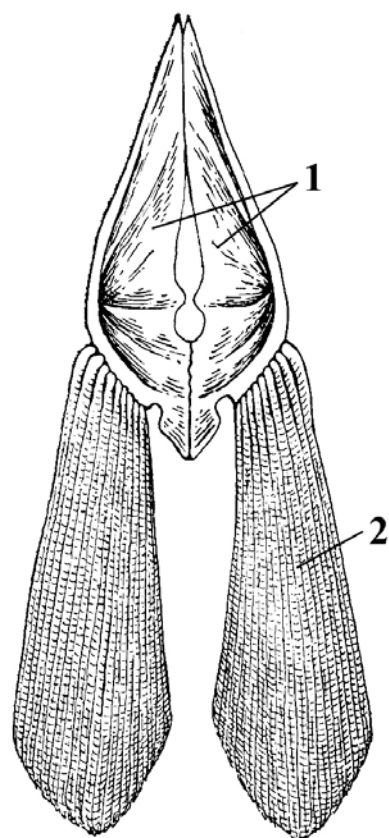


Рис. 60. Тазовый пояс и брюшной плавник судака:
1 – тазовые кости (pelvis),
2 – кожные костные лучи (lepidotrichium).

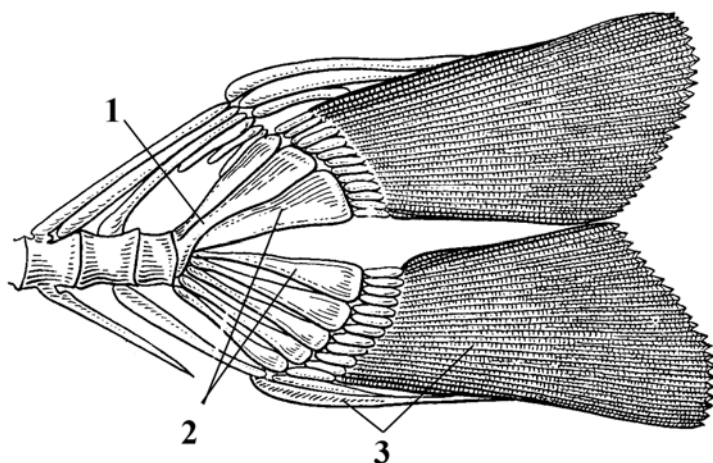


Рис. 61. Хвостовой плавник судака:
1 – конец позвоночного столба – уростиль (urostyl),
2 – гипуралии (hypuralia),
3 – костные кожные лучи – лепидотрихии (lepidotrichium).

**НАДКЛАСС НАЗЕМНЫЕ, ИЛИ ЧЕТВЕРОНОГИЕ, ПОЗВОНОЧНЫЕ –
TETRAPODA, S. QUADRUPEDA**

Класс ЗЕМНОВОДНЫЕ, ИЛИ АМФИБИИ – AMPHIBIA

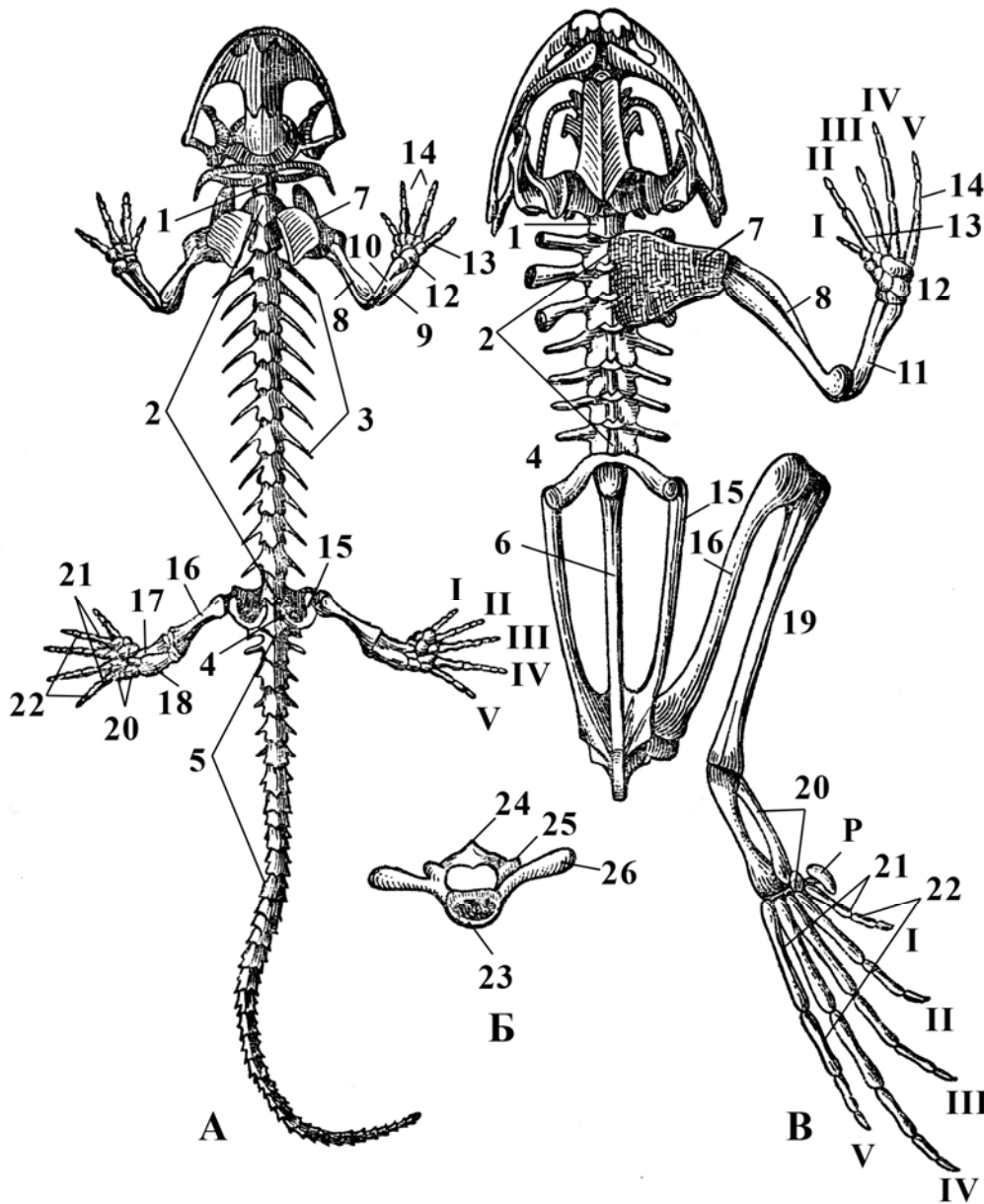


Рис. 62. Скелет саламандры (А) и лягушки (В); Б – туловищный позвонок лягушки: 1 – шейный отдел позвоночника (pars cervicalis), 2 – туловищный отдел позвоночника (pars thoracalis), 3 – ребра (costa), 4 – крестцовый отдел позвоночника (pars sacralis), 5 – хвостовой отдел позвоночника (pars caudalis), 6 – уrostиль (urostyl), 7 – пояс передних конечностей (angulum membri superioris), 8 – плечо (humerus), 9 – локтевая кость (ulna), 10 – лучевая кость (radius), 11 – сросшиеся лучевая и локтевая кости (antebrachium), 12 – запястье (carpus),

13 – пясть (metacarpus), 14 – фаланги пальцев (phalanges digitorum), 15 – подвздошные кости тазового пояса (ilium cingulum membri posterioris), 16 – бедро (femur), 17 – большая берцовая кость (tibia), 18 – малая берцовая кость (fibula), 19 – сросшиеся малая и большая берцовые кости (crus), 20 – предплюсна (tarsus), 21 – плюсна (metatarsus), 22 – фаланги пальцев (phalanges digitorum), 23 – тело позвонка (corpus vertebrae), 24 – верхняя дуга с остистым отростком (arcus neuralis, processus spinosus), 25 – сочленовный отросток (processus articularis), 26 – поперечный отросток (processus transversus), I-V – нумерация пальцев, р – рудимент предпальца (praehallus).

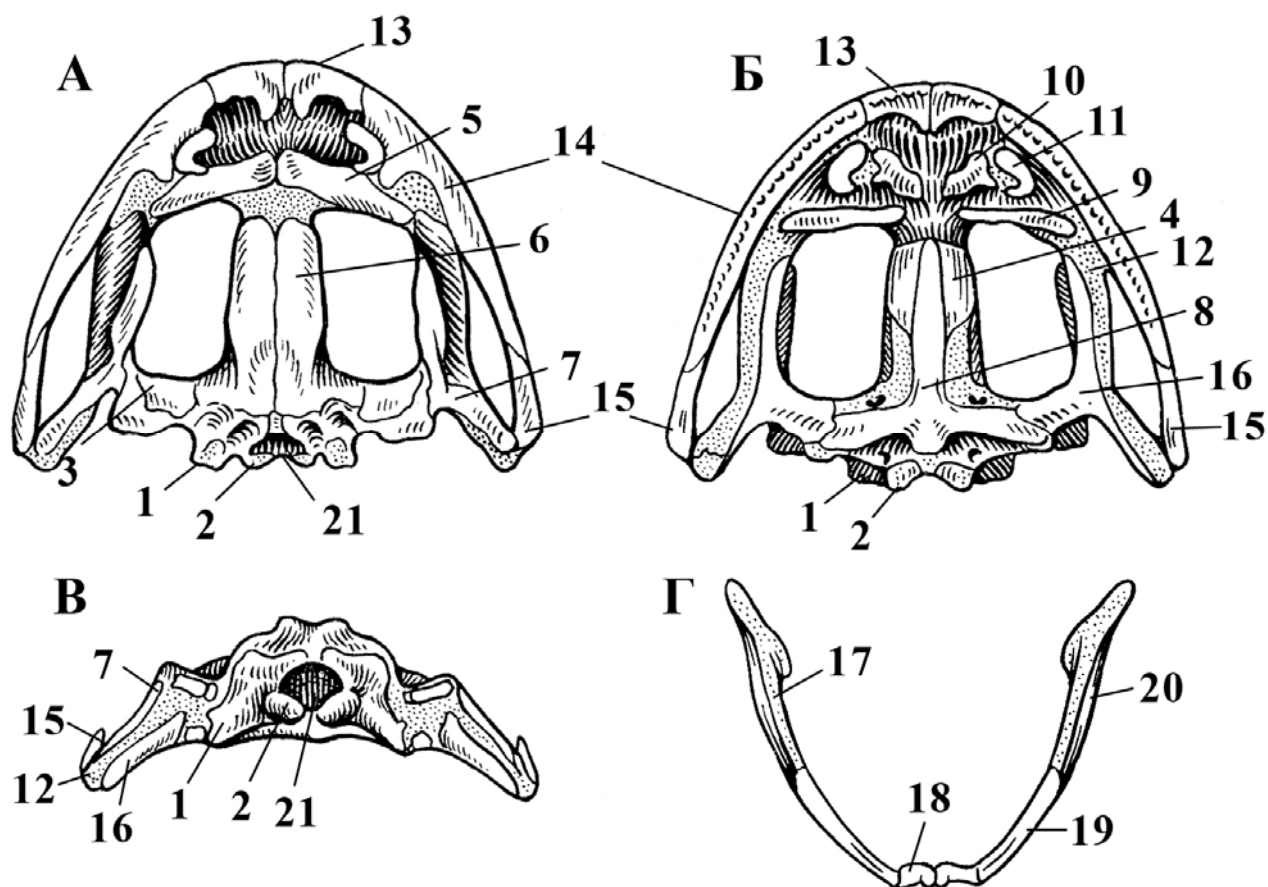


Рис. 63. Череп лягушки. А – сверху; Б – снизу; В – сзади; Г – нижняя челюсть сверху, пунктиром показаны хрящевые участки черепа. 1 – боковая затылочная кость (ехоосципитале, s. occipitale laterale), 2 – затылочный мыщелок (condylus occipitalis), 3 – переднеушная кость (prooticum), 4 – клиновидно-обонятельная кость sphenethmoideum), 5 – носовая кость (nasale), 6 – лобно-теменная кость (frontoparietale), 7 – чешуйчатая кость (squamosum), 8 – парасфеноид (parasphenoideum), 9 – нёбная кость (palatinum), 10 – сошник (vomer), 11 – хоана (choana), 12 – нёбно-квадратный хрящ (cartilago palato-quadratum), 13 – межчелюстная кость (intermaxillare, s. praemaxillare), 14 – верхнечелюстная кость (maxillare), 15 – квадратно-скуловая кость (quadratojugale), 16 – крыловидная кость (pterygoideum), 17 – меккелев хрящ (cartilago Meckeli), 18 – подбородочно-челюстная кость (mento-mandibulare), 19 – зубная кость (dentale), 20 – угловая кость (angulare), 21 – большое затылочное отверстие (foramen occipitale magnum).

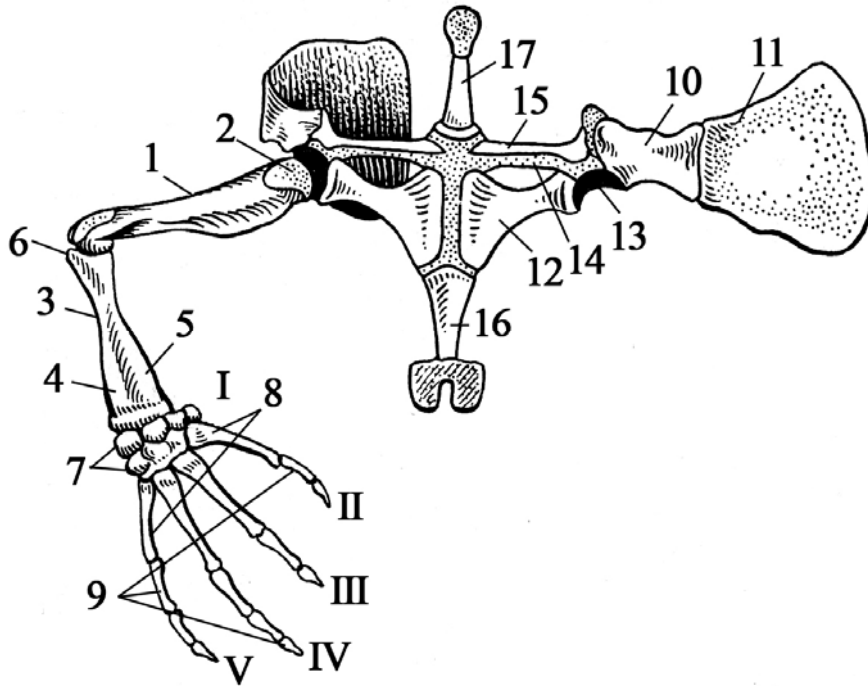


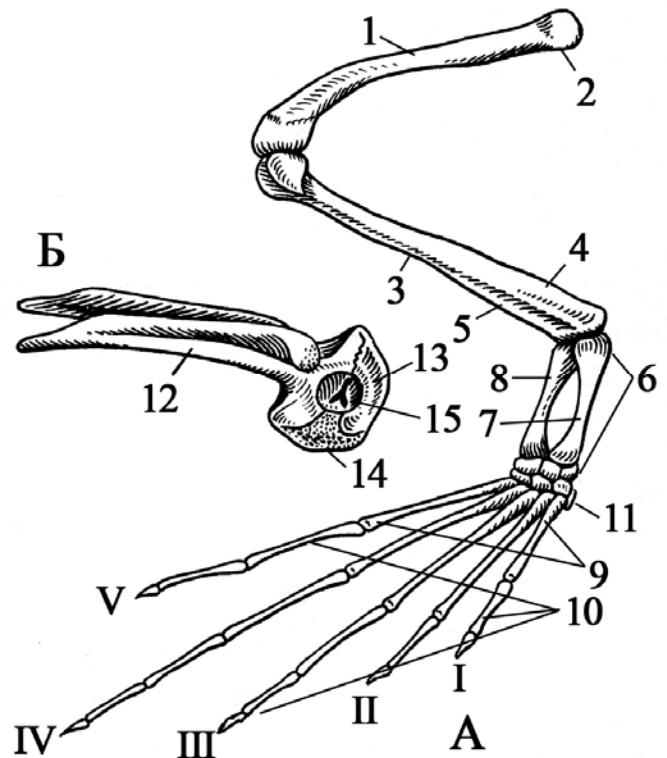
Рис. 64. Передняя конечность и плечевой пояс лягушки:

1 – плечевая кость (humerus), 2 – головка плеча (caput humeri), 3 – предплечье (antebrachium), 4 – локтевая кость (ulna), 5 – лучевая кость (radius), 6 – локтевой отросток (olecranon), 7 – запястье (carpus), 8 – пясть (metacarpus), 9 – фаланги пальцев (phalanges

digitorum), 10 – ло-патка (scapula), 11 – надлопаточный хрящ (cartilago suprascapularis), 12 – коракоид (coracoideum), 13 – суставная впадина для головки плеча (glenoid cavity), 14 – прокоракоидный хрящ (cartilago procoracoidea), 15 – ключица (clavicula), 16 – грудина (sternum), 17 – предгрудинник (praesternum), I – редуцированный первый палец (praepollex), II-V – хорошо развитые пальцы.

Рис. 65. Задняя конечность (А) и тазовый пояс (Б) лягушки сбоку:

1 – бедренная кость (femur), 2 – головка бедра (caput femoris), 3 – голень (crus), 4 – большая берцовая кость (tibia), 5 – малая берцовая кость (fibula), 6 – предплюсна (tarsus), 7 – tibiale (astragalus), 8 – fibulare (calcaneus), 9 – плюсна (metatarsus), 10 – фаланги пальцев (phalanges digitorum), 11 – рудимент VI пальца (praehallus), 12 – подвздошная кость (ilium), 13 – седалищная кость (ischium), 14 – лобковый хрящ (cartilago pubis), 15 – вертлужная впадина (cotyloid cavity), I-V – пальцы.



Класс ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ, ИЛИ РЕПТИЛИИ – REPTILIA

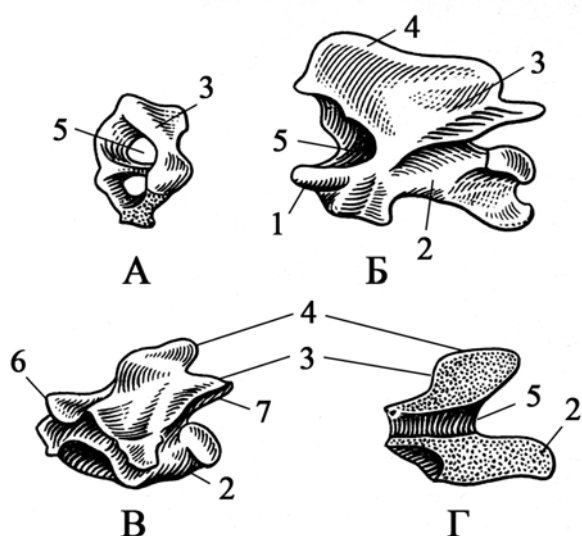


Рис. 66. Позвонки варана.

А – атлант; Б – эпистрофей; В – грудной позвонок; Г – продольный разрез грудного позвонка:

1 – зубовидный отросток эпистрофея (processus odontoideus), 2 – тело позвонка (corpus vertebrae), 3 – верхняя дуга (arcus neuralis), 4 – остистый отросток (processus spinosus), 5 – канал для спинного мозга (canalis vertebralis), 6 – передний сочленовный отросток (processus articularis anterior), 7 – задний сочленовный отросток (processus articularis posterior).

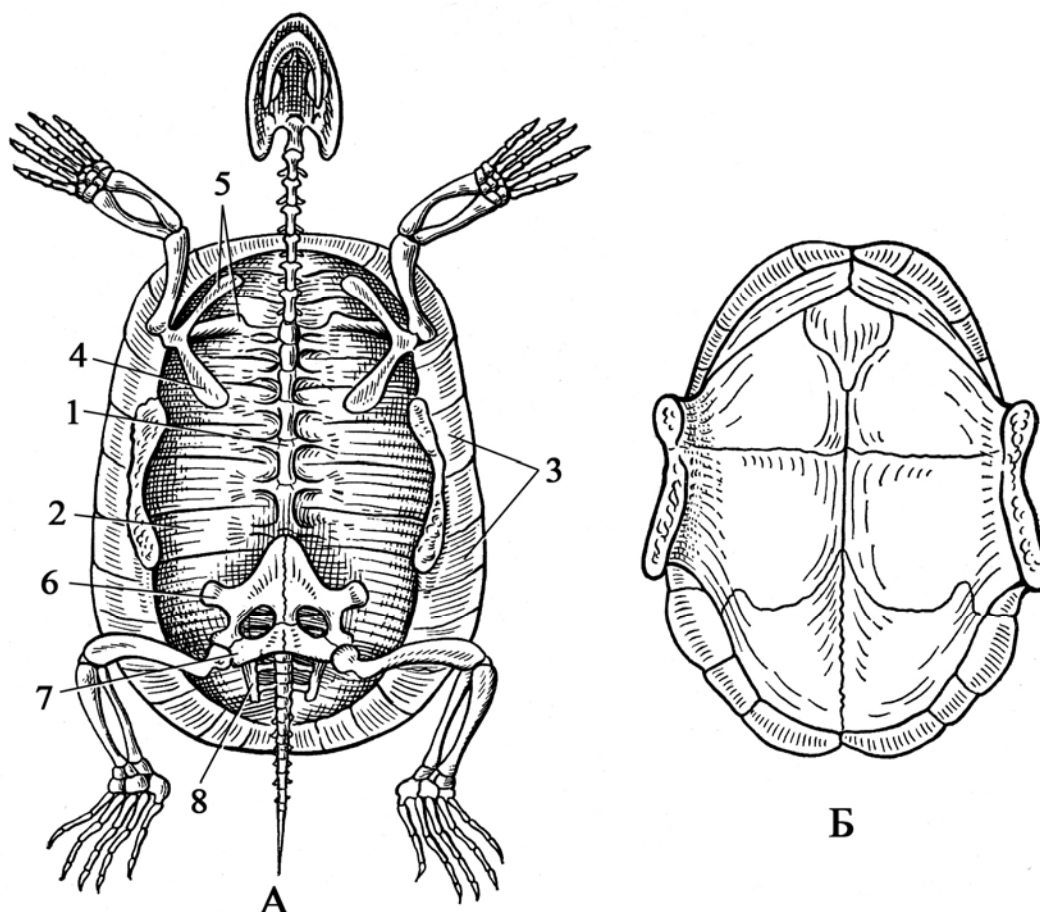


Рис. 67. Скелет болотной черепахи. А – карапакс (carapax); Б – пластрон (plastron):

1 – туловищный отдел позвоночного столба (pars thoracalis), 2 – реберные пластинки (costale), 3 – краевые пластинки (marginale), 4 – коракоид (coracoideum), 5 – лопатка (scapula), 6 – подвздошная кость (ilium), 7 – лобковая кость (pubis), 8 – седалищная кость (ischium).

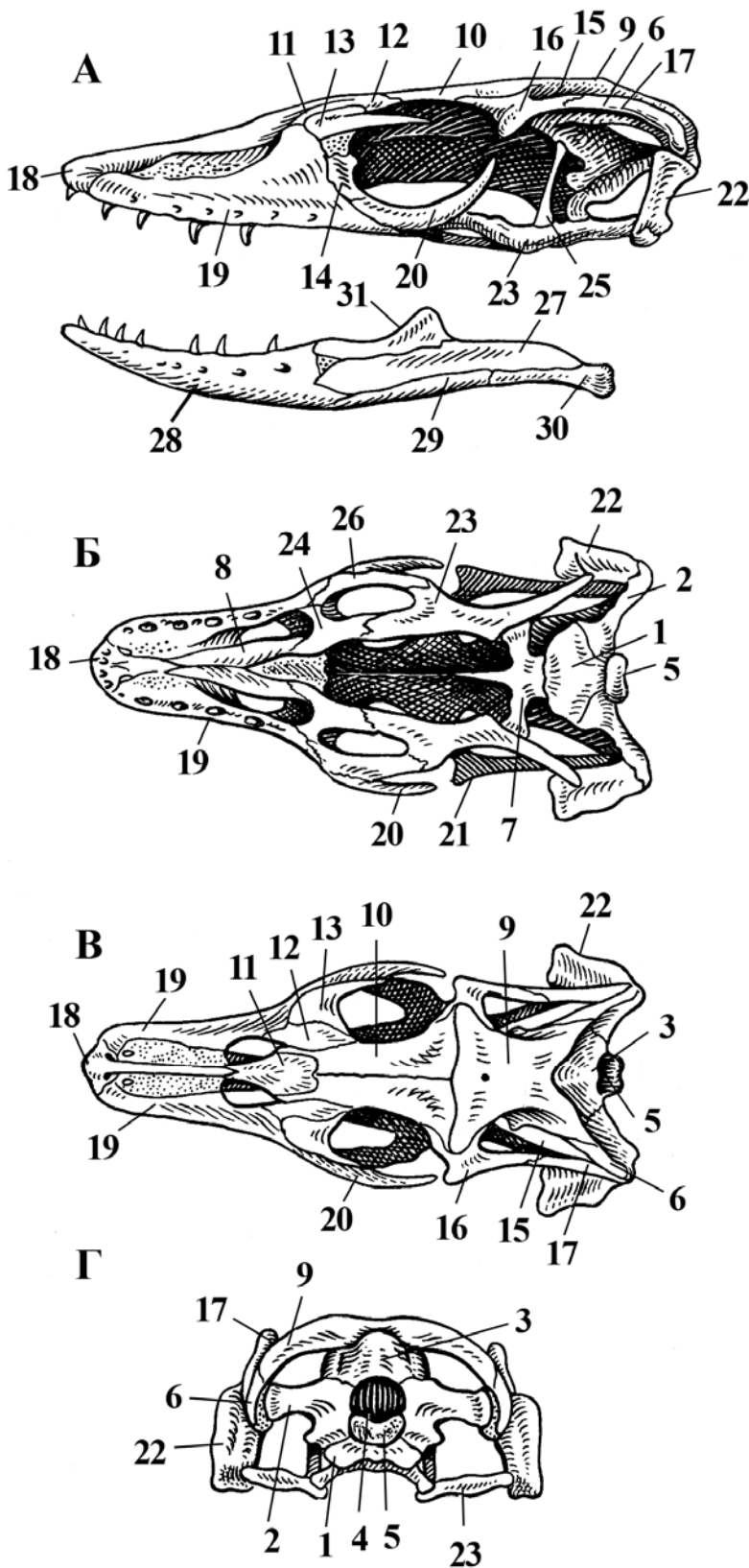


Рис. 68. Череп варана. А – сбоку; Б – снизу; В – сверху; Г – сзади:

1 – основная затылочная кость (basioccipitale), 2 – боковая затылочная кость (ехооссипитале, s. occipitale laterale), 3 – верхняя затылочная кость (supraoccipitale), 4 – большое затылочное отверстие (foramen occipitale magnum), 5 – затылочный мыщелок (condylus occipitalis), 6 – переднеушная кость (prooticum), 7 – основная клиновидная кость (basisphenoidum), 8 – сошник (vomer), 9 – теменная кость (parietale), 10 – лобная кость (frontale), 11 – носовая кость (nasale), 12 – предлобная кость (praefrontale), 13 – предглазничная кость (praeorbitale), 14 – слезная кость (lacrimale), 15 – верхняя височная яма, 16 – заднелобная кость (postfrontale), 17 – чешуйчатая кость squamosum), 18 – предчелюстная кость (prae-maxillare), 19 – верхнечелюстная кость (maxillare), 20 – скуловая кость (jugale), 21 – разрыв нижней височной дуги благодаря редукции квадратно-скуловой кости (quadrato-jugale), 22 – квадратная кость (quadratum), 23 – крыловидная кость (pterygoideum), 24 – нёбная кость (palatinum), 25 – верхнекрыловидная или столбчатая кость (epipterygoideum, s. columella cranii), 26 – по-

перечная кость (transversum), 27 – надугловая кость (supraangulare), 28 – зубная кость (dentale), 29 – угловая кость (angulare), 30 – сочленовная кость (articulare), 31 – венечная кость (coronare).

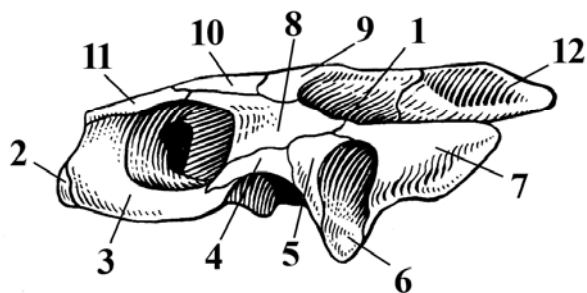


Рис. 69. Череп болотной черепахи:

1 — ложная височная яма, 2—предчелюстная кость (praemaxillare), 3 — верхнечелюстная кость (maxillare), 4 — скуловая кость (jugale), 5 — квадратно-скуловая кость (quadratojugale), 6 — квадратная кость (quadratum), 7 — чешуйчатая кость (squamosum), 8 — заднелобная кость (postfrontale), 9 — теменная кость (parietale), 10 — лобная кость (frontale), 11 — предлобная кость (praefrontale), 12 — верхняя затылочная кость (supraoccipitale).

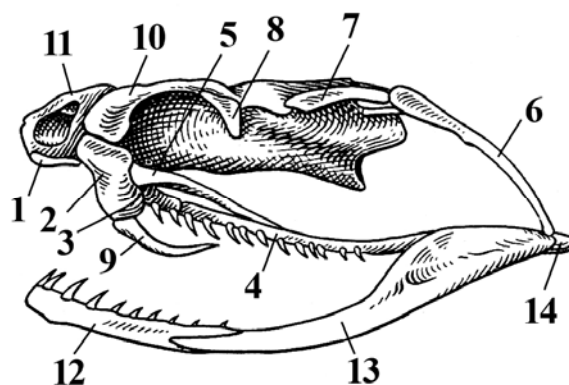


Рис. 70. Череп ядовитой змеи:

1 — предчелюстная кость (praemaxillare), 2 — верхнечелюстная кость (maxillare), 3 — нёбная кость (palatinum), 4 — крыловидная кость (pterygoideum), 5 — поперечная кость (transversum), 6 — квадратная кость (quadratum), 7 — чешуйчатая кость (squamosum), 8 — заднелобная кость (postfrontale), 9 — ядовитый зуб, 10 — лобная кость (frontale), 11 — носовая кость (nasale), 12 — зубная кость (dentale), 18 — угловая кость (angulare), 14 — сочленовная кость (articulare).

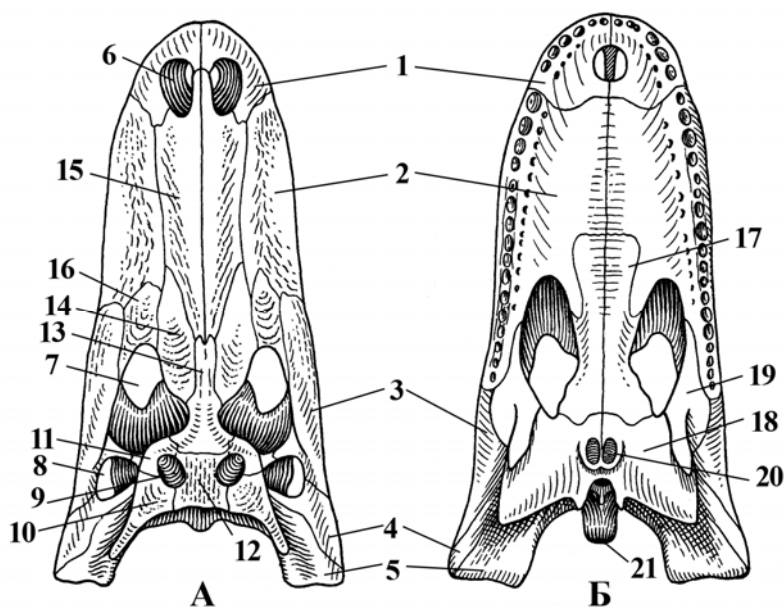


Рис. 71. Череп крокодила (миссисипский аллигатор). А — сверху; Б — снизу:

1 — предчелюстная кость (praemaxillare), 2 — верхнечелюстная кость (maxillare), 3 — скуловая кость (jugale), 4 — квадратно-скуловая кость (quadratojugale), 5 — квадратная кость (quadratum), 6 — наружная ноздря (naris), 7 — глазница (orbita), 8 — боковая височная яма, 9 — верхняя височная яма, 10 — чешуйчатая кость (squamosum), 11 — заднелобная

(заглазничная) кость (postfrontale, postorbitale), 12 — теменная кость (parietale), 13 — лобная кость (frontale), 14 — предлобная кость (praefrontale), 15 — носовая кость (nasale), 16 — слезная кость (lacrimal), 17 — нёбная кость palatinum), 18 — крыловидная кость (pterygoideum), 19 — поперечная кость (transversum), 20 — хоаны (внутренние отверстия ноздрей) (choana), 21 — затылочный мыщелок (condylus occipitalis).

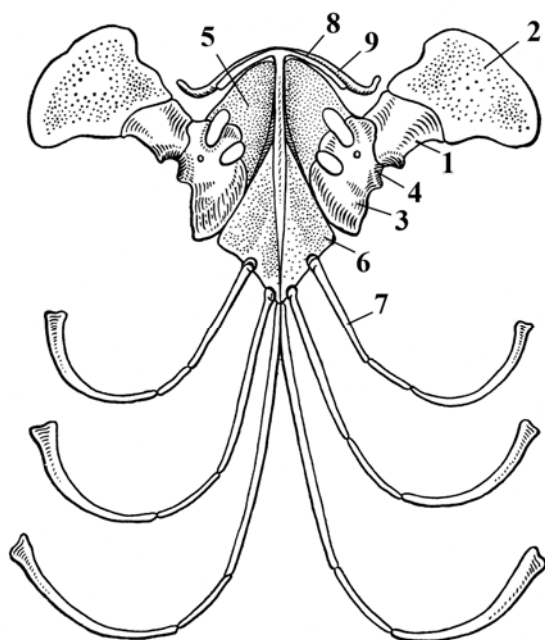


Рис. 72. Плечевой пояс варана (вид снизу):

1 – лопатка (scapula), 2 – надлопаточный хрящ (cartilage suprascapularis), 3 – кораконд (coracoideum), 4 – суставная впадина для головки плеча (glenoid cavity), 5 – прокоракондальный хрящ (cartilage supracoracoideum), 6 – грудина (sternum), 7 – ребра (costa), 8 – надгрудинник episternum), 9 – ключица (clavicula).

Рис. 73. Тазовый пояс варана (вид снизу):

1 – подвздошная кость (ilium), 2 – лобковая кость (pubis), 3 – седалищная кость (ischium), 4 – вертлужная впадина (сочленовная ямка) для головки бедра (cotyloid cavity, acetabulum), 5 – крестцовые позвонки (pars sacralis).

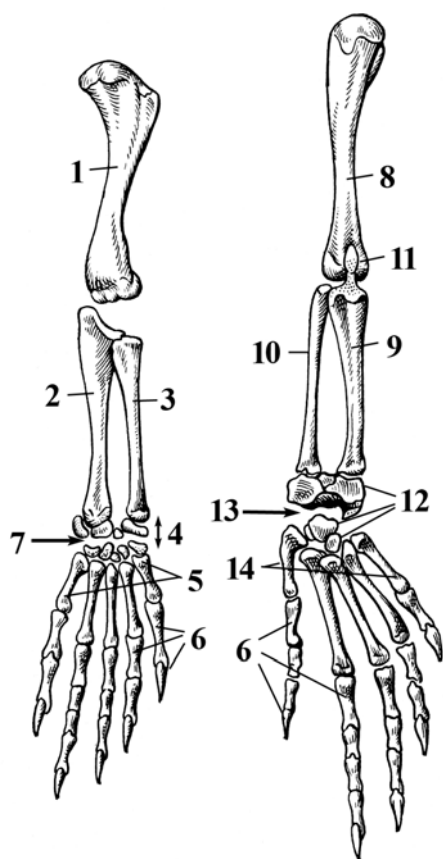
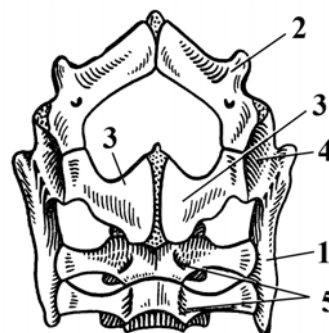


Рис. 74. Конечности варана. А – передняя; Б – задняя:

1 – плечевая кость (humerus), 2 – локтевая кость (ulna), 3 – лучевая кость (radius), 4 – запястье (carpus), 5 – пясть (metacarpus), 6 – фаланги пальцев (phalanges digitorum), 7 – интеркарпальный сустав (articulation intercarpalis), 8 – бедренная кость (femur), 9 – большая берцовая кость (tibia), 10 – малая берцовая кость (fibula), 11 – коленная чашечка (patella), 12 – предплюсна (tarsus), 13 – интертарзальный сустав (articulation intertarsalis), 14 – плюсна (metatarsus).

Класс ПТИЦЫ – AVES

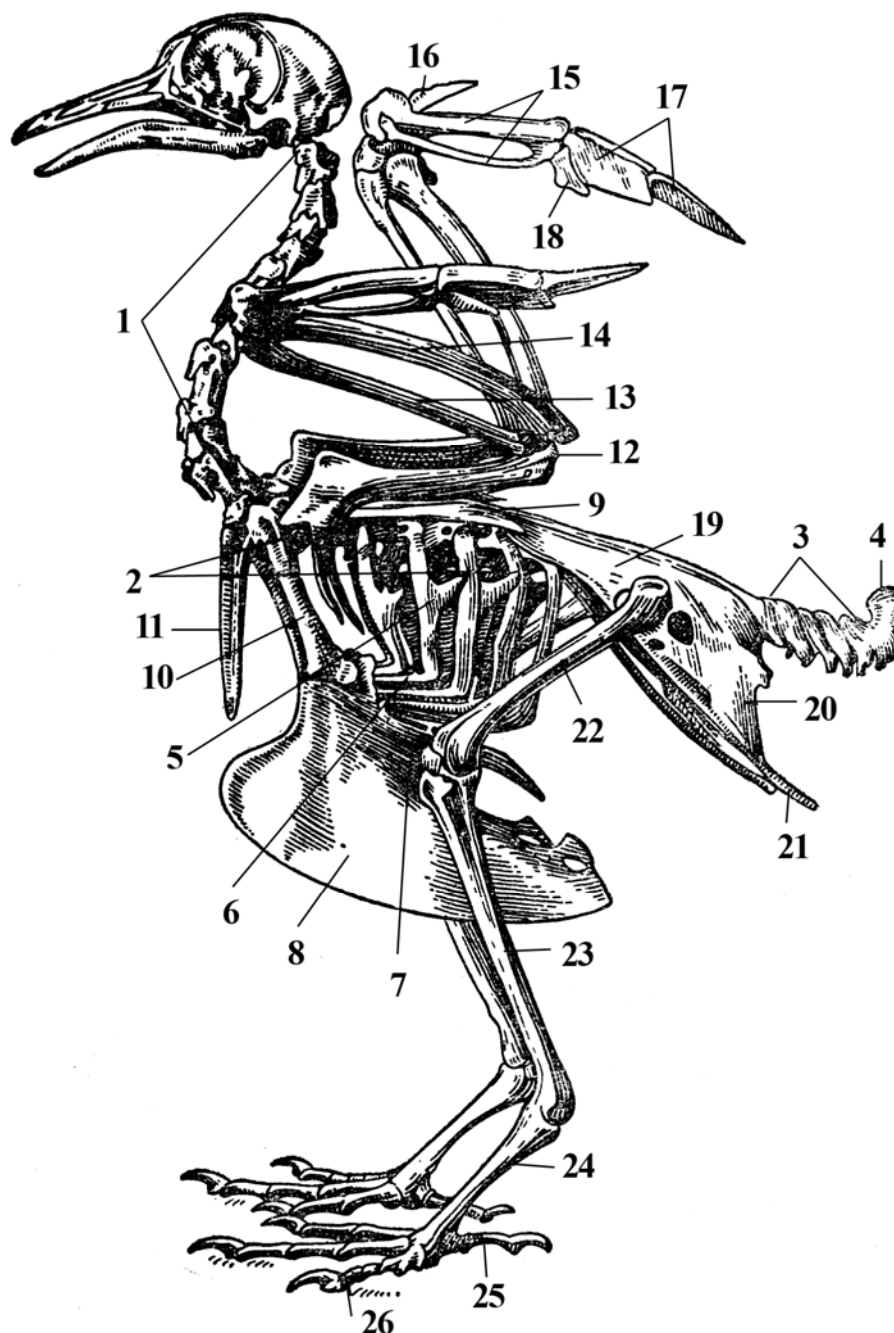


Рис. 75. Скелет туловища вороны сбоку:

1 – последние шейные позвонки (*vertebra cervicalis*), 2 – сросшиеся грудные позвонки (спинная кость) (*dorsale*), 3 – шейные ребра (*processus costalis*), 4 – грудные ребра (*costa*), 5 – крючковидный отросток (*processus uncinatus*), 6 – тело грудины *corpus sterni*), 7 – киль грудины (*crista sterni*), 8 – сложный крестец (*synsacrum*), 9 – подвижные хвостовые позвонки (*vertebra caudalis*), 10 – пигостиль (*pygostyle*), 11 – коракоид (*coracoideum*), 12 – вилочка (*furcula*), 13 – лопатка (*scapula*), 14 – суставная впадина для головки плеча (*glenoid cavity*), 15 – подвздошная кость (*ilium*), 16 – седалищная кость *ischium*), 17 – лобковая кость (*pubis*), 18 – вертлужная впадина для сочленения с головкой бедра (*cotyloid cavity*).

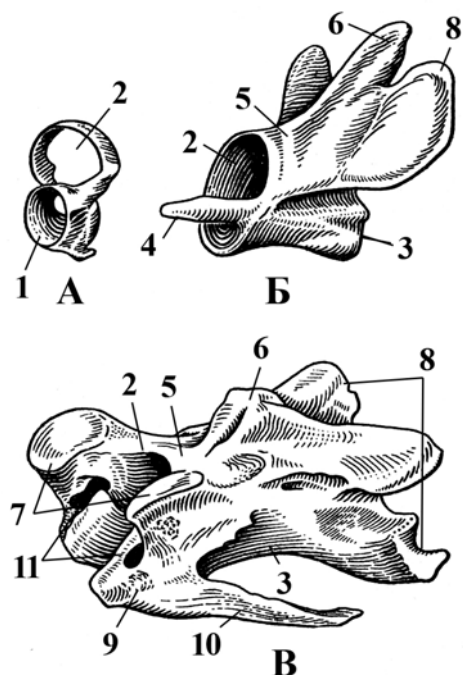


Рис. 76. Шейные позвонки вороны. **А** – атлант (atlas); **Б** – эпистрофей (epistropheus); **В** – средний шейный позвонок (vertebra cervicalis):

1 – сочленовная ямка для затылочного мыщелка (fovea articularis superior), 2 – канал для спинного мозга (canalis vertebralis), 3 – тело позвонка (corpus vertebrae), 4 – зубовидный отросток (processus odontoideus), 5 – верхняя дуга (arcus neuralis), 6 – остистый отросток (processus spinosus), 7 – передние сочленовные отростки (processus articularis anterior), 8 – задние сочленовные отростки (processus articularis posterior), 9 – поперечный отросток (processus transversus), 10 – шейное ребро (processus costalis), 11 – позвоночное отверстие (foramen transversarium).

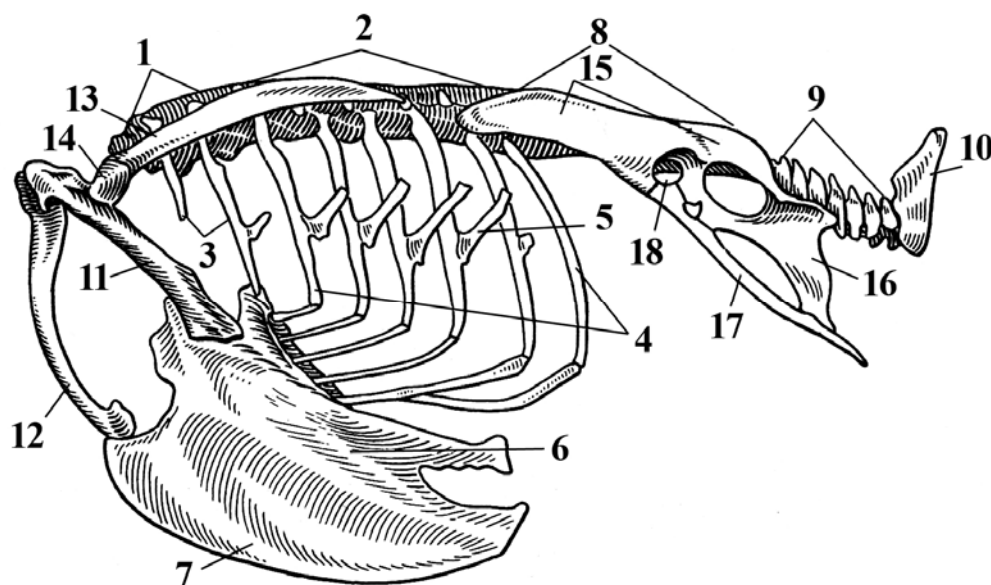


Рис. 77. Скелет туловища вороны сбоку:

1 – последние шейные позвонки (vertebra cervicalis), 2 – сросшиеся грудные позвонки (спинная кость) (dorsale), 3 – шейные ребра (processus costalis), 4 – грудные ребра (costa), 5 – крючковидный отросток (processus uncinatus), 6 – тело грудины (corpus sterni), 7 – киль грудины (crista sterni), 8 – сложный крестец (synsacrum), 9 – подвижные хвостовые позвонки (vertebra caudalis), 10 – пигостиль (pygostyle), 11 – коракоид (coracoideum), 12 – вилочка (furcula), 13 – лопатка (scapula), 14 – суставная впадина для головки плеча (glenoid cavity), 15 – подвздошная кость (ilium), 16 – седалищная кость (ischium), 17 – лобковая кость (pubis), 18 – вертлужная впадина для сочленения с головкой бедра (cotyloid cavity).

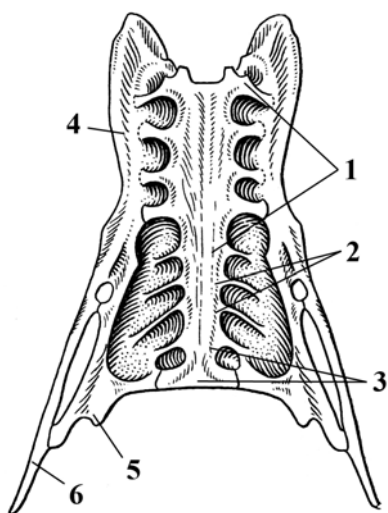
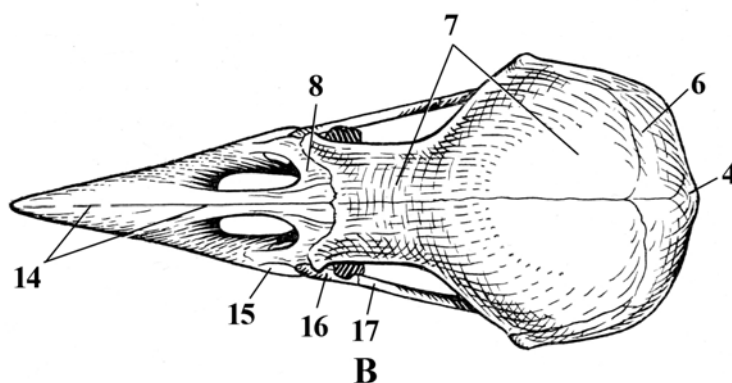
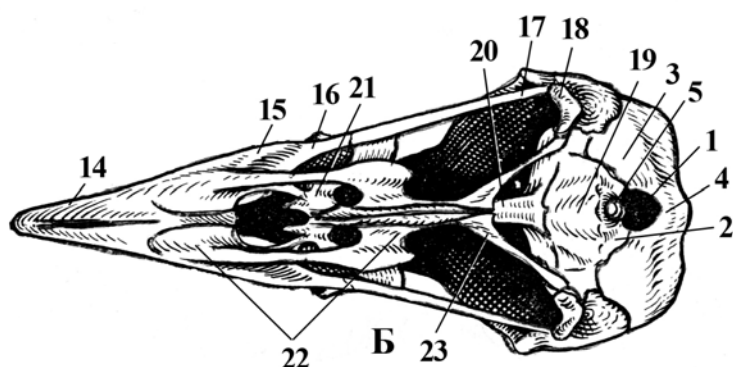
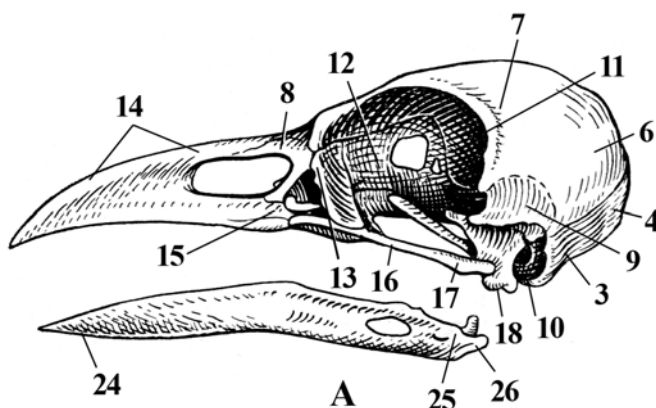


Рис. 78. Сложный крестец вороны (вид снизу):

1 – поясничные позвонки (*vertebra lumbalis*), 2 – крестцовые позвонки (*vertebra sacralis*), 3 – хвостовые позвонки (*vertebra caudalis*), 4 – подвздошная кость (*ilium*), 5 – седалищная кость (*ischium*), 6 – лобковая кость (*pubis*).

Рис. 79. Череп вороны. А – сбоку; Б – снизу; В – сверху:

1 – большое затылочное отверстие (*foramen occipitale magnum*), 2 – основная затылочная кость (*basioccipitale*), 3 – боковая затылочная кость (*exooccipitale*, s. *occipitale laterale*), 4 – верхняя затылочная кость (*supraoccipitale*), 5 – затылочный мыщелок (*condylus occipitalis*), 6 – теменная кость (*parietale*), 7 – лобная кость (*frontale*), 8 – носовая кость (*nasale*), 9 – чешуйчатая кость (*squamosum*), 10 – наружный слуховой проход (*meatus acusticus externus*), 11 – боковая клиновидная кость (*laterosphenoidium*), 12 – средняя обонятельная кость (*mes-ethmoideum*), 13 – предлобная кость (*praefrontale*), 14 – предчелюстная кость (*prae-maxillare*), 15 – верхнечелюстная кость (*maxillare*), 16 – скуловая кость (*jugale*), 17 – квадратно-скуловая кость (*quadratojugale*), 18 – квадратная кость (*quadratum*), 19 – основная височная кость (*basitemporale*), 20 – клювовидный отросток парасфеноида (*processus parasphenoidens*), 21 – сошник (*vomer*), 22 – нёбная кость (*palatinum*), 23 – крыловидная кость (*pterygoideum*), 24 – зубная кость (*dentale*), 25 – сочленовная кость (*articulare*), 26 – угловая кость (*angulare*).



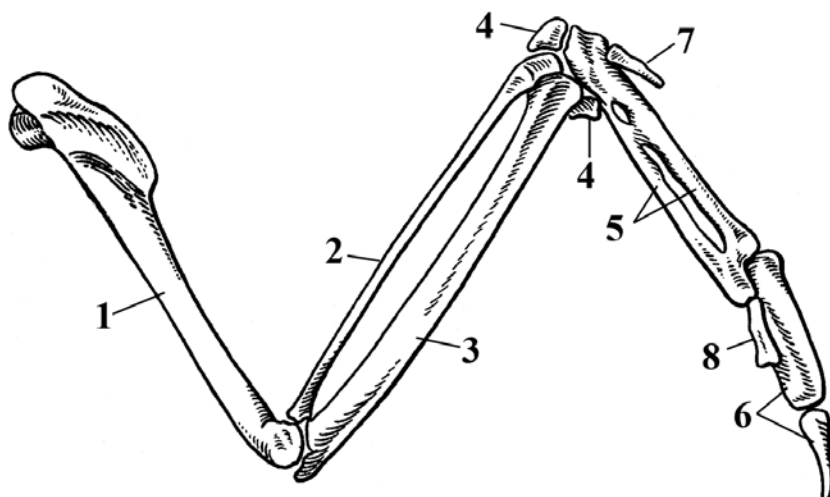


Рис. 80. Скелет крыла вороны:

1 – плечевая кость (humerus), 2 – лучевая кость (radius), 3 – локтевая кость (ulna), 4 – самостоятельные косточки запястья (carpus), 5 – пряжка (слившиеся косточки запястья и пясти) (carpometacarpus), 6 – фаланги (phalanges) II пальца, 7 – единственная фаланга I пальца, 8 – единственная фаланга III пальца.

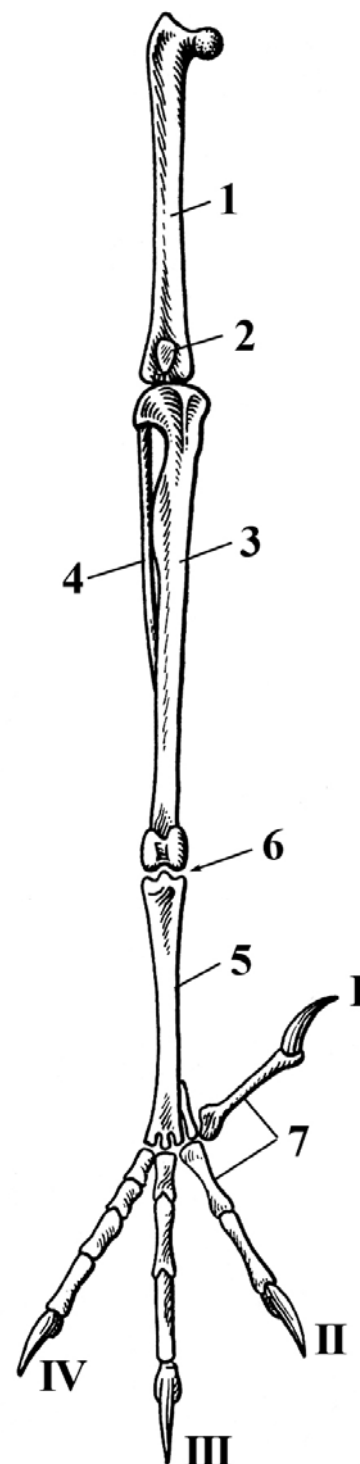


Рис. 81. Скелет задней конечности вороны:

1 – бедренная кость (femur), 2 – коленная чашечка (patella), 3 – голено-предплюсна (tibio-tarsus), 4 – малая берцовая кость (fibula), 5 – цевка (слившиеся кости предплюсны и плюсны) (tarso-metatarsus), 6 – интертарзальный сустав (articulation intertarsalis), 7 – фаланги пальцев (phalanges digitorum); I–IV – пальцы

Класс **МЛЕКОПИТАЮЩИЕ – MAMMALIA**

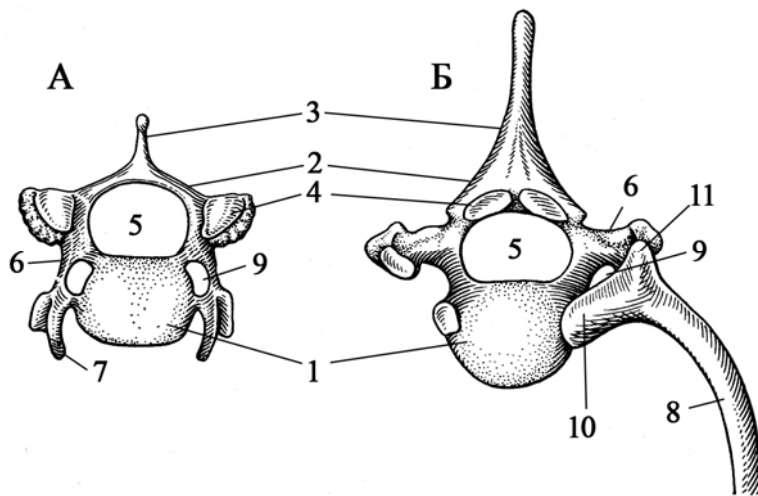
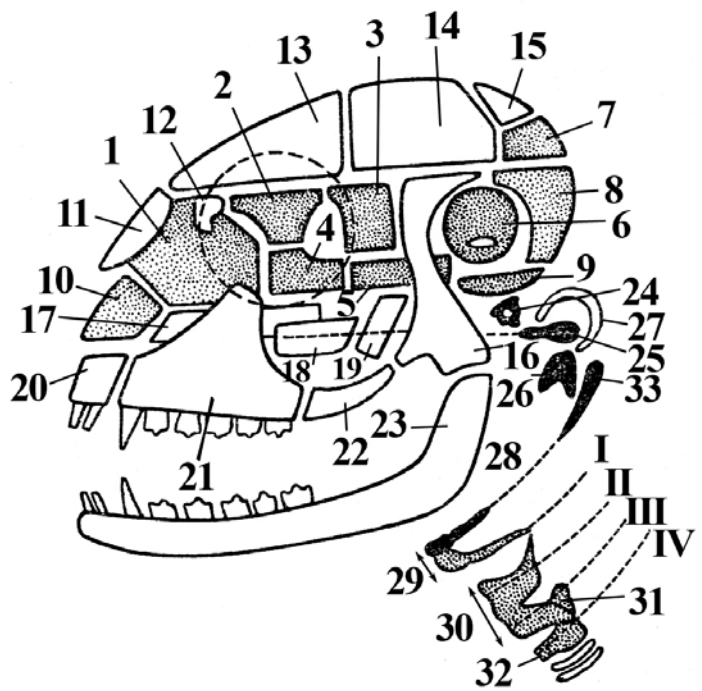


Рис. 82. Позвонки лисицы (вид спереди). А – шейный позвонок; Б – грудной позвонок; 1 – тело позвонка (*corpus vertebrae*), 2 – верхняя дуга (*arcus neuralis*), 3 – остистый отросток (*processus spinosus*), 4 – сочленовные поверхности верхних дуг (для сочленения соседних позвонков) (*processus articularis anterior*), 5 – канал для спинного мозга (*canalis vertebralis*), 6 – поперечный отросток (*processus transversus*), 7 – рудимент шейного ребра (*processus costalis*), 8 – ребро (*costa*), 9 – отверстие для кровеносных сосудов (*incisura intervertebralis*), 10 – головка ребра (*caput costae*), 11 – бугорок ребра (*tuberculum costae*).

transversus), 7 – рудимент шейного ребра (*processus costalis*), 8 – ребро (*costa*), 9 – отверстие для кровеносных сосудов (*incisura intervertebralis*), 10 – головка ребра (*caput costae*), 11 – бугорок ребра (*tuberculum costae*).

Рис. 83. Схема черепа млекопитающих (по Веберу; темные – замещающие кости, светлые – покровные кости):

1 – решетчатая (*ethmoideum*), 2 – глазнично-клиновидная (*orbito-sphenoideum*), 3 – крыло-клиновидная (*alisphenoideum*), 4 – передняя клиновидная (*praesphenoideum*), 5 – основная клиновидная (*basi-sphenoideum*), 6 – каменистая (*petrosus*), 7 – верхняя затылочная (*supraoccipitale*), 8 – боковая затылочная (*occipitale laterale*), 9 – основная затылочная (*basi-occipitale*), 10 – остаток хрящевого черепа (носовая перегородка) (*mesethmoideum*), 11 – носовая (*nasale*), 12 – слезная (*lacrimale*), 13 – лобная (*frontale*), 14 – теменная (*parietale*), 15 – межтеменная (*interparietale*), 16 – чешуйчатая (*squamosum*), 17 – сошник (*vomer*), 18 – небная (*palatinum*), 19 – крыловидная (*pterygoideum*), 20 – межчелюстная (*intermaxillare*), 24 – верхнечелюстная (*maxillare*), 22 – скуловая (*jugale*), 23 – зубная (*dentale*), 24 – стремечко (*stapes*), 25 – наковальня (*incus*), 26 – молоточек (*malleus*), 27 – барабанная кость (*tympanicum*), 28-29 – остатки гиоида и жаберных дуг образуют подъязычную кость и хрящи гортани (*hyoideum*), 30 – щитовидный хрящ (*cartilago thyroidea*), 31 – черпаловидный хрящ (*cartilago arytaenoidea*), 32 – перстeneвидный хрящ (*cartilago cricoidea*), 33 – шиловидный отросток – остаток гиоида, прирастающий к височной кости (*processus styloideus*), I-IV – висцеральные дуги.



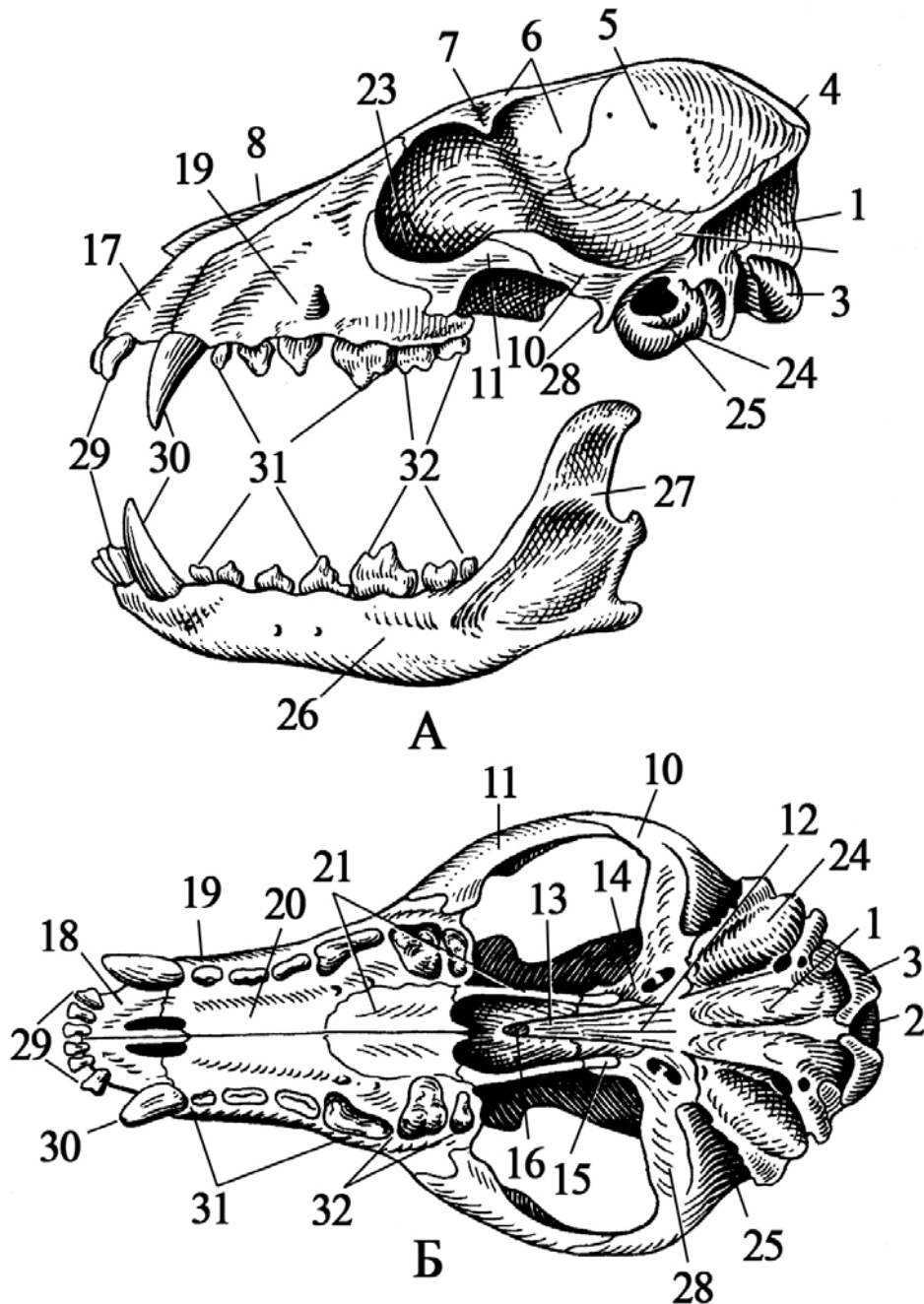


Рис. 84. Череп лисы. А – сбоку; Б – снизу:

1 – затылочная кость (occipitale), 2 – большое затылочное отверстие (foramen occipitale mag-num), 3 – затылочный мыщелок (condylus oc-cipitalis), 4 – межтеменная кость (interparietale), 5 – теменная кость (parietale), 6 – лобная кость (frontale), 7 – заглазничный отросток лобной кости (processus postorbitalis), 8 – носовая кость (nasale), 9 – височная кость (tem-porale), 10 – скуловой отросток височной кости (processus jugularis), 11 – скуловая кость (jugale), 12 – основная клиновидная кость (basisphenoideum), 13 – передняя клиновидная кость praesphenoideum), 14 – крыло-клиновидная

кость (alisphenoideum), 15 – крыловидная кость (pte-rygoideum), 16 – сошник (vomer), 17 – пред-челюстная кость (праemaxillare), 18 – нёбный отросток предчелюстной кости (processus palatinus), 19 – верхнечелюстная кость (maxillare), 20 – нёбный отросток верхнечелюстной кости (processus palatinus), 21 – нёбная кость (palatinum), 22 – решетчатая кость с носовыми раковинами (ethmoideum), 23 – слёзная кость (lacrimale), 24 – барабанная кость (tympanicum), 25 – наружный слуховой проход (meatus acusticus externus), 26 – зубная кость (dentale), 27 – венечный отросток зубной кости (processus muscularis s. condylaris), 28 – место приращения нижней челюсти (fossa mandibularis s. cavitas glenoidalis), 29 – резцы (incisivi), 30 – клык (canini), 31 – предкоренные зубы (praemolares), 32 – коренные зубы (molares).

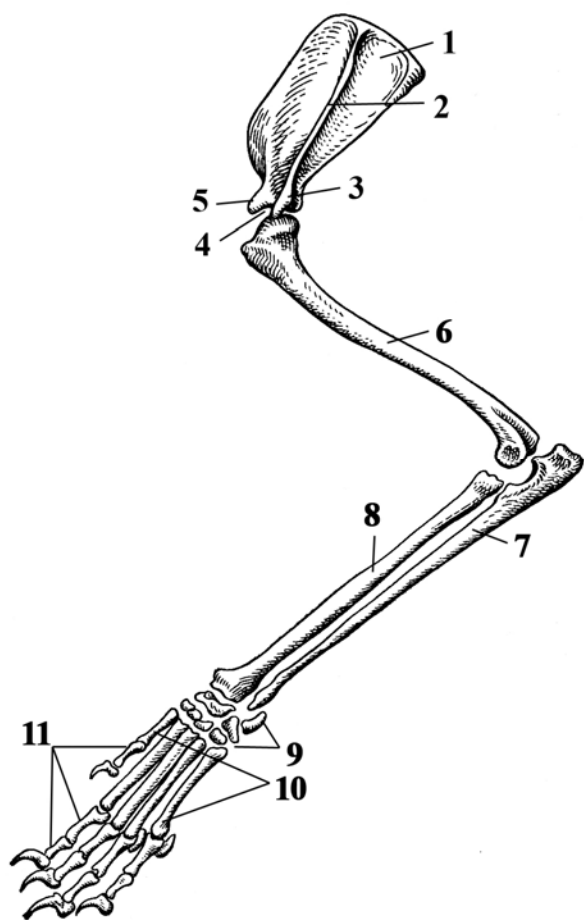


Рис. 85. Плечевой пояс и передняя конечность лисицы:

1 – лопатка (scapula), 2 – гребень лопатки (spina scapulae), 3 – акромиальный отросток (processus acromion), 4 – суставная ямка (glenoid cavity), 5 – коракостальный отросток (processus coracoideus), 6 – плечевая кость (humerus), 7 – локтевая кость (ulna), 8 – лучевая кость (radius), 9 – запястье (carpus), 10 – пясть (metacarpus), 11 – фаланги пальцев (phalanges digitorum).

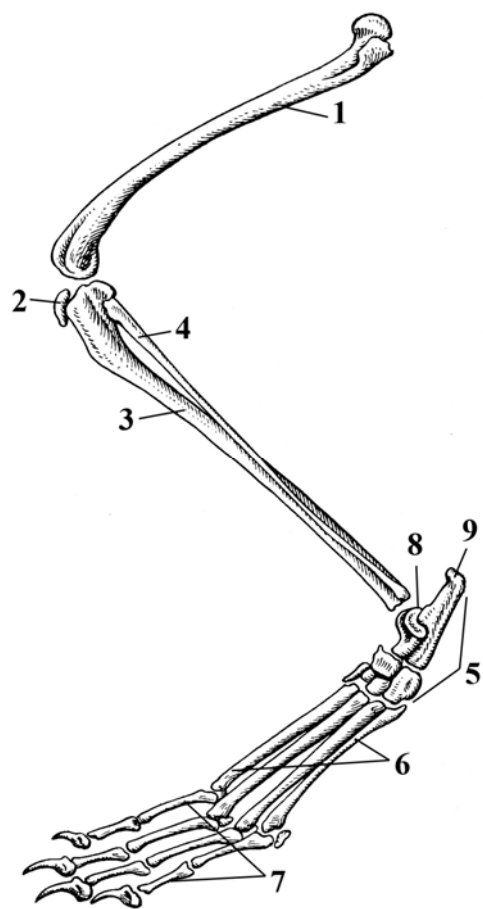


Рис. 86. Задняя конечность лисицы:

1 – бедренная кость (femur), 2 – коленная чашечка (patella), 3 – большая берцовая кость (tibia), 4 – малая берцовая кость (fibula), 5 – предплюсна (tarsus), 6 – плюсна (metatarsus), 7 – фаланги пальцев (phalanges digitorum), 8 – таранная кость (astragalus), 9 – пяточная кость (calcaneus).

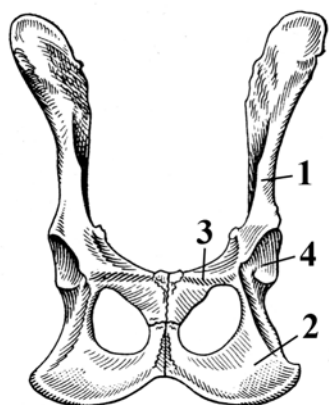


Рис. 87. Тазовый пояс лисицы (вид снизу):

1 – подвздошная кость (ilium), 2 – седалищная кость (ischium), 3 – лобковая кость (pubis), 4 – вертлужная впадина (acetabulum).

ПРИЛОЖЕНИЕ

передняя – *prae-* или *pro-* [прае или про]
 задняя – *post-* или *opisth-* [пост или опист]
 верхняя или над – *supra-* или *epi-* [супра или эпи]
 основная – *basi-* [бази]
 боковая – *latero-* или *ect-* [лятэро или экт]
 средняя – *mes-* [мес]
 меж – *inter-* [интэр]
 внутренняя – *ento-* [энто]
 наружная – *ecto-* [экто]

затылочные – *occipitale* [окципитале]
ушные – *oticum* [отикум]
глазничные – *orbitale* [орбитале]
клиновидные – *sphenoideum* [сфеноидэум]
обонятельные – *ethmoideum* [этмоидэум]
носовая – *nasale* [назале]
лобные – *frontale* [фронтале]
теменные – *parietale* [париетале]
чешуйчатые – *squamosum* [скуамозум]
височные – *temporale* [тэмпорале]
крыловидные – *pterygoideum* [птеригойдэум]
крышечные – *operculum* [оперкулюм]
жаберные – *branchialia* [бранхиалиа]

парахордалии – *parachordalia* [парахордалиа]
трабекулы – *trabecula* [трабекуля]

фонтанель – *fontanelle* (fenestra basicranialis anterior) [фонтанеле]

затылочная дуга – *arcus occipiale* [аркус окципитале]
затылочное отверстие – *foramen occipitale* [форамэн окципитале]
затылочный мыщелок – *condylus occipitalis* [кондилус окципитале]
верхняя затылочная кость – *supraoccipitale* [супраокципитале]
боковая затылочная кость – *occipitale laterale (exoccipitale)*
[окципитале лятерале]
основная затылочная кость – *basioccipitale* [базиокципитале]

слуховая капсула – *capsula auditiva* [капсула аудитива]
 верхнеушная кость – *epioticum* [эпиотикум]

клиновидноушная кость – *sphenoticum* [сфенотикум]
 крылоушная кость – *pteroticum* [птэротикум]
 переднеушная кость – *prooticum* [проотикум]
 заднеушная кость – *opisthoticum* [опистотикум]
 каменистая кость – *petrosum* [петрозум]
 барабанная кость – *tympanicum* [тимпаникум]

глазничные кости (глазница) – *orbitale* [орбитале]
 надглазничные кости – *supraorbitale* [супраорбитале]
 заглазничная кость – *postorbitale* [посторбитале]
 слезная кость – *lacrimale* [лякримале]
 глазоклиновидная – *orbitosphenoideum* [орбитосфеноидэум]
 основная клиновидная – *basisphenoideum* [базисфеноидэум]
 боковая клиновидная – *laterosphenoideum* [лятеросфеноидэум]
 переднеклиновидная – *praesphenoideum* [праесфеноидэум]
 крылоклиновидная кость – *alisphenoideum* [алисфеноидэум]
 клиновиднообонятельная кость – *sphenethmoideum* [сфенэтмоидэум]

обонятельная капсула – *capsula olfactoria* [капсуля олфактория]
 среднеобонятельная кость – *mesethmoideum* [мезэтмоидэум]
 боковая обонятельная кость – *ectethmoideum* [эктэтмоидэум]
 решетчатая кость – *ethmoideum* [этмоидэум]
 роострум (рыло) – *rostrum* [роострум]

покровный череп – *dermocranium* [дэрмокраниум]

носовая кость – *nasale* [назале]
 предлобная – *praefrontale* [праефронтале]
 лобная кость – *frontale* [фронтале]
 заднелобная кость – *postfrontale* [постфронтале]
 теменная кость – *parietale* [парияетале]
 межтеменная кость – *interparietale* [интерпарияетале]
 лобнотеменная кость – *frontoparietale* [фронтотпарияетале]
 чешуйчатая кость – *squamosum* [скуамозум]
 надвисочная кость – *supratemporale* [супратэмпорале]
 основная височная – *basitemporale* [базитэмпорале]
 парасфеноид (клиновидная) – *parasphenoideum* [парасфеноидэум]
 сошник – *vomer* [вомэр]
 небная кость – *palatinum* [палатинум]
 небносошниковая кость – *vomeropalatinum* [вомэропалатинум]
 крыловидная кость – *pterygoideum* [птэригоидэум]
 внутренняя крыловидная кость – *entopterygoideum* [энтотпэригоидэум]
 наружная крыловидная кость – *ectopterygoideum* [эктопэригоидэум]
 среднекрыловидная кость – *metapterygoideum* [метапэригоидэум]
 верхнекрыловидная (столбчатая) – *eipterygoideum* [эпиптэригоидэум]
 поперечная кость – *transversum* [трансвэрсум]

висцеральный череп – *splanchnocranium* [спланхнокраниум]

губные хрящи – *cartilago labialis* [картиляго лябиалис]

небно-квадратный хрящ (верхняя челюсть) – *cartilago palato-quadratum*
[картиляго палято куадратум]

квадратная кость – *quadratum* [куадратум]

квадратно-скуловая кость – *quadratojugale* [куадратоюгале]

скуловая кость – *jugale* [югале]

переднечелюстная – *praemaxillare* [праемаксилярэ]

межчелюстная – *intermaxillare* [интермаксилярэ]

верхнечелюстная кость – *maxillare* [максиляре]

меккелев хрящ (нижняя челюсть) – *cartilago Meckeli* [картиляго меккели]

сочленовная кость – *articulare* [артикулярэ]

подбородочно-челюстная кость – *mento-mandibulare*
[менто-мандибулярэ]

зубная кость – *dentale* [дэнтале]

угловая кость – *angularare* [ангулярэ]

надугловая – *supraangularare* [супраангулярэ]

венечная кость – *coronare* [коронарэ]

подвесок или подъязычночелюстная – *hyomandibulare* [гиомандибулярэ]

сумплектикум – *simplecticum* [симплектикум]

гиоид (рожково-подъязычный) – *hyoideum* [гиодэум]

основной гиодный хрящ – *basihyale (copula)* [базигиале (копуля)]

переднекрышечная кость – *praeoperculum* [праеоперкулюм]

крышечная кость – *operculum* [оперкулюм]

подкрышечная кость – *suboperculum* [субоперкулюм]

межкрышечная кость – *interoperculum* [интероперкулюм]

жаберные лучи – *radius branchiales* [радиус бранхиалес]

глоточно-жаберный элемент – *pharyngobranchialia* [фарингобранхиалиа]

верхнежаберный элемент – *epibranchialia* [эпибранхиалиа]

рожково-жаберный элемент – *ceratobranchialia* [цератобранхиалиа]

поджаберный элемент – *hypobranchialia* [гипобранхиалиа]

шиловидный отросток – *processus styloideus* [процессус стилоидэус]

гортань – *larynx* [ларинкс]

щитовидный хрящ – *cartilago thyroidea* [картиляго тироидэа]

перстневидный хрящ – *cartilago cricoidea* [картиляго крикоидэа]

черпаловидный хрящ – *cartilago arytenoideae* [картиляго аритэноидэае]

надгортанник – *epiglottis* [эпиглёттис]

трахеальные хрящи – *cartilagines tracheales* [картилягинэс трахиалес]

стремечко – *stapes* [стапэс]

молоточек – *malleus* [маллэус]

наковальня – *incus* [инкус]

Пояса конечностей

лопаточный отдел – *scapuloideum* [скапулоидэум]

лопатка – *scapula* [скапуля]

надлопаточный хрящ – *cartilago suprascapularis*

[картиляго супраскапулярис]

карокоидный отдел или каракоид – *carocoideum* [карокоидэум]

ключица – *clavicula* [клявикуля]

вилочка – *furcula* [фуркуля]

клеитрум – *cleithrum* [клеитрум]

надклеитрум – *supracleithrum* [супраклеитрум]

подклеитрум – *subcleithrum* [субклеитрум]

грудина – *sternum* [стернум]

предгрудинник – *episternum* [эпистернум]

подвздошные кости – *ilium* [илиум]

седалищные кости – *ischium* [исхиум]

лобковые кости – *pubis* [пубис]

вертлужная впадина – *acetabulum* [ацетабулюм]

Конечности

базальный хрящ – *basalia* [базалиа]

радиальный хрящ – *radialia* [радиалиа]

эластотрихии (кожные хрящевые лучи) – *elastotrichia* [эластотрихиа]

птеригиофоры – *pterygiophora* [птэригиофора]

лепидотрихии (кожные костные лучи) – *lepidotrichia* [лепидотрихиа]

плечевая кость – *humerus* [хумэрус]

лучевая кость – *radius* [радиус]

локтевая кость – *ulna* [улна]

запястье – *carpus* [карпус]

пясть – *metacarpus* [метакарпус]

пястно-запястная кость (пряжка) – *carpo-metacarpus* [карпо-метакарпус]

гороховидная кость – *pisiforme* [писиформэ]

бедренная кость – *femur* [фэмур]

малая берцовая кость – *tibia* [тибия]

большая берцовая кость – *fibula* [фибуля]

предплюсна – *tarsus* [тарзус]

плюсна – *metatarsus* [метатарзус]

плюсна-предплюсна (цевка) – *tarso-metatarsus* [тарзо-метатарзус]

пяточная кость – *calcaneum* [калканэум]

таранная кость – *astragalus* [астрегалюс]

фаланги пальцев – *phalanges digitorum* [фалянгес дигиторум]

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Гуртовой, Н.Н., Матвеев Б.С., Дзержинский Ф.Я.*, 1976. Практическая зоотомия позвоночных (низшие хордовые, бесчелюстные, рыбы). – М.: Высшая школа, 351 с.
- Гуртовой, Н.Н., Матвеев Б.С., Дзержинский Ф.Я.*, 1978. Практическая зоотомия позвоночных (земноводные, пресмыкающиеся). – М.: Высшая школа, 406 с.
- Гуртовой, Дзержинский Ф.Я.*, 1992. Практическая зоотомия позвоночных (земноводные, пресмыкающиеся). – М.: Высшая школа, 414 с.
- Дзержинский Ф.Я.*, 2005. Сравнительная анатомия позвоночных животных. – М.: Аспект Пресс, 304 с.
- Кэрролл Р.*, 1992. Палеонтология и эволюция позвоночных: В 3-х т. Т. 1. – М.: Мир, 280. с.
- Кэрролл Р.*, 1993. Палеонтология и эволюция позвоночных: В 3-х т. Т. 2. – М.: Мир, 283. с.
- Кэрролл Р.*, 1993. Палеонтология и эволюция позвоночных: В 3-х т. Т. 3. – М.: Мир, 312. с.
- Константинов В.М., Шаталова С.П.*, 2005. Сравнительная анатомия позвоночных животных. – М.: Издательский центр «Академия», 304 с.
- Ромер А., Парсонс Т.*, 1992. Анатомия позвоночных: В 2-х т. Т. 1. – М.: Мир, 358. с.
- Ромер А., Парсонс Т.*, 1992. Анатомия позвоночных: В 2-х т. Т. 2. М.: Мир, 406. с.

ДЛЯ ЗАМЕТОК

Министерство образования и науки РФ
Пензенский государственный педагогический университет
имени В. Г. Белинского

С.В. Титов, Д.Г. Смирнов, Н.М. Курмаева

**ПОСОБИЕ ПО АНАТОМИИ
ПОЗВОНОЧНЫХ ЖВОТНЫХ.**

Часть 1. СКЕЛЕТ

Учебное пособие

Авторы составители: доктор биологических наук, доцент Сергей
Витальевич Титов, кандидаты биологических наук, доценты Дмитрий
Григорьевич Смирнов; Наилья Мухаммедшановна Курмаева

В авторской редакции
План университета 2011 (Поз. 10)

Подписано к печати 18.01.2011	Формат 60 x 84 1/16
Бумага писчая белая.	Уч.-изд.л. 5,0
Усл.- печ. л. 4,6	
Печать офсетная.	Тираж 100 экз.
Цена С. 10	Заказ № 10/11

Издательство ПГПУ им. В.Г. Белинского:
440026 Пенза, ул. Лермонтова, 37. Корп. 5, комн. 466. РИО.