

Я.А. Омельковець, К.А. Сологор, М.Г. Білецька,
Р.Й. Лихотоп, В.С. Пикалюк, Л.О. Шварц

**ПОРІВНЯЛЬНА АНАТОМІЯ
ХРЕБЕТНИХ ТВАРИН**

Я.А. Омельковець, К.А. Сологор, М.Г. Білецька,
Р.Й. Лихотоп, В.С. Пикалюк, Л.О. Шварц

ПОРІВНЯЛЬНА АНАТОМІЯ ХРЕБЕТНИХ ТВАРИН

Навчальний посібник

Редакційно-видавничий відділ “Вежа”
Волинського державного університету
імені Лесі Українки
Луцьк – 2003

УДК 611.019:591.4(075.8)

ББК 28.66я73

О 57

Рекомендовано Міністерством освіти і науки України як навчальний посібник для студентів біологічних спеціальностей вищих навчальних закладів (лист №14/18.2-27 від 08.01.2002 р.)

Рецензенти:

Л.С. Гіттик, доктор медичних наук, професор, завідувач кафедри фізіології людини й тварин Волинського державного університету імені Лесі Українки;

М.Ф. Ковтун, доктор біологічних наук, професор, завідувач відділу еволюційної морфології хребетних тварин Інституту зоології імені І.І. Шмальгаузена АН України

Омельковець Я.А. та ін.

О 57 Порівняльна анатомія хребетних тварин: Навч. посіб.– Луцьк: РВВ “Вежа” Волин. держ. ун-ту ім. Лесі Українки, 2003.– 208 с.

ISBN 966-600-120-9

У навчальному посібнику подано історію розвитку й основні поняття порівняльної анатомії, а також порівняльний огляд основних систем органів у представників круглоротих, риб, земноводних, плазунів, птахів та ссавців.

Навчальне видання стане у пригоді студентам біологічних факультетів університетів, учителям біології, усім, хто цікавиться еволюцією органів та їх систем у хребетних тварин.

УДК 611.019:591.4(075.8)

ББК 28.66я73

ISBN 966-600-120-9

© Омельковець Я.А., Сологор К.А.,
Білецька М.Г., Лихотоп Р.Й.,
Пикалюк В.С., Шварц Л.О., 2003

ВІД АВТОРІВ

Вивчення порівняльної анатомії хребетних дає можливість поглибити знання про будову організму представників окремих класів цього підтипу, сприяє формуванню уявлень про морфофізіологічні пристосування організмів до умов існування, їх походження та еволюцію. Але навчальної літератури з цієї дисципліни дуже мало. Підручники, видані в першій половині ХХ століття, не відображають досягнень сучасної еволюційної морфології. Вони вже стали бібліографічною рідкістю, як і нечисленні перекладні видання, а тому не можуть забезпечити потреб навчального процесу. Крім того, написані вони російською мовою, що вимагає додаткових зусиль під час опрацювання наявної інформації.

У посібнику розкрито найважливіші терміни порівняльної анатомії, подано порівняння будови основних систем органів у різних класах хребетних у еволюційно-морфологічному аспекті. При цьому, увага приділяється тим їх частинам, які зазнали найбільших перетворень у ході еволюції. Будову органів, розглянуто відповідно до їх функцій та пристосування організму до умов середовища.

Матеріал ілюстрований схемами та рисунками. Контрольні питання та тести, запропоновані авторами, дають змогу перевірити успішність засвоєння матеріалу.

ВСТУП

Порівняльна анатомія – розділ морфології тварин, який вивчає закономірності будови й розвитку органів та їх систем шляхом співставлення тварин різних систематичних груп. Порівняння будови органів, у зв'язку з їхніми функціями, дає можливість зрозуміти пристосування організмів до умов існування, з'ясувати походження різних груп тварин та шляхи їх еволюції.

Основним завданням сучасної порівняльної анатомії є побудова природної системи тваринного світу та встановлення морфологічних закономірностей еволюції на основі вивчення анатомії, ембріології та палеонтології. Основним методом порівняльної анатомії є зіставлення, яке дозволяє встановити ступінь схожості й перетворення органів. Вивченням будови тварин, у зв'язку з їх пристосуванням до конкретних умов існування, займається **екологічна морфологія**. **Функціональна морфологія** вивчає будову органів та їх систем у тварин, відповідно до функцій, які вони виконують.

1. ІСТОРІЯ ПОРІВНЯЛЬНОЇ АНАТОМІЇ

Анатомія тварин вивчалась уже в глибокій давнині. Натуралісти-філософи давньої Греції володіли досить глибокими знаннями в цій галузі. Особливо велика робота була виконана Арістотелем (384 – 322 рр. до н.е.), який вивчив і описав близько 500 різних тварин. Йому ж належить заслуга у створенні першої наукової класифікації. Арістотель звернув увагу на єдність плану будови тварин у межах встановлених ним великих груп, у яких одні й ті ж органи відрізняються лише ступенем свого розвитку. Він розмістив усі організми в один висхідний ряд за досконалістю їх будови. У 18 ст. це було далі розвинуто натуралістами як вчення про “драбину живих істот”. Велика заслуга Арістотеля ще й у тому, що він вивчав організми у зв’язку з навколишнім середовищем, а органи – у зв’язку з їх функціями. Потрібно додати, що останні розглядалися як фактори, що визначають розвиток органу. Разом із тим, за Арістотелем, орган існує для виконання певних функцій і його розвиток визначається саме цією кінцевою метою.

У древньому Римі найбільш відомими були твори Плінія Старшого (23 – 79 рр. н.е.). Цей вчений написав ряд праць з антропології, зоології, медицини та інших наук (до наших днів зберігся його трактат “Природнича історія”). На розвиток природознавства й медицини істотно вплинули роботи Клавдія Галена (131 – 210 рр.), який був різнопрофільним лікарем, детально вивчав анатомію, зокрема анатомію нервової системи тварин, особливо мавп.

У середньовіччі анатомія тварин перебувала в занепаді, й навіть у епоху Відродження вона не піднялася вище рівня знань Арістотеля. Препарування людського тіла не допускалося внаслідок релігійних заборон. Лише в епоху Відродження знання анатомії людини й тварин поповнилися працями Леонардо да Вінчі (1452 – 1519 рр.), Ронделета, Белона і, особливо, знаменитого анатома Андреаса Везалія (1514 – 1564 рр.), який не лише дав науковий опис будови людського тіла, але й створив передумови для відкриття легеневого кола кровообігу.

Джераломо Фабрицій відродив порівняльний метод Арістотеля. Велике значення мало відкриття Вільямом Гарвеєм (1578 – 1657) дійсного ходу кровообігу та його механізмів.

Власне засновником порівняльної анатомії можна вважати Луї Добантона (1718 – 1800), який дав анатомічний опис скелета й ряду інших систем органів птахів і ссавців та здійснив їх детальне порівняння з органами людини.

Великий вплив на розвиток порівняльної анатомії мали праці з ембріології Шарля Бонне (1720 – 1793) – послідовника теорії преформізму. **Преформізм** – учення про наявність у статевих клітинах організмів матеріальних структур, які визначають розвиток зародка й ознаки організму, що розвивається з нього. До XVIII ст. серед багатьох біологів панувала думка про наявність у статевих клітинах повністю сформованого зародка. Інших позицій притримувався Каспар Вольф (1733 – 1794) – засновник теорії епігенезу. **Епігенез** – протилежне преформізму вчення про зародковий розвиток організмів як про процес послідовних новоутворень. За сучасними уявленнями закономірності розвитку визначаються генетичною інформацією. Важливе значення мають також нейрогуморальні й гормональні зв'язки та дія факторів зовнішнього середовища.

Значний внесок у накопичення фактичного матеріалу зробили праці Г. Кампера (1722 – 1789), д'Азіра (1748 – 1794), І. Блюменбаха (1752 – 1840). Але лише Жорж Кюв'є (1769 – 1832) підняв порівняльну анатомію до рівня самостійної науки. Він уперше детально вивчив анатомію риб і особливо детально - анатомію ссавців, причому посилена увага приділялася вивченню скелетів викопних тварин. Усе ж Кюв'є твердо вірив у незмінність видів і виключав можливість порівняння тварин, що належали до різних, виділених ним типів. Одна із заслуг цього вченого – встановлення “принципу кореляції”, а також погляд на організм як цілісну систему. Згідно з **принципом кореляцій**, у будь-якому організмі всі структурні та функціональні особливості пов'язані постійними співвідношеннями. Не менш важливими для розвитку порівняльної анатомії були

фундаментальні праці Ричарда Оуена (1804 – 1892), який створив вчення про “архетип” і ввів у науку ряд основних понять, зокрема поняття гомології і аналогії. Еволюційного змісту ці поняття набули пізніше завдяки працям Карла Гегенбаура. **Архетипом** за ідеалістичними уявленнями є первинний тип (прототип) будови, який лежить в основі реально існуючих форм організмів. Історично вчення про архетип пов’язане з ідеями про єдність плану будови організмів та існуванням прототипу рослин (прарослина) і тварин (пратварина). Порівнюючи схожі ознаки в будові скелета різних хребетних, Оуен створив узагальнену схему ідеального типу скелета, в основі якого лежить багатократно повторений хребець. Він вважав, що вивчення реальних скелетів має йти шляхом знаходження частин, які гомологічні універсальному (ідеальному). У зв’язку з цим Оуен розглядав кінцівки та череп як видозміни одного чи кількох хребців (**хребцева теорія**).

Серйозним внеском у розвиток усіх біологічних наук стали порівняльно-ембріологічні дослідження Х.І. Пандера (1794 – 1865), який описав зародкові листки курчати; М. Ратке (1793 – 1860), який відкрив зяброві щілини і зябровий кровообіг у зародків птахів і ссавців, а також зміну органів виділення; К.М. Бера (1792 – 1876), котрий описав розвиток курчати і вважається засновником наукової ембріології. У цей же час Томас Гекслі (1825 – 1895) спростовує “хребцеву” теорію походження черепа та теорію “архетипу” Оуена. Необхідно згадати також дослідження Фріца М’юллера (1864) та Ернста Геккеля (1866), які обґрунтували вчення про рекапітуляції та сформулювали **біогенетичний закон**.

Відлуння еволюційних ідей у морфології спостерігається в працях російських дослідників: О.О.Ковалевського (1840 – 1901), І.І.Мечникова (1845 – 1916), А.В. Заленського (1845 – 1920), які на ембріологічному матеріалі показали єдність походження тваринного світу. Варто відзначити також фундаментальні дослідження В.О.Ковалевського (1845 – 1883), який поклав початок еволюційній палеонтології.

Серед вчених ХХ ст. потрібно назвати А.Н. Северцева, І.І. Шмальгаузена, В.А. Догеля і В.Н. Беклемішева, яким належить ряд фундаментальних праць із порівняльної анатомії та філогенетичних перетворень органів, а також загальних закономірностей еволюції безхребетних та хордових. Так А.Н. Северцев (1866 – 1936) і його наступники дослідили модуси (способи) еволюційних змін органів та їх функцій і обґрунтували концепцію шляхів прогресивної еволюції. І.І. Мечніков (1884 – 1963) розвинув морфобіологічну теорію еволюції і створив **теорію фагоцители**, яка пояснює походження багатоклітинних тварин від колоніальних джгутикових. За Мечніковим, предками багатоклітинних були кулеподібні колоніальні форми джгутикових. Зовнішні клітини такої колонії виконували переважно захисні та рухові функції (**кінетобласт**). Внутрішні клітини відповідали за внутрішньоклітинне травлення та розмноження (**фагоцитобласт**). Такий гіпотетичний предок багатоклітинних тварин був названий вченим **фагоцителою** (**паренхімелою**).

В.А. Догель сформулював принципи **полімеризації** (1929) та **олігомеризації** (1936) гомологічних органів. В.Н. Беклемішев розробив основи порівняльної анатомії безхребетних. Необхідно згадати також А.А. Заварзіна (1928), який встановив закон паралелізму тканинних структур і розробив основи еволюційної гістології.

Сьогодні порівняльно-анатомічні дослідження хордових ведуться у відділі еволюційної морфології хребетних тварин Інституту зоології імені І.І.Шмальгаузена АН України.

2. ОСНОВНІ ПОНЯТТЯ ПОРІВНЯЛЬНОЇ АНАТОМІЇ

Організм – жива істота, тобто єдиний реальний носій життя, що характеризується всіма властивостями живого. Будь-який організм є структурно складною системою, яка безперервно взаємодіє з навколишнім середовищем таким чином, що в “нормальних” умовах підтримує свою цілісність і життя (Шмальгаузен, 1947). Така будова і такі реакції називаються доцільними. Доцільність не є, відповідно, внутрішньою властивістю живих організмів взагалі, а виражається лише у відносинах певного організму із середовищем, яке історично визначило його розвиток. Організми характеризуються також своїм хімічним складом, основу якого становлять білки. Фізіологічно ж організму властиві обмін речовин, ріст, розмноження та подразливість.

Орган – частина організму, яка виконує одну або декілька специфічних функцій. Органи можуть мати складну будову, при цьому окремі їх частини можуть виконувати ту чи ту підпорядковану функцію. Таким чином, можна говорити про органи різного порядку, про їх розчленування та диференціацію. З іншого боку, різні органи можуть об'єднуватися і разом брати участь у виконанні якоїсь складної функції. Тоді говорять про системи органів. Зв'язок між органами однієї системи є здебільшого фізіологічним зв'язком (наприклад, система залоз внутрішньої секреції, мускулатура, органи чуттів, іноді скелет), але може виражатися і в морфологічному об'єднанні (наприклад, травна система, дихальна, нервова, кровоносна, видільна, іноді статева, скелет).

Розрізняють органи постійні й тимчасові. Постійні, або **дефінітивні**, характеризують дорослу тварину. Тимчасові, або **провізорні**, мають перехідне значення протягом певного періоду розвитку зародка або личинки і згодом замінюються іншими (наприклад, хорда в більшості хребетних, зяброві щілини в наземних хребетних, зародкові оболонки в амніот).

Розглядаючи органи в їх історичному розвитку, можна говорити про **прогресивні** органи,

які збільшуються в розмірах і ускладнюються за своєю будовою (головний мозок хребетних), і про **регресивні**, які зменшуються в розмірах і спрощуються за будовою. У першому випадку функція органа підсилюється, набуваючи більшого значення; у другому – значення органа зменшується.

Якщо функція органа втрачається, то це може призводити до його редукції. **Рудиментарними** називаються органи, які втратили своє значення і збереглися у вигляді незначних залишків (**рудиментів**). Положення, зв'язки, розвиток, а іноді й будова цих залишків вказують на їх походження від більш розвинутих органів безпосередніх предків цього організму, у яких вони відігравали важливішу роль (наприклад, залишки очей у печерного протeya, тім'яний орган у хребетних, залишки кінцівок в удавів).

При порівнянні різних організмів часто виявляються певні риси схожості в загальному плані їх будови й у будові окремих частин та органів. Коли ця схожість виражається подібністю у виконуваних функціях і не супроводжується морфологічною схожістю, її називають **аналогією**. Прикладом аналогічних органів є зябра рака і зябра риби, трахеї комах і легені хребетних. Ці органи виконують схожі функції, але відрізняються за походженням.

В іншому випадку органи мають схожий внутрішній план будови, що вказує на походження від подібних зачатків спільного предка, але функції можуть виконувати різні. Такі органи називаються **гомологічними**. **Гомологія** – морфологічна схожість органів, які характеризуються єдністю походження. За І.І. Шмальгаузенем розрізняють такі два типи гомології:

І) Гомономія – це морфологічна схожість як співвідношення між органами одного й того ж порядку, що повторюються в тілі однієї й тієї ж тварини. Виділяють такі різновиди гомономії:

1) **гомотипія** – співвідношення між симетрично розміщеними органами (наприклад, права і ліва рука, ноги, нирки, очі);

2) **гомодинамія** - це співвідношення між органами або частинами, які розміщені послідовно вздовж головної осі тіла тварини (наприклад, сегменти тіла членистоногих, передні й задні кінцівки хребетних, міомери риб);

3) **гомономія** – співвідношення між різними іншими однойменними органами (наприклад, променями плавців, пальцями кінцівок).

II) Власне гомологія – це співвідношення між органами однакового походження, що розвинулися з одного і того ж органу спільного предка даних тварин. Вона може бути **повною**, якщо органи у процесі еволюції не втратили яких-небудь частин і не набули нових (наприклад, скелет кінцівки ящірки і примітивного ссавця, головний мозок амфібії та плазуна).

Неповна гомологія проявляється в існуванні морфологічної схожості між частинами порівнюваних органів. Вона може бути **дефективною**, якщо якась частина органа втрачена (наприклад, пальці кінцівки коня порівняно з типовою п'ятипалою кінцівкою ссавців), або **аугментативною** – коли до органу додаються якісь частини ззовні (наприклад, до вуха ссавців додалися дві слухові кісточки, яких немає у нижчих наземних хребетних). **Гомойологія** (Плате) – це схожість гомологічних органів, що виконують однакову функцію й тому розвиваються паралельно. Це свого роду аналогія гомологічних органів (наприклад, ласти іхтіозавра, плезіозавра й китоподібних).

Онтогенез – індивідуальний розвиток особини, усі її перетворення від зародження до кінця життя. **Філогенез** – історія розвитку живого загалом та окремих таксономічних одиниць зокрема. **Дивергенція** – розходження ознак у процесі еволюції організмів, що призводить до виникнення нових систематичних категорій. **Конвергенція** – одна з основних форм філогенезу, що виражається у незалежному розвитку схожих ознак в різних груп організмів, які пристосовуються до подібних умов існування.

3. ОСНОВНІ ПРИНЦИПИ ФІЛОГЕНЕТИЧНОГО ФОРМОУТВОРЕННЯ

Основний принцип розвитку органічних форм був встановлений Анрі де Мільн-Едвардсом (1851). Це принцип диференціації, який базується на розподілі функцій.

Диференціація – поділ однорідного на відособлені частини, які внаслідок різного положення, різних зв'язків і різних функцій набувають різної будови. Таким чином, вона пов'язана з фізіологічним розподілом функцій між окремими частинами. Одночасно з диференціацією відбувається підпорядкування частин цілому організму. Тому поряд із морфо-фізіологічним розчленуванням неминуче відбувається протилежний процес – збільшення взаємозв'язку частин, посилення їх взаємозалежності, тобто має місце процес **інтеграції**. Попри те, що диференціація пов'язана з поділом функцій, навіть спеціалізовані органи вищих тварин є мультифункціональними, тобто виконують багато функцій, хоча найбільш помітно виділяється головна. Відповідно розрізняють різні типи перетворень і виділяють окремі найбільш типові форми таких змін:

1) **зміна функцій** – тип перетворень, що відбувається при зміні умов існування, коли головна функція може втратити своє значення, а другорядна – набути значення головної (наприклад, поділ шлунка птахів на два відділи: в одному зберігається головна функція – залозистий шлунок, в іншому головною функцією стає механічна обробка їжі – м'язовий шлунок);

2) **розширення функцій** – зміна, яка часто супроводжує прогресивний розвиток, коли диференціація органа супроводжується набуттям деяких нових функцій (набуття парними плавцями риб багатьох інших функцій, крім планеруючої, у результаті прогресивного розчленування і розвитку мускулатури);

3) **звуження функцій** (за Северцовим О.М.) – тип перетворень, протилежний попередньому (наприклад, перетворення кінцівок копитних, які внаслідок спеціалізації втрачають другорядні функції);

4) **посилення функцій**, прикладом якого може бути перехід гладенької м'язової тканини у поперечносмугасту, сприяє ефективнішому виконанню функції;

5) **активація функцій** – це перетворення пасивних органів у активні (наприклад, розвиток рухливих плавців риб із малорухливих шкірних складок);

6) **імобілізація частин** – перетворення активного органу в пасивний, рухомого – у нерухомий (наприклад, втрата рухливості первинної верхньої щелепи в ряду хребетних, утворення складного крижа у птахів);

7) **поділ функцій** – зміна, яка супроводжується поділом органів на самостійні відділи й пов'язана зі зміною функцій їх окремих частин (наприклад, розпад безперервного плавця риб на відділи).

Більшість розглянутих морфологічних перетворень можна вважати прогресивними змінами, оскільки вони дають організму нові можливості використання життєвих засобів середовища або дають більший ефект за тієї самої затрати енергії. Зменшення кількості функцій при спеціалізації є прогресивним лише стосовно головної функції (наприклад, кінцівка копитних, язик хамелеона, крило птаха). При спеціалізації другорядні функції часто втрачаються, і їх втрата веде до регресу відповідних частин організму (редукція бічних пальців у копитних). Зменшення кількості функцій може супроводжуватися загальним послабленням органа, при якому навіть головна функція втрачає значення. У даному випадку йдеться про регресивний розвиток і загальну редукцію органа. Якщо ж збереглася якась незначна другорядна функція, то від такого органа може зберегтися його залишок – **рудимент** (наприклад, залишки таза в китоподібних).

Полімеризація – процес збільшення у філогенезі кількості рівноцінних гомологічних утворів у організмі. Полімеризація забезпечує множинність елементів певної біологічної системи й підвищує її надійність за рахунок взаємозамінних компонентів. Прикладом полімеризації є збільшення кількості зябрових щілин у безчерепних, статевих органів у стьожкових черв'яків, фаланг пальців кисті в деяких китоподібних.

Олігомеризація – зменшення у філогенезі кількості гомологічних утворів у організмі, пов'язане з інтенсифікацією функцій відповідної системи. Олігомеризація супроводжується упорядкуванням розміщення органів і підвищенням рівня інтеграції. Олігомеризація протиставляється полімеризації органів. Часто в ході еволюції полімеризація передує олігомеризації, формуючи системи, які складаються з великої кількості рівнозначних елементів. Прикладом олігомеризації може бути втрата ряду сегментів тіла представниками різних класів членистоногих.

У процесі еволюції змінюються не окремі органи, а цілі організми. Оскільки всі частини організму взаємозв'язані, в історичних його перетвореннях можна встановити як зміни співвідношень, так і співвідношення змін. Цілісність організму зберігається лише за умови чіткої координації змін його частин і органів. Це явище отримало назву **кореляції**.

Кореляції індивідуальні або фізіологічні. До них належить взаємозв'язок частин або органів у онтогенезі. Вони поділяються на такі групи:

- 1) **геномні** – співвідношення, обумовлені множинною дією одних і тих же спадкових факторів (наприклад, факторів, що містяться в одній хромосомі);
- 2) **морфогенетичні** – співвідношення, обумовлені взаємозалежністю ембріональних процесів. Наприклад, зв'язок між клубовими кістками таза й ребрами крижових хребців. Розвиток останніх визначається контактом із клубовими кістками);
- 3) **функціональні** – співвідношення, що визначаються залежністю в дефінітивних функціях сформованого організму (або організму, який росте) і виражаються в більш-менш ясних морфогенетичних змінах пов'язаних частин. Наприклад, кореляції між розвитком нервових центрів, нервів і периферійних органів. При видаленні органів чуттів спостерігається недостатній розвиток центрів і нервів відповідних аналізаторів).

Координації, або філетичні кореляції. Це філогенетичні взаємозалежності частин або органів, встановлені методом порівняння за співвідносними їх змінами в еволюції. Виділяють такі їх різновиди:

1) **топографічні** – виражаються в узгоджених змінах топографічних співвідношень між органами, які не мають безпосереднього функціонального зв'язку (наприклад, співвідношення між осьовим скелетом і спинним мозком, між формою і розмірами черепної коробки та головним мозком);

2) **динамічні, або конструктивні,** проявляються в узгоджених змінах частин, які мають безпосередні функціональні зв'язки. Вони визначаються відносною постійністю функціональних кореляцій між різними органами (наприклад, координації між нервовими центрами і периферійними органами: між органом нюху і нюховими частками);

3) **біологічні** – полягають у поєднаних змінах органів, які не зв'язані топографічно й не виявляють також безпосередньої функціональної залежності. Вони численні, визначаються характерними умовами біологічного оточення і можуть порушуватися з його зміною. Прикладом можуть бути співвідношення між формою та структурою кутніх зубів у жуйних копитних, недорозвинутими іклами та різцями, спеціалізацією кінцівок і диференціацією шлунка. Вони визначаються рослинним живленням і способом життя.

Заміщення органів і функцій. Це особливий вид взаємовідносин органів у процесі розвитку тварин, що може розглядатися як окрема форма кореляцій і координацій. Він був названий Клейненбергом **субституцією органів**. Під цим терміном розуміють заміщення протягом філогенезу чи онтогенезу одного органу іншим, який виконує подібну функцію й займає аналогічне положення (**гомотопна субституція**) або зовсім інше положення (**гетеротопна субституція**). Прикладом гомотопної субституції є заміщення хорди хрящовим, а потім кістковим хребтом протягом онто- чи філогенезу, а гетеротопної – заміна волосяного покриву, який захищає від холоду, шаром підшкірного жиру в китів.

Історично органи виникають не самі по собі (як незалежні зачатки), а шляхом поступового виділення і відособлення від інших органів, функції яких більш загальні, тобто шляхом диференціації уже існуючих органів. Таким чином, при виникненні більшість органів виконує дещо іншу, простішу й більш загальну функцію. Коли орган втрачає своє значення, то він не завжди стає шкідливим і “знищується” природним добром. Найчастіше орган стає просто непотрібним.

У зв'язку з тим, що одним із завдань порівняльної анатомії є вивчення історії організмів, то порівнянню підлягають не лише дорослі форми, а й ембріони, оскільки разом із першими змінюються й останні. При порівнянні віддалених форм метод порівняння ембріонів набуває особливого значення, адже вони змінюються меншою мірою, ніж дорослі організми, і виявляють риси схожості навіть у таких частинах, де у дорослих відбулося значне розходження. Таким чином, використання ембріологічного матеріалу полегшує порівняння і встановлення гомологій у більш віддалених форм. К. Бер на основі своїх досліджень прийшов до висновку, що чим більш ранні стадії розвитку досліджують, тим більше схожості знаходять між різними тваринами. Він сформулював закон схожості зародків, суть якого полягає в тому, що ембріони, починаючи з найбільш ранніх стадій розвитку, виявляють певну загальну схожість у межах типу. Пізніше в будові зародка проявляються ознаки класу, роду, виду і насамкінець – індивідуальні риси [1, 209]. Правило повторення ознак дорослих предків, або **правило рекапітуляції**, було популяризоване Е. Геккелем у його **біогенетичному законі**, який він сформулював так: “Ряд форм, які пробігає індивідуальний організм під час свого розвитку від яйця до дорослого стану, є коротке, стисле повторення довгого ряду форм, який пройшли предки цього організму або вихідна форма його виду від найдавніших часів так званого органічного творіння до нашого часу” [19]. Іншими словами, онтогенез – це стисле, коротке повторення філогенезу. Прикладом рекапітуляції є личинка асцидії, яка повторює стадію свого вільно плаваючого предка; зяброві щілини у зародків наземних

хребетних; тулубова нирка в ембріонів вищих хребетних (у дорослому стані в них функціонує тазова); черепна коробка птахів, яка у дорослих тварин суцільна, а у зародків – складається з окремих кісток, як плазунів.

О.М.Сєверцов виділяв такі елементи онтогенезу:

1) ознаки, успадковані від більш-менш далеких предків, або **палінгенези**;

2) ембріональні відхилення від палінгенетичного ходу розвитку, пов'язані з пристосуванням самого зародка до специфічних умов існування, або **ценогенези**;

3) ембріональні зміни, пов'язані з філогенезом дорослого організму, або **філембріогенези**. Вони можуть здійснюватися шляхом архалаксису, девіації або анаболії.

Анаболія – надбудова, додаток нової стадії у кінці морфогенезу якого-небудь органу з відповідним подовженням його онтогенетичного розвитку.

Девіація – відхилення в розвитку; еволюційна зміна морфогенезу якого-небудь органу на одній із середніх стадій.

Архалаксис – еволюційна зміна органу на найбільш ранніх стадіях його морфогенезу.

4. ПОКРИВИ ТІЛА ХРЕБЕТНИХ

Шкірою (cutis) називається покрив хребетних тварин, який відмежовує тіло від зовнішнього середовища. Шкіра є системою, яка виконує в організмі різноманітні функції, у тому числі й захисну. Міцна шкіра багатьох хребетних часто зміцнена шкірними лусками або кісточками і слугує захистом від механічних пошкоджень та нападу хижаків. Зокрема, таку функцію може виконувати утворений лусками панцир, захисне забарвлення, роги, кігті та інші подібні утвори. Шкіра перешкоджає проникненню в організм мікроорганізмів, протидіє фізичним та хімічним подразникам. Вона бере участь у регуляції водного та електролітичного балансу, що дуже важливо для сухопутних, морських і прісноводних тварин. Велике значення для життєдіяльності організму мають пігменти шкіри, що захищають організм від ультрафіолетового випромінювання. Такі похідні шкіри, як волосся й пір'я, виконують теплоізоляційну функцію та відіграють важливу роль у терморегуляції.

Крім вищеназваних функцій, у багатьох організмів шкіра має важливе значення для газообміну, бере участь у виведенні, поглинанні та секреції різноманітних речовин.

Часто шкіра може виконувати функцію скелета й бути місцем прикріплення м'язів. Вважають, що, оскільки шкіра безпосередньо стикається із зовнішнім середовищем, то саме в ній у давніх багатоклітинних вперше виникли сенсорні й нервові структури.

Шкіра складається з двох шарів: епідермісу і дерми (рис. 1; 2; 9, В). Незважаючи на те, що вони тісно зв'язані між собою, ці шари дуже відмінні за своєю природою й походженням.

Епідерміс (epidermis) – верхній шар шкіри, що складається головним чином з епітеліальних клітин, які беруть початок із ектодермального зародкового листка.

Дерма (dermis) або **коріум** (corium) залягає під епідермісом, має волокнисту структуру, містить відносно мало клітин і розвивається із зародкової мезенхіми (переважно мезодермального походження).

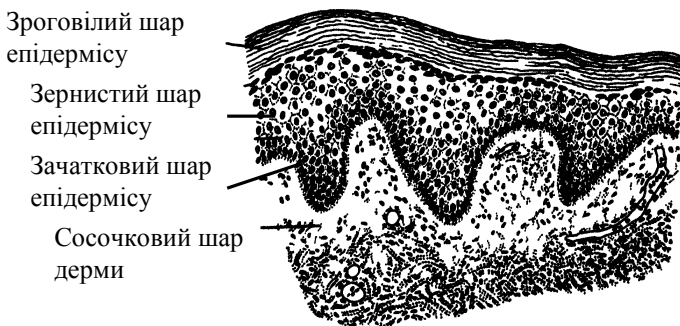


Рис. 1. Поперечний зріз шкіри плеча людини (за: Ромер, Парсонс, 1992)

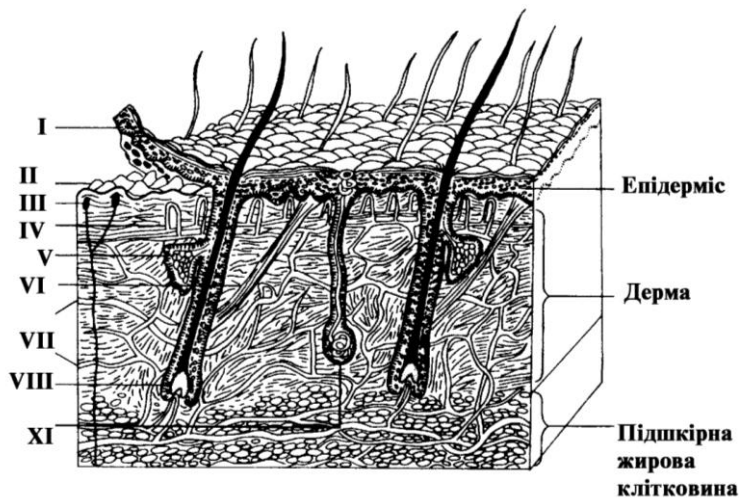


Рис. 2. Зріз шкіри свавця:

I – епідерміс; II – сосочки дерми; III – нервові закінчення; IV – капіляри; V – сальна залоза; VI – м'яз, що піднімає волосину; VII – кровоносні судини; VIII – волосяна цибулина; IX – потова залоза

Дерма зазвичай товстіша, ніж епідерміс. На відміну від нього, вона має відносно просту й однорідну будову (якщо не враховувати кістки та луски). Епідерміс може давати початок багатьом структурам: волоссю, пір'ю, різним залозам.

Найпростіший тип епідермісу спостерігається в ланцетника. Він представлений лише одним шаром циліндричних клітин і не містить залоз. Потрібно додати, що в молодих особин він покритий війками, а в дорослих – тонкою кутикулою, що секретується його клітинами. У всіх дорослих хребетних, за винятком круглоротих, кутикула відсутня і епідерміс утворений багат шаровим епітелієм.

У риб і водних амфібій епідерміс характеризується простою будовою, однак залозисті елементи представлені досить добре. В епідермісі хребетних міститься пігмент меланін, який обумовлює різні відтінки коричневого і чорного кольорів. У нижчих хребетних забарвлення здебільшого обумовлене **хроматофорами** (пігментними клітинами). В епідерміс меланін надходить із пігментних клітин, що розміщені в дермі.

У риб і земноводних епідерміс утворений переважно живими клітинами з нормальною протоплазмою. Але у поверхневих клітинах міститься певна кількість кератину. Це водонепроникний білок, з якого складаються рогові чохла рогів парнокопитних, нігті та ін. Клітини зовнішнього шару епідермісу постійно злущуються і замінюються клітинами нижчих шарів. Найбільш життєво важливою є базальна частина епідермісу. Вона служить матриксом, де відбувається постійний поділ клітин, які формують зовнішні шари епітелію.

У багатьох риб і окремих земноводних шкіра певною мірою проникна, тому багато сучасних амфібій використовує її як орган дихання. У сучасних безпанцирних амфібій є система **інфраепідермальних капілярів**, яка майже не трапляється в інших хребетних. Існує думка, що під час сплячки земноводні дихають майже виключно шкірою.

З переходом деяких земноводних і амніот до постійного наземного способу життя характер епідермісу змінюється. Наближаючись до поверхні, клітини його стають плоскими, протоплазма в них змінюється, і вони дедалі більше заповню-

ються кератином. Поверхневий шар епідермісу утворений зроговілими мертвими клітинами. Вони легко стираються і злущуються, а в деяких земноводних і плазунів скидаються в певний період року (линяння).

Кератинові похідні шкіри. У вищих хребетних наповнений кератином епітелій утворює різні спеціалізовані структури, найпростішими з яких є потовщення та здуття рогового шару (наприклад, бородавки ропух). Особливо потужний роговий шар спостерігається на поверхнях, які піддаються стиранню (підшви ніг). В утворенні таких мозолів беруть участь як епідерміс, так і дерма. Для багатьох ссавців характерні подушечки на нижніх поверхнях кінцівок, тоді як у приматів долоні й підшви покриті шкірними гребінцями, які дають змогу краще утримуватись на гілках дерев (рис. 3).

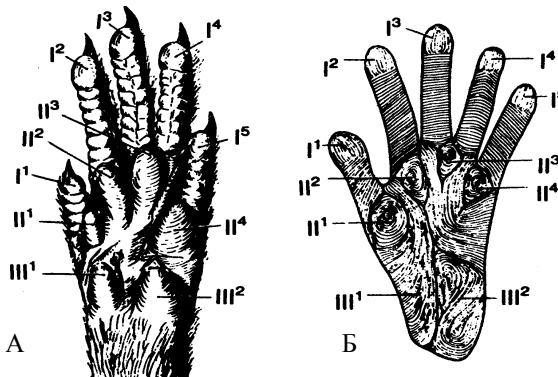


Рис. 3. Поверхня долоні комахоїдного (А) і макака (Б).

Для комахоїдних характерна наявність товстих подушечок (III¹, III²) на обох боках проксимального кінця долоні, подушечок між основами сусідніх пальців (II¹-II⁴) та на кінчику кожного пальця (I¹-I⁵). У вищих приматів ці подушечки замінені візерунком шкірних гребінців (за: Ромер, Парсонс, 1992)

У плазунів похідними епідермісу є рогові луски та щитки. У крокодилів і багатьох черепах вони мають вигляд плоских пластинок. У черепах вони покривають кісткові пластинки панцира. У ящірок і змії луски налягають одна на одну, як

черепиця (рис. 4), причому в останніх вони допомагають при пересуванні. Зауважимо, що луски плазунів не гомологічні кістковим лускам риб.

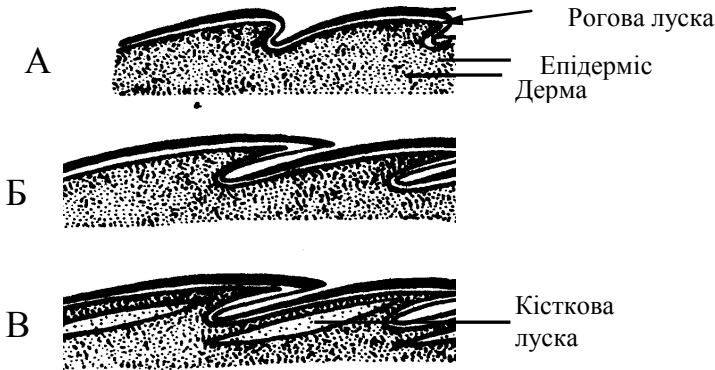


Рис. 4. Схеми різних типів лусок рептилій:

А – шкіра ящірки, луски слабо перекриваються; Б – шкіра змії, луски сильно перекриваються; В – під роговими лусками лежать кісткові елементи, такий тип лусок характерний для багатьох видів ящірок

Рогові луски рептилій закладаються в онтогенезі, як випинання епідермісу, що містить мезодермальний сосочок. У ссавців і птахів луски зникли на більшій частині тіла. Вони збереглися лише на задніх кінцівках птахів та на кінцівках і хвостах гризунів, комахоїдних і сумчастих. А в панголінів усе тіло покрите роговими лусками. У багатьох амніот, у яких редуковані або відсутні зуби, шкіра по краях щелеп роговіє й утворює роговий чохол дзьоба. Прикладом цього можуть бути птахи, черепахи, яйцекладні ссавці.

Кігті, нігті, копита – це модифікації, що виникли в ссавців (рис. 5). Типовий кіготь захищає верхню, бокову поверхню, а також кінчик кінцевої фаланги пальця. Під ним лежить зачатковий шар, захищений біля основи складкою шкіри. Цей шар обумовлює ріст кігтя. Переходом від кігтя до нормального епідермісу є підкігтева пластинка.

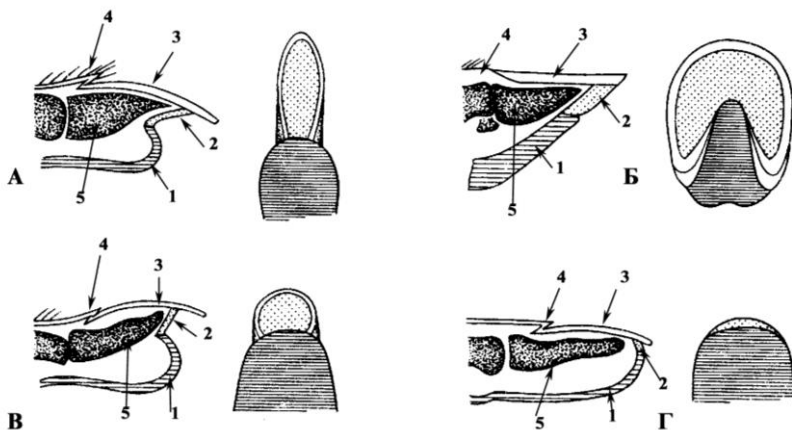


Рис. 5. Поздовжній розріз через кінцеві фаланги пальців хижака (А), копитного (Б), мавпи (В), людини (Г):

1 – подушечка пальця; 2 – підшвенна пластинка; 3 – кігтева пластинка; 4 – кігтевий валик; 5 – кінцева фаланга

Ніготь (unguis) приматів (рис. 5, В, Г) являє собою сплющений кіготь, який покриває палець лише зверху. Копита є вкороченими кігтями, що мають напівциліндричну форму й покривають кінчик пальця. На землю спирається дугоподібний або V-подібний дистальний кінець копита, а підшвенна пластинка розміщується всередині.

Справжні роги характерні лише для порожнисторогих (вівці, кози, антилопи, велика рогата худоба). Стержень рога в цих тварин є кістковим виростом, що розвивається зі шкірного скостеніння і приростає до черепа. Зверху він покритий чохлам рогової речовини, що утворилася в результаті кератинізації епідермісу (рис. 6, А). Справжні роги не розгалужуються і не скидаються.

Зовсім інше походження й будову мають роги оленя. Вони майже завжди є лише в самців. Зрілі роги в оленів утворені кістковою тканиною (рис. 6, В). Лише в період росту вони покриті м'якою шкірою (рис. 6, Б), а рогових речовин не містять.

Такі роги періодично скидаються. Їхня гіллястість зростає з віком тварини.

Роги вилорогої антилопи за будовою і походженням гомологічні рогам порожнисторогих, але роговий чохол у них галузиться і щорічно скидається (рис. 6, Г).

У жирафи роги – це кісткові вирости, покриті звичайною шкірою (рис. 6, Д).

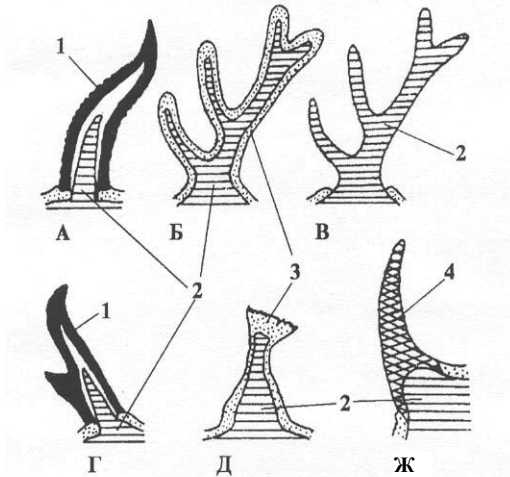


Рис. 6. Схема будови рогів різних типів у поздовжньому розрізі:

А – ріг порожнисторогих; Б, В – оленьчий ріг; Г – ріг вилорога; Д – ріг жирафа; Ж – ріг носорога. 1 – рогова речовина; 2 – кістка; 3 – шкіра; 4 – волосоподібні епідермальні сосочки (за: Ромер, Парсонс, 1992)

“Ріг” носорога утворений кератинізованим епідермісом. Але це не справжній ріг, а маса злитих в єдине ціле волоскоподібних епідермальних сосочків (рис. 6, Ж).

Пір’я (рис. 7, А – Д) є епідермально-дермальною структурою, що виникла в процесі еволюції з лусок плазунів і виконує декілька функцій: теплоізоляційну, утворення поверхонь крил і хвоста.

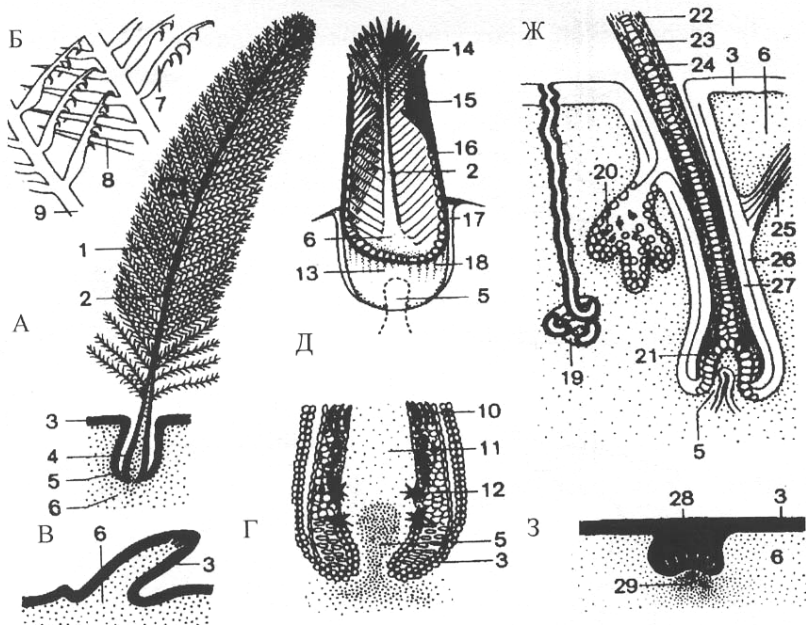


Рис. 7. Будова та розвиток пера (А – Д) і волосини (Ж, З).

А – контурне перо: 1 – опахало; 2 – стрижень; 3 – епідерміс; 4 – очин; 5 – колодочка; 6 – дерма.

Б – тонка будова пера: 7 – дистальна борідка другого порядку з гачечками; 8 – проксимальна борідка другого порядку; 9 – борідка першого порядку.

В – закладка пера.

Г – зона росту пера: 10 – утворення кератину; 11 – дужка пера; 12 – пігментні клітини.

Д – розвиток контурного пера: 13 – вентральню; 14 – утворення борідок; 15 – чохлак; 16 – закладка борідок першого і другого порядків; 17 – сумка пера; 18 – комірць.

Ж – волосина: 19 – потова залоза; 20 – сальна залоза; 21 – зона росту; 22 – шкірка (кутикула); 5 – сосочок волосини з кровоносною судиною; 23 – корковий шар; 24 – серцевина; 25 – м'яз волосяної сумки; 26 – зовнішня піхва; 27 – внутрішня піхва.

З – закладка волосини: 28 – епідермальне потовщення; 29 – мезодермальний волосяний сосочок (за: Хадорн, Венер, 1989)

Волосяний покрив ссавців є аналогічним оперенню птахів. Він виконує теплоізоляційну функцію й утворений з кератинізованого епідермісу. Але, на відміну від пера, волосина є суто епідермальною структурою без мезодермального компонента. Волосся – це не модифіковані рогові луски, а новий структурний елемент шкіри. Існує припущення, що волосся виникло в процесі еволюції як особливі сенсорні вирости ще до того, як наші предки втратили луску.

Шкірні залози наявні в епідермісі представників усіх класів хребетних. У риб це розкидані по всьому тілу окремі клітини, що виділяють слиз, який сприяє зменшенню тертя їх тіла об воду та захищає від проникнення хвороботворних організмів. У окремих видів (наприклад у деяких акул, химер та ін.) залози виділяють отруйний секрет. У багатьох глибоководних риб залози модифікувалися у світні органи – **фотофори**.

В амфібій шкірні залози представлені уже не окремими слизовими клітинами, а добре оформлені, хоча і належать до найпростішого альвеолярного типу (рис. 8). Крім того, у них є зернисті залози, протоплазма секреторних клітин яких містить гранули (зерна). Секрет цих залоз отруйний.

У плазунів примітивні слизові клітини зникли; їх щільна суха шкіра дуже бідна на залози. Хоча в окремих видів бувають різні пахучі залози. У птахів шкірні залози трапляються рідко. Єдиною більш-менш добре розвинутою залозою є куприкова, яка належить до альвеолярних утворів голокринового типу.

У ссавців спеціальні **церумінозні залози** виділяють вушну сірку. Альвеолярні **сальні залози** (див. рис. 2; 7) безпосередньо зв'язані з волосяними фолікулами. Їх секрет утворюється внаслідок руйнування клітин. **Потові залози** (рис. 7) мають просту трубчасту структуру і являють собою витягнуті трубочки, що закручуються в коріумі. Похідними потових залоз є **молочні**. Велике значення в житті окремих видів мають **пахучі залози**, які можуть бути похідними як потових, так і сальних залоз.

Дерма (рис. 1; 2; 8) товстіша від епідермісу, але простіша за будовою. Вона складається зі щільно переплетених волокон

сполучної тканини, яка утворюється із зародкової мезенхіми. Дерма є ефективним ізолюючим матеріалом. Завдяки своїй еластичності й міцності, вона добре захищає розміщені нижче тканини від пошкоджень. Нижній шар дерми має, зазвичай, пухку структуру. Це підшкірна жирова клітковина, де відкладаються жирові запаси. Цей шар дерми часто непомітно переходить у сполучну тканину, яка покриває м'язи чи внутрішні органи. Таким чином, шкіра в різних місцях тіла по-різному зв'язана зі структурами, які залягають нижче (порівняйте шкіру долоні й тильного боку кисті).

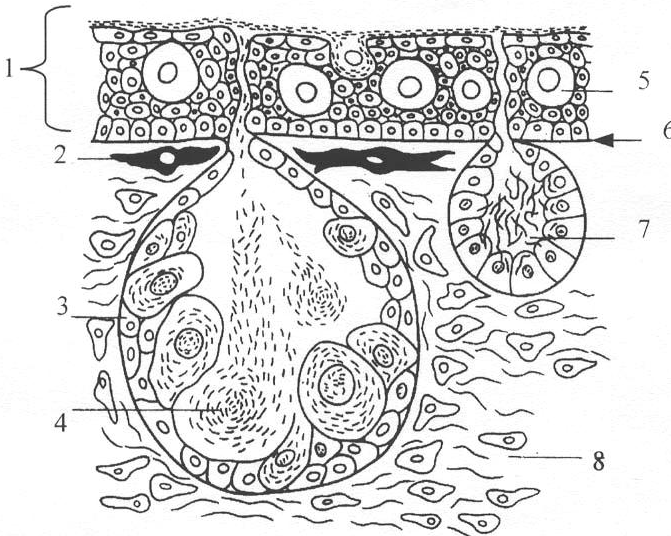


Рис. 8. Шкіра саламандри під час метаморфозу (поперечний зріз):
 1 – епідерміс; 2 – пігментна клітина; 3 – заміщуючі клітини; 4 – отруйна залоза з клітинами, що руйнуються; 5 – клітини Лейдїга; 6 – базальна пластинка; 7 – слизова залоза; 8 – дерма

У ланцентика дерма має іншу природу. Вона представлена переважно шаром драглистого матеріалу, що містить невелику кількість волокон. Їх щільність збільшується лише в зовнішньому й внутрішньому прикордонних шарах.

У кісткових риб у дермі є деяка кількість пухкої сполучної тканини, яка значною мірою заміщена кістковими лусками або пластинками. Останні є більш спеціалізованими похідними мезенхіми й беруть участь в утворенні захисного панцира.

У більшості наземних тварин, за винятком черепах і панцирників, шкірні скостеніння здебільшого редуковані і зберігаються лише в певних частинах черепа або відсутні зовсім. Немає їх також у круглоротих і хрящових риб. Хоча в акул на плакоїдних лусках, занурених у шкіру, є зубоподібні шипи. Як свідчать дані еволюційної історії хребетних, наявність у шкірі кісткових утворів є первинною, а волокниста будова дерми – вторинною.

Дані палеонтології переконливо свідчать про поступовий перехід від кісткового панцира до сучасної волокнистої будови шкіри амфібій і рептилій. Основна маса дерми утворена колагеновими волокнами. Крім того, у ній наявні еластичні волокна. У дермі можуть розвиватися гладенькі м'язові волокна, а до нижньої поверхні шкіри прикріплюватися поперечно-смугасті м'язові волокна від м'язів тіла, які лежать нижче. Дерма утворює випинання в шар епідермісу, які називаються **дермальними сосочками**. Це наближає кровеносні судини до епідермісу і забезпечує тісний контакт між ним і дермою.

Палеонтологічні дані свідчать, що предки сучасних хребетних мали майже суцільний кістковий панцир. Хоча на поверхні можуть міститися різноманітні тверді скелетні матеріали, головним компонентом пластин і лусок є покривна кістка. Панцир такого типу був у безщелепних щиткових, вимерлих панцирних риб і у видозміненому стані наявний майже в усіх кісткових риб. У круглоротих він відсутній, а у акул представлений зубчиками в шкірі, про які уже говорилося. У хрящових риб ці зубчики є результатом вторинного спрощення.

У щиткових і панцирних риб внутрішній шар луски був представлений шаруватою компактною кісткою. Над ним залягав пласт губчастої кістки з численними пустотами, які

містили кровоносні судини. Зовні розміщувався ще один компактний шар. Усе це покривалося шаром емалеподібного матеріалу. Таким чином, між емаллю й пульпарною порожниною містилася стінка з кісткового матеріалу. У примітивних форм вона складалася з типової кісткової тканини. У більш прогресивних остеоцити мігрували в пульпарну порожнину й ця тканина стала схожою на дентин зуба. Можливо, елементи такого примітивного панцира дали початок лускам більш сучасних риб, а також шкірним зубчикам акул (**плакоїдна луска**) (рис. 9, В).

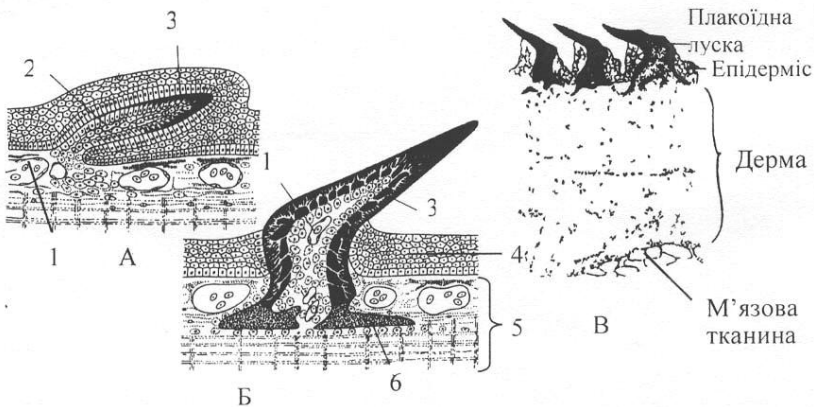


Рис. 9. Розвиток плакоїдної луски акули (А, Б).

А – рання стадія розвитку плакоїдної луски: дермальний сосочок росте в епідерміс; найбільш поверхневі клітини сосочка розміщуються у вигляді епітеліального шару і перетворюються в одонтобласти (2), які продукують дентин (3), пронизаний канальцями, котрі містять відростки одонтобластів. Б – сформована луска; всередині дентинового зуба міститься порожнина пульпи: 1 – кровоносна судина; 4 – епідерміс; 5 – дерма, що утворює пульпу дентинового зуба; 6 – базальна пластинка з дентину (за Хадорн, Венер, 1989). В – поперечний зріз шкіри акули (за: Ромер, Парсонс, 1992)

У акул ці зубчики (**одонтоди**) дуже схожі на зуби. У їх утворенні брали участь епідерміс, коріум (рис. 9, А, Б) і, можливо, матеріал нервового гребеня. Таку ж участь ці тканини беруть у розвитку зубів і лусок риб. У кісткових риб тіло

покрите діагональними рядами лусок, які налягають одна на одну. Вони мають чотирикутну форму або заокруглений зовнішній край.

За будовою в ранніх кісткових риб можна виділити два типи лусок. Для м'ясистолопатевої була характерна **космоїдна луска**. Вона мала тришарову будову, але основна речовина горбиків була не типовим дентином, а його варіантом – **косміном**. Така луска характерна для типових кистеперих та ранніх дводішних риб. У примітивних променеперих луски були ганоїдними. Від космоїдних вони відрізняються тим, що під час росту замість одного шару емалеподібного матеріалу поверх косміну послідовно відкладається ряд шарів схожого на емаль матеріалу – **ганоїну**.

У нині існуючих риб ганоїдні луски трапляються лише у багатоперих та деяких кісткових ганоїдів. В останніх вони дещо спрощені, оскільки шар косміну втрачений.

У більшості кісткових риб гнучкі луски утворені тонкою пластинкою кісткоподібного матеріалу, що, зазвичай, не містить клітин. Знизу розміщений волокнистий шар. У окремих видів луски можуть втрачатися і шкіра на тулубі та хвості гола (сом). Луски кісткових риб напівпрозорі і перекриваються, як черепиця. Якщо вільний край луски плавно заокруглений, то це **циклоїдний** тип, а якщо зазубрений – **ктеноїдний**. Шкірні луски міног і міксин повністю втрачені. У хрящових риб іноді є плавцеві шипи, хоча шкіра гола, якщо не брати до уваги плакоїдних лусок, що схожі за будовою до зубів. Основа їх має пульпарну порожнину й утворена кісткоподібним матеріалом (рис. 9). Конус складається з дентину, а поверхня покрита плівкою емалеподібного матеріалу. Частково це справжня емаль, але більша частина являє собою твердий зовнішній шар дентину – **вітродентин**.

Елементи зябрової кришки залягають у складках шкіри, яка покриває ділянку зябер. З обох боків черепа містяться головні пластини – **кришкові кістки**. Поряд можуть бути й інші, більш дрібні, – **передкришкова** і **підкришкова кістки**.

Первинно тут був ряд гулярних пластинок, які в сучасних кісткових риб редукувалися до паралельних променів зябрової кришки.

Плавці примітивних риб покриті лусками, які дистально стають дедалі дрібнішими і розрідженішими. У вищих кісткових риб ці луски перетворюються у видовжені промені – **лепідотріхії**. Кожен такий промінь складений рядом вузьких лусок. Кінчик плавця кісткових риб часто додатково укріплений маленькими роговими стержнями, які розвиваються в коріумі й називаються **актинотріхіями**. Більш крупні промені такого типу називаються **цератотріхії**. Останні є єдиною опорою шкіряної лопаті плавця акул.

У тетрапод частина покривних кісток голови зберігається як елементи черепа і щелеп. Також часто зберігається покривний плечовий пояс, хоча шкірний панцир здебільшого редукований. У древніх амфібій лусковий покрив зберігся у вигляді V-подібних рядів лусок на череві та боках. У сучасних земноводних вони відсутні, лише в гімнофіон збереглися їх елементи, занурені у шкіру. У деяких плазунів кісткові луски збереглися у вигляді зчленованих V-подібних кісточок під шкірою черева, які називаються черевними, або **гастральними, ребрами**. Вони є у деяких ящірок, крокодилів і гатерії, а у птахів і ссавців зникли. У деяких ящірок трапляються кісткові луски, які підстиляють рогові луски епідермісу (див рис. 4, В). У деяких видів крокодилів панцир утворений квадратними кістковими пластинками, які покриті роговим шаром. Хоча більшість ссавців, що мають кістковий панцир, належить до неповнозубих, а у деяких китів розвиваються кісткові пластинки.

У більшості черепах під роговими щитками є кістковий панцир (рис. 10). Якщо не брати до уваги загривкових і хвостових пластин, то **карапакс** (верхня половина панцира) складається з трьох наборів: 1) край, облямований крайовими пластинами (**маргінальними**); 2) спереду назад іде ряд майже квадратних пластинок, що залягають по середній лінії над хребцями – хребтові (**невральні**); 3) між краєвими й невральними пластинками розміщуються вісім парних

втягнутих поперечно реберних (плевральних, або костальних) пластинок.

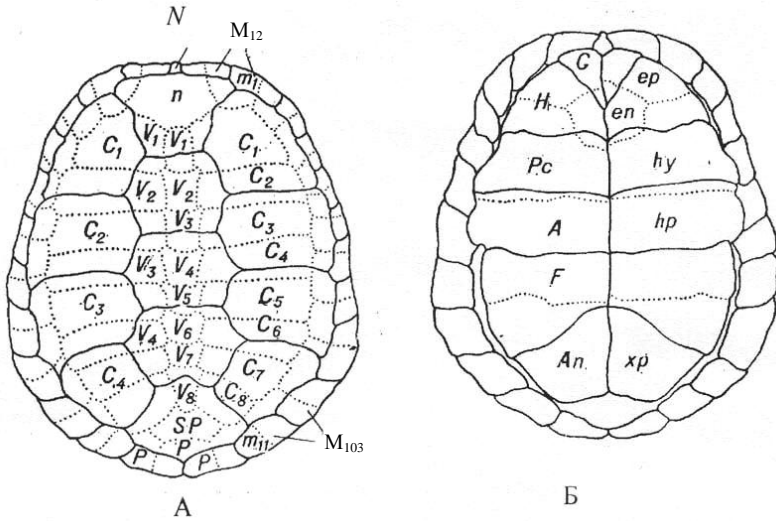


Рис. 10. Будова панцира черепахи болотяної:

А – карапакс; Б – пластрон. Суцільними лініями показані шви між роговими щитками, пунктиром – між кістковими пластинками; великими літерами позначені щитки, малими – кісткові пластинки: N, n – загривкові; V, v – хребтові; C, c – реберні; M, m – крайові; P, p – надхвостові; SP – надпідгальна; ep – епіпластрон; en – ендопластрон; hu – гіопластрон; hp – гіпопластрон; xp – ксифіпластрон; G – горлові щитки; H – плечові; P – грудні; A – черевні; F – стегнові; Ap – анальні (за: Самарський, 1976)

Пластрон (нижня половина панцира) у типових черепах утворений чотирма парними пластинами й переднім серединним елементом (рис. 10). У примітивних форм трапляються додаткові парні пластини. Три пластинки на передньому краї пластрона є насправді ключицями й надгрудинником покривного плечового поясу. Усі інші елементи пластрона й усі елементи карапакса, очевидно, є новоутвореннями. Хоча є дані, які дають підставу стверджувати про входження в пластрон черевних ребер.

Покриви хребетних можуть бути забарвлені в різний колір. Причиною забарвленості покровів може бути наповнення кров'ю

кровоносних судин (наприклад у гребені півня), специфічна фізична структура каламутних середовищ, тонких пластинок і решіток та наявність пігментів. Так, наприклад, переливчасте забарвлення пір'яни обумовлене її фізичною будовою.

У всіх хребетних пігменти містяться в особливих пігментних клітинах **хроматофорах**, які продукуються нервовим гребенем і розміщуються в дермі (див. рис. 7, Г; 8). У риб, земноводних та плазунів пігмент наявний у хроматофорах постійно, тоді як у птахів і ссавців передається в клітині епідермісу, у пір'я, волосся. Як правило, пігменти накопичуються у вигляді зернистих структур. Це коричневі, жовті та чорні меланіни (у меланоцитах), оранжеві каротиноїди, жовтий рибофлавін. Зміна забарвлення в деяких тварин (камбала, квакші, хамелеони) відбувається завдяки переміщенню гранул пігментів всередині зірчастих хроматофорів. Керує цим процесом нервова система або гормони гіпофіза й епіфіза.

5. ПОРІВНЯЛЬНО-АНАТОМІЧНИЙ ОГЛЯД СКЕЛЕТА ХРЕБЕТНИХ

У скелеті хребетних можна виділити три основні частини:
1) скелет голови (череп); 2) осьовий скелет (хорда, хребет);
3) скелет органів руху (кінцівки та їх пояси).

5.1. ЧЕРЕП

Череп хребетних складається з двох відділів.

Перший – **мозковий череп**, або **нейрокраніум** (neurocranium), функція якого полягає в захисті головного мозку та органів чуття. У ньому виділяють очний, слуховий і потиличний відділи. Виникнення мозкового черепа пов'язане з розвитком головного мозку й органів чуття та необхідністю захисту останніх.

Закладається мозковий череп у вигляді двох пар хрящів, що залягають під зачатком головного мозку (рис. 11, А). Задня пара називається **парахордалії** та лежить по боках переднього кінця хорди. Передня пара – **трабекули** – залягає перед хордою. Розростаючись, парахордалії та трабекули змикаються між собою, утворюючи основну пластинку черепа, яка підстилає головний мозок. Одночасно з цим відбувається закладання органів слуху і нюху, навколо яких виникають хрящові капсули. Останні розміщені дещо дорзальніше основної пластинки й захищають головний мозок із боків (рис. 11, В). Згодом капсули органів чуття з'єднуються (у круглоротих (рис. 11, Б)) або зростаються з основною пластинкою черепа. Хрящовий череп не має суцільної покрівлі мозкової коробки. Отвори (фонтанелі), які зберігаються між перемичками покрівлі черепа затянуті сполучнотканинними перегородками. Суцільна покрівля виникає в результаті скостеніння скелета, шляхом утворення лобних і тім'яних шкірних кісток.

Другий відділ – **вісцеральний череп** (viscerocranium). Спершу він представлений численним рядом одноманітних дуг, які розміщуються між зябровими щілинами. Особливо чітко вони простежуються в хрящовому черепі акул. Зазначимо, що в

акул немає передщелепної вісцеральної дуги, сліди існування якої помітні в інших хребетних.

У кісткових риб і тетрапод хрящовий ембріональний череп перетворюється в кістковий за рахунок розвитку замісних та покривних кісток. У ділянці піднебінноквадратного хряща утворюються міжщелепна (або передщелепна) і верхньощелепна кістки із зубами. Суглобова головка верхньої щелепи розвивається із замісної квадратної кістки. В ембріональній нижній щелепі, як правило, формуються три кістки. Одна з них – **зчленівна** – утворює з **квадратною первинний щелепний суглоб**. Незалежно від хрящової закладки виникають великі покривні кістки покрівлі черепа та складові твердого піднебіння: **леміш**, **піднебінні** та **крилоподібні** кістки. Відомо, що між щелепною та наступною за нею гіоїдною дугами лежить перша зяброва щілина, яка в акул і скатів називається бризкальцем. У кісткових риб вона зникає, тоді як у тетрапод стає порожниною середнього вуха та **євстахієвою трубою**.

За гіоїдною дугою в риб та личинок земноводних залягають зяброві дуги, між якими містяться зяброві щілини. Кількість зябрових щілин може бути різною: у хрящових риб – 5-7, у сучасних кісткових – 4, у личинок амфібій – 3.

У чотириногих (рис.12, 13, 14, 15) нижня частина гіоїдної дуги й залишки зябрових дуг трансформувались у під'язиковий апарат та хрящі гортані. Гіомандибулярний апарат риб зміщується в барабанну порожнину й перетворюється в слухову кісточку, яка в ссавців набуває специфічної форми (**стремінце**). Зазначимо, що в амфібій, плазунів і птахів це єдина слухова кісточка. У ссавців, крім неї, із закладок, в які зміщуються в середнє вуха, утворюються **коваделко** й **молоточок**. Таке переміщення квадратної й зчленівної кісток і пов'язана з ним редукція первинного щелепного суглоба привели до формування в ссавців вторинного щелепного суглоба. Його виникнення пов'язане з диференціацією зубної системи і складними жувальними рухами. Новий суглоб утворився між лускатою кісткою мозкового черепа й зубною кісткою нижньої щелепи ссавців.

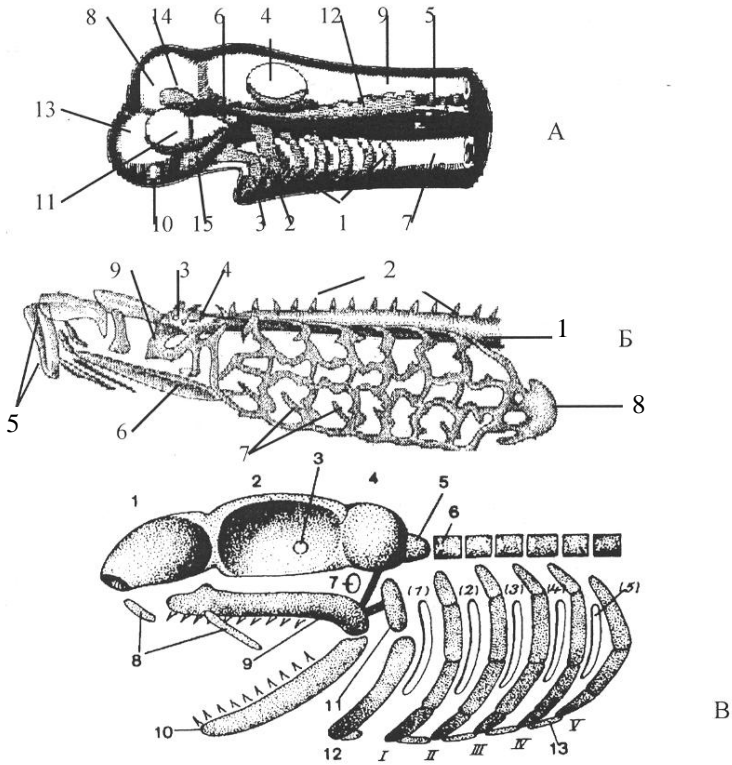


Рис. 11. Розвиток (А) і будова черепа (Б, В).

А – розвиток хрящового черепа акули: 1 – зяброві дуги; 2 – під’язикова дуга; 3 – щелепна дуга; 4 – слухова капсула; 5 – хорда; 6 – гіпофіз; 7 – кишка; 8 – середній мозок; 9 – спинний мозок; 10 – ніздря; 11 – око; 12 – паракордалії; 13 – первинний передній мозок; 14 – очноямкові хрящі; 15 – трабекули.

Б – череп і скелет зябрового апарату міноги: 1 – хорда; 2 – зачатки верхніх дуг хребців; 3 – нюхова дуга; 4 – слухова капсула; 5 – скелет присисної лійки; 6 – під’язиковий хрящ; 7 – зяброві дужки; 8 – навколосерцевий хрящ; 9 – під’язикова дуга.

В – будова хрящового черепа акули. Відділи нейрокраніума: 1 – нюховий; 2 – очний; 4 – слуховий; 5 – потиличний; 3 – отвір для зорового нерва; 6 – перший хребець. Вісцеральний череп: 8 – губні хрящі; 9 – щелепна дуга з піднебінноквадратного та 10 – меккелевого хрящів, між ними первинний щелепний суглоб; 11 – під’язикова дуга з гіомандибулярного хряща та 12 – гіюда; I – V – зяброві дуги; (1)–(5) – зяброві щілини; 7 – бризкальце; 13 – сполучний хрящ (копула).

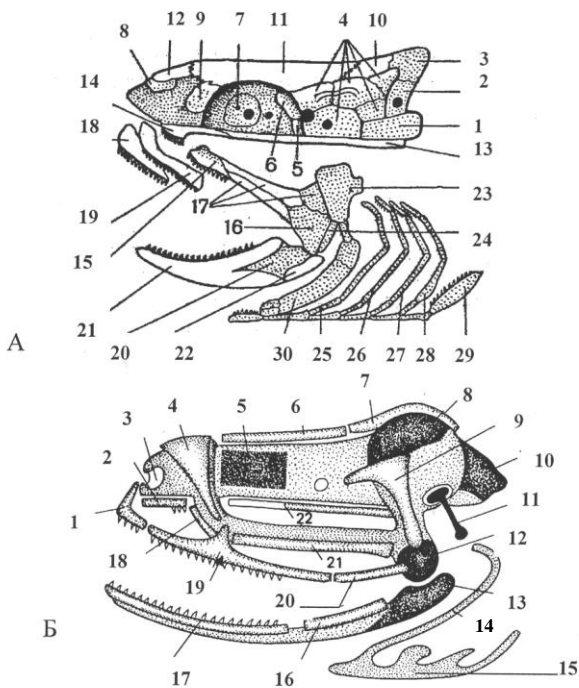


Рис. 12. Будова черепа костистої риби (А) та земноводного (Б).

А – череп кісткової риби (зяброва кришка і навколоочні кільця видалені; хрящові кістки позначені пунктиром): 1 – нижньопотилична кістка; 2 – бокова потилична; 3 – верхньопотилична; 4 – вушні; 5 – основна клиноподібна; 6 – крилоклиноподібна; 7 – очноклиноподібна; 8 – міжнюхова; 9 – бокова нюхова; 10 – тім'яна; 11 – лобова; 12 – носова; 13 – парасфеноїд; 14 – леміш; 15 – піднебінна; 16 – квадратна; 17 – крилоподібні; 18 – міжщелепні; 19 – верхньощелепна; 20 – зчленівна; 21 – зубна; 22 – кутова; 23 – гіомандибуляре; 24 – симплектикум; 25–29 – I–V зяброві щілини; 30 – гіюїд (за: Наумов, 1982).

Б – череп земноводного (хрящовий зачатковий череп показаний точками, замісні кістки – темним кольором, покривні – світлим). Замісні кістки нейрокраніума: 5 – очноклиноподібна; 8 – передньовушна; 10 – бокова потилична. Покривні кістки нейрокраніума: 2 – леміш; 4 – носова; 6 – лобова; 7 – тім'яна; 22 – парасфеноїд. Піднебінноквадратний зростається з нюховим і слуховим відділами мозкового черепа, тут розвивається замісна зчленівна кістка (12). Слухову капсулу прикриває луската кістка (9). Замісна кістка нижньої щелепи (13); покривні – зубна (17); кутова (17). Покривні кістки губних хрящів: 1 – міжщелепна і 19 – верхньощелепна пов'язані з квадратною кісткою, покривною квадратнощелепною (квадратновиличною). Елементи під'язикової дуги: 11 – гіомандибулярна кістка = стовпчик; 14 – гіюїд = передні рижки під'язикової пластинки (15); 3 – носова порожнина; 18 – піднебінна кістка; 21 – крилоподібна кістка (за: Хадорн, Венер, 1989)

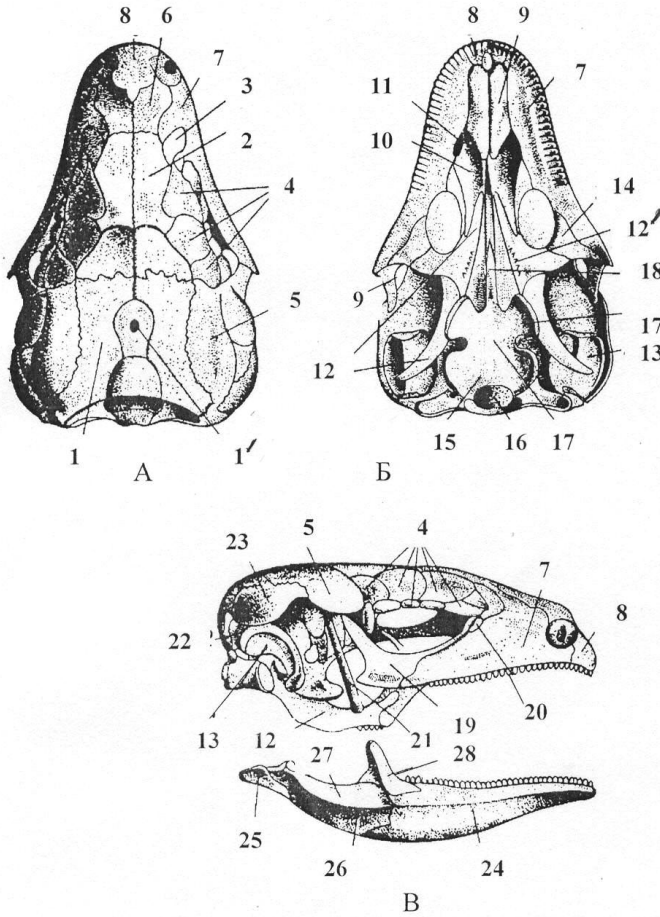


Рис. 13. Будова черепа плазуна (ящірка).

А – вигляд зверху; Б – вигляд знизу; В – вигляд збоку. 1 – тім'яна кістка; 1' – отвір для тім'яного ока; 2 – лобова; 3 – передлобова; 4 – надчочномкові; 5 – заочномкова; 6 – носова; 7 – верхньощелепна; 8 – міжщелепна; 9 – леміш; 10 – піднебінна; 11 – хоани; 12 – крилоподібні; (12' – зуби); 13 – квадратна; 14 – поперечна; 15 – потилична; 16 – потиличний виросток; 17 – основна клиноподібна; 18 – залишок парасфеноїда; 19 – вилична; 20 – слізна; 21 – стовпчаста; 22 – луската; 23 – надскронева; 24 – зубна; 26 – кутова; 27 – надкутова; 28 – вінцева

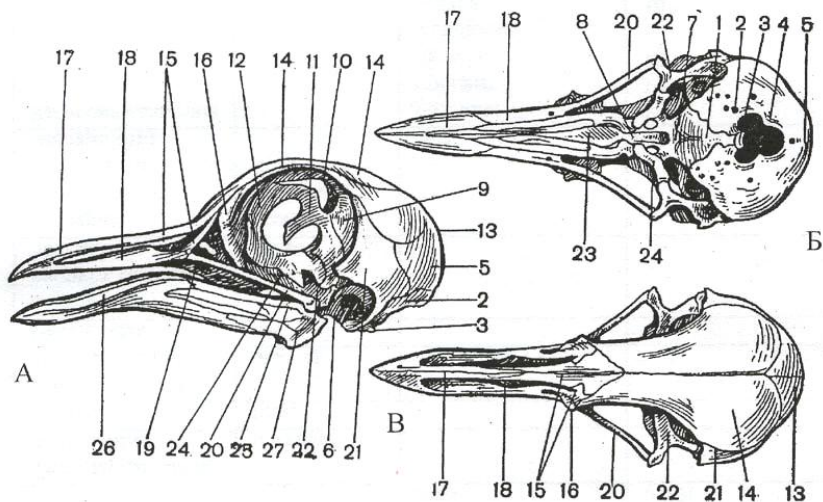


Рис. 14. Будова черепа птаха (голуб).

А – вигляд збоку; Б – вигляд знизу; В – вигляд зверху. 1 – основна потилична кістка; 2 – бокова потилична кістка; 3 – потиличний виросток; 4 – великий потиличний отвір; 5 – верхньопотилична кістка; 6 – вушна; 7 – основна клиноподібна; 8 – передньоклиноподібна; 9 – крилокліно-подібна; 10 – очноклиноподібна; 11 – міжочна перегородка; 12 – середня нюхова кістка; 13 – тім'яна; 14 – лобна; 15 – носова; 16 – слізна; 17 – міжщелепна; 18 – верхньощелепна; 19 – вилична; 20 – квадратновилична; 21 – луската; 22 – квадратна; 23 – леміш; 24 – крилоподібна; 25 – зчленівна; 26 – зубна; 27 – кутова (за: Наумов, 1982)

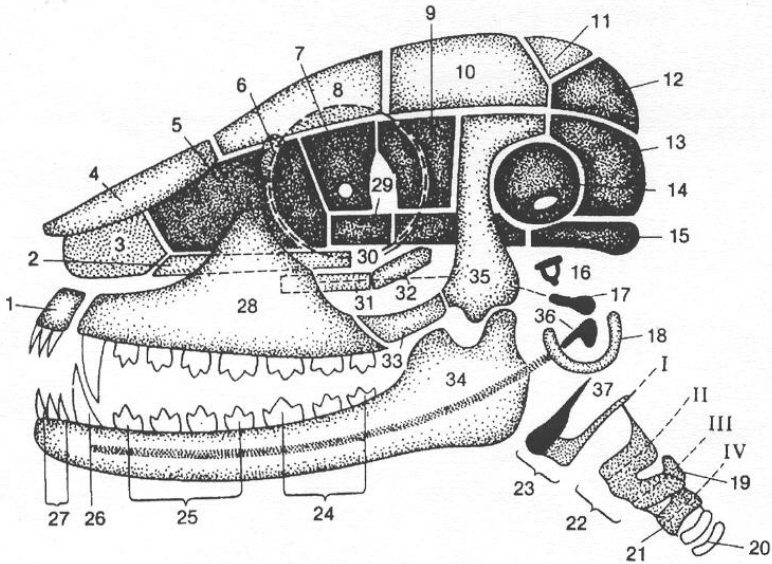


Рис. 15. *Схема будови черепа ссавця (замісні кістки та залишки хрящового зачаткового черепа показано темним, покривні кістки – світлі).*

Замісні кістки нейрокраніума: 5 – решітчаста; 7 – очноклино-подібна; 9 – крилоклиноподібна; 29 – передньоклиноподібна; 30 – основна клиноподібна; 14 – кам'яниста; 12 – верхньопотилична; 13 – бокова потилична; 15 – основна потилична. Залишки хрящового черепа: 3 – носова перегородка. Покривні кістки нейрокраніума: 4 – носова; 6 – слізна; 8 – лобна; 10 – тім'яна; 11 – міжтім'яна; 35 – луската; 2 – леміш. Вісцеральний череп: піднебінно-квадратний хрящ повністю редькова-ний, на його місці (показано штриховою лінією) знаходяться покривні кістки: 31 – піднебінна; 32 – крилоподібна; квадратна кістка = коваделко (17). Редукції зазнає також меккелів хрящ; зчленівна кістка = молоточок (36); зубна (34) утворює вторинний щелепний суглоб з лускатою. Міжщелепна (1) та верхньощелепна (28) утворюють верхню щелепу, яка виличною кісткою (33) зв'язана з лускатою. З елементів під'язикової дуги утворюються: 16 – стремінце = стовпчик = гіомандибулярна кістка; 37 – передні ріжки під'язикової кістки. Перша пара зябрових дуг (I) утворює задні ріжки під'язикової кістки, які разом з передніми ріжками приносять до тіла цієї кістки (23); друга пара зябрових дуг (II) утворює передню частину щитоподібного хряща (22) гортані; третя (III) – задню частину цього хряща і черпакуватий хрящ (19) гортані; четверта (IV) – перстнеподібний хрящ (21) гортані; 20 – хрящеві кільця трахеї. 18 – барабанна кістка, яка захищає зовнішній слуховий прохід, утворюючи також раму, на якій натягнута барабанна перетинка; 24 – кутні зуби; 25 – хижі; 26 – ікла; 27 – різці (за: Хадорн, Венер, 1989)

5.2. ОСЬОВИЙ СКЕЛЕТ

У нижчих хордових (безчерепних) осьовий скелет представлений лише **хордою** (chorda dorsalis) та волокнистими тяжами, які підтримують плавці й зяброві щілини. Хорда являє собою пружний тяж, складений сильно вакуолізованими клітинами, який тягнеться вздовж усього тіла. Зовні вона оточена еластичною оболонкою. У переважної більшості хребетних хорда відіграє роль осьового скелета лише в період ембріонального розвитку. Згодом вона заміщується хребтом, який складається із **хребців** (vertebra), утворених із хрящової або кісткової тканини.

Хребет бере початок зі сполучної тканини, яка оточує хорду й центральну нервову систему. Ця сполучна тканина за походженням є мезодермою склеротома.

На ранніх стадіях ембріонального розвитку хребетних мезодерма залягає суцільним листком між екто- й ентодермою. Згодом у процесі диференціації цей листок розділяється на спинну і черевну частини. Унаслідок сегментації спинна частина мезодерми поділяється на ряд мішків – **сомітів**, які розміщуються по боках хорди і нервової трубки. Черевна частина не сегментується, але розщеплюється на два листки, утворюючи бокову пластинку. Від внутрішнього нижнього кута соміта відділяється маса клітин, що має вигляд плоскої складки. Надалі вона заповнює проміжок між сомітом і хордою, а також між сомітом і нервовою трубкою. Ця сукупність клітин і називається склеротомом. Інша частина соміту утворює **міотом**. Кожний міотом ділиться порожниною на зовнішній (шкірний) та внутрішній (м'язовий) листки. Перший дає початок елементам шкіри, а з другого розвиваються м'язові міомери. Бокові пластинки розростаються вгору і вниз, перегородки між ними руйнуються, утворюючи порожнину тіла (целом). Зі стінок бокових пластинок утворюються листки очеревини і вісцеральна мускулатура.

Зі склеротома в зародків хребетних утворюється осьова мезенхіма, сагітальна сполучнотканинна перегородка між міотомами правого і лівого боків, горизонтальна перегородка між спинними і черевними міомерами та шар сполучної тканини

між черевними боковими м'язами. Із цих сполучнотканинних перегоронок у хребетних формуються основні елементи осьового скелета. Таким чином, хребет має мезодермальне походження. Структурною одиницею хребта є хребець, який у вищих хребетних складається із **тіла** або **центру** (*corpus vertebrae*) та верхніх і нижніх **дуг** (*arcus vertebrae*) (рис. 16).

У нижчих осьовий скелет протягом всього життя представлений хордою. Але в них (наприклад у круглоротих) уже з'являються зачатки хребців (рис. 11, Б), що мають вигляд парних хрящиків, які розміщені метамерно в сполучній тканині над хордою.

Ці зачатки гомологічні верхнім дугам хребців у вищих хребетних. Як правило, в онтогенезі передні дуги редукуються, а задні прогресивно розвиваються. У нижчих хребетних дуги ще не мають функціонального значення. У плазунів і у хвості ссавців між сусідніми тілами хребців можуть вклинюватися маленькі кісткові елементи, що мають серпоподібну форму (**інтерцентри**). У хвості до них прирощені **гемальні дуги**. У більшості випадків ребра причленовуються до тіла хребця первинно до інтерцентру (але в деяких амніот місце причленування переміщується на центр, де можуть розвиватися спеціальні бокові відростки), а в тулубі ссавців – у положення між двома сусідніми центрами.

У нижчих риб роль осьового скелета значною мірою виконує хорда. Але хребет, прогресивно розвиваючись, уже представлений як верхніми, так і нижніми дугами хребців. Нижні дуги представлені парними хрящами, які метамерно розміщені під хордою.

У вищих риб добре розвинуті тіла хребців. У деяких видів тіла хребців утворені за рахунок розростання основ верхніх і нижніх дуг, які, розвиваючись, утворюють навколо хорди хрящове або кісткове кільце. Але в більшості риб, а також вищих хребетних тіла хребців утворені частково основами дуг, а частково – за рахунок скостеніння скелетогенної сполучної тканини, що оточує хорду. До розвинутого тіла хребця прирастають верхні й нижні дуги. Верхні дуги, зростаючись між собою верхніми кінцями, утворюють верхній остистий відросток. Просвіт між верхніми дугами хребців у сукупності

утворює спинномозковий канал. Нижні дуги тулубового відділу мають вигляд коротких бокових відростків, до яких прикріплюються ребра. У хвостовому відділі хребта нижні дуги добре розвинуті, кінці їх зростаються, утворюючи нижній остистий відросток та **гемальний канал** між ними.

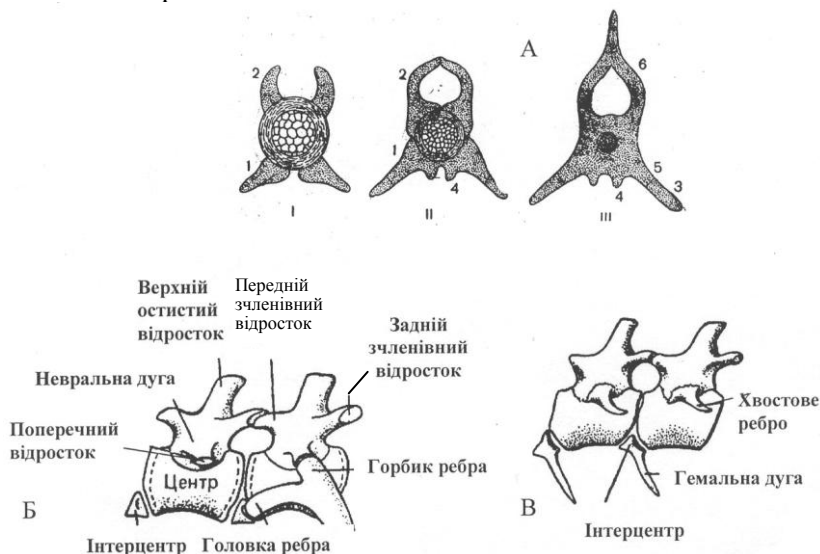


Рис. 16. Схема утворення (А) та будова (Б, В) хребців.

А – схема утворення хребця (поперечний зріз): 1 – зачаток нижньої дуги; 2 – зачаток верхньої дуги; 3 – ребро; 4 – гемальний відросток; 5 – боковий відросток хребця; 6 – верхня дуга.

Б – два тулубові хребці раннього плазуна.

В – два хвостові хребці плазуна (за: Ромер, Парсонс, 1992)

Тіла хребців у більшості риб спереду і ззаду ввігнуті. Такі хребці називаються **амфіцельними** (рис. 17, А). Вони стискають хорду, і вона має вигляд шнурка з потовщеннями в місці контакту двох сусідніх хребців.

У процесі онтогенезу хребет риб ділиться на два відділи. Перший – **тулубовий** – виконує функцію підтримання внутрішніх органів, другий – **хвостовий** – виконує локомоторну функцію. Ступінь розвитку хребта в риб пов'язаний із ступенем рухливості тварин. Наприклад, у малорухливих видів риб хорда

є постійним органом, а в активно плаваючих завжди добре розвинутий хребет.

У хребцях кистеперих риб у ділянці тіла є два набори скостенінь. У викопних хорда, очевидно, була добре розвинутою. З обох боків відразу під невральною дугою наявна маленька кісткова пластинка. Є припущення, що це елемент, який у викопних амфібій називають **плевроцентром**. В амніот він розрісся і перетворився на власне центр. Знизу хорду охоплює одиночний серединний елемент (**гіпоцентр**), гомологічний інтерцентру плазунів. Такий тип хребця називається **рахітомним**. Він характерний також для викопних земноводних.

У процесі еволюції в земноводних та плазунів відбувається дедалі більше скостеніння тіла хребця за рахунок розростання плевроцентру, інтерцентру або їх обох.

5.2.1. ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ ХРЕБТА В НАЗЕМНИХ ХРЕБЕТНИХ

У вищих хребетних відділи хребта можна ідентифікувати за характером ребер, їх наявністю або відсутністю. Але в багатьох риб, примітивних земноводних та різних плазунів ребра є на кожному хребці. Як уже було сказано, у риб групу хвостових хребців відрізняли від тулубових за наявністю гемальних дуг. У тетрапод розвиваються спеціалізовані ребра для прикріплення тазового поясу, що дає змогу чітко відрізнити **крижовий** відділ, який у свою чергу досить чітко розділяє **передкрижовий** і **хвостовий** відділи. У процесі формування **шийного** відділу в тетрапод спостерігається тенденція до вкорочення ребер, приростання чи зникнення їх. Завдяки цьому, шийний відділ можна відрізнити від **спинного**, який належить власне до тулуба. Уже в примітивних чотириногих задні ребра тулуба, як правило, відносно короткі, а в ссавців тут розвивається ділянка, позбавлена вільних ребер, тому в їх тулубі можна виділити **грудний** та **поперековий** відділи.

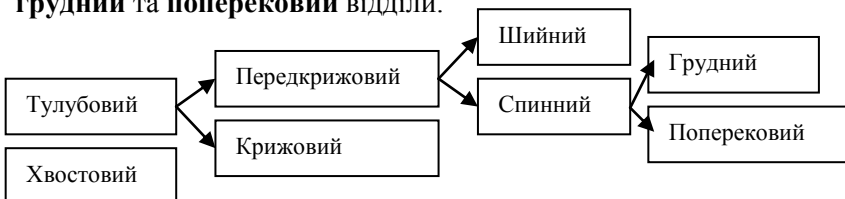


Схема 1. Диференціація хребта в еволюції

Земноводні першими серед хребетних вийшли на сушу і, у зв'язку з наземним способом існування, у них відбулися ускладнення опорно-рухового апарату, які супроводжувалися вищим ступенем диференціації хребта. Хорда в більшості земноводних функціонує лише на ранніх стадіях онтогенезу і згодом повністю заміщується хребцями.

Хребці складаються з добре розвинутого тіла з верхніми і нижніми дугами. Форма тіла хребця в різних видів відрізняється. Так, у найпримітивніших хвостатих та безногих хребці **амфіцельні** (рис. 17, А). У вищих хвостатих тіло хребця спереду випукле, а ззаду ввігнуте (**опістоцельні**) (рис. 17, Б); у найвище організованих безхвостих хребці **процельні** (рис. 17, В), тіло в них спереду ввігнуте, а ззаду випукле. У хребті виділяють чотири відділи: шийний, тулубовий, крижовий і хвостовий. Поява шийного й крижового відділів є характерною ознакою наземних тварин. Шийний відділ забезпечує рухливість голови, що необхідно в умовах наземного середовища (дихальні рухи, захоплення їжі). Диференціація крижового відділу пов'язана зі зміцненням тазового поясу, до якого кріпляться задні кінцівки, що є основними локомоторними органами.

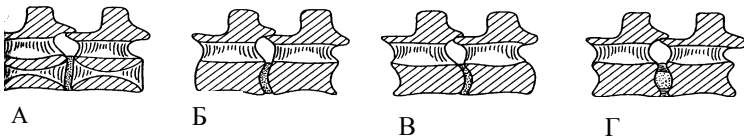


Рис. 17. *Схеми сагітальних зрізів хребців різного типу:*

А – амфіцельний тип (тіло хребця пронизане отвором для безперервної хорди); Б – опістоцельний тип; В – процельний тип; Г – платицельний тип (усе ж тіла цих хребців дещо ввігнуті, завдяки чому з'являється порожнина для міжхребцевого диска)

У шийному відділі земноводних завжди є лише один хребець, спереду якого є дві зчленівні ямки. У ці ямки заходять вирости потиличних кісток черепа. Кількість хребців у тулубовому відділі в різних видів різна.

Крижовий відділ представлений одним хребцем, що має довгі поперечні відростки, до яких кріпляться клубові кістки

тазового поясу. Хвостовий відділ найкраще розвинений у хвостатих. Хребці цього відділу мають типові гемальні дуги. У безхвостих усі хребці хвостового відділу злилися в єдину кістку – **уростиль**. Загальна кількість хребців у різних земноводних різна. Так, у безногих може бути до 200 хребців, тоді як у типових безхвостих хребет редукувався до 9 хребців і уростиля.

Хорда в плазунів редукується повністю, оскільки не виконує ніяких функцій. Тіла хребців у найпримітивніших (наприклад у гатерії) амфіцельні; у більш високоорганізованих – опістоцельтні і процельні. У типовому випадку у хребті виділяють такі відділи: шийний, спинний, крижовий і хвостовий. У примітивних плазунів у хребті було приблизно 27 передкрижових хребців (шийний та спинний відділи), два чи більше крижових і довгий хвіст. У гатерії та деяких ящірок посередині тіла кожного хвостового хребця є майже повністю нескостенілий прошарок, який ділить хребець на передню й задню половини. У цьому місці хребець легко розламується (**аутотомія**), а згодом може регенерувати.

У птахів виділяють такі відділи: шийний, грудний, поперековий, крижовий і хвостовий. Але чітко відособлений лише шийний відділ. У зв'язку зі складними рухами голови, цей відділ характеризується значною рухливістю. Остання забезпечується сідлоподібними зчленівними поверхнями хребців (**гетероцельний тип**). Кут повороту голови досягає в птахів 180° , а в сов – 270° . Кількість хребців у шийному відділі різних видів птахів різна. Більша частина грудних хребців, як правило, зростається воедино. Це сприяє більш ефективній передачі ваги тіла на крила в польоті. Задні грудні, поперекові і передні хвостові хребці, як правило, зростаються зі справжніми крижовими хребцями, утворюючи складний криж. Його функція – підтримання тазового поясу, який зазнає великих навантажень при пересуванні птаха по твердій поверхні та під час приземлення. Частина хвостових хребців, що не ввійшли до складу складного крижа, зрослися в **пігостиль**.

У ссавців виділяють шийний, грудний, поперековий, крижовий і хвостовий відділи. Хребці **платицельні** мають

плоскі зчленівні поверхні (рис. 17, Г). Викопні ссавці, як і примітивні плазуни, мали, очевидно, приблизно 27 передкрижових хребців і 2–3 крижових. Але в процесі еволюції простежується тенденція до відносного вкорочення та ослаблення хвостового відділу [12]. Шийних хребців майже завжди 7. Виняток становлять лінивці, панголіни та ламантин. Кількість спинних хребців зазвичай вкладається у два десятки. Але кількість ребер і, відповідно, співвідношення кількості грудних і поперекових хребців мінливе. Так, у порожнисторогих спинних хребців майже завжди 19, грудних може бути від 12 до 14, а поперекових, відповідно, – від 7 до 5. Крижових хребців у ссавців 3–5, з них справжніх крижових – 2. Хвіст може мати різну довжину і, відповідно, різну кількість хребців (від 2 до 50).

5.2.2. АТЛАНТ І ЕПІСТРОФЕЙ

У риб голова та тулуб нерухомі, але в тетрапод рухливість голови має велике значення, а тому найперші хребці, які з'єднують хребет і череп, значно модифікувалися.

У кісткових риб зчленівна поверхня міститься на потиличному відділі черепа. Вона являє собою круглий утвір схожий на торець тіла хребця, оскільки потиличний відділ черепа утворився внаслідок вrostання тіла хребця в череп. Така ж будова збереглася і в деяких давніх амфібій. Але в більшості сучасних і викопних земноводних єдиний зчленівний виріст (**вирісток**) розділився на два і, відповідно, розділилася зчленівна поверхня першого хребця. Це дає змогу голові рухатися вгору і вниз, але не допускає значних бокових рухів.

У більшості плазунів і птахів вирісток один, але перші два хребці (**атланта** і **епістрофей**) видозмінилися так, що забезпечують значну свободу рухів (рис. 18). В атланта інтерцентр і невральна дуга утворюють кільце. У багатьох плазунів є ще невелика додаткова невральна дуга – **проатланта**. Центр першого хребця залишається незалежним від власне атланта й приростає у вигляді зубоподібного відростка до другого хребця – епістрофея, який має великий верхній остистий відрісток для прикріплення зв'язок.

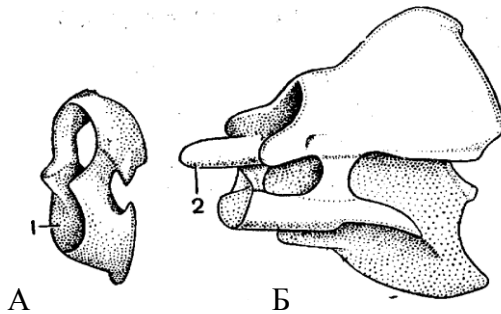


Рис. 18. Атлант (А) та епістрофей (Б) гуски:

1 – зчленівна ямка для виростка черепа; 2 – зубоподібний відросток

У ссавців, як і в земноводних, є два виростки. Тіло епістрофея має спереду відросток, який входить у вентральну частину кільця атланта. Дорзальна частина кільця атланта містить спинний мозок. Ембріологічні дані засвідчують, що цей зубоподібний відросток включає центр атланта й інтерцентр епістрофея. Тому в ссавців уверх і вниз голова рухається відносно атланта, а бокові її рухи і ротація навколо поздовжньої осі здебільшого відбуваються за рахунок руху атланта відносно епістрофея.

5.2.3. РЕБРА

Хребет є основною структурою, з якою взаємодіє потужна осьова мускулатура риб. Але лише невелика кількість м'язів безпосередньо прикріплюється до хребців. Сила м'язів прикладається переважно до сполучнотканинних міосепт між сусідніми м'язовими сегментами. Ребра формуються у відповідних точках цих перегородок, сполучаються із хребтом і підвищують ефективність передачі мускульних зусиль (рис. 19).

У більшості риб кожен м'язовий сегмент (як у дорослих особин, так і в зародків) розділений на верхню і нижню частини горизонтальною перегородкою, яка тягнеться вздовж тіла. Закономірним місцем для формування ребер є її пересічення з

послідовними поперечними перегородками (**міосептами**). У багатьох риб тут розвиваються верхні ребра.

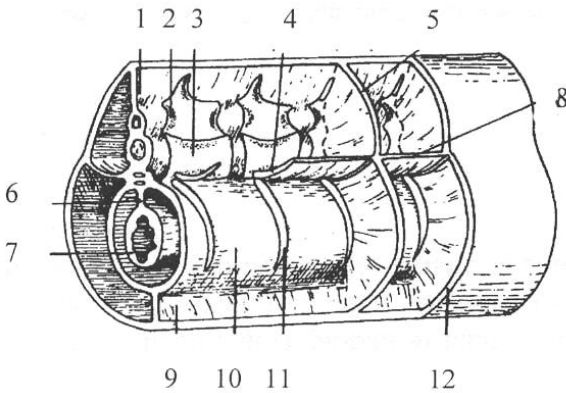


Рис. 19. *Схема внутрішньої будови тулуба хребтного:*

1 – серединна дорзальна перегородка; 2 – невральна дуга; 3 – тіло хребця; 4 – верхнє ребро; 5 – міосепта (поперечна перегородка); 6 – брижа; 7 – кишка; 8 – горизонтальна перегородка; 9 – серединна вентральна перегородка; 10 – зовнішня стінка целомічної порожнини; 11 – нижнє ребро; 12 – шкіра (зрізана) (за: Ромер, Парсонс, 1992)

Ребра можуть розвиватися також у місцях, де міосепти досягають стінки целомічної порожнини. Такі ребра, характерні для риб, називаються нижніми, або **плевральними**, ребрами. Вони серійно гомологічні гемальним дугам хвоста риб і чотириногих.

Крім цих двох типів ребер, у костистих риб у певних місцях міосепт можна виявити міжм'язові кісточки, які нагадують ребра. Ці кісточки збільшують міцність міосепт.

Круглороті ребер не мають.

В акул є короткі ребра, які, очевидно, належать до нижнього ряду. У багатьох кісткових риб є лише нижні ребра. Але в багатопера і багатьох костистих наявні як верхні, так і нижні ребра.

У чотириногих ребра лише одного типу. Ймовірно, вони відповідають верхнім ребрам риб, хоча єдиної думки із цього приводу в літературі немає. Власне голівка ребра в ранніх форм

прикріплювалася до інтерцентру (рис. 16, Б). З редукцією інтерцентру в прогресивних тетрапод це прикріплення, як правило, зсувається на передній край тіла хребця, розміщеного позаду, або в проміжне положення між центрами. Друга голівка ребра (у риб вона відсутня) називається горбиком і являє собою короткий відросток зігнутої проксимальної частини ребра. Вона прикріплюється до поперечного відростка невральної дуги. Потужні крижові ребра мають широку голівку, короткий стержень і дистальне розширення, яке прилягає до внутрішньої поверхні дорзального елемента тазового поясу. Крижові ребра, а також поперекові і хвостові, якщо вони є, причленовуються до хребців нерухомо.

У сучасних земноводних ребра дуже редуковані й ніколи не досягають грудини. У більшості жаб і ропух вони повністю відсутні, за винятком крижових. У хвостатих земноводних є короткі ребра.

У рептилій спостерігається значна різноманітність у будові ребер. Особливо це стосується характеру зчленування ребер із хребцями, яке здійснюється одинарною або подвійною голівкою. У лускатих одноголівчасті ребра зчленовуються із центром. Для змій ребра і тулубова мускулатура мають важливе значення для пересування і тому розвинуті вздовж усього тулуба.

У крокодилів ребра двоголівчасті; у шийному відділі власне голівка відходить від центру, а в тулубі обидві голівки прикріплюються до поперечного відростка.

Кожне грудне ребро рептилій складається з двох сегментів: проксимального скостенілого власне ребра й дистального – груднинного ребра (яке майже завжди залишається хрящовим). Суглоб між сегментами ребра дає йому змогу згинатися. У черепах кількість ребер зменшена, вісім пар їх міцно зрощені з розміщеними над ними пластинками карапакса.

У птахів шийні ребра прирастають до хребців. Вільні ребра зі скостенілими груднинними сегментами належать до короткого грудного відділу. Вони мають гачкоподібні відростки, до яких кріпляться м'язи.

У ссавців шийні ребра непомітні, але ембріологічні дані показують, що так звані поперечні відростки шийних хребців насправді включають короткі прирослі двоголівчасті ребра. Відособлені вони лише у яйцекладних. Більшість ребер загинається вперед і через хрящові груднинні відділи сполучається з грудниною. Але “несправжні ребра”, які лежать позаду, скріплені з грудниною лише через зв’язувальні сполучення з останніми справжніми ребрами. Поперекові хребці мають довгі поперечні відростки, які, подібно до шийних, включають прирослі ребра і називаються **плеврапофізами**. Хвостових ребер у ссавців ніколи не буває.

5.3. КІНЦІВКИ ТА ЇХ ПОЯСИ

Скелет кінцівок належить до соматичної системи ендоскелетних утворів. Розвиток його має свою історію. Так, у щелепоротих є дві пари придатків – парні плавці в риб і кінцівки в чотириногих. Передні, або грудні, плавці в риб розміщені позаду зябер, а передні кінцівки чотириногих – на межі шиї та грудей. Задні, або тазові (черевні), плавці риб і кінцівки тетрапод розміщені зазвичай на задньому кінці тулуба, попереду від анального отвору або клоаки.

Відомі різні теорії походження парних кінцівок. Тривалий час досить поширеною була теорія, згідно з якою парні плавці риб являють собою видозмінені зябра. На сьогодні ця теорія повністю спростована ембріологічними й морфологічними дослідженнями. Більш поширеною є **теорія бокової складки**. Згідно з цією теорією парні плавці виникли з парних бокових складок, які виконували функцію керма глибини та стабілізатора. У процесі еволюції ці складки значною мірою редукувалися і залишилися у вигляді парних плавців лише у місцях максимального навантаження.

5.3.1. ПЛЕЧОВИЙ ПОЯС

Покривні елементи. Кінцівка хребетних включає в себе не лише скелетні елементи, які лежать усередині вільної частини, але й опорні структури біля її основи – в середині тканин тулуба

– пояс кінцівок. Плечовий пояс у всіх груп риб, крім хрящових, являє собою подвійний утвір, який включає і покривні, й ендоскелетні елементи. Опору плавця утворюють останні, але покривні кістки надають додаткової міцності й допомагають закріпити ендоскелетний пояс у тілі.

У ранніх риб (панцирні, зокрема артродіри) покривним плечовим поясом можуть вважатись бокові стінки грудного панцира. У примітивних кісткових риб план будови покривного плечового поясу подібний з таким у вищих груп хребетних. Потрібно зауважити, що ендоскелетний пояс у риб має невеликі розміри і прикріплений до внутрішньо-задньої поверхні зовнішнього зябрового отвору. Основний елемент покривного поясу риб вертикально витягнутий **клейтрум** (cleitrum); нижче – менша за розмірами **ключиця** (clavicula), яка загинається медіально й уперед під зяброву порожнину, розширюється у вентральній частині, якою вона за допомогою симфізу з'єднується з ключицею іншого боку. Над кожним клейтрумом є додаткові елементи, що, загинаючись вгору і вперед над зябрами, прикріплюються до черепа (рис. 20, Б, В). Це загальний план будови, характерний для китицеперих і дводишних риб та всіх хрящових ганоїдів. Але у кісткових ганоїдів ключиця втрачена.

У ранніх викопних амфібій (рис. 20, Г) покривний плечовий пояс зберігся з помітними змінами. Дорзальний зв'язок із черепом втрачений, що дає змогу голові рухатися більш вільно відносно тулуба. Клейтрум і ключиця на частині своєї довжини являють собою досить тонкі стержні, що лежать уздовж переднього краю дуже збільшеного ендоскелетного поясу. У вентральній частині ключиці, як правило, утворюють трикутні розширення. Між ними є новий елемент – ромбоподібна непарна **міжключиця** (interclavicula). Серед сучасних амфібій покривний плечовий пояс зник у хвостатих. А в безхвостих він зазнав значних видозмін. Міжключиця відсутня, але в лопатковому відділі може міститися рудимент клейтрума. Ключиця утворює дужку, що з'єднує лопатку і груднину.

У примітивних викопних плазунів покривний плечовий пояс був дуже схожим з таким ранніх земноводних (рис. 21). Проте клейтрум у рептилій зник на ранніх етапах еволюції і

відсутній у всіх сучасних амніот. Ключиці й міжключиці в гатерії і ящірок змінилися мало. Але в інших групах вони зазнали значних змін, а подекуди й втрапилися. У черепах вони входять у склад пластрона (див. рис. 10). У крокодилів ключиці зникли, але вентрально збереглася міжключиця. У птахів ключиці й міжключиці є, але вони зрослися у **вилочку** (*turcula*). Як засвідчують дослідження сучасних яйцекладних, окремі примітивні ссавці зберегли характерний для плазунів план будови покривного поясу з міжключицею і ключицями (рис. 21, Г). Однак вище рівня яйцекладних міжключиця зникла.

У багатьох сумчастих і плацентарних ключиці збереглися і медіально з'єднуються з грудниною. Але часто вони бувають втрачені або редуковані, зокрема у бігаючих та стрибаючих форм.

Ендоскелетні елементи плечового поясу (рис. 20, 21) завжди зчленовуються зі скелетом вільної кінцівки і є основним місцем кріплення її м'язів. У хрящових риб плечовий пояс частково чи повністю хрящовий. У кісткових риб, амфібій, рептилій та ссавців хрящ може зберігатися на периферії. З обох боків на ендоскелетному поясі в центрі розміщене зчленування з вільною кінцівкою. У тетрапод, які мають лише один проксимальний елемент кінцівки, воно представлене **зчленівною ямкою** (*fossa glenoidalis*). Але в більшості риб із поясом зчленується декілька скелетних елементів. Відділ поясу, що лежить вище причленування кінцівки і є місцем прикріплення м'язів кінцівки, називається **лопатковою лопаттю**. Аналогічний відділ, який міститься знизу, називається коракіодною пластинкою.

У хрящових риб покривний пояс не розвинутий, і як компенсація хрящі ендоскелета збільшені так, що лівий і правий зливаються вентрально, формуючи U-подібний елемент (див. рис. 20).

У кісткових риб ендоскелетний пояс відносно малий. Він зазвичай костеніє, і в ньому є до трьох маленьких кісткових елементів.

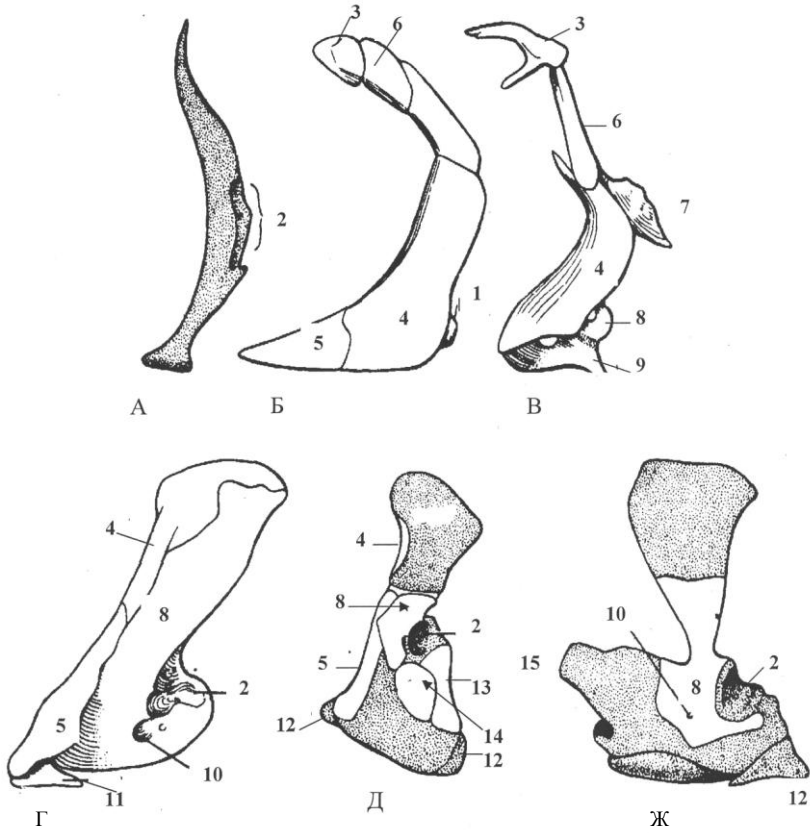


Рис. 20. Плечовий пояс риб і земноводних.

А – акула; Б – девонська китицпера риба; В – форель (кісткова риба); Г – палеозойський примітивний земноводний; Д – безхвостий земноводний; Ж – саламандра; 1 – єдине лопатково-коракоїдне скостеніння риб; 2 – зчленівна ямка; 3 – posttemporale; 4 – cleithrum; 5 – clavícula; 6 – supracleithrum; 7 – postcleithrum; 8 – scapula; 9 – coracoideum кісткових риб; 10 – foramen coracoideum; 11 – interclavícula; 12 – sternum; 13 – procoracoideum; 14 – отвір у коракоїдній пластинці безхвостих земноводних; 15 – прокоракоїдний відросток коракоїдної пластинки (за Ромер, Парсонс, 1992)

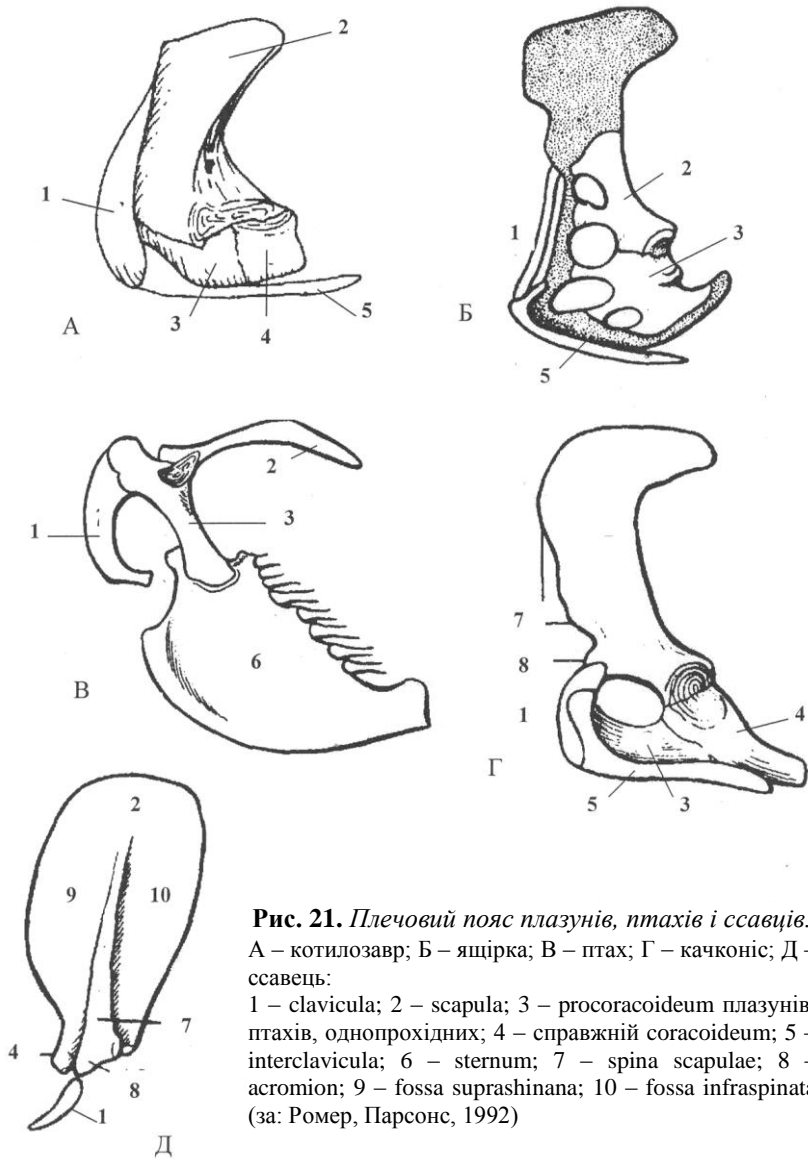


Рис. 21. Плечовий пояс плазунів, птахів і ссавців.

А – котилозавр; Б – ящірка; В – птах; Г – качконіс; Д – ссавець:

1 – clavicula; 2 – scapula; 3 – проcoracoideum плазунів, птахів, однопрохідних; 4 – справжній coracoideum; 5 – interclavicula; 6 – sternum; 7 – spina scapulae; 8 – acromion; 9 – fossa suprashinana; 10 – fossa infraspinata (за: Ромер, Парсонс, 1992)

У тетрапод ендоскелетний пояс дуже розширений, оскільки наземна кінцівка більша від плавця. Вище зчленівної ямки в примітивних тетрапод (див. рис. 20) розміщується витягнута й розширена лопаткова кістка, нижче – коракоїдна пластинка із характерним коракоїдним отвором (foramen coracoideum). Через цей отвір проходить нерв та кровоносні судини.

Кожна половина ендоскелетного поясу примітивних земноводних костеніє як один елемент, що відповідає лопатковому скостенінню амніот. У сучасних амфібій значна частина ендоскелетного поясу не костеніє, а на коракоїдній пластинці наявний хрящовий передній відросток. У деяких безхвостих спостерігається зрослогруднинний стан, коли краї коракоїдних пластинок зростаються вентрально (це важливо під час приземлення).

У безхвостих земноводних і більшості плазунів є два скостеніння з кожного боку: перше – **лопатка** (scapula) – в основі лопаткової кістки; друге – вентральне – **прокоракоїд** (procoracoideum), або передній коракоїд (негомологічний одноіменній структурі ссавців, тобто коракоїду).

У звіроподібних плазунів позаду коракоїду з'являється новий елемент, еквівалентний коракоїду ссавців.

У яйцекладних ендоскелетний плечовий пояс подібний з таким як у терапсид. Однак у сумчастих і плацентарних (рис. 21) уся коракоїдна пластинка зникла. Зник передній коракоїд, а сам коракоїд зменшився до маленького відростка нижнього кінця лопатки, що нагадує воронячий дзьоб (звідси й назва – **вороняча кістка**).

Груднина (sternum) (рис. 20, 21). Із сучасних амфібій більшість хвостатих має типову хрящову груднинну пластинку. У безхвостих груднинна пластинка розміщена вентрально позаду поясу.

Серед рептилій груднина втрачена в черепах, змій, деяких змієподібних ящірок. У птахів це велика скостеніла структура, у ссавців – члениста кісткова пластинка, яка закінчується хрящовим **мечоподібним відростком** (Processus xiphoides). Ребра зчленовуються з нею у “вузлах”.

5.3.2. ТАЗОВИЙ ПОЯС

Тазовий пояс є повністю ендоскелетним утвором. Теорії про те, що плечовий і тазовий пояси гомодинамічні, на думку багатьох вчених, є безпідставними. У риб кожна половинка тазового поясу є просто маленькою вентральною пластинкою, зануреною в м'язи або сполучною тканиною черева перед клоакою (рис. 22, 25).

У тетрапод (рис. 23) кожна половинка вихідної вентральної частини поясу стає великою кістковою пластинкою, що лежить у нахиленому положенні в боковій стінці тіла. Вона костеніє з двох центрів: спереду утворюється **лобкова кістка** (pubis), ззаду – **сіднична** (ischium). Тому її можна назвати **лобково-сідничною пластинкою**. Від зовнішньої поверхні цієї пластинки починаються м'язи кінцівки; вона пронизана **затульним отвором** (foramen obturatorium), через який виходить нерв. На верхньолатеральному краї цієї поверхні розвивається **кульшова западина** (acetabulum). Сюди входить головка стегна (рис. 23, 24). Верхня частина вертлужної впадини утворена **клубовою кісткою** (ilium), яка формує дорзальну “третину” поясу. Крім неї, в утворенні кульшової западини беруть участь лобкова та сіднична кістки.

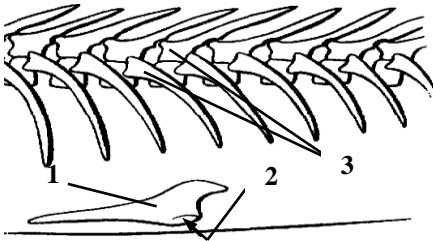


Рис. 22. *Схема розміщення тазового поясу в риб:*

1 – тазовий пояс; 2 – місце причленування плавця; 3 – хребет з причленованими до нього ребрами

У риб на поясі іноді є маленький дорзальний відросток, але вже навіть у найпримітивніших амфібій цей відросток виріс у великий стержнеподібний утвір – клубову кістку. Незабаром розвинулася клубова лопать, під якою лежить розширене крижове ребро, що зв'язує пояс і хребет. Дві половини тазового поясу зрощені вентрально в тазовому симфізі. Пояс і зв'язані з ним ребра та хребці утворюють кісткове кільце, яке обмежує тазовий вихідний

отвір (через який проходить статева, травна та видільна системи).

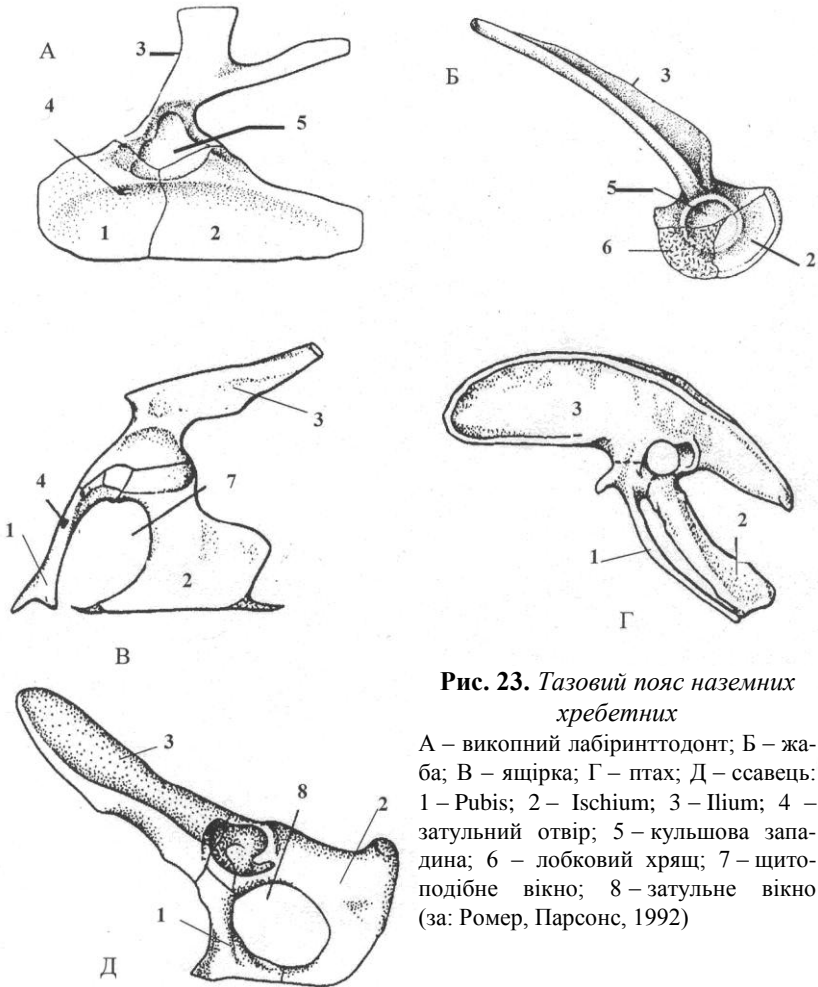


Рис. 23. Тазовий пояс наземних хребетних

А – викопний лабіринтодонт; Б – жаба; В – ящірка; Г – птах; Д – ссавець:
 1 – Pubis; 2 – Ischium; 3 – Іліум; 4 – затульний отвір; 5 – кульшова западина; 6 – лобковий хрящ; 7 – щитоподібне вікно; 8 – затульне вікно
 (за: Ромер, Парсонс, 1992)

У рептилій лопать клубової кістки розширена для прикріплення на зовнішній її поверхні збільшених м'язів кінцівок, а на внутрішній – двох чи більше крижових ребер. Розвивається затягнутий перетинкою отвір, чи вікно, що розділяє лобкову й сідничну кістки та перетворює тазовий пояс

у структуру із трьох гілок. Це **лобково-сідничне**, або **щитоподібне, вікно** (fenestra puboischiaea s.thygoidea) є в ящірок, черепах і гатерії.

У птахів, як і в птахотазових динозаврів, лобкова кістка відхилилася назад. Передній лобковий відросток розвинений слабо (оскільки черевну стінку тіла добре укріплює груднина, яка у птахів досягає значного розвитку). Тазовий симфіз зник, і дві половини тазового поясу сильно рознесені вентрально. Це пов'язано з відкладанням великих яєць, покритих твердою шкаралупою. Деяке укріплення вентральних частин поясу в птахів досягається зростанням задніх кінців трьох тазових елементів з кожного боку.

У звіроподібних плазунів і ссавців відбулися помітні зміни, пов'язані зі зміною положення кінцівок і перетворенням мускулатури. М'язи й кістки таза, від яких вони починаються, розвернуті проти годинникової стрілки, якщо дивитися на таз із лівого боку. Клубова кістка відхиляється вперед, лобкова і сіднична, навпаки, – змістилися назад, так що вентральна пластинка практично не виступає вперед за вертлужну впадину. Лобково-сіднична пластинка, як і у рептилій, має вікно. Однак тут (на відміну від плазунів) отвір затульного нерва включений у вікно. Тому вікно в такому випадку називається **затульним** (fenestra obturatoria). У зв'язку з живородінням, вихідний отвір у самок часто буває ширший, ніж у самців. Симфіз у самок на період родів розм'якшується гормонами. Кроти й землерийки не мають тазового симфізу. У яйцекладних і сумчастих є пара "**сумчастих кісток**" (ossa pterubica) (рис. 24). Вони підтримують стінку черева і служать опорою для сумки.

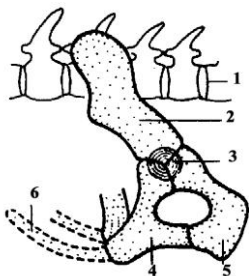


Рис. 24. Тазовий пояс сумчастого ссавця: 1 – хребет; 2 – клубова кістка; 3 – вертлужна впадина; 4 – лобкова кістка; 5 – сіднична кістка; 6 – сумчаста кістка (за: Хадорн, Венер, 1989)

5.3.3. ПАРНІ КІНЦІВКИ

Існує два типи парних плавців риб. **Архіптеригій** (*archipterigium*) у характерному вигляді добре представлений у дводишної риби неоцератода. Складається він із членистою центральною осі, від якої відходять бокові промені. Ці промені, як правило, краще розвинені на передньому кінці (рис. 25).

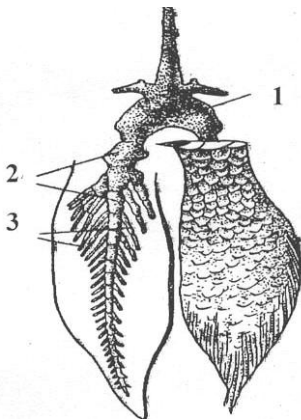


Рис. 25. Тазовий пояс і черевні плавці *цератода*:

1 – таз; 2 – базалії; 3 – радіалії

Плавець типу складки спостерігається у древніх акул і сучасних хрящових риб. У результаті звуження основи, базальні хрящі тісно змикаються. Зазвичай один із задніх хрящів стає особливо великим, і до нього, як до осі, причленовуються інші, що мають вигляд стерженьків (рис. 26). Кінцівки тетрапод (рис. 28) виявляють найбільшу схожість із плавцями кистеперих риб (рис. 27), від яких і походять.

Поступальний рух у риб здійснюється шляхом хвилеподібних рухів тулуба і хвоста. У раннях тетрапод хвилеподібний рух продовжує відігравати важливу роль. У цьому разі слабкі кінцівки як локомоторні органи мають лише другорядне значення. Через них зусилля хвилеподібних рухів тіла прикладається до землі. Це, зокрема, характерно для хвостатих земноводних і, дещо меншою мірою, для плазунів.

У примітивних наземних хребетних кінцівки відставлені далеко вбік від тіла. Тому тіло знаходиться порівняно низько над землею.

У ссавців кінцівки розміщені під тілом. Коліна повернулися вперед, під тіло, а тому відпала необхідність у постійному напруженні привідних м'язів.

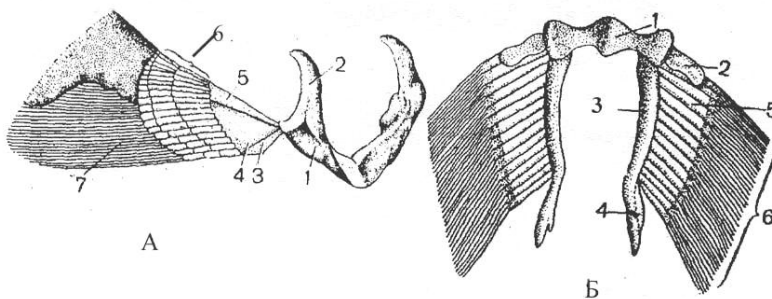


Рис. 26. Скелет поясів і парних кінцівок самця акули.

А – плечовий пояс і грудні плавці: 1 – коракоїдний відділ; 2 – лопатковий відділ; 3, 4, 5 – базалії; 6 – радіалії; 7 – еластоїдинові нитки.

Б – пояс задніх кінцівок і червні плавці: 1 – пояс; 2, 3, 4 – базалії; 5 – радіалії; 6 – еластоїдинові нитки

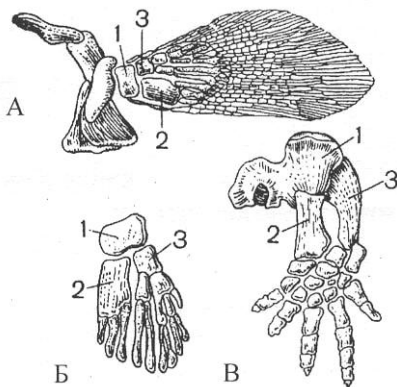


Рис. 27. Передня кінцівка девонської кистеперої риби (*Sauripterus*) (А, Б) і пермської панцирної амфібії (В):

1 – гомолог плечової кістки;
2 – гомолог променевої кістки, 3 – гомолог ліктьової кістки

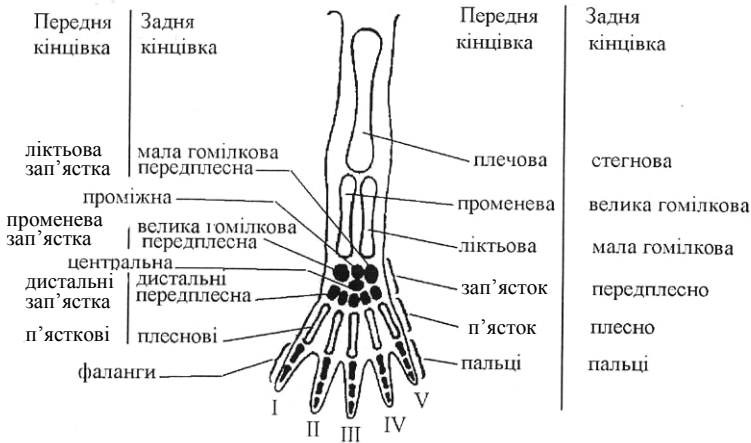


Рис. 28. Будова п'ятипалої кінцівки: чорним кольором зафарбовані кістки зап'ястка (передплесна) та фаланги пальців

Гімнофіони, змії, амфісбени та деякі ящірки повторно втратили кінцівки й повернулися до змісподібного типу локомоції. Вони є риучими тваринами (гімнофіони й амфісбени), якими, очевидно, були й предки змій.

Між передніми і задніми кінцівками наземних хребетних, незважаючи на схожість загального плану будови їх скелета, існує значна відмінність. Насамперед це стосується суглобів. Так, променева і ліктьова кістки досить вільно обертаються відносно плечової в ліктьовому суглобі. Але відповідний йому колінний суглоб залишається простим шарніром, не здатним до кругового руху. Суглоби зап'ястя є справжніми шарнірами. Гомілковостопний суглоб у ссавців також шарнірний, хоча в плазунів і раних земноводних ступня легко оберталася відносно гомілки. Причини такої відмінності в будові суглобів можна, ймовірно, знайти у протилежній орієнтації поверхонь грудного та червеного плавців (поверхнею долоні назовні, а підошвою – усередину) у предків тетрапод.

У грудному плавцеві кисть розвернулася пальцями вперед за рахунок повороту передпліччя вперед у майбутньому

ліктьовому суглобі. Через це у майбутньому зап'ястковому відділі було досить простого шарніра. У відведеному убік від тіла черевному плавцеві розвинувся простий шарнір у майбутньому колінному суглобі. Він дав змогу привести гомілку у вертикальне положення. Однак при цьому ступня виявилася повернутою пальцями більш чи менш убік. Тому, щоб розвернути її вперед, потрібна була різка ротація у майбутньому передплесні.

У різних групах хребетних будова кінцівки може значно відрізнятись від загального плану (рис. 28). В еволюції тетрапод кінцівка зазнала багатьох функціональних і морфологічних перетворень. Ці перетворення здійснювались такими шляхами:

Редукція кількості пальців. У копитних щодо цього спостерігається два еволюційні напрямки. Так, у непарнокопитних посилюється і приймає на себе навантаження середній (III) палець. У коней лише він доторкається до землі. Палеонтологічні дані засвідчують, що кінцівки непарнокопитних зазнали значних еволюційних перетворень. Ці перетворення відображені на рис. 29.

У парнокопитних максимально розвинуті II і IV пальці, а в крилі птахів збереглися II, III і IV.

Повна або часткова редукція кінцівок, яка відбувалась конвергентно в черв'яг, безногих ящірок, змій. У китів і сирен спостерігається редукція лише задніх кінцівок (при збереженні рудиментів таза).

Подовження елементів. Зазвичай воно корелює з редукцією променів. У копитних передусім збільшуються в довжину кістки п'ястка й плесна, що супроводжується одночасним переходом від примітивного стопоходіння (комахоїдні, примати, ведмеді) через пальцеходіння (собаки, коти) до фалангоходіння (копитні).

Злиття елементів, що зазвичай корелює з їхнім подовженням. Наприклад, у корови й верблюда III і IV кістки п'ястка зливаються в єдину потужну кістку, яка отримала назву – “кістка бігунів”.

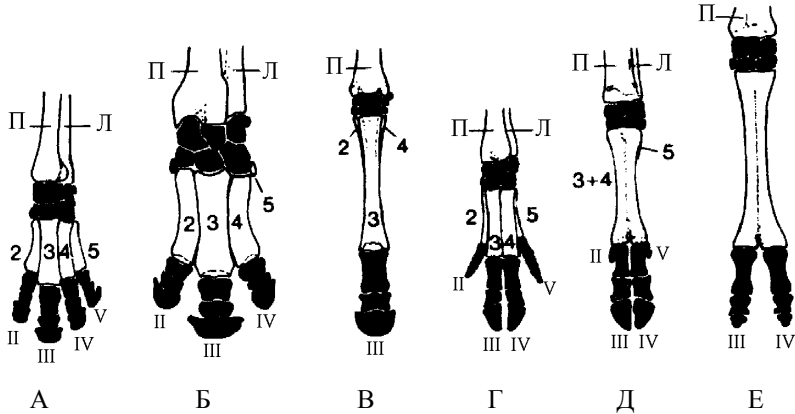


Рис. 29. Скелет лівій передньої кінцівки різних копитних.

Непарнокопитні: А – тапір; Б – носоріг; В – кінь.

Парнокопитні: Г – свиня; Д – корова; Е – верблюд. Білим кольором зображені кістки передпліччя і п'ястка, чорним – кістки зап'ястка і пальців. П – променева; Л – ліктьова кістки (за: Хадорн, Венер, 1989)

Вкорочення елементів. Воно іноді супроводжується зменшенням рухливості суглоба. Спостерігається в риючих кінцівках крота, але особливо чітко виражене в передніх кінцівках іхтіозаврів та китів. Кісточки тут з'єднані практично нерухомо, що забезпечує необхідну жорсткість.

Збільшення кількості фаланг (гіперфалангія). У китів та іхтіозаврів, плече і передпліччя яких дуже короткі, подовження кисті досягається за рахунок збільшення кількості фаланг.

Збільшення кількості пальців (полідактилія). Потрібно зазначити, що така модифікація кінцівки не трапляється в жодному еволюційному ряді. Однак відомо ряд мутацій, які в усіх тетрапод призводять до полідактилії.

6. М'ЯЗИ

За походженням м'язи поділяють на соматичні та вісцеральні.

Соматична мускулатура. До неї належать м'язи “зовнішньої трубки” тіла, або соматичної частини тварини. Вони прямо чи опосередковано розвиваються з міотомів, повністю поперечносмугасті, іннервуються соматичними руховими нейронами й пов'язані з пристосуванням організму до навколишнього середовища. Як відомо, міотом є зачатком скелетної мускулатури, частиною соміту у зародків хордових.

Вісцеральна мускулатура пов'язана здебільшого з кишкою, або “внутрішньою трубкою”. М'язи цієї групи розвиваються з мезенхіми вісцерального листка мезодерми (а не з міотомів). Вони іннервуються вісцеральними руховими волокнами і пов'язані переважно з обміном речовин (травлення, секреція, кровообіг і под.).

До соматичних належать осьові м'язи та м'язи кінцівок, а до вісцеральних – гладенькі м'язи та м'язи бронхіомерів.

6.1. М'ЯЗИ ТУЛУБА

Тулубова соматична мускулатура риб представлена головним чином осьовою системою, яка являє собою значну частину тіла риб. Розділені на сегменти м'язові маси розміщені вздовж обох боків хребта. Ритмічні скорочення їх утворюють хвилі, які розповсюджуються до хвоста і, досягаючи на ньому кумулятивного ефекту, штовхають рибу вперед.

У риб осьова мускулатура розвивається безпосередньо з міотомів і має сегментовану будову. Складається вона із сегментів (**міомерів**), що лежать один за одним уздовж обох боків хребта відповідно до кількості хребців.

У тетрапод спостерігається таке залягання міомерів, при якому кожен міомер лежить навпроти задньої половини одного хребця і передньої половини наступного. Кількість міомерів, які безпосередньо зв'язані з осьовим скелетом, незначна. Здебільшого вони з'єднані з міосептами, які тягнуться всередину тіла й прикріплюються до хребта. Спочатку міомери

зкладаються як прості вертикальні смужки, а згодом набувають зигзагоподібної складчастості. У ланцетника вони мають <-подібний вигляд; у круглоротих – I-подібний; у риб – W-подібний. Міомери накладаються один на одного.

У риб, на відміну від круглоротих, з кожного боку тіла під вершиною V-подібної складки розвивається сполучнотканинна горизонтальна перегородка (*septum horisontale*) (див. рис. 19). Вона ділить кожен міомер на дорзальну й вентральну частини. Саме тут розвиваються верхні ребра.

Таким чином, в осьовій мускулатурі щелепоротих можна виділити дві головні частини: дорзальну, або **епаксіальну**, мускулатуру, яка розміщується над горизонтальною перегородкою і зовні від верхніх ребер; та **гіпаксіальну**, тобто мускулатуру черева і боків, яка розміщена вниз від горизонтальної складки й усередину від верхніх ребер (рис. 30).

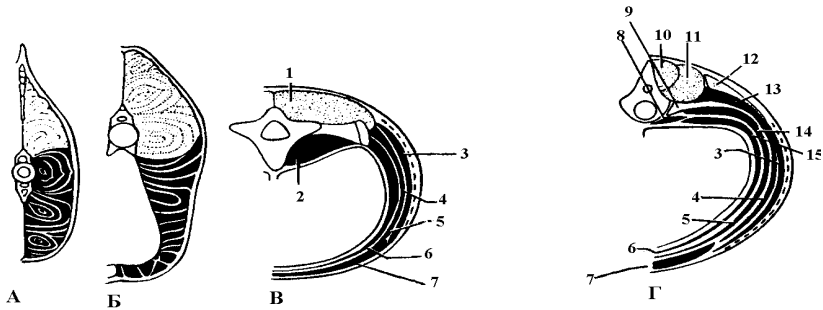


Рис. 30. Поділ осьової мускулатури.

А – хвіст акули; Б – тулуб акули; В – хвостата амфібія; Г – ящірка. Епаксіальні м'язи показані точками, гіпаксіальні – чорним кольором. 1 – *m. dorsalis trunci*; 2 – *m. sudvertebralis*; 3 – *m. odliqus abdominis externus superficialis*; 4 – *m. odliqus abdominis externus profundus*; 5 – *m. odliqus abdominis internus*; 6 – *m. transversus abdominis*; 7 – *m. rectus abdominis*; 8 – *m. subvertebralis*; 9 – ребро; 10 – *m. transversospinalis*; 11 – *m. longissimus dorsi*; 12 – *m. iliocostalis*; 13 – *m. intercostalis externus* + *m. supracostalis*; 14 – *m. intercostalis internus*; 15 – *m. subcostalis* (за: Помер, Парсонс, 1992)

6.1.1. ЕПАКСІАЛЬНІ М'ЯЗИ ТУЛУБА

У риб дорзальна мускулатура являє собою масивний сегментований м'язовий стовп, що тягнеться по боках хребців і серединної септи. Усю цю масу можна вважати дорзолатеральним тулубовим м'язом.

У тетрапод відносний об'єм дорзальної мускулатури (як і тулубової взагалі), порівняно з рибами, значно зменшений. Це пояснюється тим, що локомоторну функцію осьових м'язів переймають м'язи кінцівок. Але осьові м'язи продовжують функціонувати в тих тварин, які рухаються, хвилеподібно вигинаючи тіло. Особливо добре розвинені вони у хвостатих амфібій із слабкими кінцівками.

В амфібій дорзальну мускулатуру ще можна вважати єдиним м'язом. У плазунів дорзальна мускулатура залишається частково сегментованою, але є тенденція до ускладнення її будови. З боків її тонкий пласт – **клубово-реберний м'яз** (*m. iliocostalis*) – простягається вниз поверх гіпаксіальних м'язів і прикріплюється до латерального боку тіла. **Найдовший м'яз спини** (*m. longissimus*) є головним у дорзальній групі й лежить над поперечними відростками хребців. **Поперечно-остисті м'язи** (*m. transversospinalis*) розміщені наймедіальніше. Вони перехрещуються і зв'язують верхні остисті й поперечні відростки послідовно розміщених хребців.

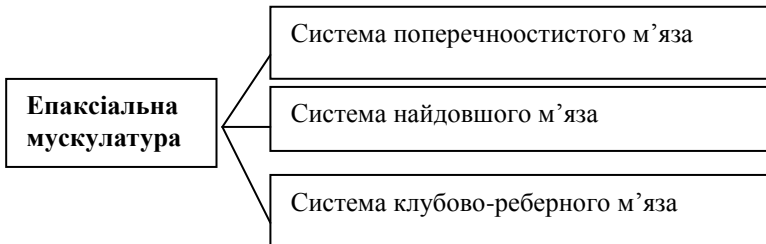


Схема 2. Класифікація епаксіальної мускулатури тулуба

Дорзальні м'язи добре розвинені в змій, які втратили кінцівки. У птахів вони розвинені слабо, оскільки тулубові хребці значною мірою зрослися.

У ссавців присутні три частини епаксіальної мускулатури, характерної для рептилій, хоча вихідна метамерія збереглася погано. М'язи утворюють складну систему дрібних пучків. Протягом поперекового відділу дві більш латеральні частини цієї мускулатури можуть об'єднуватись у потужний **крижово-остистий м'яз** (*m. sacrospinalis*), який допомагає розгинати хребет.

6.1.2. ГІПАКСІАЛЬНІ М'ЯЗИ ТУЛУБА

У риб ця мускулатура лежить під горизонтальною перегородкою та простягається по зовнішній стінці тіла до серединної лінії черева. У більшості випадків вона єдина, але досить часто певною мірою поділяється на латеральний і вентральний тяжі. Хоча філогенетично гіпаксіальні м'язи походять з міотомів, у зародків деяких тетрапод вони можуть виникати з мезенхіми, яка розміщується в стінці тіла латеральніше м'язових блоків.

Гіпаксіальна мускулатура в тетрапод так само, як і епаксіальна, значно зменшена. Зазвичай вона утворює лише тонкі м'язові листки навколо черева й боків тіла. При наземному способі життя вона виконує нову функцію – підтримання стінок черевної порожнини.

У тетрапод виділяють три групи м'язів, які розміщені зверху вниз: 1) підхребтова мускулатура, розміщена дорзально й медіально; 2) латеральна група м'язів, які налягають один на одного; 3) група прямого м'яза, розміщена вентрально.

Підхребтовий м'яз (*m. subvertebralis*) у риб розвинений слабо. У тетрапод він утворює глибокий поздовжній тяж гіпаксіальної м'язової тканини, що діє при дорзовентральних вигинах хребта як антагоніст дорзальної мускулатури.

Бокові м'язи – складні й різноманітні. Вони облягають тулуб по всій довжині: від поперечних відростків хребців до вентральної ділянки, яка зайнята системою прямого м'яза.

У зв'язку з редукцією ребер, бокові м'язи хвостатих амфібій побудовані досить просто:

I. Зовнішній шар – це **зовнішній косий м'яз живота** (*m. obliquus abdominis externus*), волокна якого ідуть спереду назад, відхиляючись уверх у передній частині кожного сегмента.

II. Середній шар – **внутрішній косий м'яз живота** (*m. a. internus*).

III. Третій – **найглибший поперечний м'яз живота** (*m. transversus abdominis*).



Схема 3. Класифікація гіпаксіальної мускулатури тулуба (за: Ромер, Парсонс, 1992)

У справжніх наземних хребетних картина більш складна, тому що в них на кількох чи навіть усіх тулубових хребцях є ребра.

На череві зовнішній м'яз розщеплений на два шари – поверхневий і глибокий (у плазунів, крім цього, є ще підшкірний м'язовий листок). Аналогічно може бути розщеплений і поперечний м'яз. У відділі тулуба, який має ребра, зовнішній шар зовнішнього косоного м'яза лежить вище ребер, утворюючи **надреброві м'язи** (*mm. supracostales*), а поперечний м'яз здебільшого перетворений у **підреброву групу**

(mm. subcostales). Проміжні м'язові шари утворюють **міжреброві м'язи** (mm. intercostales): зовнішні утворені з глибокої частини зовнішнього косоного м'яза, а внутрішні – з внутрішнього косоного м'яза. Вентрально спереду назад від області плечового поясу до таза іде **прямий м'яз живота** (m. rectus abdominis). Він з'єднується з прямим м'язом іншого боку тіла серединною сухожильною зоною – **білою лінією** (linea alba).

У хвостатих амфібій вентральна тулубова мускулатура простягається вперед за грудну ділянку майже без перерви. Це пов'язано з вторинною втратою покривного плечового поясу. В акул гіпаксіальні м'язи в цьому місці перериваються частково, а в кісткових риб і тетрапод – повністю.

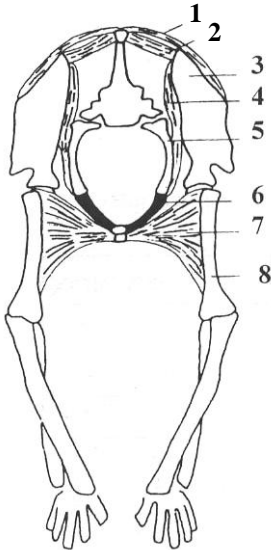


Рис. 31. *Схема, що показує, як м'язи передніх кінцівок підтримують тіло в ссавців:*

1 – m. trapezius; 2 – m. rhomboideus; 3 – лопатка; 4 – m. serratus ventralis; 5 – ребро; 6 – реберний хрящ; 7 – m. pectoralis; 8 – плечова кістка.

Найважливішу роль відіграє зубчастий м'яз, що з обох боків утворює "стропи", на яких між лопатками підвищений тулуб.

Трапецієподібний і ромбоподібний м'язи зверху та грудний м'яз знизу підтримують лопатку й ногу в правильному положенні (за: Ромер, Парсонс, 1992)

Тазова кінцівка підтримує вагу тіла за рахунок міцного з'єднання таза з крижем, а в плечового поясу такого з'єднання немає (рис. 31). На відміну від риб, у всіх тетрапод цей пояс позбавлений прямого скелетного зв'язку з черепом і лише опосередковано може з'єднуватися із хребтом через груднину і ребра. Тіло ніби підвішене між двома лопатковими лопатками на

м'язових “стропах”, що тягнуться здебільшого від лопатей обох лопаток до ребер. Ця мускулатура розвивається із зовнішнього косого м'яза. Основні “стропи” широко розходяться по шиї й тулубу (головним чином, від внутрішньої поверхні лопатки) і прикріплюються ззаду до грудних ребер, а спереду – до шийних ребер чи до поперечних відростків. Через свій зазубрений вигляд ця система називається **зубчастим м'язом** (*m. serratus ventralis s. anterior*); найбільш передній пучок називається **підіймачем лопатки** (*m. levator scapulae*).

У ссавців є розміщений дорзальніше **ромбоподібний м'яз** (*m. rhomboideus*), який утримує верхній кінець лопаті лопатки, притягуючи його до середньої лінії. Вентральні розміщений **грудний м'яз** (*m. pectoralis*), який належить до передньої кінцівки й утримує основу лопатки (рис. 31).

6.2. М'ЯЗИ ШИЇ

У риб зябра переривають спереду осьову мускулатуру. Однак вона продовжується вперед над і під ними у вигляді **епібранхіальної** (надзябрової) і **гіпобранхіальної** (підзябрової) груп м'язів.

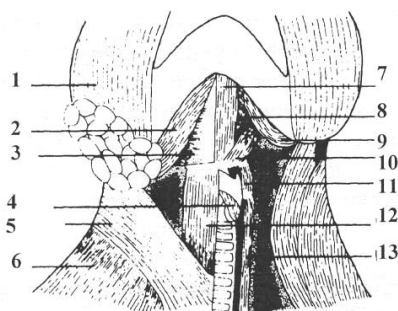


Рис. 32. М'язи горла і шиї kota.

З правого боку рисунка поверхневі м'язи та інші утвори видалені, що відкриває більш глибокі шари. Зліва позначені деякі м'язи бранхіомерів: 1 – *m. masseter*; 2 – *m. digastricus*; 3 – *m. mylohyoideus*; 4 – *m. cricothyroideus*; 5 – *m. Sternomastoideus*; 6 – *m. trapezius*. Усі м'язи правого боку гіпобранхіальні: 7 – *m. geniohyoideus*; 8 – *m. genioglossus*; 9 – *m. styloglossus*; 10 – *hyoglossus*; 11 – *m. thyrohyoideus*; 12 – *m. sternohyoideus*; 13 – *m. sternothyroideus* (за: Ромер, Парсонс, 1992)

У тетрапод зберігається така ж картина (частково вона замаскована м'язами трапецієподібної групи, що містяться зверху). Дорзально осьова мускулатура простягається вперед у вигляді шийних м'язів, які служать для підтримання і руху голови. Тут епаксіальна мускулатура не переривається, хоча має систему дрібних пучків, які з'єднують череп із шийними хребцями. Гіпаксіальні дрібні м'язи становлять незначну частину шийної мускулатури. Вони йдуть під хребтом до основи черепа.

6.3. ПОХІДНІ ОСЬОВИХ М'ЯЗІВ

Передня вентральна частина осьових м'язів риб – гіпобранхіальна мускулатура – іде вперед уздовж “горла” під зябрами. У сукупності головні її елементи відомі як **коракоедно-дугові м'язи** (*mm. coracoarcales*), оскільки позаду вони починаються від коракоедного відділу плечового поясу і прямують вперед у ділянку нижньої щелепи, посилаючи пучки до нижніх сегментів зябрових дуг.

У тетрапод осьові м'язи зберігаються в тому ж місці, але редукуються до системи вентральних стрічок, що тягнуться від груднини і плечового поясу до щитовидного хряща гортані й гюїда, а від цих елементів – до симфізу нижньої щелепи (рис. 32). Це **груднинно-під'язиковий** (*m. sternohyoideus*), **лопатково-під'язиковий** (*m. omohyoideus*) м'язи і т.д. У тетрапод на дні ротової порожнини розвивається язик, м'якоть якого утворена гіпобранхіальними м'язовими волокнами.

У ссавців є **діафрагма** (*diaphragma*). Це перегородка, що розділяє грудну і черевну порожнини. Основна її функція – зміна об'єму грудної порожнини. Утворена вона системою поперечносмугастих м'язів, які сходяться до центру з усіх боків – від груднини, ребер і поперекових хребців. Очевидно, ці м'язи є похідними системи прямого м'яза живота. Вони іннервуються особливим **діафрагмальним нервом** (*n. phrenicus*), який починається в шийному відділі.

У риб осьова мускулатура продовжується у хвіст без перерви. Хвостова епаксіальна мускулатура просто продовжує

тулубову. Однак вентрально (оскільки у хвості нема порожнини тіла) гіпаксіальні м'язи системи листоподібних утворів переходять у пару компактних тяжів, схожих із епаксіальними м'язами, що лежать зверху.

У наземних хребетних сильний розвиток тазового поясу порушує безперервність осьових м'язів між тулубом і хвостом. Епаксіальна мускулатура при цьому змінюється слабо, однак гіпаксіальна повністю, чи майже повністю, переривається тазом.

М'язи, які рухають очне яблуко, належать до осьової мускулатури. У більшості хребетних ряд мезодермальних сомітів, що тягнувся в примітивних форм від передньої частини голови назад до тулуба, перерваний. Їх (сомітів) тут не більше трьох. Три тонкі головні нерви (III, IV, VI) зв'язані з цими сомітами й іннервують сформовані ними м'язи. У більшості хребетних із цих сомітів розвивається шість типових стрічкоподібних м'язів. Чотири з них – прямі м'язи, два інші – косі м'язи. Чотири м'язи із цих шести іннервуються III нервом, верхній косий – IV (блоковим), а задній прямий – VI нервом. Це свідчить про те, що в ембріогенезі чотири м'язи виникають із першого за рахунком соміту і по одному м'язу – з інших двох сомітів.

У наземних хребетних часто є додаткові м'язи. У тетрапод (за винятком птахів і приматів) є **ретрактор очного яблука** (m. retractor bulbi), який втягує його в очну западину. У більшості амніот із м'язів очного яблука розвивається **піднімач верхньої повіки** (m. levator palpebrae superioris), а різні в різних випадках пучки ретрактора закривають око миготливою перетинкою.

6.4. М'ЯЗИ КІНЦІВОК

М'язи парних плавців у риб не відзначаються особливою складністю. Це пояснюється тим, що плавець виконує досить прості й одноманітні рухи. Дорзальна м'язова маса служить для піднімання або відведення плавця від тіла, а вентральна – для опускання і приведення. Крім цього, з обох груп можуть виділятися дрібні пучки, що служать для ротації плавця і т.д. Дорзальна м'язова маса дала початок м'язам-розгиначам, вентральна – згиначам.

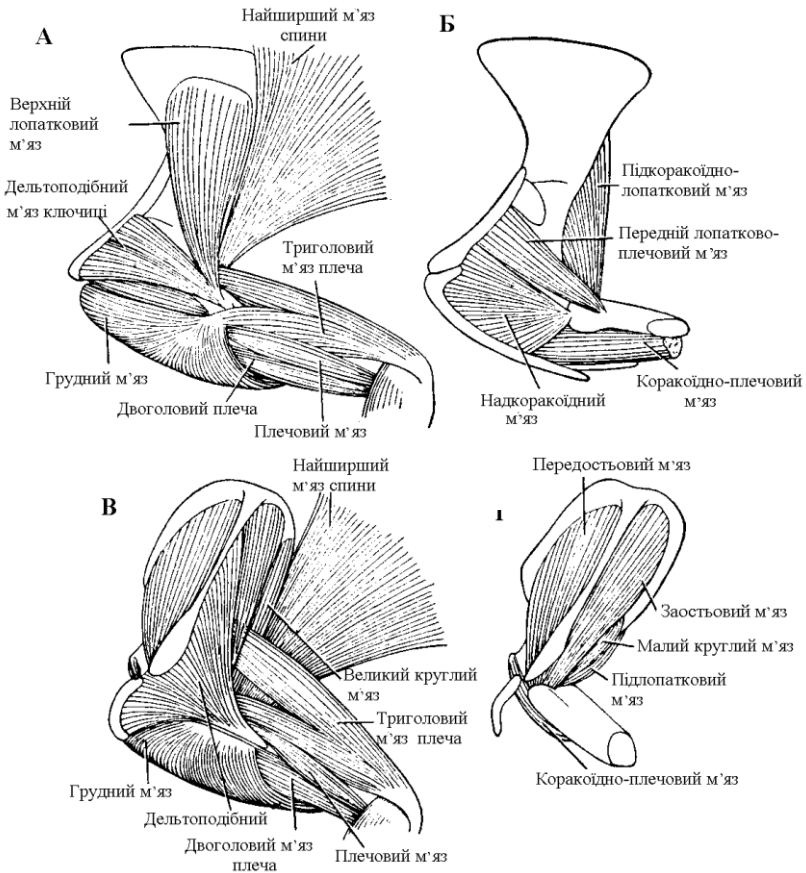


Рис. 33. М'язи плечового поясу ящірки (А, Б) та опосума (В, Г) (вид з боку)

На правих рисунках показані глибокі шари – після видалення найширшого, дельтоподібного, грудного, трьохголового, двоголового і плечового м'яза. Зверніть увагу на міграцію надкоракіодного м'яза вгору і перетворення на два "остисті" м'язи (за: Ромер, Парсонс, 1992)

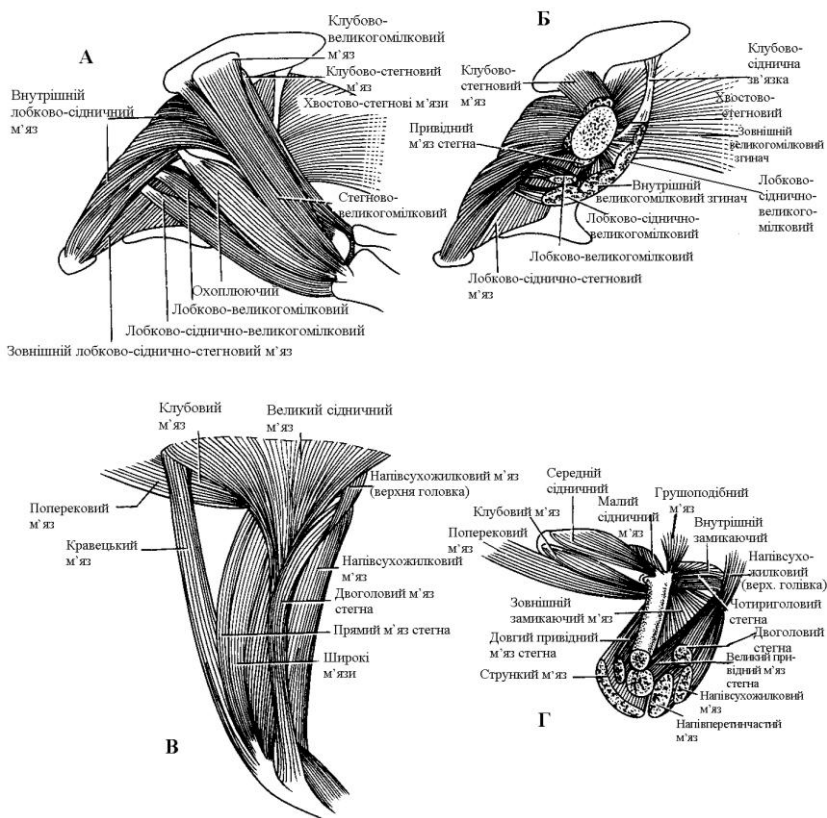


Рис. 34. М'язи таза і стегна ящірки (А, Б) та опосума (В, Г) (видля збоку).

А і В – видля з поверхні; Б і Г – глибші шари мускулатури (за: Ромер, Парсонс, 1992)

6.4.1. М'ЯЗИ ПЕРЕДНЬОЇ КІНЦІВКИ

Дорзальні м'язи. У рептилій і ссавців на поверхні розміщуються великі віялоподібні м'язи, які зумовлюють рух плечової кістки відносно плечового поясу. Це **найширший м'яз спини** (*m. latissimus dorsi*) і **дельтоподібний** (*m. deltoideus*); перший починається від поверхні спини й боку, другий – від лопатки і ключиці (рис. 33).

У ссавців один з пучків найширшого м'яза набув зв'язку з лопаткою і відділився у вигляді **великого круглого м'яза** (*m. teres major*). З найширшим м'язом біля його закінчення зв'язаний глибоко залягаючий **підкоракоїдно-лопатковий м'яз** (*m. subcoracoscapularis*) у плазунів або **підлопатковий м'яз** (*m. subscapulus*) у ссавців.

У рептилій від зовнішньої поверхні лопатки починається маленький глибокий м'яз – **передній лопатково-плечовий** (*m. scapulohumeralis anterior*). У ссавців цей м'яз відтиснутий до заднього краю лопаті лопатки й має назву **малого круглого** (*m. teres minor*).

Дорзальна поверхня плечової кістки покрита **великим триголовим м'язом плеча** (*m. triceps brachii*), який дистально прикріплюється до ліктьового відростка (*olecranon*) ліктьової кістки.

Вентральні м'язи (рис. 33). На нижньому боці плеча знаходиться важливий поверхневий м'яз – **грудний** (*m. pectoralis*). Він простягається далеко назад поверх груднини і ребер, а спереду закінчується на потужному відросткові біля проксимального краю кінця плечової кістки.

Від заднього кінця коракоїду вздовж нижнього боку плечової кістки проходить **коракоїдно-плечовий м'яз** (*m. coracobrachialis*). Два м'язи згинають кінцівку в лікті: **плечовий** (*m. brachialis*), який простягається в дистальному напрямку від зовнішнього й переднього краю плечової кістки, і **двоголовий м'яз плеча** (*m. biceps brachii*), що починається від коракоїду. Ці м'язи є в нижчих тетрапод і ссавців. Але для п'ятого м'яза плазунів – **надкоракоїдного** (*m. supracoracoideus*), – який тягнеться від коракоїдної пластинки до вентрального боку плечової кістки, у ссавців немає гомолога. Цей м'яз у

примітивних тетрапод запобігає провисанню тулуба між кінцівками. У ссавців він представлений у вигляді **заостистого** (*m. intraspinatus*) і **передостистого** (*m. supraspinatus*) м'язів на лопатці.

6.4.2. М'ЯЗИ ЗАДНЬОЇ КІНЦІВКИ

Дорзальні м'язи (рис. 34). У плазунів потужний **внутрішній лобково-сідничний м'яз** (*m. puboischiofemoralis internus*) починається від поперекового відділу хребта й внутрішньої поверхні тазового поясу та, проходячи назад, закінчується на стегновій кістці біля її голівки (рис. 34, А, Б).

У ссавців він розщеплений на **поперековий** (*m. psoas*), **клубовий** (*m. iliacus*) і **гребінний** (*m. pectineus*) м'язи, які йдуть, відповідно, від поперекового відділу хребта, клубової та лобкової кісток (рис. 34, В, Г).

У ссавців група м'язів розгиначів іде до голівки великої гомілкової кістки. Це **прямий м'яз стегна** (*m. rectus femoris*), який починається від клубової кістки, і **широкі м'язи** (*mm. vasti*), що відходять від стегнової кістки й часто бувають об'єднані в **чотириголовий м'яз стегна** (*m. quadriceps femoris*), який закінчується сухожиллям. У цьому сухожиллі лежить колінна чашечка ссавців. Іноді з цим м'язом об'єднаний і **кравецький м'яз** (*m. sartorius*). У плазунів вказаним м'язом гомологічні, відповідно, передня частина **клубово-великогомілкового м'яза** (*m. iliotibialis pars anterior*) і **стегново-великогомілковий м'яз** (*m. femorotibialis*), а кравецькому, очевидно, відповідає **охоплюючий м'яз** (*m. ambicus*).

Два інші м'язи, що починаються у плазунів з клубової кістки, важко порівняти з м'язами ссавців, оскільки в останніх положення стегна змінилось.

Так, **клубово-стегновому м'язу** (*m. iliofemoralis*) рептилій, очевидно, відповідають **глибокі сідничні м'язи** (*m. gluteus medius, m. g. minimus*), у тому числі й **грушоподібний м'яз** (*m. piriformis*) ссавців. Вони йдуть назад і вниз від клубової кістки до стегнової та прикріплюються до проксимального кінця кістки. Ці м'язи за принципом важеля повертають коліно назад або штовхають тіло вгору при опорі на стопу.

Клубово-малогомілковому м'язу (*m. iliofibularis*) плазунів гомологічний **найтонший м'яз** (*m. tenuissimus*) ссавців, який є більш глибоким і часто втрачається. Дистальніше коліна розгиначі задньої кінцівки загалом такі ж, як і передньої.

Вентральні м'язи (рис. 34) приводять стегнову кістку й згинають коліно. За розміщенням виділяють три основні групи цих м'язів.

I. М'язи, які йдуть від тазу до стегнової кістки (переважно дуже глибокі). Вони включають три основні елементи:

а) у плазунів **зовнішній лобково-сіднично-стегновий м'яз** (*m. puboischiofemoralis externus*); у ссавців йому гомологічний, головним чином, **зовнішній затульний м'яз** (*m. obturatorius externus*), але **квадратний м'яз стегна** (*m. quadratus femoris*) є відособленою частиною цієї ж м'язової маси;

б) менший м'яз, який виходить ззаду з внутрішнього боку сідничної кістки, іде до головки стегнової та називається в нижчих тетрапод **сіднично-кульшовим** (*m. ischiotrochanterius*); у ссавців він представлений **внутрішнім затульним** (*m. obturatorius internus*) та меншими за розмірами **близнюковими м'язами** (*mm. gemelli*);

в) у плазунів **привідний м'яз стегна** (*m. adductor femoris*) починається від лобкової та сідничної кістки і йде далеко вниз по вентральному боці стегнової кістки; йому гомологічні два з трьох мінливих аддукторів стегна ссавців.

II. Велика складна група довгих м'язів, які згинають коліно і покривають нижню поверхню стегна. Найбільш верхній пласт утворений **струнким м'язом** (*m. gracilis*). У плазунів він називається **лобково-сіднично-великогомілковим** (*m. puboischiotibialis*). **Зовнішній великогомілковий згинач** (*m. flexor tibialis externus*) і **внутрішні великогомілкові згиначі** (*mm. flexores tibiales interni*) рептилій, очевидно, гомологічні **двоголовому стегна** (*m. biceps femori*), **підсухожилковому** (*m. semitendinosus*) та **півперетинчастому** (*m. semimembranosus*) м'язам ссавців. Окремий глибокий м'яз плазунів – **лобково-великогомілковий** (*m. pubotibialis*), – можливо, гомологічний

довгому привідному м'язу стегна (*m. adductor femoris longus*) ссавців.

Ш. У типових плазунів від нижнього боку хвостових хребців відходять вперед два потужні вентральні м'язи кінцівки – **довгий і короткий хвостово-стегнові** (*mm. caudofemorales longus et brevis*), які переходять у сухожилля, що закінчуються посередині довжини стегнової кістки. У ссавців ця група м'язів редукована і початок короткого м'яза зсунувся дистальніше, він став називатись *m. caudofemoralis*, а довгий – *m. semitendinosus caput dorsale*.

7. НЕРВОВА СИСТЕМА

7.1. СПИННИЙ МОЗОК

Дефінітивний **спинний мозок** (*medulla spinalis*) проходить майже по всій довжині тіла і досить мало видозмінений порівняно з нервовою трубкою, яка формується в раннього зародка. Усередині зберігається заповнений рідиною **центральный канал** (*canalis centralis*), діаметр якого досить малий за рахунок розростання оточуючої нервової тканини.

У нижчих хребетних спинний мозок у розрізі має овальну або округлу форму, а у вищих його бокові частини, як правило, розростаються симетрично, так що дорзально й вентрально по його середній лінії проходять глибокі канавки. У каудальному напрямку спинний мозок звужується. У багатьох форм (особливо в ссавців) він коротший від хребта й у задній частині хребтового каналу лежить просто пучок нервів, які йдуть від закінчення спинного мозку до задніх сегментів.

У спинному мозку виділяють такі два шари: 1) центральна зона **сірої речовини** (*substantia grisea*); 2) периферійна зона **білої речовини** (*substantia alba*).

Спочатку, очевидно, сіра речовина оточувала центральний канал рівним шаром, але зараз у більшості хребетних вона утворює на розрізі білатерально-симетричну фігуру у вигляді букви **Н**, чи крил метелика, – із кожного боку виявляється два “роги”: **спинний** (*cornu dorsale*) і **черевний** (*c.ventrale*). Насправді, кожен “ріг” – це розріз поздовжньої структури, тому правильніше говорити про спинний і черевний стовпи (рис. 35).

Черевний стовп (*columna ventralis*) – це скупчення тіл еферентних або рухових нейронів спинномозкових нервів, аксони яких, як правило, виходять через послідовно розміщені черевні нервові корінці. Кількість таких нейронів у будь-якій ділянці спинного мозку залежить від об'єму мускулатури на цьому рівні тіла (у тетрапод черевні стовпи, а практично й увесь спинний мозок, значно розширюються на рівні кінцівок). У деяких динозаврів крижове розширення значно перевищувало головний мозок. Більшість рухових волокон йде до соматичних

м'язів, але на значній частині довжини тулуба можуть бути присутні також вісцеральні еферентні волокна. Тіла нейронів, яким вони належать, розміщені вище й латеральніше, ніж тіла клітин соматично-рухового типу, й іноді утворюють особливий **вентролатеральний стовп** (columna lateralis).

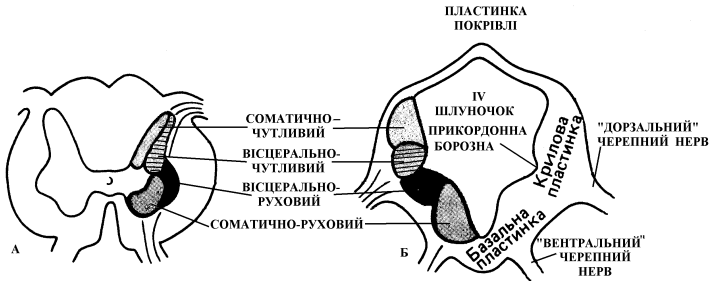


Рис. 35. *Схема розміщення чутливих і рухових стовпів:*

А – спинний мозок дорослого представника нижчих хребетних; Б – довгастий мозок зародка. Спинний мозок зародка також має схоже розміщення стовпів. Пластинка тканини, що залягає нижче прикордонної борозни, називається базальною (тут розвиваються рухові центри). Зверху розміщена алярна пластинка, або “крило” (за: Ромер, Парсонс, 1992)

Спинний стовп (columna dorsalis) зв’язаний зі спинними чутливими корінцями спинномозкових нервів. Він містить у собі тіла асоціативних нейронів, які здійснюють посередництво в розподілі імпульсів, що приходять від органів чуттів. Ці нейрони можуть посилати по спинному мозку висхідні та низхідні відростки до рухових нейронів того ж боку спинного мозку, перехресні волокна до рухових нейронів протилежного боку спинного мозку, а також висхідні волокна до головного мозку. Розміщення різних груп цих асоціативних нейронів у спинному стовпі складне й мінливе, але в окремих випадках (особливо в зародків) можна виділити велику дорзомедіальну частину стовпа, пов’язану із соматичною чутливістю, і меншу – вентролатеральну частину, пов’язану з вісцеральною чутливістю. Таким чином, у сірій речовині з кожного боку є чотири зони (стовпи), які відповідають чотирьом нервовим

компонентам: **соматично-чутлива, вісцерально-чутлива; вісцерально-рухова, соматично-рухова** (рис. 35).

Біла речовина складається з великої кількості мієлінізованих волокон, які включають висхідні й низхідні волокна як чутливих, так і асоціативних нейронів. Біла речовина тією чи іншою мірою розділена спинними й черевними “рогами” на три основні зони: **спинний, боковий і черевний канатики** (funiculus dorsalis; f.lateralis; f.ventralis).

7.2. ГОЛОВНИЙ МОЗОК

Концентрація нервових клітин на передньому кінці тіла хребетних і високоорганізованих безхребетних пояснюється тим, що саме передній кінець тіла перший стикається з проявами навколишнього середовища. Тут розміщуються три головні дистантні аналізатори, з утворенням та розвитком яких пов’язаний розвиток головного мозку.

Розвиток головного мозку. На ранніх стадіях розвитку головний мозок – це розширений передній кінець нервової трубки. У результаті безперервного зростання його передній кінець загинається вниз, утворюючи мозковий згин. Так виділяється непарний кінцевий пухир – **первинний передній мозок** (prosencephalon). Пізніше позаду першого вигину утворюється другий, спрямований у протилежний бік і відмічений **перешийком** (isthmus). Він відділяє **середній мозок** (mesencephalon) від **первинного заднього мозку** (rhombencephalon), з якого в дорослому стані насамперед отримуємо **довгастий мозок** (medulla oblongata). У задній частині rhombencephalon поступово переходить у спинний мозок. Ці три первинні відділи формуються на ранніх стадіях із трьох відрізків нервової трубки (рис. 36).

У дефінітивному мозку ті частини цих відділів, у яких ще можна впізнати нервову трубку, називають стовбуром мозку. Поділ головного мозку на три первинні відділи пов’язаний із появою на ранніх етапах філогенезу трьох основних **дистантних аналізаторів**: органа нюху, ока і вуха разом з боковою лінією.

У примітивних хребетних кожен із трьох первинних відділів мозку зв'язаний з одним із трьох органів чуття і, зазвичай, утворює для його обслуговування дорзальне випинання із шаром сірої речовини (рис. 37). Ці випинання являють собою, відповідно, великий мозок, покрівлю середнього мозку й мозочок. Потрібно додати, що у ссавців око не підпорядковане середньому мозку, а пов'язане з півкулями великого мозку.

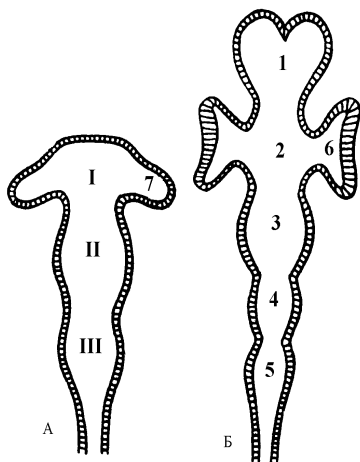


Рис. 36. *Схема розвитку окремих відділів головного мозку хребетних.*
 А – стадія трьох пухирів (з очними пухирями): I – первинний передній мозок; II – середній мозок; III – первинний задній мозок.
 Б – стадія п'яти відділів (з очними бокалами): 1 – передній мозок; 2 – проміжний мозок; 3 – середній мозок; 4 – задній мозок; 5 – довгастий мозок; 6 – очний бокал; 7 – очний пухир

У первинному передньому мозку виникають очні пухирі (див. рис. 36), потім очні стебельця перетворюються в зорові нерви, які так і залишаються прикріпленими спереду до основи первинного переднього мозку (до зорового перехрестя). Позаду цього місця з'являється непарне нижнє випинання майбутнього проміжного мозку – лійка (infundibulum) (рис. 37). Одночасно з покрівлі ротової порожнини зародка випинається епітеліальна гіпофізарна кишенька. Дорзально, з покрівлі первинного переднього мозку, випинається серія виростів: парафіз і непарне тім'яне око.

У середньому мозку формується **покрівля** (tectum). Первинні задній і передній мозок діляться. У задньому дорзальне випинання передньої частини покрівлі перетворюється в **мозочок** (cerebellum). Ділянка, яка розміщена під мозочком, у ссавців розвивається у **міст** (pons). У передньому мозку з пари

порожнистих виростів, які ростуть вперед, розвиваються **півкулі великого мозку** (*hemisphaera cerebri*), а попереду них – **нюхові цибулини** (*bulbus olphactorius*). Кора півкуль великого мозку має шестишарову будову.

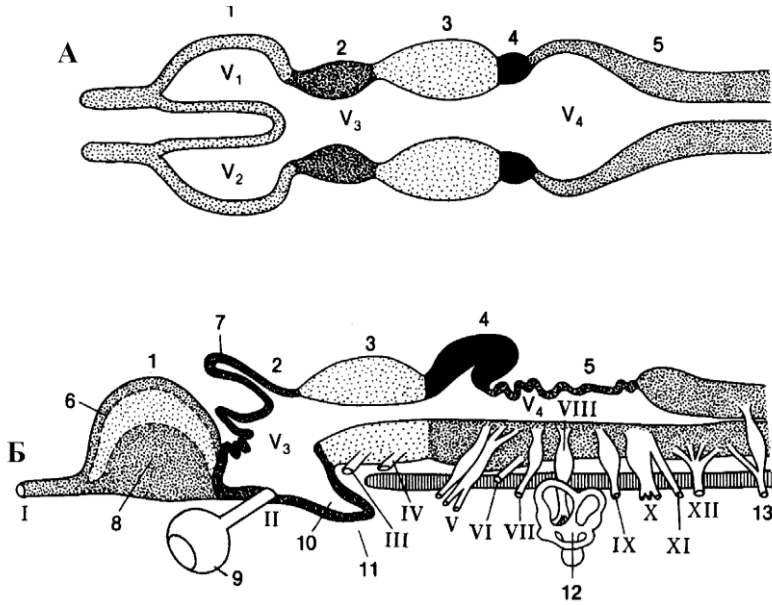


Рис. 37. Загальний план будови головного мозку хребетних.

А – фронтальний зріз. Б – сагітальний зріз. На останньому показано відгалуження черепно-мозкових нервів.

1 – передній мозок, поздовжній зріз проходить між півкулями, видно кору (6) та базальний ганглії (8); 2 – проміжний мозок із дорзальним випинанням, епіфізом (7) і вентральним випинанням, лішкою (10), до якої прилягає гіпофіз (11); 9 – очі; 3 – середній мозок; 4 – мозочок; 5 – довгасти мозок (видно тонку покрівлю над ромбоподібною ямкою). Всередині головного мозку наявна система порожнин, які подекуди розширюються, утворюючи шлуночки мозку: V₁, V₂ – бокові шлуночки півкуль переднього мозку; V₃ – третій шлуночок, порожнина проміжного мозку; V₄ – четвертий шлуночок. Черепно-мозкові нерви: I – нюховий; II – зоровий; III – окоруховий; IV – блоковий; V – трійчастий; VI – відвідний; VII – лицевий; VIII – присінково-завитковий; IX – язикоглотковий; X – блукаючий; XI – додатковий; XII – під'язиковий; 12 – слуховий лабіринт; 13 – перший спинномозковий нерв (за: Хадорн, Венер, 1989)

Ретикулярна формація (*formatio reticularis*) – сплетіння тіл і волокон нейронів, зв'язаних з руховими стовпами стовбура мозку і передньої частини спинного мозку. **Комісури** (спайки) – з'єднання провідних шляхів, які зв'язують однойменні області протилежних боків.

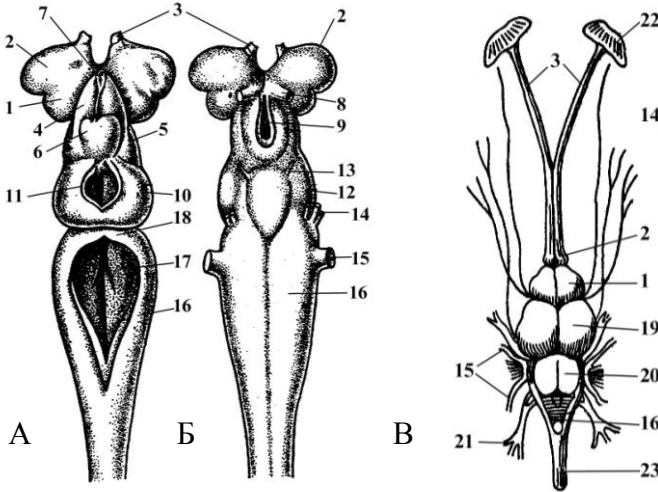


Рис. 38. Головний мозок міноги (А – вигляд зверху; Б – вигляд знизу) та окуня (В – вигляд зверху):

1 – півкулі переднього мозку; 2 – нюхові цибулини; 3 – нюховий нерв; 4 – проміжний мозок; 5 і 6 – правий і лівий габенулярні ганглії; 7 – тім'яний орган, що прикриває епіфіз; 8 – зоровий нерв; 9 – мозкова лійка; 10 – зорові частки; 11 – отвір у покрівлі середнього мозку; 12 – дно середнього мозку; 13 – окоруховий нерв; 14 – трійчастий нерв (в окуня – очноямкова гілка трійчастого нерва); 15 – присінково-завитковий нерв; 16 – довгастих мозок; 17 – ромбоїдальна ямка; 18 – зачатковий мозочок міноги; 19 – середній мозок окуня (зорові частки); 20 – мозочок окуня; 21 – блукаючий нерв; 22 – нюхова капсула; 23 – спинний мозок (за: Самарський, 1976)

Довгастих мозок (*medula oblongata*) у зародків подібний до спинного (рис. 37; 39). Покрівля тонка, перетинчаста і складчаста. Вона утворює **заднє судинне сплетіння** (*plexus chorioideus*). Передня частина покрівлі представлена мозочком. Найбільш вентрально лежить соматично-руховий стовп, від якого відходять нерви III, IV, VI, XII пари. Над цим стовпом лежать

вісцерально-рухові стовпи: **особливий зябровий і загальний (автономний)**. Вище борозни містяться вісцерально-чутливий і соматично-чутливий стовпи (див. рис. 35, Б). Ці стовпи, за винятком соматично-рухового, зв'язані з нервами типу спинних корінців, зябровими нервами – V, VII, IX, X.

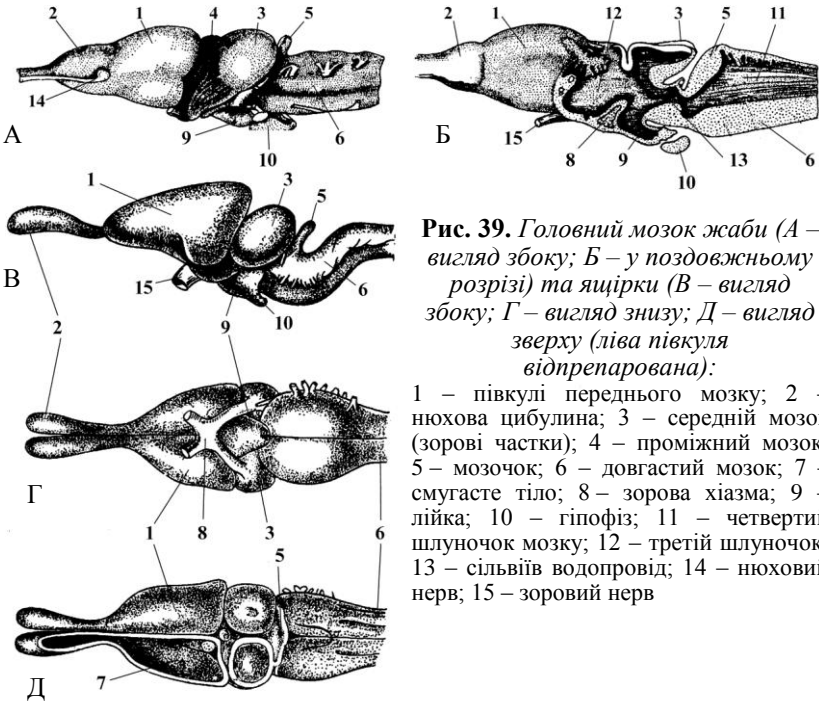


Рис. 39. Головний мозок жаби (А – вигляд збоку; Б – у поздовжньому розрізі) та ящірки (В – вигляд збоку; Г – вигляд знизу; Д – вигляд зверху (ліва півкуля відпрепарована):

1 – півкулі переднього мозку; 2 – нюхова цибулина; 3 – середній мозок (зорові частки); 4 – проміжний мозок; 5 – мозочок; 6 – довгастий мозок; 7 – смугасте тіло; 8 – зорова хіазма; 9 – лійка; 10 – гіпофіз; 11 – четвертий шлуночок мозку; 12 – третій шлуночок; 13 – сільвів водопровід; 14 – нюховий нерв; 15 – зоровий нерв

У дорослих представників нижчих хребетних неперервність стовпів значною мірою зберігається. У вищих вони розпадаються на окремі ядра. Так, у ссавців соматично-руховий стовп розділений на кілька розмішених у середньому мозку й передньому кінці довгастого дрібних ядер нервів очних м'язів і більш заднє ядро під'язикового нерва. Особливий вісцерально-руховий стовп (управляє зябровою мускулатурою) розбитий на окремі вісцерально-рухові ядра V, VII, і IX–X нервів (останнім належить

подвійне ядро (n.ambiguus). У цьому ж стовпі утворюється дихальний центр, який регулює ритм дихання. Також тут наявні невеликі парасимпатичні ядра: 1) у середньому мозку – ті, що відповідають за очні рефлексії (III пари нервів); 2) у передній частині довгастого – ті, що контролюють слинні залози (VII, IX пар нервів); 3) у задній частині довгастого – ті, що контролюють внутрішні органи (X пар нервів). Окрім рухових та парасимпатичних ядер, тут розташовані елементи чутливих ядер V, VII, VIII, IX, X пар нервів.

Сукупність волокон, які зв'язують мозочок і великий мозок, перекидає знизу передню частину довгастого мозку, утворюючи випуклість, яка називається **мостом** (pons).

Мозочок (cerebellum) є важливим мозковим центром. Він часто досягає значних розмірів, бере участь в координації рухів, регуляції рухової активності й підтриманні пози, працює пасивно, здебільшого рефлексивно, підтримуючи рівновагу тіла і здійснюючи його орієнтацію в просторі.

У тварин, які мають добре розвинутий мозочок, нервові пучки, що ідуть від нього, чітко виділяються на поверхні стовбура мозку. У ссавців вони утворюють три пари стовпоподібних структур – **ніжки мозочка** (pedunculi cerebelli).

Великий і складної будови мозочок спостерігається у багатьох риб, а також птахів і ссавців (рис. 38). У плазунів він невеликий, а в круглоротих і земноводних взагалі розвинутий слабо.

У мозочку виділяють черв'ячок мозочка та півкулі. Кора мозочка налічує три цитоархітектонічні шари (молекулярний, клітин Пуркінє та зернистий). У підкірці наявні ядра (у ссавців їх може бути 3–4 пари).

Середній (mesencephalon) і **проміжний мозок** (diencephalon). На відміну від задньої частини стовбура мозку, середній і проміжний мозок у представників усіх класів хребетних виявляють спеціалізовані функціональні риси. З довгастого мозку в середній продовжуються на деяку відстань ряди чутливих і рухових ядер, зв'язаних із черепними нервами. Але далі вперед ці структури відсутні. Передні центри стовбура

мозку взагалі не мають прямого зв'язку з аферентними чи еферентними сигналами (якщо не брати до уваги імпульсів зорового нерва). Ця ділянка виконує такі функції: 1) є основною станцією на шляху між нижчерозміщеними ділянками головного мозку і півкулями; 2) служить (принаймні частково) найважливішим місцем розміщення центрів нервової кореляції та координації. У ссавців це непомітно на фоні діяльності півкуль, але в нижчих форм у середньому мозку й таламусі локалізовані високорозвинуті асоціативні механізми.

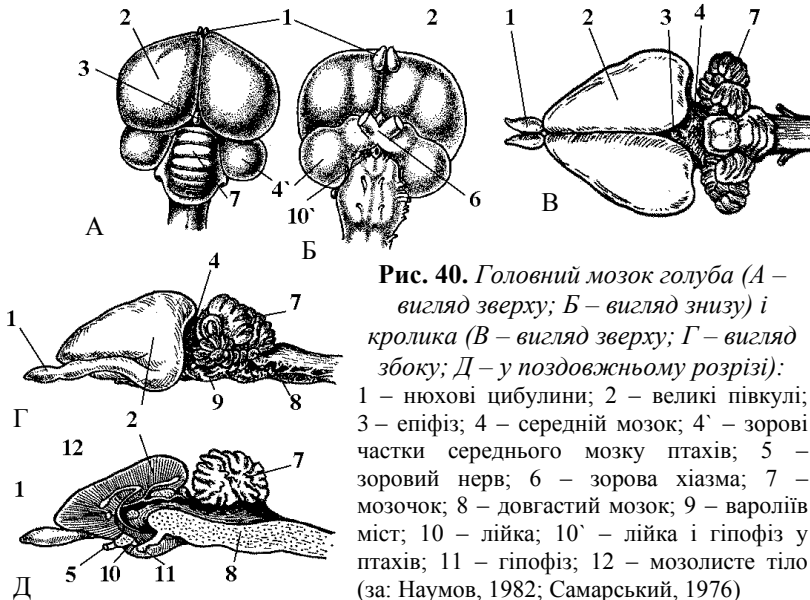


Рис. 40. Головний мозок голуба (А – вигляд зверху; Б – вигляд знизу) і кролика (В – вигляд зверху; Г – вигляд збоку; Д – у поздовжньому розрізі): 1 – нюхові цибулини; 2 – великі півкулі; 3 – епіфіз; 4 – середній мозок; 4' – зорові частки середнього мозку птахів; 5 – зоровий нерв; 6 – зорова хіазма; 7 – мозочок; 8 – довгастий мозок; 9 – вароліів міст; 10 – лійка; 10' – лійка і гіпофіз у птахів; 11 – гіпофіз; 12 – мозолисте тіло (за: Наумов, 1982; Самарський, 1976)

У риб і земноводних покрівлю середнього мозку (**тектум**) часто називають “серцем нервової системи” (Ромер, Парсонс, 1992). Потрібно зазначити, що розвивалась вона як центральний відділ зорового аналізатора. Більшу частину цієї структури становлять **зорові частки** (lobi optici), особливо сильний розвиток яких спостерігається у кісткових риб та птахів (рис. 40, В; 42, А, Б).

У плазунів і птахів ця ділянка ще продовжує зберігати величезне значення, проте з нею уже конкурують (особливо у птахів) центри великих півкуль.

У ссавців тектум зазнає редукції, в зв'язку з розвитком сірої речовини великих півкуль, але ще продовжує відігравати роль важливого центру зорових (передні горбки чотиригорбикового тіла) і слухових (задні горбки чотиригорбикового тіла) рефлексів.

У гіпоталамусі заслуговує уваги **сірий горб** (*tuber cinereum*), а в ссавців – **сосочкоподібні тіла** (*corpora mammilaria*), які розміщені поруч з гіпофізарною ділянкою і відіграють роль вісцерального центру.

У дорзальному таламусі містяться бічне колінчасте тіло (*c. geniculatum laterale*) та присереднє колінчасте тіло (*c. geniculatum mediale*), функцією яких є, відповідно, передача зорових та слухових сигналів від нижчих рівнів мозку до півкуль.

Великий мозок (*cerebrum*) і його півкулі (рис. 39–43). У найнижчих хребетних – круглоротих – кожна половина кінцевого мозку поділена на дві частини – **нюхову цибулину** (*bulbus olphactorius*) і **півкулю великого мозку** (*hemispherium cerebri*). Розміри нюхових цибулин залежать від гостроти нюху (так, у птахів вони дуже малі). Інколи між ними й півкулями є **нюховий тракт**, або **стебельце** (*tractus s. pedunculus olphactorius*).

У примітивному стані (у круглоротих) уся півкуля, по суті, являє собою **нюхову частку** (*lobus olphactorius*) (рис. 40, А, Б; 41).

У земноводних (приблизно така ж стадія розвитку спостерігається в акул і дводишних риб) з вентрального боку є група **базальних ядер** (*nuclei basalis*), яка відповідає загалом смугастому тілу ссавців і яка на вищих етапах еволюції перемістилась у центральну частину півкулі. Сіра речовина (за винятком базальних ядер) поступово виходить назовні й перетворюється в **кору великого мозку** (*cortex cerebri*) або **плащ** (*pallium*) (рис. 37; 41). У риб і земноводних сіра речовина залишається переважно всередині. Смуга тканини вздовж бокової поверхні півкулі отримала назву **давньої** (древньої) **кори** (*paleopallium*). Ця ділянка зберігає здебільшого нюховий

характер. Дорзально й ближче до осі тіла лежить **стара кора** (archipallium). Вона є джерелом утворення гіпокампу ссавців (це корелятивний центр, що приймає висхідні волокна з проміжного мозку, нюхової цибулини та нюхової частки і пов'язаний з емоційною поведінкою). Нервовий шлях із цієї ділянки в гіпоталамус називається **склепінням** (forix). **Нова кора** (neopallium), яка вперше з'являється у плазунів (рис. 41), є асоціативним центром.

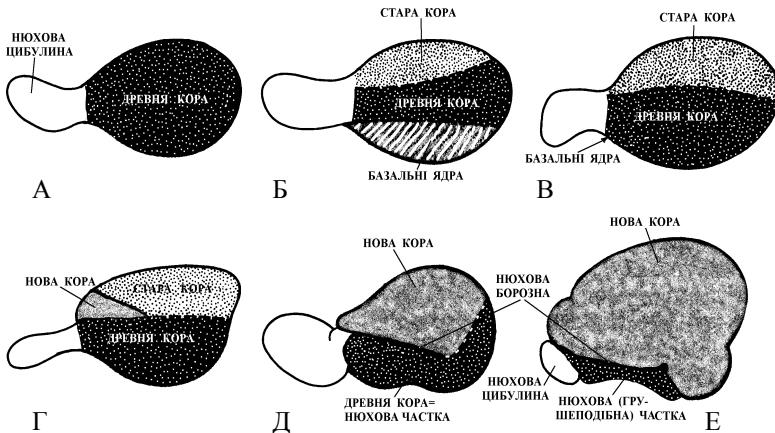


Рис. 41. *Схема розвитку півкуль великого мозку (вид з боку):*

А – примітивна стадія (уся півкуля є нюховою часткою); Б – амфібія (дорзально диференціюється первинна (стара) кора = гіпокамп, а вентрально – базальні ядра (смугасте тіло); В – примітивний плазун (базальні ядра переміщуються на внутрішній бік півкулі); Г – прогресивна рептилія (з'являється невеличка ділянка нової кори); Д – примітивний ссавець (стара кора витісняється на медіальну поверхню півкулі, але площа неокортексу ще незначна, зберігаються добре розвинуті нюхові відділи); Е – прогресивний ссавець (примітивний нюховий відділ зберігається лише у вентральній ділянці, максимальний розвиток нової кори) (за: Ромер, Парсонс, 1992)

Черепно-мозкові нерви (nervi craniales). До них належать парні нерви, що відходять від передньої (нижньої) поверхні стовбура головного мозку послідовно спереду назад через спеціальні отвори черепа (рис. 37). Вони іннервують здебільшого

органи й тканини голови, шиї та грудної й черевної порожнин. У міксин їх – 7, у міног, риб і земноводних – 10, у плазунів – 11, у птахів і ссавців – 12.

1. **Нюховий нерв** (nervus olfactorius) – чутливий, тягнеться від нюхового епітелію.

2. **Зоровий нерв** (n. opticus) – чутливий, є провідною частиною зорової системи.

3. **Окоруховий** (n. oculomotorius) іннервує чотири із шести зовнішніх м'язів ока.

4. **Блоковий нерв** (n. trochlearis) іннервує верхній косий м'яз ока.

5. **Трійчастий нерв** (n. trigeminus) має три гілки, забезпечує соматичну чутливість голови, включає рухові волокна до щелепних м'язів.

6. **Відвідний нерв** (n. abducens) іннервує задній прямий м'яз, який відводить око вбік чи назад.

7. **Лицевий нерв** (n. facialis) включає і чутливі волокна, але в ссавців здебільшого іннервує лицеву мускулатуру.

8. **Присінково-завитковий нерв** (n. vestibulo-cochlearis) (трапляється також назва вестибулярно-слуховий (n. vestibulo-acusticus)) – чутливий, іде від внутрішнього вуха.

9. **Язикоглотковий** (n. glossopharyngeus) – у ссавців невеликий нерв, здебільшого чутливий, що іннервує значну частину язика і глотки.

10. **Блукаючий нерв** (n. vagus) – великий змішаний, не обмежується ділянкою голови, а простягається назад, де іннервує багато внутрішніх органів (серце, шлунок і т.д.).

11. **Додатковий нерв** (n. accessorius) – руховий, відособився від блукаючого. Іннервує м'язи тулуба й шиї.

12. **Під'язиковий** (n. hypoglossus) – руховий нерв, іннервує мускулатуру язика та під'язикового апарату.

8. ОРГАНИ ЧУТТІВ

Одним із найпоширеніших чуттів, що викликається різноманітними фізичними та хімічними факторами, є відчуття болю. Воно не потребує якихось спеціалізованих органів і є наслідком безпосереднього подразнення закінчень чутливих нервів. Ці ж закінчення в шкірі хребетних забезпечують реакцію на дотик. Потрібно зазначити, що шкірна чутливість у риб і земноводних забезпечується переважно вільними нервовими закінченнями. Крім них, прості відчуття можуть сприйматися **чутливими тільцями** (капсульовані нервові закінчення), які складаються зі спеціалізованих клітин, зв'язаних із відростками чутливих нейронів і розміщуються в шкірі, м'язах та внутрішніх органах. У риб їх не виявлено, у земноводних кількість чутливих тілець незначна. Найкраще вивчені ці структури в ссавців. Шкіра в них чутлива до холоду, тепла, дотику, тиску.

Що стосується пропріорецептивної чутливості, то вона забезпечується **нервово-м'язовими** веретенами та **сухожильними органами**. Цих рецепторів немає в риб, але вони наявні в усіх наземних хребетних.

8.1. ОРГАН НЮХУ

В екології багатьох тварин (круглороті, акули, земноводні, плазуни, багато ссавців) домінуюче значення належить саме нюховому аналізатору. В інших (більшість кісткових риб, птахи, летючі миші, китоподібні, вищі примати) нюх розвинутий слабо.

У круглоротих орган нюху являє собою непарний серединний мішок, який відкривається назовні: у міксин – на передньому кінці голови, а в міног – позаду, на її верхній поверхні. Характерною є наявність **пітуїтарного виросту**, що відходить від дна нюхового мішка у вигляді порожнистого виросту й тягнеться під мозком до початку хорди.

У риб нюхові мішки парні, закінчуються сліпо. Кожен мішок сполучається з зовнішнім середовищем двома (кісткові риби) або одним частково розділеним шкірною складкою отвором (акули). Дно нюхового мішка покрите численними

нюховими складками, епітеліальний покрив яких містить рецепторні **нюхові** (сенсорні) та **опорні клітини**. У тетрапод, крім вищеназваних клітин, присутні ще й слизові клітини.

У земноводних **зовнішні ніздрі** (naris) сполучаються з парними нюховими капсулами, від яких відходять внутрішні ніздрі – **хоани** (choana), що сполучаються з ротоглоткою. Нюхові складки відсутні. Поверхня носової порожнини частково вистелена звичайним епітелієм.

У плазунів середина частина нюхового проходу диференціюється на нижній (дихальний) та верхній (власне нюховий) відділи. На початку повітряного проходу є добре виражена **передня камера** (vestibulum), а його нижній відділ, який відкривається в глотку, являє собою **носоглотковий хід** (ductus nasopharyngeus). Дихальний відділ вистелений звичайним епітелієм, нюховий – сенсорним. Латеральна стінка нюхового відділу утворює один або декілька виростів **раковин** (conchae, turbinnalia), що збільшують поверхню нюхового епітелію.

У більшості птахів (виняток становлять новозеландські ківі) домінує зір і роль нюху в екології незначна. Носові структури організовані за планом будови плазунів і мають невеликі розміри. Сенсорний епітелій приурочений до невеликої ділянки постеродорзальної частини носової камери. У птахів збереглися три носові раковини, які в деяких випадках можуть перетворюватись у складні завитки.

Як уже було сказано, серед ссавців редукція нюху спостерігається в китоподібних, летючих мишей, вищих приматів. Разом із тим у типових представників носовий апарат набуває максимальних, порівняно з іншими хребтними, розмірів. У плазунів спостерігалась тенденція до концентрації чутливого епітелію у верхній частині основної носової камери (власне нюховий відділ). У ссавців її вентральна частина утворює прямий шлях повітря від зовнішньої ніздрі до носоглоткового ходу й до хоани, а сенсорні ділянки зосереджені в постеродорзальній частині цієї камери. Значного розвитку у звірів досягають носові раковини, що мають вигляд закручених завитків, покритих епітелієм, і розділяють повітряний шлях на ряд частково-ізолюваних ходів. У багатьох

сравців носові порожнини утворюють вирости – **повітряні пазухи** (sinus pneumaticus), які сприяють полегшенню черепа. У плазунів такі пазухи трапляються рідше (наприклад у крокодилів).

У багатьох тетрапод спостерігається наявність **якобсонового, або вомероназального, органа** (organum vomeronasale), функція якого у більшості випадків полягає в сприйнятті запахів їжі, що потрапляє до рота. До того ж, багато плазунів обмацують навколишні предмети за допомогою язика. Втягуючи язик, вони переносять найдрібніші частинки предметів у рот, де їх запах сприймається вомероназальним органом. У черепах цей орган відособлений від інших відділів носового апарату, а в дорослих крокодилів і птахів – втрачений. У вищих приматів, летючих мишей та китоподібних ця структура відсутня, тоді як у сумчастих, гризунів і копитних вона продовжує функціонувати.

8.2. ОКО

Оскільки загальний план будови **ока** (oculus) у різних групах хребетних схожий (рис. 42), ми зосередимо увагу на відмінностях у будові його основних структур (рогівки, судинної оболонки, райдужки, кришталика, сітківки), а також зупинимось на особливостях акомодациї в представників різних класів.

Склера, або білкова оболонка, (sclera) (рис. 42) відіграє роль зовнішнього каркаса очного яблука, який протидіє зовнішньому та внутрішньому тиску. У круглоротих та ссавців склера складається зі щільної сполучної тканини, а у інших хребетних додатково зміцнена хрящем або кісткою. Унаслідок цього око опиняється ніби в хрящовій чаші, яка в птахів іноді костеніє. В останніх, а також променеперих риб та деяких плазунів спостерігається **склеральне кільце**. Воно складається із серії розміщених у склері пластинок.

Зовні (спереду) склера переходить у прозору **рогівку** (cornea), через яку світло потрапляє в очне яблуко. У круглоротих рогівка відособлена від налягаючої на неї шкіри, тоді як у всіх інших хребетних у дорослому стані склера й шкіра зливаються. Ділянка шкіри на внутрішньому боці повіки разом зі шкірним компонентом рогівки складають **кон'юнктиву** (tunica conjunctiva).

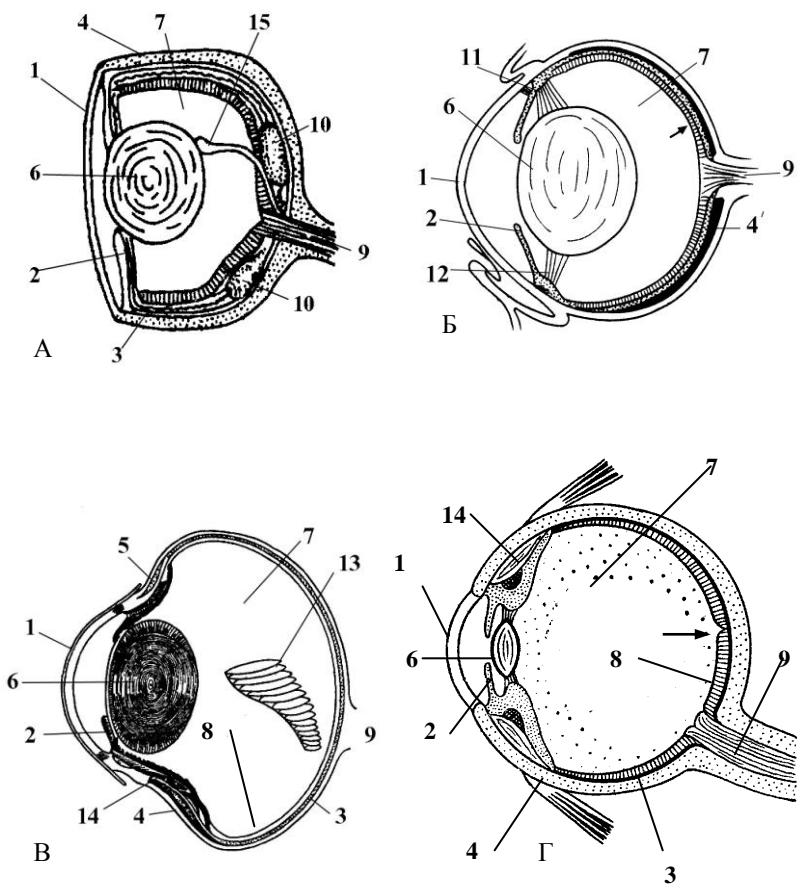


Рис. 42. Сагітальний розріз ока риби (А), земноводного (Б), хижого птаха (В), людини (Г):

1 – рогівка; 2 – райдужка; 3 – судинна оболонка; 4 – склера; 4' – хрящ склери в земноводних; 5 – склеральне кісткове кільце; 6 – кришталик; 7 – склисте тіло; 8 – сітківка; 9 – зоровий нерв; 10 – залоза судинної оболонки; 11 – дорзальний протрактор кришталіка; 12 – вентральний протрактор кришталіка; 13 – гребінь; 14 – війчастий м'яз; 15 – серпоподібний виріст; стрілкою вказане розміщення жовтої плями

У наземних тварин приблизно дві третини загального переломлення світла, яке необхідне для фокусування, відбувається на межі “повітря – рогівка”. Іншу третину фокусує кришталік. У водних хребетних рогівка не може виконувати роль лінзи, оскільки її коефіцієнт переломлення практично ідентичний із коефіцієнтом переломлення води.

Судинна оболонка (choroidea). Ця оболонка (рис. 42) містить багато кровоносних судин, головна функція яких полягає в живленні сітківки. У багатьох сутінкових та нічних тварин у судинній оболонці міститься своєрідний світло-відбиваючий пристрій – **дзеркальце**, або **тапетум** (tapetum lucidum). Завдяки йому, очі нічних тварин “світяться”, коли на них потрапляє промінь світла. Світло, яке проходить через фоторецептор не поглинувшись, відбивається назад, що підвищує ймовірність його поглинання. У деяких риб тапетум покритий мігруючими пігментними зернами. Прикладом може бути колюча акула, дзеркальце якої відбиває 88 % потрапляючого світла, а після адаптації до світла, коли тапетум екранований, – лише 2,5 %. Будова такого дзеркальця може бути різною. У копитних функцію відбиття світла виконують блискучі сполучнотканинні волокна, які залягають у внутрішньому шарі судинної оболонки. У інших хребетних (акули, деякі морські костисті риби, хижі ссавці) клітини цього шару судинної оболонки утворюють епітелій, насичений кристаликами гуаніну.

Райдужка (iris) утворюється внаслідок злиття видозмінених ділянок судинної оболонки й сітківки (рис. 44). У центрі її розміщена **зіниця** (pupilla) – круглий отвір, що здатний змінювати свою величину залежно від інтенсивності освітлення. Райдужна оболонка завжди пігментована. В окремих групах риб ця структура не здатна до скорочення. Величина зіниці в цих тварин змінюється за рахунок переміщення кришталіка вздовж осі очного яблука (при цьому розтяг райдужки змінюється).

В акул, кісткових риб та чотириногих просвіт зіниці змінюється за рахунок скорочення наявних у райдужці концентричних та радіальних м’язових волокон. Цікаво, що в

більшості плазунів і птахів ці волокна утворені поперечносмугастою м'язовою тканиною, а в земноводних, крокодилів та ссавців – гладенькою. У нічних тварин зіниця має вигляд вертикальної щілини, що забезпечує більш щільне її закривання вдень і, відповідно, оберігає сітківку від впливу яскравого світла.

Кришталік (lens). Як уже було сказано вище, у наземних тварин значна частина роботи, пов'язаної з переломленням світла, виконується роگیркою, тоді як у водних усе фокусування здійснює кришталік (рис. 42). Останній складений із **кришталікових волокон** (сплощені клітини, часто без'ядерні).

У міног та міксин кришталік не прикріплений до стінок очного яблука і його положення визначається тиском склистої вологи (зсередини) та роگیрки (зовні). У інших тварин кришталік закріплений.

Необхідно звернути увагу на той факт, що способи **акомодації** (фокусування) відрізняються в різних хребетних.

В анамній акомодация здійснюється за рахунок переміщення кришталіка. Але й тут можливі два варіанти. Так, у міног і кісткових риб положення “спокою” характерне для близького бачення, а активне зміщення всередину – для наведення на різкість віддалених об'єктів. У пластинчатозябрових і амфібій – навпаки – положення “спокою” використовується для далекого бачення, а активне зміщення назовні – для наведення на різкість ближніх об'єктів.

В амніот фокусування здійснюється за рахунок зміни форми кришталіка. Положення “спокою” характерне для далекого бачення, а зміна форми – для близького.

У форм із “рухливим” кришталіком рух останнього здійснюється в різний спосіб. У костистих риб зародкова зорова щілина у вентральній стінці ока не заростає. Через неї в порожнину очного яблука від судинної оболонки входить сполучнотканинний **серпоподібний виріст** (processus falciformis), через який здійснюється живлення внутрішньої частини ока (рис. 42, А). Від зовнішнього краю цієї структури відходить м'яз (m. retractor lentis), який приєднується до

нижнього краю кришталика і, скорочуючись, відтягує кришталик углибину.

У пластинчатозябрових кришталик у спокої налаштований на далеке бачення. Для близького бачення він переміщується назовні маленьким м'язом (*m. protractor lentis*). Подібним чином здійснюється акомодация в земноводних.

Як уже згадувалось, у камері зі склистою вологою костистих риб наявний серпоподібний виріст. Схожі структури є також у плазунів і птахів, але функції акомодации вони не виконують. Так, у рептилій із місця сполучення очного яблука із зоровим нервом у склисте тіло вдається багатий капілярами **сосочковий конус** (*conus papillaris*). Вважається, що він бере участь у живленні сітківки. Очевидно, від сосочкового конуса плазунів взяв початок **гребінь** (*pecten*) птахів (рис. 42, В), який виконує ті ж самі функції. Але наявність на поверхні гребеня характерних паралельних складок дозволила зробити припущення про наявність у цієї структури оптичних функцій. Існує думка, що тіні, які падають від складок на сітківку, є своєрідною координатною сіткою, яка дає змогу краще розпізнавати дрібні чи віддалені об'єкти, коли зображення останніх переміщується з однієї комірки сітки в іншу.

Сітківка (*retina*). Робота усіх розглянутих структур ока спрямована на забезпечення нормального функціонування сітківки (рис. 42). Шар клітин на її задній поверхні містить світлочутливі рецептори – палички та колбочки. Перші більш численні й відповідають за зір при слабкому світлі (для стимуляції палички досить одного кванта енергії). Вони передають картину в чорно-білих тонах і не дають детального зображення. Колбочки не реагують на слабке світло, але відповідають за здатність бачити тонкі деталі та кольори. Кількість паличок і колбочок у різних частинах сітківки помітно відрізняється. Так, колбочки сконцентровані в центральній частині, де спостерігається особлива гострота зору. Це місце називають **центральним полем** (*area centralis*), або **жовтою плямою** (*macula lutea*) (рис. 42).

Привертає увагу той факт, що сітківка хребетних ніби перевернута – світло, для того щоб потрапити на колбочки і палички, повинне пройти два шари клітин (ганглійних і біполярних) (рис. 43). Цікаво, що в кальмарів і восьминогів спостерігається “більш правильна” конструкція. Кінчики фоторецепторів у них спрямовані в бік джерела світла, а провідні частини сітківки розміщені за ними. Серед різних теорій, що пояснюють цю особливість будови сітківки хребетних, найправдоподібнішою, на наш погляд, є така. Відомо, що позаду рецепторів залягає шар клітин, які містять меланін. Він не дає можливості світлу розсіюватися всередині ока. Крім того, клітини, що містять меланін, сприяють відновленню зорового пігменту, який знебарвлюється на світлі. Для виконання цих функцій потрібно, щоб меланін знаходився поблизу рецепторів. Якби рецептори лежали попереду, пігментні клітини повинні були б розміщуватися між ними й

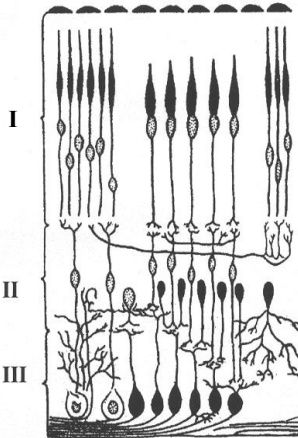


Рис. 43. *Схема будови сітківки ока людини:*

I – шар паличок і колбочок; II – шар біполярних клітин; III – ганглійний шар; стрілкою показаний напрям руху світла (за: Кучеров, 1981)

сусіднім шаром нервових клітин.

У багатьох птахів та деяких ящірок у кожному оці є два центральні поля, одне з яких розміщене в центрі дна очного яблука, а інше – на латеральній або задній його стінці. Це пояснюється тим, що око птаха (коли він знаходиться на землі) спрямоване переважно вбік. Центральне поле забезпечує в цьому випадку сприйняття бокового поля зору. У польоті

виникає необхідність контролювати передню частину поля зору, деталі в якій дає змогу розрізнати **вторинне центральне поле**.

Тварини, адаптовані до сутінкового освітлення, володіють більшою світлочутливістю, проте в них гірше розвинутий кольоровий і детальний предметний зір. Серед пристосувань, які підвищують чутливість до світла, необхідно назвати очі з широкою зіницею й великим кришталиком. Вони вловлюють світла більше, ніж малі очі. Така будова ока спостерігається в опосума, хатньої миші, рисі. В інших нічних тварин (сови, галаго) череп звужений із боків, що призвело до циліндричного видовження ока.

У багатьох тварин, які мешкають у печерах, на значній глибині або в каламутній воді, очі рудиментарні. Так, печерний протей має очі лише на личинковій стадії. Якщо ж цю тварину вирощувати на світлі, то в дорослих особин розвинуться нормальні очі.

8.3. ОРГАНИ БІЧНОЇ ЛІНІЇ

Органи бічної лінії характерні лише для первинноводних хребетних. Вони складають добре розвинуту систему, рецепторними органами якої є скупчення чутливих клітин, які називаються **невромастами** (рис. 44). У круглоротих і амфібій ці органи лежать на поверхні або занурені в неглибокі ямки. У риб вони розміщені на дні ямок, жолобків та каналів, які сполучаються із зовнішнім середовищем рядом отворів.

У риб основним компонентом системи цих органів є власне **бічна лінія**, яка являє собою довгий канал, що проходить вздовж усього тіла на кожному боці. Спереду, на голові, його продовжує складна сітка схожих каналів. Крім них, тут трапляються поодинокі невромасти – **ямкові органи**. Система органів бокової лінії є в личинок усіх земноводних. У дорослому стані вона зберігається лише у водних форм хвостатих і деяких (теж водних форм) безхвостих. У амніот цієї структури немає.

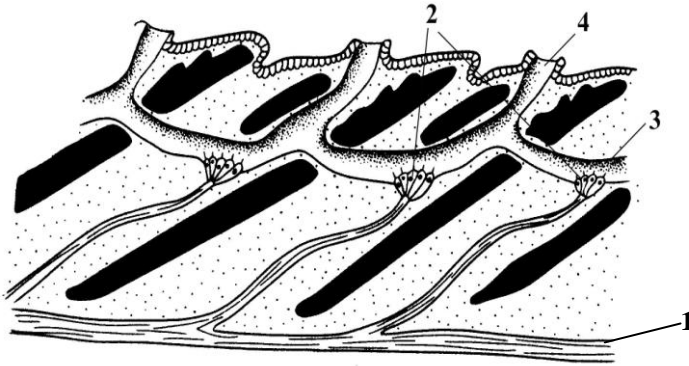


Рис. 44. Поздовжній розріз через канал бічної лінії риби: 1 – боковий нерв; 2 – невромасти; 3 – канал; 4 – зовнішній отвір каналу

8.4. ОРГАН СЛУХУ

У круглоротих орган слуху представлений лише внутрішнім вухом – перетинчастим лабіринтом з двома (у міног) або одним (у міксин) **півколовим каналом** (ductus semicirculares).

У риб також є лише внутрішнє вуха, але півколових каналів – три (рис. 45).

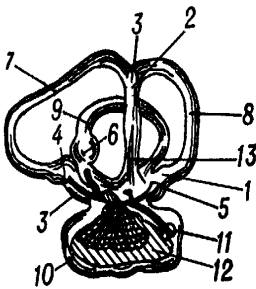


Рис. 45. Внутрішнє вуха окуня: 1 – овальний мішечок; 2 – верхній синус мішечка; 3 – верхівка мішечка; 4, 5, 6 – ампули півколових каналів; 7, 8, 9 – півколові канали; 10 – круглий мішечок; 11 – гілки слухового нерва; 12 – отоліт; 13 – ендолімфатична протока

Допоміжних пристосувань, з допомогою яких звукові хвилі могли б досягати внутрішнього вуха, у риб немає. У більшості риб коливання води передаються на кістки черепа, а звідти – на ендолімфу. Але в деяких кісткових для передачі звукових коливань служить плавальний міхур. Так, в оселедцевих від нього відходить

трубчастий виріст, який контактує з усіма перетинчастими лабіринтами. У коропових плавальний міхур зв'язаний зі слуховою ділянкою ланцюжком **веберових кісточок**, які є видозміненими відростками передніх хребців.

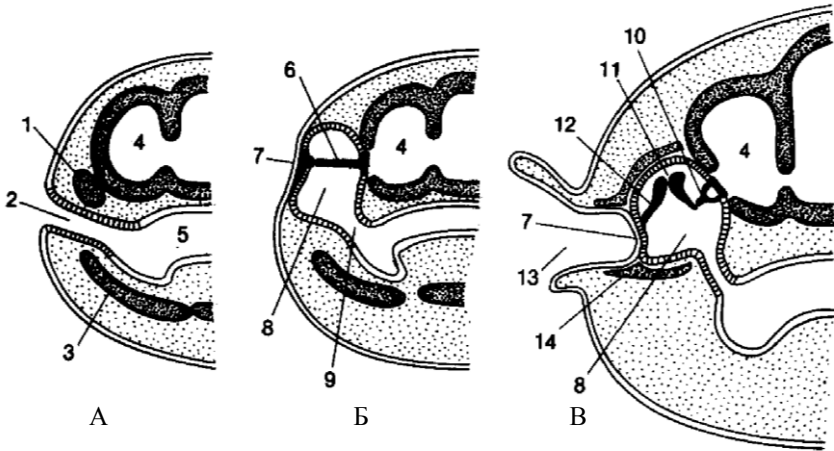


Рис. 46. Еволюція середнього вуха хребетних
(А – акула, Б – земноводні, В – ссавці):

1 – гіомандибулярний хрящ; 2 – бризкальце; 3 – гіюїд; 4 – слухова капсула черепа; 5 – ротова порожнина; 6 – стовпчик; 7 – барабанна перетинка; 8 – середнє вухо; 9 – євстахієва труба; 10 – стремінце; 11 – ковадло; 12 – молоточок; 13 – зовнішній слуховий прохід; 14 – барабанна кістка (за: Хадорн, Венер 1989)

Наземні тварини мешкають у менш щільному, ніж риби, середовищі. Відносно слабкі повітряні хвилі не здатні безпосередньо викликати коливання ендолімфи внутрішнього вуха. У зв'язку з цим зачаткова зяброва щілина (бризкальце), яка розміщена в риб між щелепною та під'язиковою дугами, у наземних тварин перетворилась на **середнє вухо**, або **барабанну порожнину** (cavum tympani) (рис. 46). Середній відділ вуха представлений порожниною, один кінець якої відкривається в **євстахієву трубу** (tuba Eustachii), а другий – підходить до поверхні голови й закривається тонкою **барабанною перетинкою** (membrana tympani). Гіомандибуляре втратило роль підвіски

щелепи і перетворилось у стовпчасту кісточку – **стремінце** (stapes, або columella). Останнє одним кінцем з'єднується з барабанною перетинкою, іншим – з **овальним вікном** (fenestra ovalis).

Такий план будови середнього вуха загалом характерний для безхвостих амфібій, рептилій і птахів. Але у хвостатих земноводних і червуг будова вуха має такі особливості: барабанна перетинка й порожнина середнього вуха відсутні; стремено часто недорозвинуте або його зовсім немає; в овальному вікні буває наявна друга слухова кісточка – oreculus (не гомологічна однойменній риб).

У плазунів перетинчастий лабіринт внутрішнього вуха порівняно з земноводними більш диференційований. У ньому вже спостерігається відокремлення **завитки** (cochlea). У птахів ця структура добре розвинута, завдяки чому слух у них значно кращий, ніж у земноводних і плазунів.

У ссавців добре розвинутий зовнішній відділ вуха з глибоким зовнішнім слуховим проходом. Ще в деяких плазунів спостерігались зачатки слухового проходу, оточені хрящем. У ссавців цей хрящ добре розвинутий і утворює **вушну раковину** (concha auriculae). Від неї до середнього вуха тягнеться **зовнішній слуховий хід** (meatus acusticus externus), оточений барабанною кісткою.

9. ТРАВНА СИСТЕМА

Травна система хребетних складається з таких відділів: ротова порожнина, глотка, стравохід, шлунок, кишечник. Характеризуючи роботу цієї системи, можна виділити такі основні її функції:

1) транспорт (об'єкти живлення повинні пройти по травній трубці, зазнаючи послідовної обробки в різних її відділах);

2) фізична обробка (починається з подрібнення їжі в ротовій порожнині. Але навіть після цього їжа часто надходить у кишечник надто великими шматками. Це зменшує ефективність хімічної обробки, а тому великі шматки потрібно попередньо розділити на дрібніші. Також, оскільки їжа краще перетравлюється у вигляді пасти, до неї додаються рідкі речовини);

3) хімічна обробка (розщеплення високомолекулярних складних сполук, що містяться в продуктах харчування, до простіших, які можуть бути використані організмом);

4) всмоктування (після завершення хімічного розщеплення їжі продукти травлення всмоктуються стінкою кишки і розносяться кров'ю до місць використання чи накопичення).

9.1. РОТОВА ПОРОЖНИНА, ЯЗИК, ГЛОТКА (PHARYNX)

У круглоротих травна система починається **передротовою лійкою**, яка озброєна роговими зубчиками. Такі ж зубчики наявні на м'язистому язикові (ним тварина зішкрябає м'які тканини своєї здобичі). На дні передротової лійки міститься власне ротовий отвір, який веде в глотку. У міног глотка розділена на дві частини: верхньою транспортується їжа, а нижня зв'язана із зябрами.

У риб є щелепи, які забезпечують активне захоплення їжі. Зуби хрящових риб розвиваються в м'яких тканинах внутрішньої поверхні щелепи. Кожен зуб поступово зміщується на її край і випадає, замінюючись іншим. За будовою ці зуби схожі з плакоїдними лусками. В акул вони численні й мають конічну форму. У химер – видозмінені і являють собою пару

пластинок, якими тварина роздроблює черепашки молюсків. У костистих риб зуби мають масивну цементну основу, яка з'єднує їх із кісткою. Загалом, у променеперих зуби можуть розміщуватись на щелепних кістках (зубних, верхньощелепних, передщелепних), а також на піднебінних, крилоподібних кістках, леміші, парасфеноїді. Глотка в риб погано відмежована від ротової порожнини й веде у стравохід. Щодо язика, то в риб рідко є м'язовий утвір, який можна ним вважати.

У земноводних ротоглоткова порожнина являє собою досить широку порожнину, яка звужується і переходить у стравохід. Оскільки на суші маніпулювати їжею в роті важче, м'язи зябрових дуг (які редукувалися з виходом на сушу) дали початок рухливому язику. Біля основи язик укріплений під'язиковим апаратом, який утворився із видозмінених елементів зябрових дуг. У хвостатих він прикріплений до дна ротоглотки нерухомо. У безхвостих вільна частина язика спрямована всередину. Також у земноводних з'явилися **слинні залози** (найбільшою серед них є **міжщелепна залоза** (*glandula intermaxillaris*)), секрет яких змочує шматочки їжі (травні ферменти в слині амфібій відсутні). Сучасні земноводні живляться дрібними м'якими об'єктами, тому зуби в них невеликі і мають просту будову. Але у викопних форм (лабіринтодonti) спостерігались добре розвинуті зуби, схожі на зуби китицеперих риб. Місцем прикріплення зубів у земноводних є міжщелепні й верхньощелепні кістки, леміш та (рідше) нижня щелепа.

У плазунів ротова порожнина краще відмежована від глотки, ніж у земноводних. Це досягається за рахунок розвитку **піднебінних складок**, які відмежовують ходи, що сполучають хоани з глоткою, від ротової порожнини. Такі ж утвори спостерігаються також у птахів. У черепах і крокодилів наявне **вторинне кісткове піднебіння**, яке відділяє носоглоткові ходи від ротової порожнини. Язик у рептилій м'язистий, дуже рухливий і часто роздвоєний на кінці. Ротові залози розвинуті краще, ніж у амфібій, хоча розміри їх порівняно невеликі. Вони розміщуються вздовж губів, на піднебінні, на язиці і під ним.

Отруйні залози плазунів також є похідними слинних залоз. У більшості плазунів зуби мають конічну форму, хоча в окремих крокодилів та ящірок спостерігаються сплюснені зуби. У рептилій (за винятком гатерії) зуби ніколи не розміщуються на леміші. Вони прирастають до країв верхньощелепних, міжщелепних, крилоподібних і нижньощелепних кісток. У крокодилів зуби сидять в альвеолах.

У птахів зуби відсутні, а функцію захоплення та утримання їжі виконують рогові чохла, які одягають верхню та нижню щелепи й утворюють дзьоб. Форма і розміри його залежать від характеру їжі та способу її добування. Як і в плазунів, на дні ротової порожнини міститься язик. У хижих птахів він твердий і короткий, у гусеподібних – сплющений. Дуже довгий і тонкий язик у дятла. У птахів слинні залози розвинуті по-різному. У козодоїв та птахів, що живляться у воді, вони майже відсутні. У хижих птахів вони розвинуті краще і їх секрет служить для змочування шматків їжі. Найкращий розвиток ці залози отримали у стрижив-саланганів. Ці птахи будують свої гнізда із слини, яка швидко твердне на повітрі.

У риб, земноводних та плазунів ззовні від щелеп розміщуються невеликі малопомітні складки, утворені епідермісом та сполучною тканиною – **губи** (labia). У представників вищеназваних класів вони не відіграють помітної ролі (виняток становлять черепахи, губи яких перетворилися в роговий дзьоб). У ссавців губи добре розвинуті. Вони відділені канавками від країв щелеп, а посилений розвиток лицевих м'язів забезпечує значну рухливість цих утворів. Задні кінці верхньої й нижньої губи змикаються попереду щелепного суглоба. Тому у звірів утворюється **щока** (bucca). Простір між губами, щоками і щелепами називається **присінок рота** (vestibulum oris). У багатьох тварин (бурундуки, вузьконосі мавпи, деякі гризуни) присінок розширений і утворює **защічні мішки**. У ссавців добре розвинуте вторинне кісткове піднебіння, яке ззаду переходить у **м'яке піднебіння** (palatum molle). Добре розвинутий язик сприяє перемішуванню їжі в ротовій порожнині. Найбільших розмірів він досягає в мурахоїда. Для звірів характерний

посилений розвиток слинних залоз, найбільшими серед яких є **під'язикова** (glandula sublingualis), **підщелепна** (glandula submandibularis), **привушна** (glandula parotis). Секрет цих залоз не лише зволожує їжу, але й містить фермент птіалін, який розщеплює крохмаль. Зуби в ссавців сидять у альвеолах. У дорослому стані в них можна виділити чотири типи зубів: **різці** (dentes incisivi), **ікла** (dentes canini), **малі кутні** (dentes premolares), **великі кутні** (dentes molares). У деяких ссавців зуби постійні (**монофіодонтизм**). У людини й більшості ссавців спостерігається **дифіодонтизм**, коли **молочні зуби** (dentes decidui) замінюються **постійними** (dentes permanentes).

9.2. СТРАВОХІД, ШЛУНОК, КИШЕЧНИК

На перший погляд здається, що диференціація решти відділів травної трубки досить стабільна, як це ми бачимо в ссавців: стравохід, тонка кишка, товста кишка, пряма кишка, анальний отвір. Але в нижчих хребетних цього не спостерігається (див. рис. 49). Так, у круглоротих і акул неможливо розмежувати тонку й товсту кишку. Також може бути відсутній чітко диференційований стравохід і шлунок. Але для травної системи хребетних характерна одна спільна особливість. Між шлунком і кишечником, як правило, розміщений добре виражений **пілорус** (pylogus), який являє собою звуження травної трубки. Він контролює вхід у кишечник і має спеціальний м'яз – сфінктер. У круглоротих і окремих риб пілорус відсутній або слабо виражений. Але, оскільки жовчна протока печінки завжди впадає в кишку недалеко за пілорусом, то й в цьому випадку межу між шлунком і кишечником можна встановити без особливих труднощів.

Ті відділи кишки, що розміщені попереду пілоруса, називаються **передньою кишкою**. За ними, відповідно, тягнеться **середня кишка** (тонкий кишечник) та **задня** (товстий кишечник). Можливо, на ранніх етапах еволюції передня кишка виконувала лише роль проміжної ланки між глоткою і середньою кишкою, тоді як практично все травлення і всмоктування їжі відбувалося в останній. Але згодом стравохід і

шлунок диференціювалися в окремі відділи, і шлунок став важливим органом травлення.

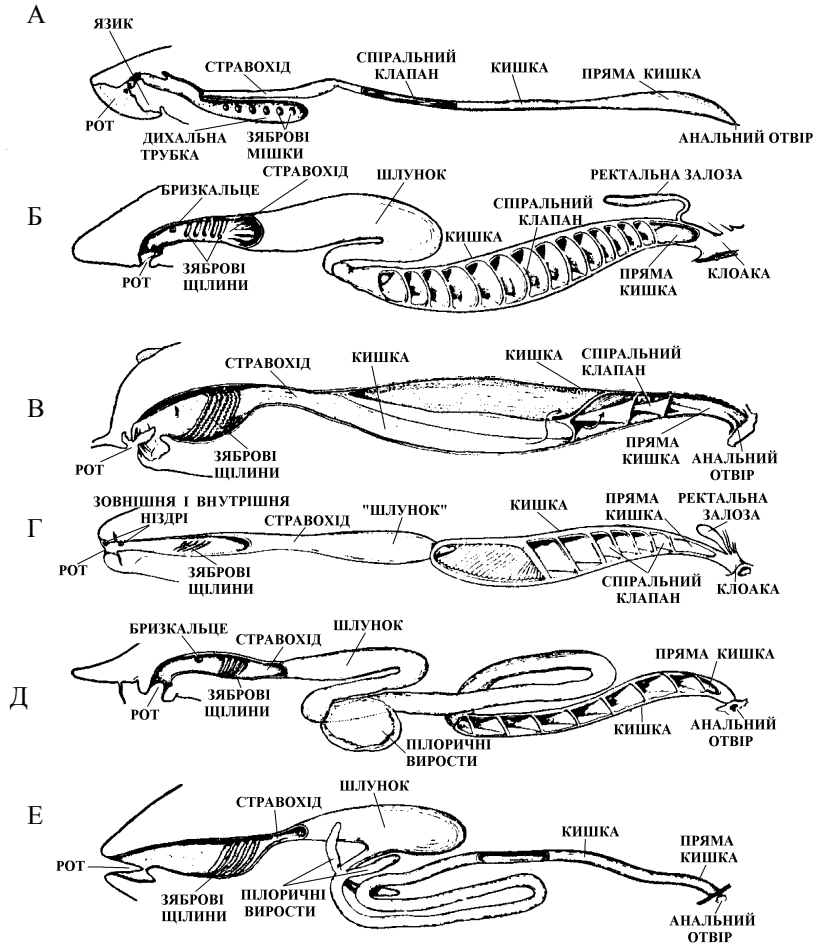


Рис. 47. Будова травного тракту міноги (А); акулі (Б); химери (В); дводиної риби (Г); осетра (Д); окуня (Е).

У дводинох риб “шлунок” не має залоз, це просто розширена ділянка стравоходу (за: Ромер, Парсонс, 1992)

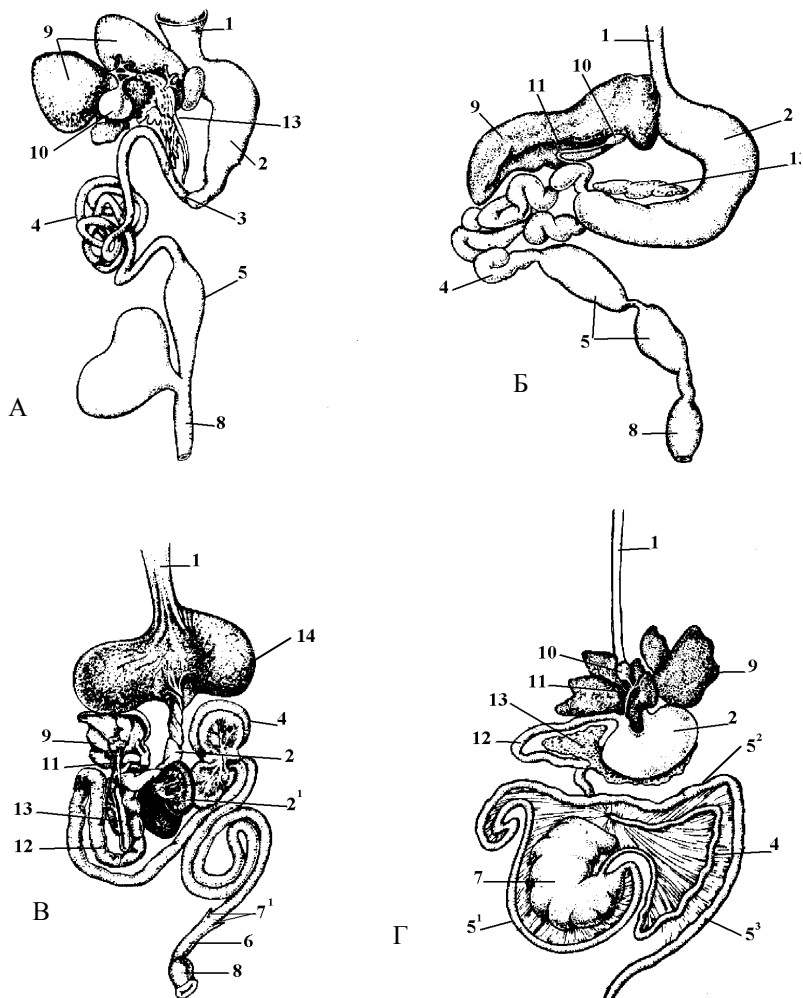


Рис. 48. Будова травної системи жаби (А); ящірки (Б); голуба (В); морської свинки (Г):

1 – стравохід; 2 – шлунок (у птахів – залозистий); 2¹ – м’язовий шлунок птахів; 3 – пілорус; 4 – тонка кишка; 5 – товста кишка; 5¹ – висхідна частина товстої кишки; 5² – поперечна частина товстої кишки; 5³ – низхідна частина товстої кишки; 6 – задня кишка птахів; 7 – сліпа кишка; 7¹ – сліпі відростки; 8 – клоака; 9 – печінка; 10 – жовчний міхур; 11 – жовчні протоки; 12 – дванадцятипала кишка; 13 – підшлункова залоза; 14 – воло (за: Наумов, 1982; Ромер, Парсонс, 1992)

Незважаючи на те, що будова кишки може істотно відрізнятись у різних відділах різних тварин, вона зазвичай має чотири концентричні оболонки: 1) **слизову оболонку** (tunica mucosa); 2) **підслизову основу** (tela submucosa); 3) **м'язову оболонку** (tunica muscularis); 4) **серозну оболонку** (tunica serosa) – на більшій частині довжини.

Стравохід (esophagus). У багатьох тварин (ланцетника, круглоротих, химер, двоцихрих, а також деяких костистих риб) передня кишка являє собою просту трубку, що лежить між глоткою та кишечником (рис. 47, А, В, Г). Епітелій її часто буває війчастим і багатим на слизові клітини. Шлунок у вищезазначених форм відсутній, і тому вся ця ділянка може вважатись “стравоходом”.

У решти сучасних риб (пластинчатозяброві та променепері) частина передньої кишки диференціюється в шлунок, до якого веде короткий і погано виражений стравохід. Часто між ними наявний сфінктер.

Добре вираженим відділом стравохід стає в чотириногих (рис. 48). Глотка в них не виходить за межі голови, що є наслідком втрати зябер. Крім того, в амніот з'являється шия, що приводить до видовження стравоходу, який повинен сполучати глотку з іншими відділами травної системи, що лежать у черевній частині тулуба. Таким чином, головною і, за поодинокими винятками, єдиною функцією стравоходу є транспортування їжі від глотки до цих відділів. У зв'язку з цим він вистелений багатошаровим плоским епітелієм, що забезпечує стійкість до механічних пошкоджень. Крім цього, внутрішня поверхня стравоходу має складчасту будову, що дає йому змогу розтягуватись, пропускаючи великі шматки їжі.

Численні слизові клітини виробляють секрет, який полегшує проходження частинок їжі, водночас захищаючи стінки від механічних пошкоджень. Добре оформлені залози, які здатні продукувати травні ферменти, трапляються порівняно рідко.

Транспортування їжі здійснюється за рахунок перистальтики потужної м'язової оболонки, хоча в деяких пластинчатозябрових, земноводних і плазунів (за винятком черепах) значну роль у

цьому відіграє війчастий епітелій. Мускулатура стравоходу належить до вісцеральних м'язів. Але, оскільки він розміщений між ділянками кишки, що мають поперечносмугасту й гладеньку мускулатуру, характер його м'язових волокон може бути різним. Прикладом є стравохід багатьох риб, а також жуйних, у якому сильно розвинуті поперечносмугасті м'язи.

У міноги глотка розділена на дві частини (рис. 47, А). Нижня являє собою сліпий виріст. А верхня має вигляд довгого стравоходу, який веде з ротової порожнини в кишку. Проте потрібно зауважити, що більша частина цього “стравоходу” походить з глотки.

У птахів стравохід (рис. 48, В) утворює розширення – **воло** (ingluvies), у якому накопичується їжа. У самки й самця голубів вистилка вола виділяє молокоподібну речовину, якою вони годують пташенят.

Шлунок (gaster s. ventriculus). Шлунок як мускулисте мішкоподібне розширення передньої кишки є в більшості хребетних (рис. 47; 48). Він залягає в передній частині черевної порожнини і зсередини покритий епітелієм, який утворює численні складки і багатий на слизові клітини. Крім них, на окремих ділянках наявні глибоко занурені залози, що виробляють травні ферменти.

Відсутній шлунок у ланцетника, круглоротих, химер, дводишних (рис. 47, А, В, Г) і багатьох костистих риб. У всіх інших хребетних він є і служить для зберігання та фізичної обробки їжі, а також для первинного розщеплення білків. Тому фільтраторам шлунок непотрібний, адже об'єкти, якими вони живляться, дрібненькі, збирання їх відбувається відносно рівномірно, і вони безперервно надходять у кишечник, не потребуючи зберігання і додаткової обробки. У хижих риб харчування має істотні відмінності. Їжа надходить нерівномірно й повинна десь зберігатися, “очікуючи” обробки в кишечнику. Окрім цього, великі шматки їжі потребують попередньої обробки, без якої подальша дія травних ферментів на них була б неефективною. Очевидно, це й було першопричиною виникнення шлунка в еволюції, тоді як поява травних ферментів

відбулася на більш пізніх її етапах. Химери і двоцишні не заковтують здобич цілком, а попередньо подрібнюють її на шматочки. Тому відсутність шлунка в них, на відміну від круглоротих, очевидно, є вторинною.

Типова форма шлунка спостерігається в людини. За стравоходом передня кишка відхиляється вліво, розширюється, утворюючи великий мішок, потім піднімається вперед із правого боку і закінчується біля пілоруса, утворюючи таким чином J-подібну фігуру (рис. 49, Ж). Найближчий до стравоходу відділ шлунка називають **кардіальною частиною** (pars cardica), розширену частину – **дном** (fundus), а кінцеве коліно – **пілоричною частиною** (pars pylorica). Потрібно зазначити, що в ряду хребетних спостерігається значна різноманітність форм цього органа, причому схожість останніх не завжди спостерігається у філогенетично близьких форм.

У шлунку виділяють чотири типи епітелію (рис. 49):

1) **стравохідний** – характерний для початкової частини шлунка багатьох ссавців; багатошаровий епітелій тут нагадує епітелій стравоходу, залози відсутні (за винятком одноклітинних);

2) **кардіальний** – виражений лише у ссавців; являє собою проміжний відділ у початковій частині шлунка, де епітелій має складні трубчасті залози, які виділяють слизовий секрет. Епітеліальна вистилка представлена одношаровим циліндричним епітелієм, який часто утворює складки;

3) **донний**, для якого характерна наявність численних трубчастих залоз, що, крім слизу, продукують травні ферменти, зокрема пепсин і ліпазу, а також соляну кислоту;

4) **пілоричний** тип епітелію розміщений у кінцевій частині шлунка й містить розгалужені трубчасті залози, схожі на залози кардіального епітелію.

Необхідно зауважити, що, хоча трьом з вищезгаданих типів епітелію дано назви, які походять від назв частин шлунка, їх розподіл не завжди відповідає однойменним відділам. Так, шлунок миші, хоч і нагадує за формою шлунок людини, але вистелений переважно епітелієм “стравохідного” типу.

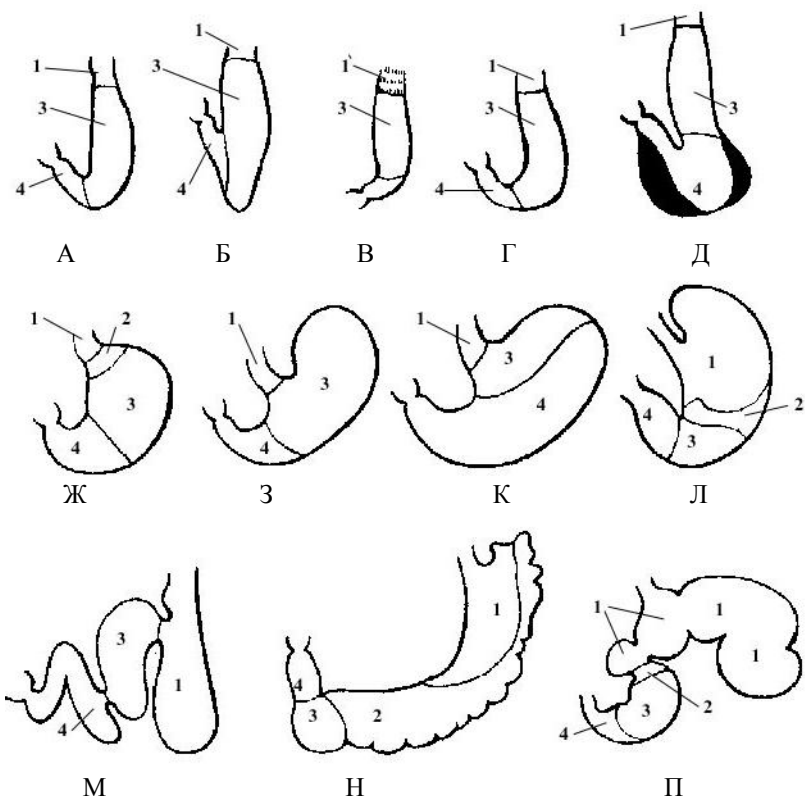


Рис. 49. Форма та особливості внутрішньої вистилки шлунка акули (А); костистої риби (Б); тритона (В); черепахи (Г); птаха (Д); людини (Ж); зайця (З); ховраха (К); дамани (Л); дельфіна афаліни (М); кенгуру (Н); корови (П):

1 – епітелій стравохідного типу (1' – війчастий); 2 – епітелій кардіального типу; 3 – епітелій донного типу; 4 – епітелій пілоричного типу (за: Ромер, Парсонс, 1992)

У хребтних спостерігається велика різноманітність форм та епітеліальної вистилки шлунка. Зокрема, у костистих риб часто можна виявити глибокий V-подібний донний відділ, від верхівки якого зазвичай відходить сліпий мішкоподібний виріст. У ряду риб, довготілих земноводних і змій шлунок прямий, циліндричний.

Потужні м'язові стінки шлунка, скорочуючись, подрібнюють і розм'якшують їжу, готуючи її до обробки в кишечнику. Як правило, ця м'язова тканина розподілена рівномірно. Проте в крокодилів і птахів основна кількість м'язів сконцентрована в кінцевому відділі – **м'язовому шлунку** (ventriculus), противагою якому є **залозистий шлунок** (proventriculus) (рис. 48, В; 49, Д). Зазначимо, що потужність м'язів шлунка птахів досить значна. У зерноїдних вони розвивають тиск до $2 \times 10^6 - 3 \times 10^6$ Па.

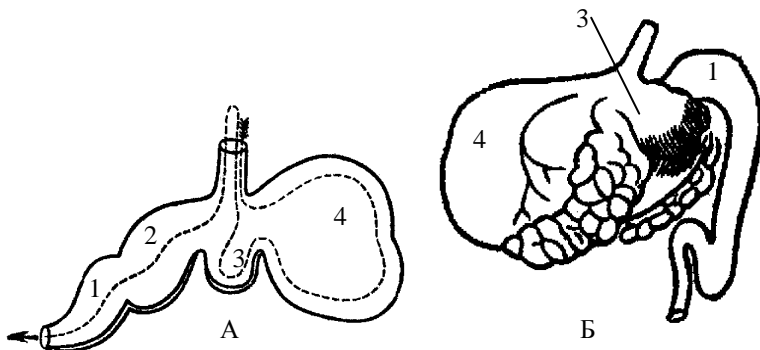


Рис. 50. Будова шлунка корови (А) та верблюда (Б):

1 – сичуг; 2 – книжка; 3 – сітка; 4 – рубець. Стрілка показує напрям руху їжі (за: Наумов, 1982)

У ссавців особливої уваги заслуговує шлунок жуйних (рис. 49, П; 50). У ньому нараховують чотири камери. Перша – **рубець** (rumen) – являє собою великий мішок. Друга – **сітка** (reticulum) – дещо менша від попередньої, стінки її розділені складками на комірки. У цих камерах харчова маса під впливом слини та діяльності бактерій піддається бродінню, а також перемішується за рахунок скорочення мускулистих стінок. Потім шляхом відригування їжа знову потрапляє в рот, подрібнюється зубами і змочується слиною. Отримана таким чином напіврідка маса проковтується і по вузькому жолобку, що з'єднує стравохід із **книшкою** (omasum s. psalterium), надходить в останню. Стінки книжки мають поздовжні складки. Тут їжа зазнає додаткової фізичної обробки і надходить у **сичуг**

(abomasum). У цьому відділі спостерігаються три типи епітелію, характерні для шлунка ссавців: кардіальний, донний і пілоричний.

Кишечник (intestinum) (див. рис. 47, 48). У кишечнику відбуваються найважливіші етапи травлення їжі. Тут здійснюється майже вся її хімічна обробка та всмоктування продуктів травлення.

Припускають, що в предків хребетних травні ферменти продукувались епітелієм кишечника. У сучасних форм кишечник утворив спеціальний залозистий виріст – **підшлункову залозу** (pancreas), яка виробляє значну кількість ферментів, тоді як пепсин і деякі інші продукуються шлунком, а птіалін – слинними залозами ротової порожнини.

Практично в усіх хребетних наявні пристосування для збільшення внутрішньої поверхні кишечника, що дає можливість збільшити всисну поверхню. Особливо актуально це для тварин з великими розмірами тіла, оскільки здатна до всмоктування площа повинна бути приблизно пропорційна об'єму тканин, які потребують живлення. Збільшення площі може забезпечуватись на трьох рівнях розмірів: 1) у всіх хребетних спостерігаються численні мікроскопічні складки слизової оболонки кишки; для ссавців характерна наявність численних **ворсинок** (villi) – пальцеподібних виростів стінки кишки (не плутати з мікроросинками епітеліальних клітин); 2) часто трапляються більші складки, що захоплюють і підслизовий шар, які мають вигляд гребенів чи кілець; 3) такі макропристосування, як **спіральний клапан** (tiphlosolis) примітивних хребетних та довга тонка кишка кісткових риб і наземних хребетних.

Кишку зі спіральним клапаном вважають первинним для хребетних типом кишечника. У пластинчатозябрових вона займає більшу частину довжини черевної порожнини, простягаючись з переду назад. Спіральний клапан, що являє собою складку епітелію та сполучної тканини, робить багато спіральних витків по стінці кишки, збільшуючи площу її поверхні. Він наявний у акул, химер і був присутній, за даними палеонтології, у давніх

панцирних риб. Цей утвір зберігається в сучасних двоцихних і нижчих променеперих, а також трапляється у вигляді рудимента в деяких костистих риб.

У багатьох уздовж стінки кишки тягнеться слабо виражений спіральний гребінь, який вважають рудиментарним спіральним клапаном або його аналогом. У міксин цього не спостерігається.

Кишечник у ссавців, як відомо, поділяється на тонкий і товстий. У риб будова кишечника не така. Так, в акул уся травна трубка між шлунком і клоакою є **спіральною кишкою** (див. рис. 47). Лише спереду між шлунком і спіральною кишкою спостерігається коротка ділянка, дещо схожа на тонку кишку, та невеликий відрізок безпосередньо перед клоакою, який нагадує пряму кишку вищих хребетних. В акул у цьому відділі наявна пальцеподібна **ректальна залоза** (glandula rectalis), зовні схожа на сліпу кишку амніот, але не гомологічна їй. Функція її полягає у виділенні концентрованого розчину солей. Ректальна залоза є також у двоцихних, але вона не гомологічна ректальній залозі пластинчатозябрових.

У костистих риб і тетрапод з'являється новий тип кишечника. Він у них має вигляд трубки, позбавленої великих складок, але сильно видовженої. У костистих риб його довжина приблизно в 1,5 рази перевищує довжину тіла. Функціонально вона відповідає як спіральній кишці нижчих форм, так і тонкій кишці тетрапод. Дистальніше розміщується порівняно короткий відрізок, який веде до анального отвору і нагадує товсту кишку наземних форм. У костистих риб і нижчих променеперих збільшення поверхні кишки відбувається і за рахунок вигинів, і за рахунок **пілоричних виростів** (appendices pyloricae). Це сліпі мішкоподібні вирости, де здійснюється всмоктування поживних речовин.

У земноводних і плазунів кишечник поділяється на два відділи. Передній, тонший відділ, – **тонка кишка** (intestinum). Діаметр її невеликий, вона дуже звивиста і часто довша, ніж тіло тварини. У кінці тонкої кишки міститься звуження – **клубово-сліпокишкова заслінка** (valvula ileocecalis), за якою розміщується відділ, гомологічний **товстій**, або **ободовій, кишці** (colon)

ссавців. За об'ємом і довжиною цей відділ менший, ніж тонка кишка. В амніот біля переднього кінця товстої кишки розміщена **сліпа кишка** (сесум), у плазунів вона має вигляд дорзомедіально-го випинання стінки. Неперетравлені рештки, які не всмоктались у тонкій кишці, переходять у товсту, де скупчуються у вигляді фекалій. У цьому відділі багато бактерій, які викликають гниття залишків їжі й можуть розщеплювати целюлозу. Тут всмоктується велика кількість води та продуктів гниття і бродіння.

У птахів (див. рис. 48, В) тонкий кишечник схожий за будовою на кишечник нижчих чотириногих, але розвинутий краще. Його довжина більш ніж у вісім разів перевищує довжину тіла, що пов'язано не лише з рослинністю багатьох видів, але й з високою інтенсивністю обміну речовин, яка зумовлює потребу в більшій всисній поверхні кишечника. Задній відділ кишечника, навпаки, порівняно короткий і не диференційований на товсту і пряму кишку. На межі між заднім і тонким відділами кишечника в більшості птахів наявні два невеликих сліпих відростки. Задня кишка відкривається в клоаку. На спинному боці останньої в багатьох видів птахів є **фабрицієва сумка** (bursa Fabricii) – сліпий виріст, що виконує роль залози внутрішньої секреції. Оскільки сечовий міхур відсутній, калові маси змішуються з сечею і виводяться разом. Відносна довжина всього кишечника залежить від особливостей їжі. Так, у нанду й сірої куріпки він довший за тіло у 8, у шуліки й баклана – у 11–12, в комахоїдних – у 4–7 разів.

У ссавців (див. рис. 48, Г) тонкий кишечник розвивався в тому ж напрямку, що і у птахів. Він дуже звивистий. Довжина його перевищує довжину тіла в середньому в 7–8 разів. У людини тут розрізняють три відділи – дванадцятипалу, порожню і клубову кишку. Чітких відмінностей між ними немає, і ці терміни важко застосувати щодо багатьох видів ссавців.

У деяких звірів товста кишка коротка й пряма. Вона буває відділена від тонкої клубово-сліпокишковою заслінкою. Але в більшості видів цей відділ розвинутий сильніше, ніж у інших наземних хребетних. Це неправильної форми трубка із значним діаметром, яка має ряд кишень і поздовжні м'язові тяжі (останні

відсутні в жуйних та хижих). З вентрального боку товста кишка має вигляд перевернутої букви U. Розміри товстого відділу кишечника залежать від характеру їжі. У хижих він становить 13–22 %, у рукокрилих і комахоїдних – 26–30 %, а у гризунів – 29–53 % загальної довжини кишечника.

Майже всі ссавці мають сліпу кишку. Вона збільшує поверхню кишечника і є резервуаром для симбіотичних бактерій. В її стінці часто містяться численні лімфовузли. Діаметр сліпої кишки зазвичай дорівнює діаметру товстої кишки. Щодо довжини, то у рослинноїдних тварин вона може становити 18-27 % довжини всього кишечника. У людини сліпа кишка закінчується **червоподібним відростком** (appendix vermiformis).

Кінцевою ділянкою травного тракту ссавців є **пряма кишка** (rectum). За походженням вона є частиною ембріональної клоаки і тому не гомологічна однойменній кінцевій ділянці кишки тих груп, у яких клоака зберігається в дорослому стані.

Максимальна відносна довжина кишечника спостерігається в рослинноїдних тварин, тоді як у хижих цей показник значно менший. Так, наприклад, довжина кишечника вівці перевищує довжину її тіла в 29 разів, у летючих мишей – в 1,5–2,5 раза, а в kota – у 4 рази.

10. ОРГАНИ ДИХАННЯ

Причини виникнення органів дихання. У процесі еволюції в тварин виникли дихальні поверхні різних типів. Дрібні тварини, що живуть у воді або у вологому ґрунті, використовують для газообміну поверхню тіла. Але із збільшенням розмірів тварин об'єм їх тіла зростає швидше, ніж площа поверхні. У решті-решт об'єм тіла тварини стає настільки великий, що площа його поверхні не може забезпечити киснем усі клітини організму. Тому у великих тварин з'являються спеціалізовані органи дихання (зябра, легені), які мають досить велику поверхню газообміну.

10.1. ЗЯБРА

У нижчих класів хребетних **глотка** (pharynx) як місце утворення зябрових щілин добре розвинута і являє собою дуже важливу частину травної трубки.

В акул глотка є довгим і широким каналом. З кожного боку з неї до поверхні веде ряд отворів (рис. 47, Б; 51, А). Спереду, як правило, наявне бризкальце. Це маленький спеціалізований отвір. Каудальніше містяться типові **зяброві щілини** (rimae branchiales). У більшості видів їх по 5 пар, у деяких форм – 6 чи 7. Утвори між сусідніми щілинами називаються зябровими перегородками, ділянка між ротом і бризкальцем – щелепною перегородкою. Вода набирається в рот, потім глотка стискається і вода виштовхується через зяброві щілини.

Будова зябрової перегородки. Близько до стінки глотки зверху вниз проходять опорні елементи – це скелетна зяброва дуга перегородки (рис. 11, В). Від неї усередину порожнини глотки можуть виступати зяброві тичинки, які не пропускають до зябер частинки їжі. Назовні, до поверхні тіла, простягаються **зяброві промені** (radii branchiales), які укріплюють зябра. М'язи зябрової перегородки утворені з мезодермальних стінок пальцеподібних виростів ціломічної порожнини зародка. У перегородці наявна також система кровоносних судин (приносні й виносні) (див. рис. 60; 61) та гілка черепного нерва.

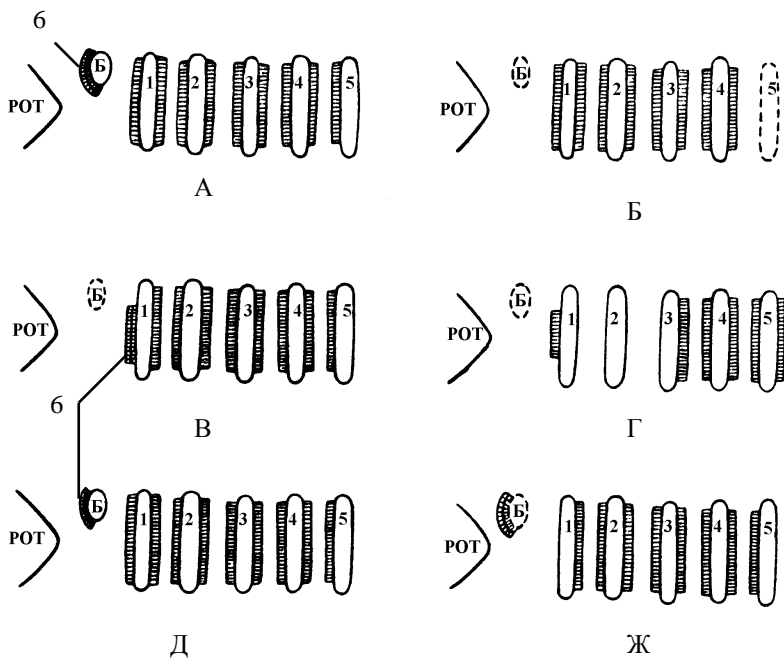


Рис. 51. Схема розміщення зябер акули (А); химери (Б); неоцератода (В); прототеруса (Г); осетра (Д); оселедця (Ж). Штриховими контурами позначені зарослі щілини. Заштрихованими смужками – ряди зябрових пелюсток. 1, 2, 3, 4, 5 – зяброві щілини; 6 – несправжні зябра; Б – бризкальце (за: Ромер, Парсонс, 1992)

Посередині кожної перегородки простягається **власне зяброва перегородка**, або **септа** (septum branchiale), яка утворена вертикальною пластинкою сполучної тканини.

Зяброву поверхню становлять численні **зяброві пелюстки** (lamellae s. filae branchiales). Вони залягають паралельно й значно збільшують поверхню газообміну. Усередині пелюстки міститься розгалужена система капілярів, які з одного боку з'єднані з приносними судинами, а з іншого – з виносними. Якщо зябра розміщені з обох боків перегородки, то це **ціла зябра**; якщо з однієї – **напівзябра** (рис. 51).

Бризкальце (spiraculum) – зябровий отвір між щелепною та під'язиковою дугою. Можливо, що предки сучасних хребетних мали між цими дугами добре розвинуту зяброву щілину. Згодом, у ході еволюції, гіомандибуляре набуло зв'язку із щелепним суглобом. Воно перетнуло проміжок, залишивши від щілини дорзальний отвір, який веде з глотки назовні.

У костистих риб (рис.12, А; 51, Ж) загальний план будови зябер такий самий, як і в акул. Наявна зяброва кришка, що розвивається у вигляді складки на гіоїдній дузі, як це було й у химер. Але у костистих риб вона є кістковим утвором у вигляді парної пластинки панцира, що розміщується між головою та плечовим поясом. Механізм дихання подібний до такого в акул, якщо не враховувати, що тут відбувається розширення і стискування окремих зябрових щілин завдяки рухові зябрової кришки.

У безщелепних будова дещо інша. Зяброві проходи мають форму не щілин, а сферичних мішків, які вузькими отворами сполучені з одного боку з глоткою, а з іншого – із зовнішнім середовищем. Глотка розщеплюється на дві окремі трубочки. Верхня (веде назад і нічим не відділена від ротової порожнини) – це стравохід. Нижня (широка трубка, яка закінчується сліпо) – **дихальна трубка** (tuba respiratoria). Вхід до неї загороджує спеціальний клапан – **парус** (velum). Він ізолює її від травного тракту, коли тварина живиться. У багатьох морських риб зяброві клітини здатні вилучати з крові сіль і виділяти її у воду, а в прісноводних, навпаки, – активно поглинати. У субтропіках і тропіках є риби з подвійним диханням. У ряду костистих деяке значення для дихання має повітря, що заковтується в травний тракт. При цьому функцію газообміну виконує плавальний міхур чи кишка, а в електричного вугра фактично весь газообмін відбувається через багаті капілярами сосочки ротової порожнини.

10.2. ПЛАВАЛЬНИЙ МІХУР

Плавальний міхур (vesica natatoria) є у більшості костистих риб. У примітивних костистих риб і нижчих

променеперих у плавальний міхур від травного тракту вверх по дорзальній брижі веде **повітряний канал** (ductus pneumaticus). У передній частині міхура більшості костистих риб міститься **червоне тіло** (corpus rubrum), у ньому – добре розвинута сітка капілярів (рис. 52). Вона служить для виділення газів, тому червоне тіло іноді називають **газовою залозою**. У задній частині міхура є тканина, що поглинає гази. Вона зосереджена в **овалі** (потайній кишені, яка закривається за допомогою сфінктера).

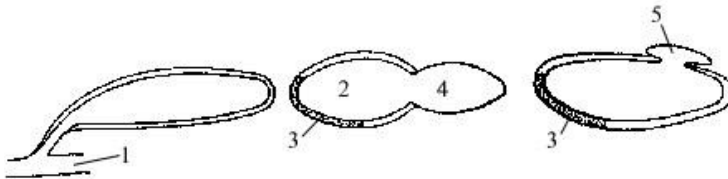


Рис. 52. Поздовжні зрізи плавального міхура костистих риб (А – міхур примітивного типу, що відкривається в кишку; Б, В – міхури закритого типу):

1 – кишкова трубка; 2 – передня камера; 3 – червоне тіло; 4 – задня камера, яка поглинає гази; 5 – овал (за: Ромер, Парсонс, 1992)

10.3. ОРГАНИ ДИХАННЯ НАЗЕМНИХ ХРЕБЕТНИХ

10.3.1. ЛЕГЕНІ

Вхід у дихальну систему утворений серединним отвором у дні глотки – **гортанною щілиною** (glottis). Відразу за нею прохід розширяється у камеру – **гортань** (larynx); від неї тягнеться назад вентральніше стравоходу непарна трубка – **трахея** (trachea), яка розділяється потім на два **головні бронхи** (bronchi principales) по одному до кожної легені.

Яким чином легені з’являються у філогенезі – не зовсім ясно. Але газообмін загалом може здійснюватися через будь-яку вологу і проникну поверхню. У деяких риб цю функцію виконує вистилка ротової порожнини і глотки. Будь-який виріст глотки, що збільшує поверхню поглинання кисню, вигідний за умов пересихання водойми чи нестачі кисню у воді.

Про наявність легень як допоміжних органів у всіх груп раних костистих риб, свідчить той факт, що вони характерні не лише для м’ясистолопатевих, але й для найбільш примітивних із

сучасних променеперих. Припускають, що вони виникли ще на
ранніх етапах еволюції.

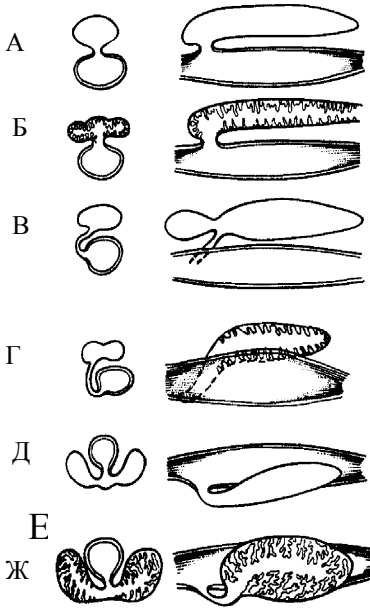


Рис. 53. Схеми поперечних та
поздовжніх перерізів плавального
міхура і легень різних риб та
тетрапод:

А – типовий міхур променеперих
(костисті); Б – міхур кісткових
ганоїдів, який частково виконує ди-
хальну функцію; В – *Erytrinus* (будова
схожа на перехідну стадію від легень
до дорзального міхура, оскільки від-
кривається в кишку збоку); Г – міхур
неоцератода (розміщений дорзально,
але відкривається в кишкову трубку
знизу); Д – вентральні легені багато
пера (близькі до первинного типу бу-
дови); Ж – легені наземних хребетних
(за: Ромер, Парсонс, 1992)

Раніше панувала думка, що плавальний міхур первинний.
Але, за сучасними даними (Ромер, Парсонс, 1992), легені є
більш давнім утвором. Плавальний міхур наявний лише в
променеперих, тоді як найпримітивніший представник цієї
групи, а також представники м'ясиголопатевиких мають легені.
Таким чином, плавальний міхур повинен був, очевидно,
сформуватися в ході еволюції променеперих із більш давнього і
широко розповсюдженого утвору, схожого на легені. Чому
відбувся перехід від легень до плавального міхура? Легені були
адаптацією ранньодевонських кісткових риб для виживання в
період посухи. І нині вони мають значення для риб, що живуть у
тропіках. Більшості променеперих легені стали непотрібні.
Знаходячись вентрально, вони роблять рибу нестійкою. Тому
вигідне їх зміщення дорзально, у положення плавального міхура

(рис. 53). Цим досягається більша стійкість, що і сталося з дводишними і променеперими. Променепері згодом переселилися в океан, де й виникли костисті риби. А оскільки в океані немає засух, то й легені стали непотрібні.

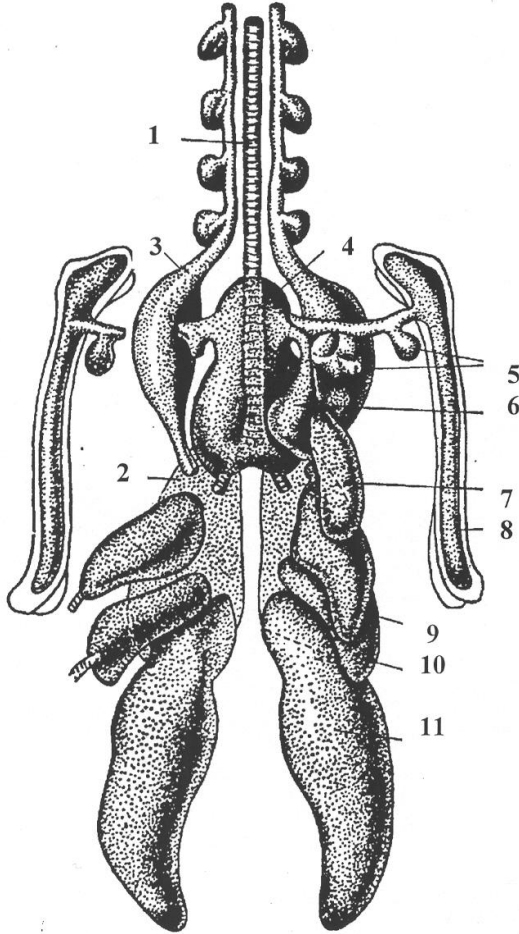


Рис. 54. *Схема повітряних міхурів птаха з вентрального боку:*
 1 – трахея; 2 – легеня; 3 – шийний міхур; 4 – міжключичний міхур; 5, 6, 7, 8 – вирости міжключичного міхура (пахвові, грудний, реберний, плечовий); 9 – передній грудний міхур; 10 – задній грудний міхур; 11 – черевний міхур

У земноводних порівняно з рибами легені мало змінилися, а тому вони відносно малоефективні. У деяких хвостатих земноводних їхні стінки залишаються гладенькими, але в багатьох видів (зокрема в безхвостих) на них розвиваються складки, які, утворюючи комірки, збільшують поверхню легень. Поверхня легень відноситься у земноводних до поверхні шкіри як 2:3.

У гатерії, змії і багатьох ящірок легені вдосконалились мало. Вони мішкоподібні, стінки слабо розділені на альвеолярні кишені. У різноманітних безногих ящірок, а також у безногих амфібій буває розвинена деякою мірою одна легеня, як правило, права (лише в амфісбен більшою чи єдиною залишається ліва легеня). У амфібій немає ребер, тому повітря наповнює легені шляхом заковтування. У плазунів діє всмоктуючий насос. У деяких рептилій є невеликі повітряні мішки (як у птахів). У крокодилів утворюється перегородка, що нагадує діафрагму ссавців. У черепаха ребра нерухомі, і для дихання вони використовують здебільшого рух грудних кінцівок та їх поясів, що викликають розширення і стискання порожнини тіла й розміщених у ній легень.

Потреба у великій кількості кисню в птахів пов'язана з інтенсивним обміном речовин (особливо під час польоту). Самі легені в них відносно малі й компактні. Але вони дають численні вирости – парні **повітряні мішки** (sacci pneumonices), які проникають у всі основні частини тіла (рис. 54). Пара **шийних** мішків тягнеться вздовж шиї; **ключичні** (які зливаються в один – **міжключичний**) розміщені під виличкою; дві пари **грудних** – у грудній ділянці; пара **черевних** іде далеко назад між нутрощами. У більшості птахів додаткові повітряні вирости цих мішків проникають у кістки, частково заміщуючи кістковий мозок. Під час польоту робота м'язів крил викликає рух скелетних елементів, які можуть впливати на розширення і стиснення грудної клітки. В інших амніот дихальні поверхні знаходяться в “сліпих” альвеолах. У птахів кожен прохід відкритий на обох кінцях, так що відбувається істинна

циркуляція повітря. Усередині легень розміщується система трубочок – **парабронхів** (parabronchi) – вони утворюють наскрізний шлях із бронхів через легеневу тканину й знову в бронхи. Дихальний газообмін відбувається в губчастій тканині, що оточує парабронхи.

У ссавців легені великі, але побудовані простіше, ніж у птахів. Вони відносно короткі в передньо-задньому напрямку, але широкі і часто мають часточкову будову. Легені поділяються на крихітні, але дуже численні альвеоли (рис. 55), куди повітря потрапляє по розгалуженій системі великих і дрібніших бронхів та **бронхіол** (bronchioli). Самі альвеоли зібрані гронами на кінцевих альвеолярних ходах. Внутрішня поверхня легень у ссавців у 50–100 разів перевищує поверхню шкіри.

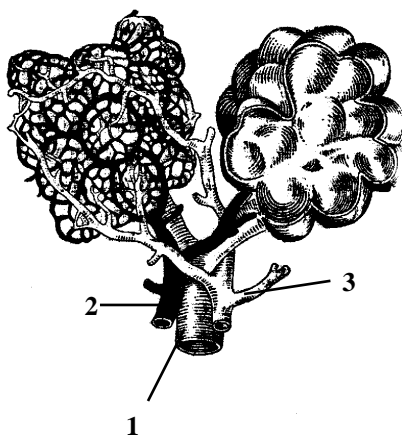


Рис. 55. *Схема будови альвеол (з правого боку міхурець альвеоли розрізаний і без судин):*

1 – бронх; 2 – артерія; 3 – вена

10.3.2. ГОРТАНЬ, ТРАХЕЯ, БРОНХИ

При переході до наземного способу життя значення легень зростає. Вхід до них диференціюється і утворюється гортань. Вона являє собою розширення присінків трахеї. Порожнина гортані оточена комплексом хрящів, які відкривають і закривають **гортанну щілину** (glottis). Остання в багатьох хребтних захищена складкою, яка в ссавців перетворилася в **надгортанник** (epiglottis) (рис. 56).

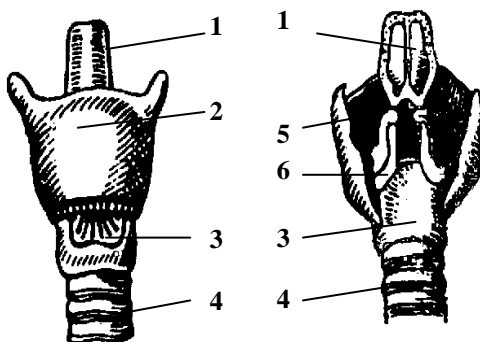


Рис. 56. Гортань ссавця (А – вигляд спереду; Б – вигляд ззаду):
1 – надгортанник; 2 – щитоподібний хрящ; 3 – персноподібний хрящ; 4 – трахея; 5 – сантоїновий хрящ; 6 – черпакуватий хрящ (за: Наумов, 1982)

Хвостаті й безногі земноводні та переважна більшість плазунів не здатні подавати голосу.

Деякі з них за рахунок різкого виштовхування повітря через гортанну щілину можуть шипіти. У безхвостих земноводних, окремих ящірок і ссавців голосовим органом є гортань, де звуки утворюються за допомогою **голосових зв'язок** (ligamenta vocalia) (рис. 56).

У птахів гортань є, але голосові зв'язки відсутні. Звуки створює спеціальний орган – **нижня гортань** (syrinx) (рис. 57).

У багатопера легені починаються прямо за отвором з глотки, але в інших тварин, що мають легені, є більш чи менш довгий

непарний повітряний хід – **трахея**. Як правило, вона вистелена війчастим епітелієм і має слизові клітини та залози. У тетрапод трахея тягнеться від гортані до місця роздвоєння на основні бронхи.

У безхвостих і типових хвостатих амфібій, з їх короткою шиєю, трахея має незначну довжину. Однак у гімнофіон і довготілих хвостатих амфібій трахея витягнута у вигляді трубки.

В амніот трахея завжди є, оскільки добре розвинутий шийний відділ хребта. У деяких птахів (лебідь-крикун) є додатковий відрізок трахеї, згорнутий під грудниною. Припускають, що він відіграє роль своєрідного резонатора. У змій задня частина трахеї може сильно васкуляризуватися й працювати як частина легені.

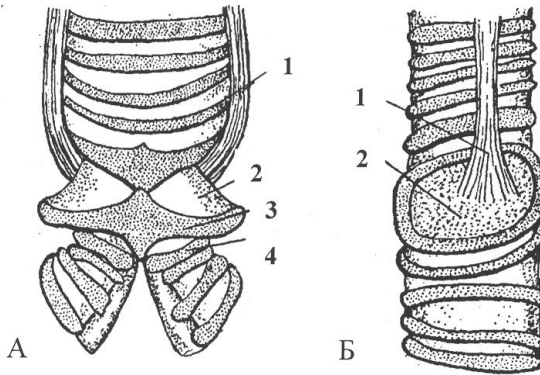


Рис. 57. *Голосовий апарат птаха (А – вигляд спереду ;
Б – вигляд збоку):*

1 – бронхотрахеїні м'язи; 2 – зовнішня голосова перетинка; 3 – останнє кільце трахеї; 4 – перше кільце бронха (за: Самарський, 1976)

Майже завжди трахея укріплена хрящовими утворами, що лежать у її стінках. В амфібій це конкреції неправильної форми; в амніот – кільця, як правило, неповні, за винятком деяких архозаврів і птахів, у яких вони можуть бути не лише повними, але й скостенілими. В амфібій і деяких рептилій легені починаються майже безпосередньо від кінця трахеї. Але в більшості амніот трахея, перш ніж досягнути легень, роздвоюється (рис. 57), утворюючи пару головних бронхів, що теж можуть бути укріплені хрящовими кільцями.

11. КРОВОНОСНА СИСТЕМА

11.1. АРТЕРІАЛЬНА СИСТЕМА

У примітивних, дихаючих зябрами, хребетних (а також у ланцетника) уся кров від області серця спрямовується вперед по **черевній аорті** (aorta ventralis). Цей роздвоєний спереду стовбур, що лежить у дні глотки, віддає серію парних судин, які дугоподібно загинаються вверх по обидва боки від неї і проходять між послідовними зябровими щілинами. У мембранах зябер кожна типова артеріальна зяброва дуга ділиться на капіляри, де кров насичується киснем. Дорзально капіляри знов об'єднуються в артерії, що несуть кров до різних тканин голови й тулуба.

У чотириногих зябра втрачаються, але артеріальні дуги спостерігаються в кожного зародка.

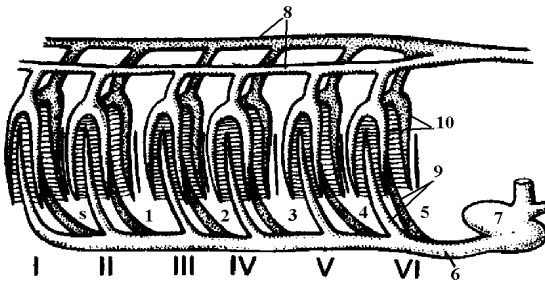


Рис. 58. *Схема будови зябрових дуг у гіпотетичного предка тетрапод:*

наявні шість неспеціалізованих дуг (I–VI); 1–5 – зяброві щілини; 6 – черевна аорта; 7 – серце; 8 – корені спинної аорти; 9 – приносні зяброві артерії; 10 – виносні зяброві артерії; s – зяброва щілина, що відповідає бризкальцю (за: Ромер, Парсонс, 1992)

У примітивного хребетного (рис. 58; 60; 61; 67, А, Б, В) спереду від серця відходить черевна аорта. Від неї парні судини піднімаються вгору по боках тіла спереду від кожної зябрової щілини або зябрової кишені. Пройшовши через зябра, кров потрапляє в **спинну аорту** (aorta dorsalis). Ззаду вона являє

собою єдину судину, а спереду ділиться на дві судини (корені спинної аорти), що лежать по боках голови. Кількість артеріальних зябрових дуг у предків хребетних була мінливою. Їх дуже багато в ланцетника і до 15 у міксин. Але в більшості сучасних щелепноротих наявні лише п'ять нормально розвинених зябрових щілин і бризкальце. Тобто потенційно їм потрібно шість пар артеріальних дуг (рис. 58).

Спочатку в зародка хребетної тварини артеріальні дуги представлені звичайними судинами, що напрями з'єднують червну аорту із спинною. Коли ж прориваються зябра – неперервність дуг порушується, тому що тут розвиваються капілярні системи. У всіх зародків хребетних артеріальні дуги розвиваються послідовно – спереду назад. Перша, або щелепна, дуга являє собою в раннього зародка єдину протоку між червною та спинною аортами.

Зябра в круглоротих – це більш-менш сферичні мішкоподібні структури. **Приносні зяброві артерії** (aa. branchiales advehentes) піднімаються між цими мішками, де вони розділяються надвоє, підводячи кров до половинок сусідніх мішків (див. рис.60).

У сучасних риб зяброві отвори щілиноподібні і приносні зяброві артерії проходять між сусідніми щілинами. В акул і дводішних приносна судина протягом всієї зябри залишається єдиною (див. рис.61) і капіляри відходять безпосередньо від неї. **Виносні зяброві артерії** (aa. branchiales revehentes) кожної зябри парні й лежать спереду і ззаду від неї. Над верхнім краєм щілини пара їх зливається, утворюючи єдину виносну артерію. У променеперих будова цих судин інша – як приносні, так і виносні судини єдині по всій довжині. Універсальної схеми будови артеріальних зябрових дуг не існує. У всіх риб зазвичай наявна **гіпобранхіальна артерія** (a. hypobranchialis) (на малюнку її немає), яка розвивається як похідна виносної системи і йде назад уздовж глотки, постачаючи серце окисленою кров'ю. Найчастіше, вона бере початок від 4-ї дуги. Крім цього, у риб і від виносних судин відходить артерія, що прямує вниз і вперед до ділянки нижньої щелепи. Це зовнішня **сонна артерія** (arteria carotis externa). В ембріогенезі вона

утворюється з переднього кінця черевної аорти й у подальшому розвитку встановлює зв'язок із виносною частиною системи, що необхідно для постачання киснем нижньої щелепи.

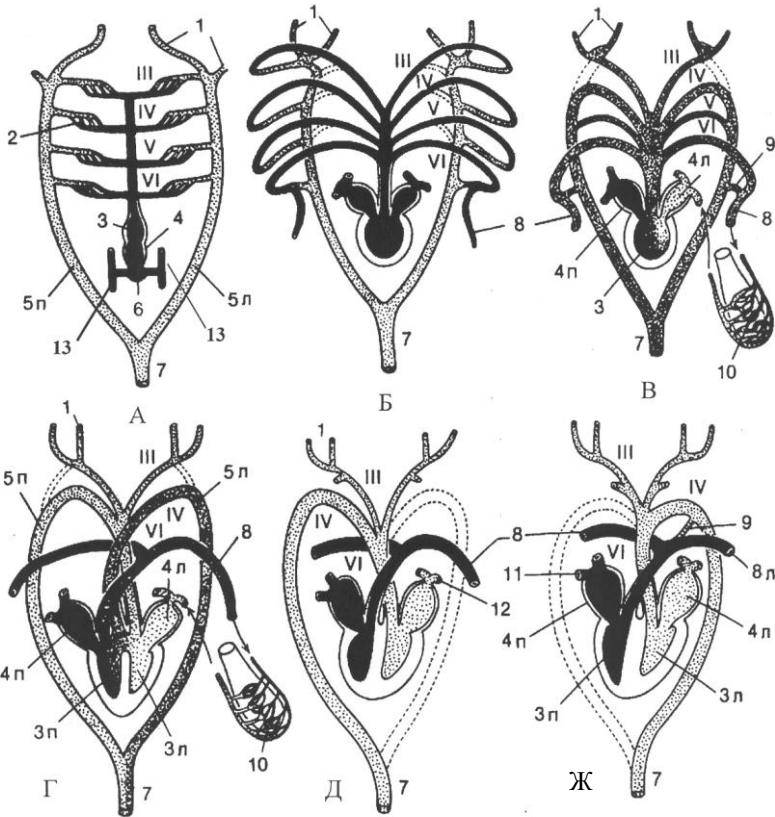


Рис. 59. Схема будови артерійних дуг у представників різних класів хребетних:

А – риби; Б – личинки земноводних; В – хвостаті земноводні після метаморфозу; Г – плазуни; Д – птахи; Ж – ссавці; венозна кров показана чорним кольором; п – права; л – ліва; 1 – сонні артерії; 2 – зяброві капіляри; 3 – шлуночки серця; 4 – передсердя; 5 – корені спинної аорти; 6 – венозний синус; 7 – спинна аорта; 8 – легеневі артерії; 9 – боталова протока; 10 – легеневі капіляри; 11 – вени тіла; 12 – легеневі вени; 13 – кюв'єрові протоки; III, IV, V, VI – артерійні дуги (на рис. В між III і IV дугами пунктиром показані сонні протоки)

У круглоротих усі артеріальні зяброві дуги розвинені однаково. У риб на стадії зародка є 6 дуг, з яких лише 4 перетворюються в типові дефінітивні структури (рис. 59), а перші дві зазнають змін. Перша – щелепна дуга – проходить між ротом і бризкальцем зародка; друга – під'язикова – між бризкальцем і першою нормальною зябровою щилиною. Таким чином, нормально розвинуті в риб III – VI дуги. Але в Protopterus III і IV дуги проходять через зяброву ділянку, не утворюючи капілярів, що пов'язане з редукцією зябер і наявністю розвиненої легені. Легені в багатопера (дводишні) постачаються артерією, що відходить від виносної частини VI артеріальної зябрової дуги або від спинної аорти позаду цієї дуги. Таким чином, значних змін у зябровій системі немає. Кров потрапляє в легені вже насичена киснем у зябрових капілярах.

У земноводних в артеріальній системі спостерігаються зміни, що помітні ще на личинкових стадіях (рис. 59, Б). I і II дуги зникають на ранніх стадіях розвитку, хоча й може зберегтися артерія язика (тобто зовнішня сонна артерія), що проходить вентрально до нижньої щелепи. Інші чотири дуги представлені в дорослих хвостатих земноводних неперервними судинами, що пов'язано із втратою внутрішніх зябер (зовнішні зябра личинок постачаються додатковими капілярними петлями). У жаб сильний розвиток особливих зябер призводить до порушення неперервності дуг, але в ході метаморфозу вона здебільшого відновлюється. У дорослих, як правило, є система цільних трубчастих артеріальних дуг, що вимагає завжди III, IV і VI їх пари. У риб дорзальні кінці всіх цих дуг з'єднуються з неперервною спинною аортою. У земноводних спостерігаються зміни. Навіть у риб кров, що проходила через III дугу, текла переважно до голови, а не назад – в основний потік спинної аорти. У чотириногих єдиною функцією цієї дуги стає забезпечення кров'ю голови. Відповідно, ділянка спинної аорти між III і IV дугами зникає, тобто головний і тулубовий відрізки первинної спинної аорти повністю розділяються. Однак ця ділянка аорти зберігається в дорослому стані в безногих та деяких хвостатих земноводних і навіть у різних плазунів. Називається вона **сонною протокою** (ductus caroticus) (рис. 59, В).

III дуга і зв'язана з нею передня частина спинної аорти являють собою **внутрішню сонну артерію** (arteria carotis interna), а ділянка черевної аорти, що впадає в цю судину, стає спільною сонною артерією.

IV дуга в нижчих чотириногих завжди представлена крупною білатерально розвиненою судиною. Вона називається дугою аорти чи системною дугою, оскільки це основний канал, що несе кров із серця в тіло.

V дуга проявляє в тетрапод тенденцію до зникнення. Легені постачаються кров'ю через VI дугу. У личинковому періоді (коли в личинок земноводних і в зародків амніот легені не функціонують) основна частина крові, що проходить через цю дугу, поступає відразу в спинну аорту. Але, коли в земноводних (чи в амніот у момент народження) починають працювати легені, дорзальна частина VI дуги повинна зникнути, щоб потоки артеріальної та венозної крові не змішувалися. У редукованому вигляді ця частина ще наявна в дорослих хвостатих і безногих земноводних, гатерії та деяких черепаха у вигляді **боталової протоки** (ductus arteriosus). У безхвостих амфібій і більшості амніот вона зникає після метаморфозу чи народження. Первинна черевна аорта в результаті описаних вище перетворень редукується до каналу, що постачає кров'ю II, IV і VI дуги. Остання утворює шлях у легені для венозної крові й відходить від серця самостійно. Тому в сучасних земноводних черевної аорти, як такої, немає. Вона розщеплена до самої основи, завдяки чому **легеневий стовбур** (truncus pulmonalis) відділений від іншої її частини.

Таким чином, у хвостатих амфібій зберігається повна (відносно) система артеріальних дуг "риб'ячого" типу. Але в безхвостих її будова схожа на будову системи артеріальних дуг плазунів, а в дечому навіть прогресивніша. Ця передамніотна стадія має:

- 1) систему сонних артерій, що включає передній кінець черевної аорти, третю пару й передні кінці парної спинної аорти;
- 2) пару системних дуг, що включає головний, базальний стовбур черевної аорти й IV пару дуг;

3) легеневу систему, що включає стовбур, який відділився від черевної аорти, частину шести дуг і пари легневих артерій, що йдуть від цих дуг до легень.

У амніот (рис. 59, Г–Ж) подальший розвиток артеріальних дуг пов'язаний із змінами в їх IV парі. Виникає асиметрія (хоча на ранніх етапах еволюції дуги були симетричні).

Напевне, у предків плазунів (як і в жаб) від серця відходили два вентральні стовбури: один – до легень і другий – спільний для пар системних дуг і сонних артерій. Але в сучасних рептилій від серця відходять уже не дві, а три судини: 1) легенева артерія, 2) судина, що продовжується тільки лівою системною дугою; 3) судина правої системної дуги, від якої беруть початок як обидві сонні артерії, так і обидві артерії передніх кінцівок (див. рис. 64).

Ліва четверта дуга може містити як артеріальну, так і венозну кров. Окислену кров до обох сонних артерій, обох передніх кінцівок і до органів тіла несе правий елемент вихідної пари (що є єдиною системною дугою).

У птахів шия тонка й довга, тому дві сонні артерії лежать поряд, проходячи під шийними хребцями (див. рис. 65). Одна з цих судин досить часто редукується і може бути відсутньою.

Предки ссавців рано відділились від інших плазунів, і немає підстав думати, що в представників філогенетичної гілки ссавців траплялася система з трьох артеріальних стовбурів, як це є в сучасних рептилій. Ймовірно, що в предка ссавців, як і в безхвостих амфібій, крім легеневої артерії, був один-єдиний стовбур, що спрямовував кров з лівої частини шлуночка до двох сонних артерій і двох системних дуг аорти. Але необхідність у подвійній системній дузі уже відпала, і на певному етапі філогенезу ссавців права четверта дуга була втрачена (за винятком її основи, що збереглася для подачі крові в підключичну артерію, яка йде до передньої кінцівки). Таким чином, кровопостачання всього тулуба стало здійснюватися через ліву з двох дуг аорти (див. рис. 66), які спостерігаються в ембріогенезі.

11.2. ВЕНОЗНА СИСТЕМА

У круглоротих, зокрема в міног (рис.60), венозна кров від голови збирається в **передні кардинальні (яремні) вени** (venae cardinales anteriores (venae jugulares)), які впадають у венозну пазуху. Сюди ж надходить кров із **задніх кардинальних вен** (venae cardinales posteriores), які несуть кров від тулуба. У нижню частину венозної пазухи впадає **непарна нижня яремна вена** (vena jugularis posterior), яка забирає кров від нижньої частини голови. Від кишечника кров збирається в **підкишкову вену** (vena subintestinalis), яка прямує до печінки, де утворюється **ворітна система**. З печінки кров по **печінковій вені** (vena hepatica) надходить до венозної пазухи. Ворітна система нирок у круглоротих відсутня.

Венозна система хрящових риб (рис. 61) загалом така, як у круглоротих, хоча й має ряд відмінностей. Так, в акул парні **задні кардинальні вени** на рівні серця зливаються з **яремними венами** відповідного боку тіла, утворюючи парні **кюв'єрові протоки** (ductus Cuvieri). Останні впадають у **венозний синус**. Задні кардинальні вени утворюють у нирках хрящових риб ворітну систему кровообігу. Цікаво й те, що **печінкова вена** в цих тварин часто буває парною. На відміну від круглоротих, хрящові риби мають добре розвинуті парні плавці. Венозна кров від них по **бічних венах** (venae laterales) надходить у кюв'єрові протоки.

Венозна система більшості кісткових риб характеризується відсутністю бічних вен. Крім цього, у більшості видів лише ліва кардинальна вена утворює (у лівій нирці) ворітну систему кровообігу, а права одразу прямує до кюв'єрових проток (рис. 62).

Відомо, що двоцихлі риби є своєрідною перехідною ланкою між водними та наземними хребетними, що відбилося й на будові їх венозної системи. У них, крім задніх кардинальних вен, уже є непарна **задня порожниста вена** (vena cava posterior), яка утворилася шляхом розщеплення правої кардинальної. У неї впадають **ниркові вени** (venae renalis). Наявна також **легенева вена** (vena pulmonaris), по якій окислена кров прямує від легень до серця.

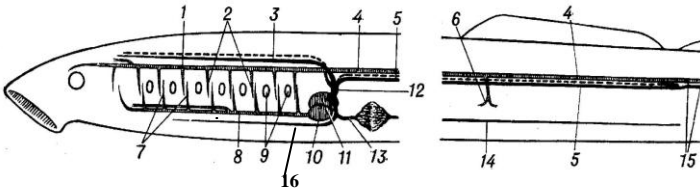


Рис. 60. *Схема кровоносної системи міноги:*

1 – корінь спинної аорти; 2 – виносні зяброві артерії; 3 – передня кардинальна (яремна) вена; 4 – спинна аорта; 5 – задня кардинальна вена; 6 – кишкова артерія; 7 – приносні зяброві артерії; 8 – черевна аорта; 9 – зяброві щілини; 10 – шлуночок; 11 – передсердя; 12 – венозний синус; 13 – печінкова вена; 14 – підкишкова вена; 15 – хвостова вена й артерія

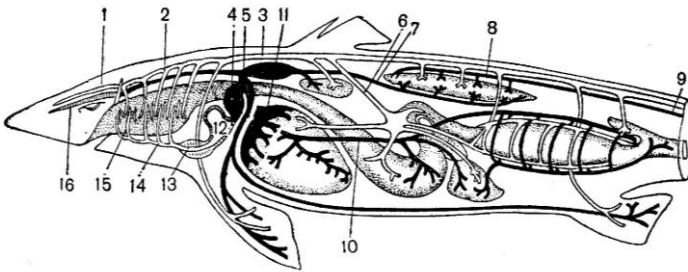


Рис. 61. *Кровоносна система акул:*

1 – сонна артерія; 2 – надзяброва артерія; 3 – спинна аорта; 4 – венозний синус; 5 – кюв'єрова протока; 6 – нутряно-мезентеріальна артерія; 7 – задня кардинальна вена; 8 – ворітна вена нирки; 9 – хвостова вена; 10 – ворітна вена печінки; 11 – печінковий синус; 12 – передсердя; 13 – шлуночок; 14 – черевна аорта; 15 – зяброва артерія; 16 – яремна вена

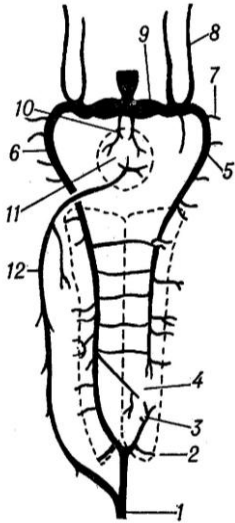


Рис. 62. *Схема венозної системи костистої риби:*

1 – хвостова вена; 2 – клубова вена; 3 – ворітна система нирок; 4 – нирка; 5 – ліва задня кардинальна вена; 6 – права задня кардинальна вена; 7 – ліва підключична вена; 8 – ліва яремна вена; 9 – ліва кюв'єрова протока; 10 – печінкова вена; 11 – печінка; 12 – ворітна вена печінки

Венозна система нижчих земноводних схожа з такою дводишних риб. **Хвостова вена** (*vena caudalis*) поділяється на дві **ворітні вени нирок** (*venae portae renales*). З них кров надходить у задню порожнисту вену та задні кардинальні вени. На рівні серця задні кардинальні вени зливаються з парними **яремними, підключичними** (*venae subclavia*) та **шкірними венами**. У результаті цього утворюються кюв'єрові протоки, через які кров надходить у венозну пазуху. Сюди ж впадає порожниста вена, попередньо приєднавши до себе печінкову вену.

Від кишечника кров забирають підкишкова та **черевна** (*vena abdominales*) вени, які, зливаючись, утворюють ворітну вену печінки.

У безхвостих земноводних (рис. 63) задніх кардинальних вен уже немає і вся кров з тулуба збирається в задню порожнисту вену, яка впадає у венозну пазуху. Оскільки немає задніх кардинальних вен, то кюв'єрові протоки не утворюються. Яремні вени зливаються з підключичними й утворюють парну **передню порожнисту вену** (*vena cava anterior*), яка впадає у венозний синус. Потрібно зауважити, що передні порожнисті вени приєднують до себе **шкірні вени** (*venae cutis*) відповідного боку тіла, які несуть артеріальну кров.

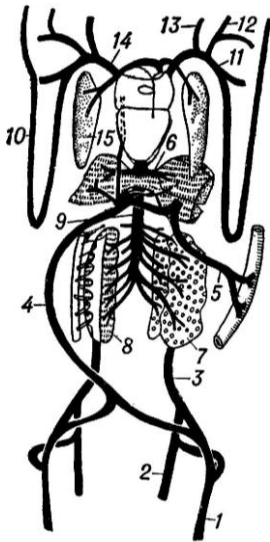


Рис. 63. *Схема венозної системи жаби:*

1 – стегнова вена; 2 – сіднична вена; 3 – клубова вена; 4 – черевна вена; 5 – ворітна вена печінки; 6 – печінкова вена; 7 – лівий яєчник; 8 – нирка; 9 – задня порожниста вена; 10 – велика шкірна вена; 11 – підключична вена; 12 – внутрішня яремна вена; 13 – зовнішня яремна вена; 14 – передня порожниста вена; 15 – легеня

Легеневі вени (*venae pulmonaris*), які несуть окислену кров до серця, у земноводних парні й впадають безпосередньо в ліве передсердя.

Для венозної системи плазунів (рис. 64) характерна повна редукція задніх кардинальних вен та початкова редукція ворітної системи нирок. З хвостового відділу кров збирається у хвостову вену, яка в ділянці клоаки поділяється на дві **тазові** (*venae pelvis*). Тазові вени приєднують до себе вени від задніх кінцівок, після чого, відділивши дві ворітні вени нирок, об'єднуються в **черевну вену**. Зібравши кров від багатьох вен, які йдуть від внутрішніх органів, черевна вена впадає в печінку, де утворює ворітну систему кровообігу. З нирок венозну кров забирають парні ниркові вени, які, об'єднавшись, утворюють **задню порожнисту вену** (*vena cava posterior*), що тягнеться під хребтом і впадає в праве передсердя. У задню порожнисту вену впадає й печінкова вена. Від голови кров збирається в парні яремні вени. Вони, об'єднавшись із парними підключичними, утворюють **ліву та праву передні порожнисті вени**, які впадають у праве передсердя. У ліве передсердя несуть кров легеневі вени.

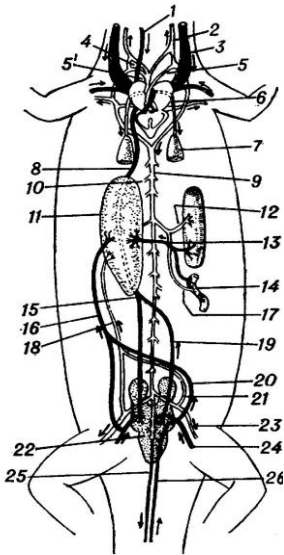


Рис. 64. *Схема кровоносної системи ящірки:*

1 – головна вена; 2 – сонна артерія; 3 – яремна вена; 4 – сонна протока; 5 – ліва дуга аорти; 5' – права дуга аорти; 6 – легенева артерія; 7 – легеня; 8 – нижня порожниста вена; 9 – спинна аорта; 10 – міжхребетна артерія; 11 – печінка; 12 – кишкова артерія; 13 – ворітна вена печінки; 14 – тонкі кишки; 15 – нижня порожниста вена; 16 – черевна вена; 17 – брижова артерія; 18 – зовнішня брижова артерія; 19 – ниркова вена; 20 – ліва тазова вена; 21 – ліва тазова артерія; 22 – нирка; 23 – артерія задньої кінцівки; 24 – вена задньої кінцівки; 25 – хвостова артерія; 26 – хвостова вена

У птахів (рис. 65) венозна система подібна з такою плазунів. Кров від голови збирається в парні яремні вени. Останні, зливаючись із парними підключичними венами, утворюють праву та ліву передні порожнисті вени, які несуть кров у праве передсердя. У птахів ворітна система нирок частково редукована. Тому частина крові, яка надходить у нирки по ворітних венах нирок, не потрапляє в капілярну сітку ворітної системи, а проходить крізь речовину нирок по спеціальних судинах. Вийшовши з нирок, ці судини з'єднуються зі **стегновими венами** (*venae femoralis*) і утворюють **парні клубові вени** (*venae iliaca*). Клубові вени об'єднуються у задню порожнисту вену, яка є головним венозним стовбуром тулубової ділянки. Від внутрішніх органів кров збирається у **куприково-брижову вену**, а від черевної стінки тіла – у **надкишкову**. Зливаючись, ці вени утворюють ворітну вену печінки, яка впадає в печінку й утворює ворітну систему. З печінки кров по печінкових венах виливається в задню порожнисту вену, яка несе її у праве передсердя.

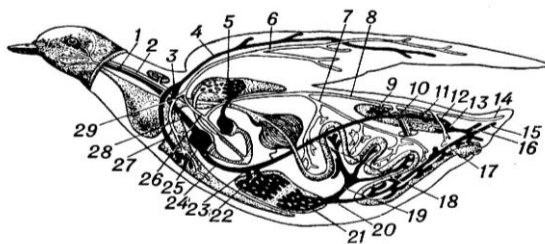


Рис. 65. *Схема будови кровоносної системи голуба:*

1 – яремна вена; 2 – сонна артерія; 3 – підключичні вени; 4 – плечова вена; 5 – легеневі вени; 6 – плечова артерія; 7 – нутряна артерія; 8 – спинна аорта; 9 – ниркові артерії; 10 – сиднична артерія; 11 – ниркова артерія; 12 – клубова артерія; 13 – внутрішня клубова вена; 14 – середня куприкова артерія; 15 – хвостова вена; 16 – вена pudenda; 17 – куприково-брижова вена; 18 – нижня порожниста вена; 19 – мезентеріальна вена; 20 – ворітна вена; 21 – ворітна система печінки; 22 – права печінкова вена; 23 – ліва печінкова вена; 24 – нижня порожниста вена; 25 – легенева вена; 26 – трахейно-бронхіальна артерія; 27 – грудна вена; 28 – верхня порожниста вена; 29 – підключична артерія

У всіх хребетних, за винятком ссавців, головний стовбур кожної яремної вени (або передньої порожнистої вени) представлений **бічною веною голови** (*vena capitis lateralis*). Вона починається глибоко в очній ямці й приймає в себе судини з різних ділянок передньої частини голови.

Для венозної системи ссавців (рис. 66) характерна відсутність ворітного кровообігу в нирках. У них наявна лише ворітна система печінки. Значні зміни відбулися й у кровопостачанні голови. У збільшеній порожнині черепа розвивається система сполучених венозних синусів. Бокові вени голови зникають. Більша частина венозних судин, які несуть кров від мозку, виходять з обох боків черепної коробки у вигляді **внутрішніх яремних вен** (*venae jugulares internes*). Прямуючи назад, вони зливаються із **зовнішніми яремними венами** (*venae jugulares externes*), які збирають кров від поверхневих частин голови. Унаслідок злиття внутрішніх та зовнішніх яремних вен

утворюються **загальні яремні вени** (*venae jugulares communes*), які зливаються з підключичними венами відповідного боку тіла й утворюють праву і ліву передні порожнисті вени. Ліва передня порожниста вена лише в небагатьох видів впадає в серце самостійно. Здебільшого вона зливається з правою передньою порожнистою веною, по якій кров надходить у праве передсердя. Також для венозної системи ссавців характерна наявність залишків кардинальних вен, які представлені **непарними венами** (*venae azygos*). У більшості видів лише **права непарна вена** самостійно впадає в передню порожнисту вену. **Ліва непарна вена** втрачає зв'язок із порожнистою веною і через **поперечну вену** впадає в праву непарну вену.

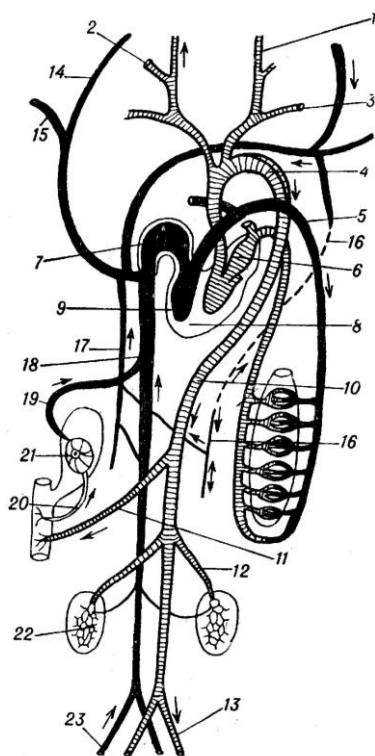


Рис. 66. *Схема будови кровоносної системи ссавця:*

- 1 – зовнішня сонна артерія; 2 – внутрішня сонна артерія; 3 – підключична артерія; 4 – дуга аорти; 5 – легенева артерія; 6 – ліве передсердя; 7 – праве передсердя; 8 – лівий шлуночок; 9 – правий шлуночок; 10 – спинна аорта; 11 – нутряна артерія; 12 – ниркова артерія; 13 – клубова артерія; 14 – яремна вена; 15 – підключична вена; 16 – ліва непарна вена; 17 – права непарна вена; 18 – задня порожниста вена; 19 – печінкова вена; 20 – ворітна вена печінки; 21 – печінка; 22 – нирка; 23 – клубова вена

Венозна кров із задньої частини тіла збирається в задню порожнисту вену, яка тягнеться вздовж хребта й приймає ряд вен від стінок тіла та внутрішніх органів. Поблизу серця до неї приєднуються дві печінкові вени. Артеріальна кров надходить із легень у серце по **правій** (vena pulmonaris dextra) та **лівій** (vena pulmonaris sinistra) **легеневих венах**.

11.3. СЕРЦЕ

Серце (cor) є центральним органом кровоносної системи тварин, який виконує роль помпи, що забезпечує ефективну циркуляцію крові. Практично в усіх хребетних наявне лише одне серце. Виняток становлять міксини, у яких, крім основного серця, яке перекачує кров через зябра, є ще три додаткових “серця”, що містяться в ділянці голови, печінки та хвоста.

Серце розміщується вентральніше травної трубки в передньому відділі порожнини тіла. Оточене воно **перикардом**, або **навколосерцевою сумкою**, яка являє собою міцний сполучнотканинний мішок. Навколосерцева сумка хребетних складається із зовнішнього (парієтального) листка – власне перикарда та внутрішнього (вісцерального) – **епікарда**. Останній зростається з міокардом та початковими й кінцевими частинами великих судин. Щілиноподібна **перикардіальна порожнина** містить серозну рідину, яка полегшує ковзання серця під час скорочень. Оскільки серце прикріплюється до стінок перикардіальної порожнини лише в місці входу та виходу з нього кровоносних судин, то воно легко може змінювати свою форму під час скорочень. У дорослих хребетних перикардіальна порожнина зазвичай відособлена від основної порожнини тіла. Але в круглоротих та хрящових риб сполучення між цими порожнинами зберігається протягом усього життя.

У хребетних серце розвивається в ембріогенезі з первинного парного зачатка судини, що розміщується під глоткою. З його стінок утворюється **ендокард** (внутрішня оболонка серця, яка вистилає його порожнину); **міокард** (серцевий м'яз) та **епікард** (тонка зовнішня оболонка серця, що переходить у перикард). Основну масу серця становить міокард. Він

складається зі сполучної та м'язової тканини. Сполучна тканина може бути щільною. Вона виконує роль своєрідного скелета. У деяких копитних у сполучній тканині може розвиватись хрящ або кістка. У порожнині шлуночків можна виявити тяжі сполучної або м'язової тканини, які запобігають надмірному розтягуванню шлуночків. Іноді схожі структури наявні й у передсердях.

Ділянка цілому, яка оточує зачаток серця, утворює перикард.

Серце поділяється на відділи. У латимерії вони розміщені по прямій лінії, а в усіх інших хребетних зачаток серця вигинається.

Примітивне серце (рис. 67, А) складається з **венозної пазухи**, або **венозного синуса** (sinus venosus), **передсердя** (atrium), **шлуночка** (ventriculum) та **артеріального конуса** (conus arteriosus), який має клапани. Така будова характерна для примітивних риб (зокрема хрящових).

У круглоротих та більшості риб (за винятком дводишних) серце складається з тонкостінних резервуарів, які збирають венозну кров (венозний синус і передсердя), та мускулистого шлуночка.

У дводишних риб (рис. 67, Б) легеневі вени (що приносять кров із легень) впадають не у венозну пазуху, а безпосередньо й окремо від інших у ліву частину передсердя. Потрібно зазначити, що в передсерді цих тварин є неповна перегородка, яка ділить його на праву (венозну) та ліву (артеріальну) частини.

У земноводних ще зберігається венозний синус (рис. 67, В, Г). У безхвостих передсердя вже розділене повністю (рис. 67, Г), тоді як у хвостатих – неповністю (рис. 67, В). Шлуночок у всіх амфібій один. Окрім того, у них ще зберігся єдиний отвір, що веде з передсердя в шлуночок, хоча й оснащений чотирма клапанами. Зауважимо, що у дводишних цей отвір (уже функціонально подвійний) замість клапанів закривається спеціальною подушкою – **атріовентрикулярною пробкою**, що відходить від задньої стінки серця.

У плазунів (рис. 67, Д) венозний синус поступово включається в стінку передсердь. Передсердя в них повністю розділені перегородкою. Стінки шлуночка в цих тварин мають комірчасту будову, що обмежує перемішування крові. У шлуночку плазунів

розвивається перегородка (точніше, дві неповні перегородки). У черепаха, ящірок і змій між половинами шлуночка існує великий отвір. У крокодилів перегородка повна, але біля основи артеріальних стовбурів зберігається прохід – **паницевий отвір**. Тому в більшості випадків майже вся кров, яка потрапляє в ліву дугу аорти, надходить з лівого шлуночка через цей отвір.

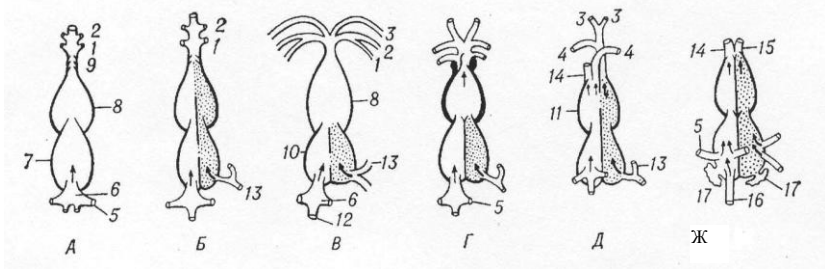


Рис. 67. *Схема будови серця в представників різних класів хребетних:* А – риби; Б – дводішні риби; В – хвостаті земноводні; Г – безхвості земноводні; Д – плазуни; Ж – птахи та ссавці. 1, 2, 3, 4 – артеріальні дуги; 5 – кюв'єрова протока; 6 – венозний синус; 7 – передсердя; 8 – шлуночок; 9 – артеріальний конус; 10 – праве передсердя; 11 – правий шлуночок; 12 – задня порожниста вена; 13 – легенева вена; 14 – легеневий стовбур; 15 – аорта; 16 – нижня порожниста вена; 17 – вушка серця (у ссавців). Стрілки вказують напрям руху крові

У птахів і ссавців (рис. 67, Ж) розділення двох кіл кровообігу повне. Лише в зародків ссавців у перегородці між передсердями наявний **овальний отвір**, або **боталова протока** (foramen ovale), через яку більша частина крові, обминаючи легені, надходить із правого передсердя в ліве. Після народження починає працювати мале коло кровообігу і овальний отвір перекривається.

Оскільки птахи і ссавці походять від різних груп примітивних рептилій, то ймовірно, що міжшлуночкові перегородки в представників цих класів неповністю гомологічні. Так, сучасні дослідження дають підставу стверджувати, що в птахів перегородка між шлуночками серця схожа на таку в крокодилів.

11.4. ПРИЧИНИ ВИНИКНЕННЯ ДВОХ КІЛ КРОВООБІГУ В ТЕТРАПОД

У нижчих хребетних наявне одне коло кровообігу (рис. 68, А), тобто в процесі циркуляції по організму кров проходить через серце один раз. Переваги цієї системи в тому, що вся кров, яка надходить до тканин тіла, уже збагатилась киснем у зябрах. Поряд із цим, вона має й суттєвий недолік – кров, яка проходить через капілярне русло, втрачає тиск (унаслідок тертя об стінки судин). Як правило, у первинноводних хребетних кров до свого повернення в серце повинна пройти щонайменше через дві капілярні системи: спочатку в зябрах, де відбувається різкий спад тиску, а потім, після об'єднання потоку в аорті, в тканинах тіла. Окрім того, значна кількість крові, повертаючись до серця, пропускається через ворітну систему печінки (а в риб ще й через ворітну систему нирок), де також втрачає тиск. Це, у свою чергу, знижує швидкість, з якою кисень надходить до клітин тіла, обмежуючи швидкість клітинного метаболізму.

Ефективність кровообігу різко зростає з появою в серцево-судинній системі легеневого кола кровообігу (рис. 68, Б, В). Наявність двох кіл кровообігу створює певні переваги. По-перше, кров, проходячи по легневих капілярах, перебуває під дуже малим тиском. Якби тиск у них був високим, то з крові в легені (через стінки капілярів) надходило б багато рідини, яка б заповнювала легені. Наявність двох кіл кровообігу забезпечує повернення крові в серце, де її тиск знову підвищується, після чого вона розноситься по організму. Достатньо високий тиск необхідний, щоб проштовхувати плазму (і розчинені в ній речовини) з капілярів у тканини і нагнітати її в нирки, де вона очищується. Загалом кров, що повертається до серця від легень чи від більшості органів, проходить не більше однієї системи капілярів. І хоча частина крові, повертаючись до серця, проходить через ворітну систему печінки або нирок (остання редукована в плазунів та птахів і втрачена в ссавців), відбувається лише два зниження тиску в капілярах, а не три.

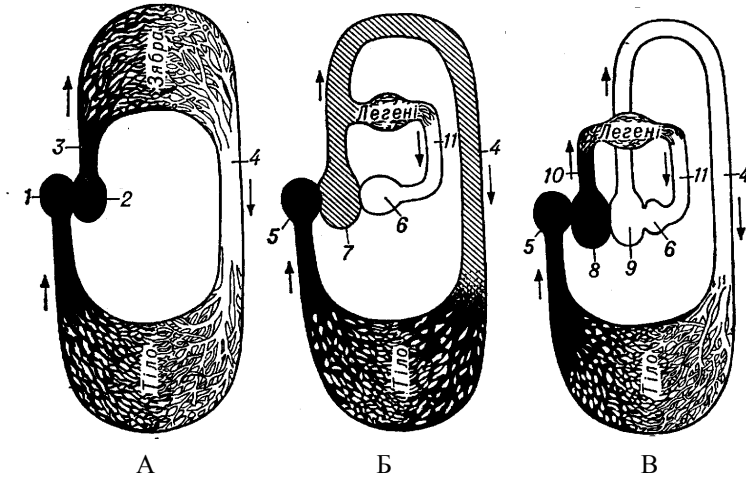


Рис. 68. Схеми кровообігу хребетних (А – первинноводна тварина; Б – земноводна тварина; В – вища наземна тварина):

1 – передсердя; 2 – шлуночок; 3 – черевна аорта; 4 – спинна аорта; 5 – праве передсердя; 6 – ліве передсердя; 7 – загальний шлуночок; 8 – правий шлуночок; 9 – лівий шлуночок; 10, 11 – легеневі артерії. Венозна кров зображена чорним кольором; змішана – сірим; стрілки вказують напрям руху крові

12. ВИДІЛЬНА І СТАТЕВА СИСТЕМИ

Із функціонального погляду здається, що видільна й статева системи не мають нічого спільного. Проте морфологічно вони тісно пов'язані як у своєму розвитку, так і у використанні спільних проток. Зв'язок між цими системами зумовлений переважно їх ембріональною близькістю. У зародка основні органи обох систем формуються в сусідніх частинах мезодерми, які розміщені в стінці тулуба на верхньому боці ціломічної порожнини.

12.1. ВИДІЛЬНІ ОРГАНИ

12.1.1. НЕФРОН

Парні нирки (гр. nephros) представлені в різному вигляді у всіх хребетних. Головним складовим елементом нирки є **маленький нирковий каналець** (tubulus renalis), або **нефрон** (nephron).

Найпримітивніший для хребетних тип нефрона (рис. 69, А) трапляється в акул, прісноводних і морських кісткових риб та земноводних. Проксимальна його частина представлена сферичним **мальпігієвим**, або **нирковим тільцем** (corpusculum renis). Воно складається із **судинного клубочка** (glomerulum) і **капсули клубочка (боуменової капсули)** (capsula glomeruli), яка охоплює клубочок (див. рис. 70). Клубочок утворений компактним скупченням капілярів. Капсула напівсферична, двошарова. Внутрішній шар її складається зі складних зірчастих клітин – подоцитів. Між їхніми відростками наявні вузькі щілини. Тому подекуди кровоносні судини відділені від порожнини між шарами капсули лише базальною мембраною. Ця порожнина переходить у прохід **звивистого каналця** (tubulus contortus), який обплетений зовні сіткою капілярів. Дистальним кінцем каналець сполучений із протоками, які ведуть на поверхню тіла.

Функції нефрона полягають у стабілізації внутрішнього середовища організму та видаленні “відходів” обміну речовин.

У хребетних, які живуть у прісній воді (прісноводні кісткові та дводишні риби, личинки земноводних, крокодили), азотисті

відходи залишають клітину у вигляді високотоксичного іону амонію (аміак). Це пов'язано з тим, що він добре розчинний у воді і легко “вимивається” з організму. Але в риб солоних водойм і більшості тетрапод майже весь аміак, що з'являється в крові, перетворюється в печінці в менш отруйні – сечовину й сечову кислоту.

У нирці відбуваються два процеси:

- 1) пов'язана з нирковим тільцем клубочкова фільтрація;
- 2) пов'язане з каналцем зворотнє всмоктування більшості фільтрату.

До сьогодні не існує однозначної відповіді на питання, де жили перші хребетні – у морях чи прісних водоймах. Найдревніші залишки хребетних знайдені у морських відкладах. Але вивчення будови та функціонування нефрона дає підставу припустити, що перші хребетні виникли в прісних водоймах.

У хребетних спостерігаються три основні типи нефронів зі звивистим каналцевим відділом (див. рис. 69): 1) характерний для земноводних, більшості костистих і пластинчатозябрових риб (мальпігієве тільце має великі розміри, і кількість фільтрату, відповідно, теж значна); 2) спостерігається у багатьох морських костистих риб і плазунів (мальпігієве тільце тут мале або відсутнє, у риб може бути відсутній і дистальний звивистий відділ каналця, тому і віддача води мала); 3) характерний для ссавців і птахів, хоча в останніх він менш виражений (тут середню частину звивистого каналця становить довга і тонка **петля Генле**, мальпігієве тільце чимале, але завдяки ефективній зворотній фільтрації порівняно мало води потрапляє в сечовий міхур).

Аналізуючи типи нефронів, учені робили припущення про історію середовища існування хребетних. Очевидно, перший тип найпримітивніший і відповідає раннім прісноводним формам, яким потрібно було постійно виводити з тіла надлишок води. Морським риbam, навпаки, загрожує обезводнення і вони економлять воду за рахунок редукції або втрати мальпігієвого тільця.

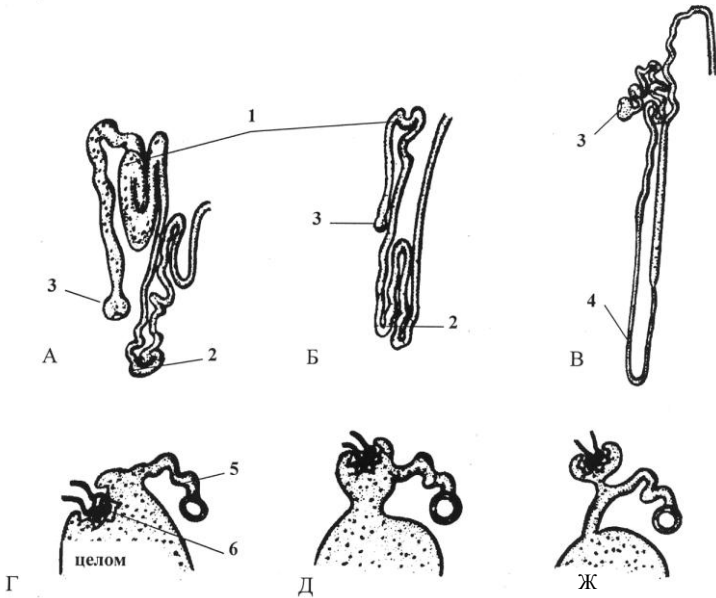


Рис. 69. Типи нефронів:

А – примітивний, з великим мальпігієвим тільцем (трапляється у пластинчатозябрових, прісноводних кісткових риб і земноводних); Б – тільце редуковане або відсутнє (у морських кісткових риб і плазунів); В – велике мальпігієве тільце, наявна петля Генле (у ссавців і птахів); Г, Д, Ж – найпримітивніші типи нефронів, що трапляються у зародків нижчих хребетних і дають змогу уявити можливі шляхи еволюції цієї структури. 1 – проксимальний звивистий відділ канальця; 2 – дистальний звивистий відділ канальця; 3 – мальпігієве тільце; 4 – петля Генле; 5 – протока; 6 – клубочок (за: Ромер, Парсонс, 1992)

Таким чином, приходимо до висновку, що наявність великого клубочка є примітивною ознакою, яка була обумовлена необхідністю виведення з організму великої кількості води, що було потрібно прісноводним формам. Звичайно, можна сказати, що вихідним середовищем було море, а великий клубочок виник пізніше, коли хребетні переселились у прісні водойми. Проте виникає питання: чому акули з великими клубочками і канальцем першого типу живуть майже виключно в морі?

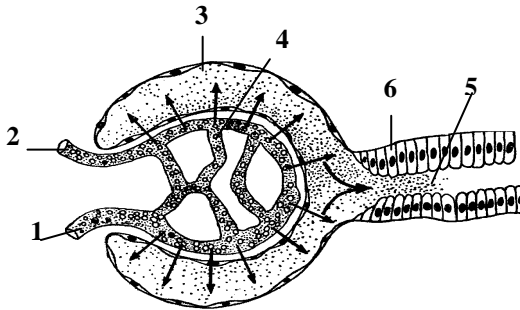


Рис. 70. Будова мальпігієвого тільця:

1 – приносна кровоносна судина; 2 – виносна кровоносна судина; 3 – боуменова капсула; 4 – судинний клубочок; 5 – первинна сеча; 6 – звивистий каналець

12.1.2. НИРКА ХРЕБЕТНИХ

Очевидно, у предків хребетних кожен **нефротом** (невеликий мезодермальний утвір, який з'єднує соміт і бокову пластинку (рис. 71, А, Б) і наявний в кожному тулубовому сегменті) давав початок одному елементу **нирки** (ren). Він мав маленьку ціломічну порожнину, яка ставала порожниною між шарами боуменової капсули. Від останньої виростав звивистий каналець. Таким чином, уздовж кожного боку тулуба утворився ряд ниркових елементів. Оскільки ця нефрогенна зона відділена від поверхні тіла нижніми виростами міотомів, з кожного боку тулуба утворилися поздовжні протоки, які збирали сечу із сегментів. Права і ліва протоки, як правило, об'єднуються в ділянці клоаки. Цей первинний нирковий канал називають **вольфовим каналом** (ductus Wolffi), або **архінефрричним** (рис. 71; 72). Він мезодермального походження й утворюється найчастіше шляхом злиття найбільш передніх нефронів, які формуються першими. Потім він росте назад, збоку від ряду нефротомів. Більш задні нефрони, розвиваючись, ростуть вбік і з'єднуються з цією структурою.

Таким чином, утворюється **голонефрос** (рис. 71, В; 72, А), тобто нирка, яка має в кожному сегменті тулуба по одному нефрону. Увесь ряд таких нефронів випорожнюється через парний архінефрричний канал. Потрібно зазначити, що це гіпотетична схема, деяку схожість із якою мають лише нирки личинок міксин та безногих земноводних.

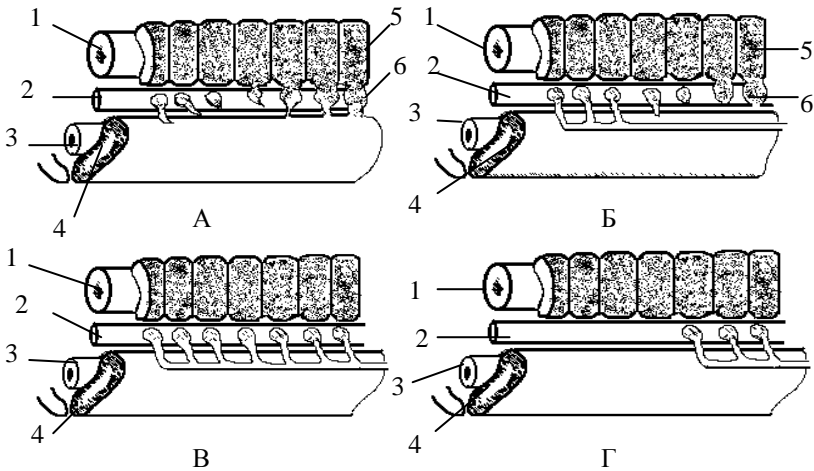


Рис. 71. *Схема розвитку архінефричного (вольфового) каналу:*

1 – нервова трубка; 2 – хорда; 3 – кишка; 4 – целом; 5 – соміт; 6 – нефротом. На рисунку схематично зображена передня частина тулуба зародка хребетних тварин. А – від пронефричних (передніх) нефротомів відростають каналці; Б – пронефричні каналці сформували канал, окремі задні нефротоми також формують каналці, які згодом впадуть в цей канал; В – задні каналці приєднались до каналу; Г – пронефрос втрачається, а сформований ним канал обслуговує задню частину нирки

У зародків усіх хребетних, а також у личинок нижчих видів формується **головна нирка – пронефрос** (pronephros). Це найбільш передні каналці, які містяться в передній частині тіла (рис. 71, Б; 72, Б). Навіть у нирці дорослих міксин (незважаючи на її подібність до голонефроса) вони спеціалізуються або редукуються. Решту системи ниркових каналців, з якої формується дефінітивна нирка сучасних хребетних називають **опістонефросом** (opistonephros), тобто “задньою ниркою” (рис. 71, Г). Від гіпотетичного голонефроса опістонефрос має такі відмінності: 1) до його складу не входять передні каналці (пронефрос); 2) вище рівня міксин втрачається проста сегментарна будова; 3) у більшості груп вольфів канал

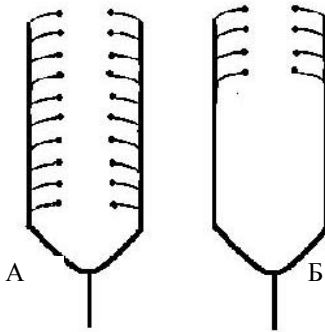


Рис. 72. Схематичне зображення гіпотетичної голонефричної нирки (А) та пронефричної нирки (Б)

використовується в самцях для виведення сперми, а сеча виводиться новими протоками – **сечоводами** (ureter).

У личинок міксин нирка являє собою голонефрос, а в дорослих пронефрична частина нирки зникає. Нирка дорослих міксин – це ряд сегментарних канальців, що тягнуться майже уздовж усього тулуба. Кожен із них впадає безпосередньо у вольфів канал. Така нирка називається **тулубовою**, або

мезонефросом.

У міног канальців більше і спостерігається виняткове явище – усі капсули злиті в довгий жолоб.

У риб і земноводних у мезонефричній нирці наявні певні вдосконалення: 1) помітно збільшилась кількість канальців, а це обумовило потовщення нирки й втрату сегментації; 2) у самця частина опістонефроса використовується для виведення сперми. Ці дві риси взаємопов'язані, оскільки в багатьох тварин сім'яник використовує для своїх потреб якусь ділянку нирки (як правило, на її передньому кінці).

Незважаючи на те, що нирка анатомічно має значну довжину, не всі її відділи функціонують як видільний орган. Так, в акул і химер передня частина нирки тонка й основний функціонуючий об'єм сконцентрований ззаду. Причина цього полягає в тому, що сім'яник використовує канальці середньої частини нирки для виведення сперми в архінефричний канал (рис. 73, В, Г). Тому ця частина нирки частково або повністю втрачає свою функцію. У самця вона стає придатком сім'яника, а в самок – дегенерує. У зв'язку з цим задня частина нирки розростається, втрачає метамерну будову й утворює значну кількість нефронів. Їх пучки можуть зливатися дис-тально й утворювати збірні трубочки, які впадають у архінефричний канал.

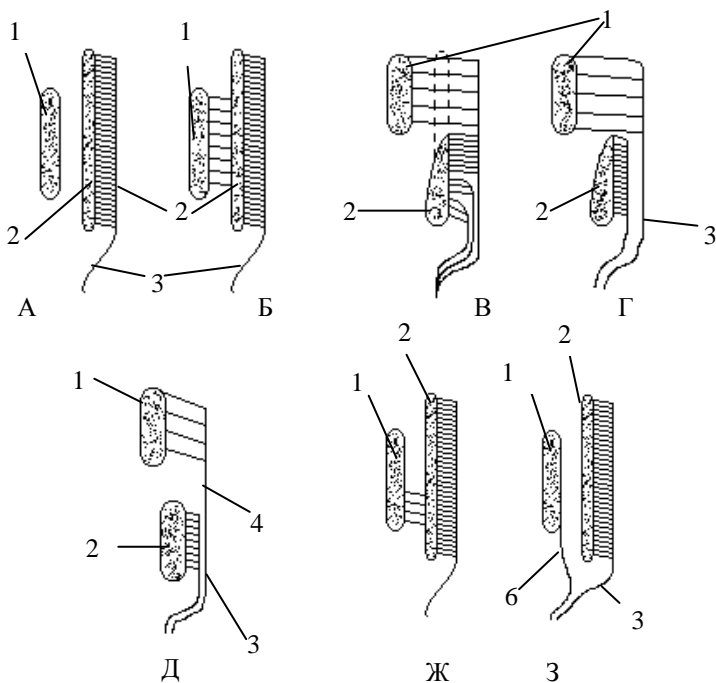
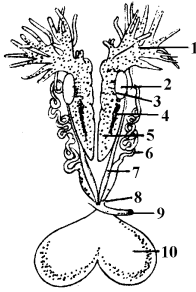


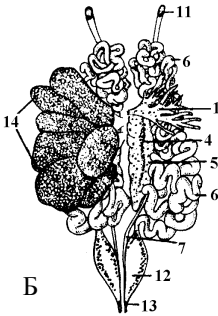
Рис. 73. *Схема еволюції видільних та статевих проток у самців хребетних (зображена лише ліва половина).*

А – круглороті; Б – осетри та панцирні; В – акули і хвостаті земноводні (передня частина колишньої нирки використовується сім'яником, в задній частині опістонефроса утворюється декілька допоміжних проток, схожих на сечовід); Г – тип, близький з таким амніот (трапляється в деяких акул і хвостатих земноводних), від нирки відходить єдина, подібна до сечоводу, протока; Д – амніоти (і в самців, і в самок формується один (парний) дефінітивний сечовід); Ж – дводішна риба (з'єднання сім'яника з ниркою зосереджені біля заднього кінця нирки); З – костисті риби (наявний окремий сім'яносниий канал, а вольфів канал виконує лише видільну функцію).

1 – сім'яник; 2 – нирка; 3 – архінефрчний (вольфів) канал; 4 – архінефрчний канал=сім'япровід; 5 – сечовід; 6 – сім'яносниий канал (за: Ромер, Парсонс, 1992)



А



Б

Рис. 74. Видільна та статеві системи жаби:

А – самець; Б – самка (зображений лише яєчник правого боку; сечовий міхур і кишка не показані). 1 – жирове тіло; 2 – сім'яник; 3 – сім'яносні канальці; 4 – наднирник; 5 – нирка; 6 – яйцепровід (у самців рудиментарний); 7 – архінефричний канал; 8 – клоака; 9 – кишка; 10 – сечовий міхур; 11 – лійка яйцепроводу; 12 – яйцева капсула; 13 – виходи в клоаку; 14 – яєчник

Отже, еволюція нирки анамній була спрямована в напрямку концентрації видільної функції в задній частині опістонефроса й робила її схожою на **метанефрос** (тазову нирку амніот) (рис. 73). Такі перехідні її типи спостерігаються в хрящових риб, хвостатих і безногих земноводних. У безхвостих арфібій з коротким тулубом нирка коротка й компактна (рис. 74).

У променеперих риб еволюція нирки йшла, очевидно, своєрідним шляхом. У костистих риб (а також у багатопера) сім'яник має протоку, яка зовсім не зв'язана з видільною системою, і опістонефрос у них залишається довгим (див. рис. 73, Ж, З).

В амніот нирка максимально спеціалізована, компактна й повністю відособлена від статевої системи (рис. 73, Д). У самців вона практично втратила зв'язок зі статевими органами, оскільки предковий архінефричний канал (крім заднього його кінця) повністю підпорядковується сім'яникові, а нирка обслуговується сечоводом. Передня частина опістонефроса функціонує в зародків як мезонефрос. У дорослих вона зникає, якщо не брати до уваги рудиментарних залишків поблизу

сім'яника. Дефінітивна нирка формується шляхом розростання ниркової тканини в найбільш задніх сегментах тулуба й має вигляд короткого товстого тіла, яке видається в червну порожнину зверху в поперековому відділі.

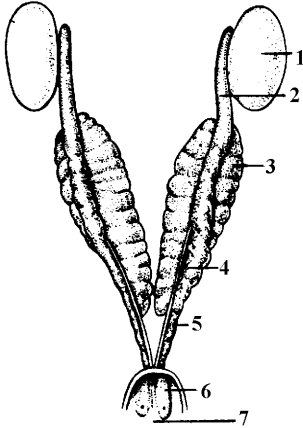


Рис. 75. Видільна та статеві система самців плазунів (варан):
1 – сім'яник; 2 – придаток сім'яника; 3 – нирка; 4 – сечовід; 5 – сім'япровід; 6 – сечостатевий сосочок; 7 – клоака (за: Ромер, Парсонс, 1992)

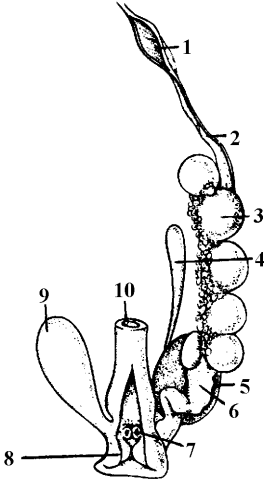


Рис. 76. Видільна і статеві системи самки гатерії:
1 – лійка яйцепроводу; 2 – яйцепровід; 3 – яєчник; 4 – рудиментарний придаток сім'яника; 5 – нирка; 6 – матка; 7 – сечостатевий сосочок; 8 – клоака; 9 – сечовий міхур; 10 – кишка

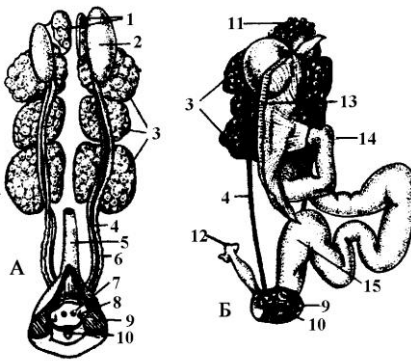


Рис. 77. Видільна та статева системи голуба (А – самець; Б – самка):

1 – наднирники; 2 – сім'яник; 3 – нирка; 4 – сечовід; 5 – кишка; 6 – сім'япровід; 7 – отвір сечоводу; 8 – отвір сім'япроводу; 9 – клоака; 10 – отвір фабрицієвої сумки; 11 – яєчник; 12 – рудиментарний правий яйцепровід; 13 – лійка яйцепроводу; 14 – лівий яйцепровід; 15 – матка

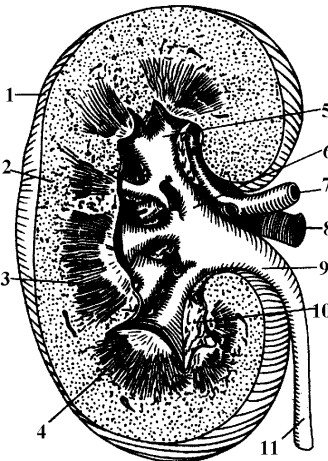


Рис. 78. Розріз нирки ссавця:

1 – капсула; 2 – кірковий шар; 3 – мозковий шар; 4 – промені мозкової речовини; 5 – мала чашечка; 6 – велика чашечка; 7 – ниркова артерія; 8 – ниркова вена; 9 – ниркова миска; 10 – жир в нирковій пазусі; 11 – сечовід

Нирка плазунів (рис. 75; 76) ззовні дрібнозерниста, оскільки складається з дрібнесеньких часточок. Сечовід розпадається на велику кількість дрібних гілок, у які впадають групи збірних трубочок. Кожна гілочка сечоводу є центром формування часточки. Кількість нефронів невелика (3000–30000), що пояснюється низькою інтенсивністю обміну речовин (порівняно з птахами і ссавцями).

Дефінітивні нирки птахів (рис. 77) формуються в ембріогенезі з нефрогенної тканини лише одного сегмента

заднього кінця тулуба. Проте відносні розміри їх дуже великі. Кожна з них поділена на три чи більше часток неправильної форми, а ті, у свою чергу, – на багато дрібних часточок, від кожної з яких відходить гілка сечоводу. Клубочки маленькі, а нефрони дуже численні. Наприклад, у курки їх приблизно 200000, що вдвічі більше, ніж у ссавця такого ж розміру.

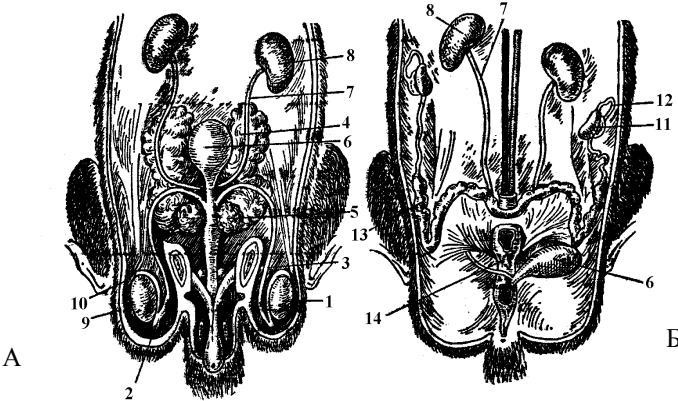


Рис. 79. Видільна та статева системи пацюка:

А – самець; Б – самка. 1 – сім'яник; 2 – придаток сім'яника; 3 – сім'япровід; 4 – сім'яні міхури; 5 – передміхурова залоза; 6 – сечовий міхур; 7 – сечовід; 8 – нирка; 9 – калитка; 10 – паховий канал; 11 – яєчник; 12 – фаллопієва труба; 13 – матка; 14 – вагіна (за: Самарський, 1976; Наумов, 1982)

У ссавців нирка (рис. 78; 79) має гладеньку зовнішню поверхню. Сечовід не розгалужується, як це було в плазунів і птахів, а розширюється в порожнину – **ниркову миску** (elvis genalis), у яку впадають збірні трубочки. Миска частково ділиться на дрібні заглибини – **ниркові чашечки** (calices). Нирка має бобоподібну форму, і чашечки розміщені вздовж її медіально-ввігнутого боку, який утворює **ниркові ворота** (hilus genalis). До кожної чашечки радіально сходяться збірні трубочки, які утворюють ниркову піраміду (pyramis genalis). Але у великої рогатої худоби та деяких інших ссавців нирка буває ззовні часточковою. У деяких хижих (переважно водних) вона

розділена ще більше – на багато відособлених **часточок** (reniculi), кожна з яких прикріплена до окремої гілки сечоводу.

На зрізі нирки видно два шари: **кірковий** (cortex renis), що складається переважно з мальпігієвих тілець і звивистих відділів каналців, і **мозковий** (medulla renis), який утворений переважно з прямих збірних трубочок і петель Генле.

12.1.3. ВИДІЛЬНІ ПРОТОКИ І СЕЧОВИЙ МІХУР

У примітивних хребетних сеча з нирок виводилась через пару вольфових каналів (див. рис. 73). Але в щелепоротих архінефрричний канал самця цілком або частково переходить до статевої системи.

У круглоротих сперматозоїди викидаються в целомічну порожнину й виходять назовні через статеві пори, які розміщені позаду. Але вже в примітивних щелепоротих між сім'яником і нирковими каналцями утворились протоки й сперма почала надходити в архінефрричний канал, який у результаті став виконувати подвійну функцію. У сучасних хребетних він служить для виведення як сперми, так і сечі лише в кількох неспоріднених форм (австралійська дводишна риба, нижчі променепері типу осетрових і панцирникових, трав'яна жаба, окремі безногі й хвостаті земноводні).

Проте в еволюції простежувалась тенденція до повного підпорядкування архінефрричного каналу видільній або статевій системі. У кісткових риб канал належить видільній системі (див. рис. 73, З). В африканських дводишних риб і багатопера сперма потрапляє в архінефрричний канал лише поблизу його заднього кінця (див. рис. 73, Ж). У костистих риб завершилось утворення окремої сім'яиносної протоки, яка відходить від сім'яника. Тому сперма виводиться незалежно від сечі і архінефрричний канал повернув собі першочергову функцію – виведення сечі. У всіх інших щелепоротих (акули і більшість тетрапод) архінефрричний канал самців став використовуватись цілком як сім'япровід. У обох статей для виведення сечі з нирок утворились нові протоки.

Сечовий міхур (*vesica urinaria*) (див. рис. 74–77; 79) є в більшості хребетних. Це мішкоподібний утвір з розтяжними стінками, у якому скупчується сеча перед виведенням назовні.

У пластинчатозябрових і примітивних кісткових риб цей утвір маленький і погано помітний. Він сформувався із самих видільних проток. Так, у самок деяких пластинчатозябрових задні кінці архінефричних каналів утворюють парні розширення для накопичення сечі. Оскільки правий і лівий канали зливаються перед виходом назовні, в цього сечового міхура – непарна середня частина. У самців пластинчатозябрових сечовивідні протоки відособлені від архінефричних каналів, але теж розширюються, як і первинні ниркові канали самок, утворюючи щось схоже до сечового міхура.

У примітивних кісткових риб – дводишних та нижчих променеперих – невеликий сечовий міхур утворюється з об'єднаних кінців архінефричних каналів, тобто схожий на сечовий міхур самок акул.

У костистих риб трапляється сечовий міхур, що розміщений безпосередньо перед видільним отвором. Але тут у формуванні його стінок бере участь нижня кишеня клоаки, яка наявна в зародка, але відсутня в дорослому стані.

У міног аналогічний невеликий сечовий міхур, або синус, утворюється шляхом відособлення від клоаки тієї її частини, у яку відкриваються видільні протоки.

У наземних хребетних сечовий міхур є насамперед гігієніним пристосуванням. Також він допомагає зберігати воду. Так, у безхвостих земноводних і черепах зворотнє всмоктування води його стінками запобігає висиханню в умовах наземного життя. Властивий наземним хребетним тип сечового міхура з'являється в земноводних. Він формується як кишеня в дні клоаки, часто без безпосереднього зв'язку з нирковими протоками. Його випорожнення відбувається через загальний вивідний отвір клоаки.

У плазунів (див. рис. 76) сечовий міхур має схожу будову. Але в деяких ящірок, змій і крокодилів він втрачений. Немає його також у птахів (див. рис. 77) (за винятком африканського

страуса), тому сеча в них стікає безпосередньо в клоаку й змішується з фекаліями.

У ссавців (див. рис. 79) сечовий міхур більш тісно зв'язаний із видільною системою. Сечоводи впадають у нього безпосередньо, і сечі непотрібно проходити через клоаку (остання в більшості ссавців втрачена).

12.2. СТАТЕВА СИСТЕМА

12.2.1. ЯСЧНИК, ЯЙЦЕПРОВІД

Яєчник (ovarium) являє собою утвір, що часто має овальну форму в фазі спокою. У період розмноження його форма неправильна, роздута.

У круглоротих пара гонад зливається в непарну серединну структуру. Це ж спостерігається в багатьох костистих риб.

У деяких пластинчатозябрових лівий яєчник залишається недорозвинутим, тоді як майже у всіх птахів та качконоса дозріває лише лівий яєчник.

У земноводних і плазунів (див. рис. 74, Б; 76) у центрі тонкостінного пустотілого яєчника є заповнені лімфою порожнини. У інших випадках його центральна частина – мозкова речовина – складається переважно із сполучної тканини, а яйцеклітини та їх фолікули разом із зачатковим поверхневим епітелієм утворюють коркову речовину.

У костистих риб яєчник може бути пустотілим і безпосередньо з'єднуватись із яйцепроводом. У цьому випадку яйцеклітини випадають в його внутрішню порожнину.

У ланцетника статеві клітини викидаються в атріальну порожнину, а з неї – у зовнішнє середовище. У круглоротих яйцеклітини й сперматозоїди випадають у цілому і самі “знаходять” шлях до заднього кінця цієї порожнини, а звідти потрапляють назовні через **статеві пори** (pori genitales). Ці пори відкриваються в сезон розмноження.

У всіх щелепоротих сперматозоїди виходять назовні по ізольованих від цілому каналах. Яйцеклітини ж у більшості випадків випадають у цілому і прямують через лійку, яка примикає до яєчника, у трубку. Ця трубка являє собою **первинний яйцепровід**, або **мюллерів канал** (oviductus s.

ductus Mulleri). На своїй довжині він може утворювати спеціалізовані розширення для зберігання яєць перед відкладанням, виділення шкарлупи або розміщення живих зародків у випадку живородіння.

Найпростіший вид яйцепроводу спостерігається в дводишних риб і земноводних (див. рис. 74, Б). Їх самки в період розмноження відкладають помірну кількість яєць, що мають середні розміри й позбавлені шкарлупи. Яйцепровід у цих форм на більшій частині довжини має вигляд простої трубки з війками. У ньому наявні залози, які виділяють драглисту оболонку яйцеклітини. У період спокою яйцепровід відносно прямий і має малий діаметр, а в період розмноження стає звивистим і збільшується в діаметрі.

У примітивних форм, а також у більшості прогресивних (за винятком костистих риб) яєчник і яйцепровід не з'єднані безпосередньо. Проте передній кінець кожного яйцепроводу розміщений поблизу відповідного яєчника і являє собою війчасту **лійку маткової труби** (infundibulum tubae uterinae). Ліва і права лійка відособлені, зрощені вони лише в хрящових риб. Існує припущення, що лійка відповідає лійці нефрона.

У примітивних кісткових риб і земноводних задня частина яйцепроводу спеціалізована й розширена в **яйцеву капсулу**, яка служить для зберігання яєць.

У ході еволюції ряду груп – хрящових риб, плазунів, птахів – сформувалось яйце, покрите шкарлупою, і спеціальні відділи яйцепроводу, які виробляють яєчний білок і шкарлупу. У передній частині шкарлупового відділу яйцепроводу навколо яйцеклітини секретується білкова речовина – “яєчний білок”, а в задній – жорстка рогова оболонка. Відповідно, запліднення повинно відбуватись до появи шкарлупи. Тому в хрящових риб запліднення внутрішнє. Такий же тип запліднення необхідний живородним формам (деякі амфібії, невелика частина костистих риб і целікант).

В амніот (див. рис. 76; 77, Б; 79, Б), як і в акул, яйцепровід набув здатності покривати яйця білком і шкарлупою. Його відділам у плазунів і птахів часто дають назви, які застосовуються щодо ссавців, хоча функції їх різні.

У рептилій більша частина довжини яйцепроводу припадає на **власне яйцепровід**, або **маткову трубу** (tuba uterina). Це широка мускулиста трубка, яка здатна ще більше розтягуватися в період розмноження. Дистальний (клоакальний) кінець її переходить у **матку** (terus) і може сильно розширюватись у період розмноження. З матки в клоаку веде коротка кінцева ділянка яйцепроводу, що називається вагіною (хоча вона й не виконує ролі вагіни ссавців).

У плазунів (див. рис. 76) лівий і правий яйцепровід відкриваються в клоаку незалежно один від одного. Усі птахи, черепахи, крокодили відкладають яйця, але деякі ящірки й змії народжують живих малят і в окремих випадках набули (як пластинчатозяброві та ссавці) утворів, через які від матері до дитини надходить живлення.

У птахів відсутні правий яєчник і яйцепровід, але лівий зберігає властиву плазунам будову. Серед ссавців у однопрохідних будова матки дуже схожа на будову матки плазунів. Це пояснюється тим, що ці тварини відкладають яйця.

У сумчастих і плацентарних статева система самки характеризується тим, що шкарлупа в матці вже не виділяється. Замість цього тут розвивається зародок, а кінці яйцепроводів об'єднуються, перетворюючись у **вагіну** (vagina) (див. рис. 79, Б).

Оскільки яйцеклітини ссавців маленькі, то проксимальна частина первинного яйцепроводу (**фалопієва труба**) тонка. Запліднення відбувається в передньому відділі цієї труби.

Матка ссавців являє собою мускулистий товстостінний утвір, у якому протікає розвиток зародка. Її багатий судинами епітелій – (**ендометрій** (endometrium)) – може сильно потовщуватись у період репродуктивної активності.

В однопрохідних та сумчастих мюллерові канали залишаються повністю розділеними, тому цих тварин називають **двоматковими**. У них від сечостатевого синуса відходять дві вагіни (рис. 80, А).

У багатьох гризунів спостерігається **подвійна матка** (uterus duplex). При цьому нижні відділи мюллерових каналів зростаються в спільну вагіну, але матки ще повністю відокремлені (рис. 80, Б).

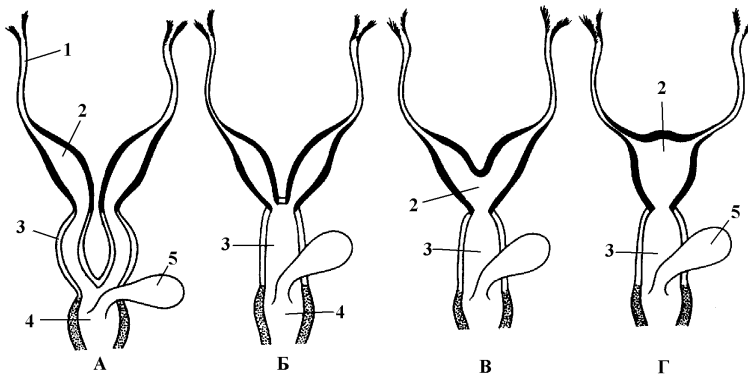


Рис. 80. Жіночі статеві протоки ссавців:

А – сумчасті; Б, Г – плацентарні (Б – подвійна матка; В – двоурога матка; Г – проста матка); 1 – яйцепровід; 2 – матка; 3 – вагіна; 4 – сечостатевий синус; 5 – сечовий міхур

У більшості ссавців (комахоїдні, хижі, напівмавпи, китоподібні, копитні) дистальні частини матки зрослися й утворилась **двороздільна** (*uterus bipartitus*), або **дворога** матка (*uterus bicornis*) (рис. 80, В). У рукокрилих і вищих приматів матки зрослися по всій довжині й утворилась **проста матка** (*uterus simplex*) (рис. 80, Г).

12.2.2. СІМ'ЯНИК, ПРИДАТОК СІМ'ЯНИКА, СІМ'ЯВИНОСНА ПРОТОКА

Сім'яник (*testis*) – (див. рис. 74, А; 75; 77, А; 79, А) компактніший і більш правильної форми утвір, ніж яєчник. Для нього характерні сезонні зміни. Але, як правило, структура сім'яника в періоди розмноження й спокою відрізняється не так сильно, як у гонад самки.

У круглоротих сім'яник, як і яєчник, є серединним непарним утвором.

В акул два сім'яники можуть зливатися ззаду і правий буває більший, ніж лівий. У птахів і ссавців часто більшим буває лівий сім'яник.

У більшості хребетних гонади в дорослому стані зберігають первинне положення на верхній стінці целомічної порожнини. Але в ссавців сім'яники здебільшого змінюють своє положення в ході ембріогенезу. У дні черевної порожнини утворюється пара кишень – **вагічних відростків** (processus vaginales), які випинаються назовні на черевному боці тіла перед тазом у вигляді **калитки** (scrotum). Кожен сім'яник зсувається назад і вниз та опускається у відповідну кишеню калитки. За ним ідуть, відповідно, **сім'явиносна протока** (ductus deferens) і кровоносні судини. З дном кишені сім'яник зв'язаний брижею – **спрямовуючою зв'язкою** (gubernaculum).

У деяких ссавців кишеня калитки зберігає прохід у черевну порожнину – **паховий канал** (canalis inguinalis). Між сезонами розмноження спеціальний м'яз, що міститься в кишені калитки, втягує сім'яник усередину тіла.

В інших ссавців існує складка тканини, яка відмежовує черевну порожнину від кишені калитки.

Причиною опускання сім'яників є те, що температура всередині тіла ссавців надто висока для формування сперматозоїдів, а у виступаючих назовні кишнях калитки вона нижча на кілька градусів.

У круглоротих сперматозоїди, як і яйцеклітини, викидаються в цілому, а звідти через статеві пори в зовнішнє середовище.

У різних груп хребетних структури, що виробляють сперматозоїди, з'єднуються з архінефричним каналом подібним чином (див. рис. 73). Зрілі сім'яні міхурці або кінці сім'яних каналців можуть бути сполучені один з одним **поздовжнім краєвим каналом сім'яника** або, як у птахів і ссавців, **сіткою сім'яника** (rete testis), яка складається з дрібних каналців. Від цього каналу чи сітки через вузький проміжок між краями сім'яника й нирки перекидається ряд паралельних каналців. Останні в багатьох хребетних, досягнувши нирки, впадають у поздовжній краєвий канал нирки, який сполучається з примикаючими нирковими каналцями. У ссавців цей канал не утворюється, але сперма в них проходить через колишні ниркові, а тепер **виносні каналці**.

Припускають, що найпримітивнішою для щелепоротих є така будова протоків самця, коли архінефричний канал виконує подвійну функцію: видільну і статеву (безхвості земноводні, осетрові).

Однак у більшості хребетних утворились нові протоки так, що сперма й сеча виходять різними шляхами.

Як уже говорилось, у більшості костистих риб нирка “повернула” собі архінефричний канал, а сперматозоїди проходять по сім’яному каналу, що, ймовірно, утворився з красьового каналу сім’яника.

У всіх інших групах хребетних архінефричний канал виконує функцію виведення сперми. У пластинчатозябрових і багатьох земноводних сеча проходить лише по задній частині цього каналу, а в амніот він повністю втрачає видільну функцію й стає спеціалізованим. Сім’яник завжди з’єднується з переднім кінцем цього каналу.

На більшій частині довжини сім’яиносна протока залишається простою трубкою, хоча окремі її ділянки можуть зазнавати змін. Найбільш цікаві зміни відбулись у передній ділянці сім’яиносної протоки. Ця ділянка в хрящових риб і амніот бере участь в утворенні **придатка сім’яника**, або **епідідіміса** (epididymis). У акул, скатів, химер від сім’яника відходить порівняно небагато вивідних каналців, які занурюються в передній кінець ембріонального опістонефроса і досягають колишнього архінефричного каналу. Передній кінець цього каналу дуже звивистий і називається **каналом придатка сім’яника** (ductus epididymidis). До більш дистальної ділянки, яка розміщена попереду функціональної нирки, в акул приєднується ряд нефронів, які видозмінились у залозисті утвори. Вони виробляють рідкий секрет, що активує сперматозоїди.

В амніот придаток сім’яника утворює компактне тіло, що лежить біля або на сім’янику.

У плазунів каналчики, які ведуть від сім’яника до придатка, впадають у колишній крайовий канал нирки, від якого виносні каналці ведуть до колишнього архінефричного каналу. У птахів і ссавців крайовий канал нирки відсутній і сперма

проходить по дуже звивистих канальцях безпосередньо в архінефрничний канал (останній також дуже звивистий).

У дистальній частині сім'яносна протока може розширюватись у ємкість для накопичення сперми. У багатьох ссавців є також **міхуроподібні залози**, або **сім'яні пухирці** (glandulae vesiculares, s. vesiculae seminales). Вони не накопичують сім'яної рідини, а секретують густу рідину сперми. Дистальніше в більшості ссавців розміщена **передміхурова залоза** (prostata), а за нею – **куперові**, або **бульбоуретральні, залози** (glandulae bulbourethrales).

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ

1. Що вивчає порівняльна анатомія (предмет, методи)?
2. Який вклад Арістотеля в розвиток порівняльної анатомії?
3. Які етапи історичного розвитку порівняльної анатомії вам відомі?
4. Хто й коли став засновником порівняльної анатомії?
5. Яких учених ХХ століття можна назвати творцями наукових ідей порівняльної анатомії?
6. Кому належить теорія фагоцителі, у чому її суть?
7. Кому належить теорія преформізму, у чому її суть?
8. Кому належить теорія епігенезу?
9. Що таке організм?
10. Що таке “орган” і наведіть приклади?
11. Який зв’язок існує між органами?
12. Які органи називаються дефінітивними?
13. Як називають органи, що існують лише на певному етапі розвитку личинки чи зародка?
14. Які органи вважають рудиментарними?
15. Які органи називають аналогічними?
16. Що таке гомологія? Які типи гомології можна виділити?
17. Як назвати співвідношення між органами однакового походження?
18. Якою може бути власне гомологія?
19. Як називається схожість гомологічних органів, які виконують однакову функцію і розвиваються паралельно?
20. Що таке онтогенез, філогенез, дивергенція, конвергенція?
21. Ким і коли був встановлений основний принцип розвитку органічних форм?
22. Як назвати поділ однорідного на відособлені частини?
23. У чому суть процесу інтеграції?
24. Коли відбувається зміна функцій (поясніть)?
25. Що таке розширення функцій?
26. Який тип морфофізіологічних перетворень називають звуженням функцій?
27. Що може бути прикладом посилення функцій?

28. Як називається перетворення пасивних органів у активні?
29. Що таке іммобілізація частин?
30. Які морфологічні перетворення органів можна вважати прогресивними змінами?
31. Що вам відомо про зменшення кількості функцій органів?
32. Як називається залишок органа, який втратив своє значення й зазнав редукції?
33. Як пояснити співвідносний розвиток органів?
34. Що таке кореляції? Які види кореляцій вам відомі?
35. Що таке фізіологічні кореляції, які їх різновиди вам відомі?
36. Які різновиди філетичних кореляцій відомі в порівняльній анатомії?
37. Що потрібно розуміти під терміном “субституція органів”?
38. Прикладом якої субституції є заміщення хорди хрящовим чи кістковим хребтом?
39. Що таке олігомеризація? Чим вона відрізняється від полімеризації?
40. Які види взаємовідносин органів у процесі розвитку тварин вам відомі ?
41. Хто є основоположником ембріологічного методу в порівняльній анатомії? Для чого використовують цей метод?
42. Ким було популяризоване правило повторення ознак дорослих предків? Як це правило називають і в чому його суть?
43. Які приклади рекапітуляції можна навести при використанні ембріологічного методу?
44. Які елементи онтогенезу виділив О.М. Северцов?
45. Як названі в порівняльній анатомії ембріональні зміни, пов’язані з філогенезом дорослого організму?
46. Що таке девіація?
47. Як назвати еволюційну зміну органа на найбільш ранніх стадіях його морфогенезу?
48. Які ембріональні відхилення називаються ценогенезами?

49. Які ембріональні відхилення називаються палінгенезами?
50. Які ембріональні відхилення називаються філембріогенезами?
51. Що таке порівняльна анатомія?
52. Які покриви тіла хребетних відомі в порівняльній анатомії? Яке їх значення?
53. Що таке шкіра та які функції її шарів?
54. Який тип епідермісу вважається найпростішим? У яких тварин він трапляється?
55. Чим утворений та які функції виконує епідерміс у риб та земноводних?
56. Яка особливість будови шкіри в земноводних забезпечує функцію дихання?
57. Які кератинові похідні шкіри наявні в хребетних? Які функції вони виконують?
58. Які модифікації шкіри відомі в ссавців?
59. Яка будова нігтів у приматів?
60. У яких тварин є справжні роги? Якими морфологічними особливостями вони характеризуються?
61. Які особливості будови рогів у оленів? Чи є роги в самок оленів?
62. Чим відрізняються роги жирафа від рогів порожнисторогих та оленів?
63. Яка будова й функції пір'я? У яких тварин воно є?
64. Що вам відомо про шкірні залози? У яких хребетних вони є?
65. Які особливості шкірних залоз у плазунів?
66. У яких тварин є пахучі залози?
67. Що виділяють церумінозні залози в ссавців?
68. Яка будова дерми?
69. Що таке покривний скелет?
70. Яку будову має плакоїдна луска? У яких тварин вона трапляється?
71. Що таке одонтоди?
72. Чим відрізняються циклоїдний і ктеніодний типи луски від плакоїдного?

73. Яку будову мають плавцеві шипи? Кому вони притаманні?
74. Які елементи входять до складу зябрової кришки?
75. Як називаються видовжені промені кісткових риб?
76. Що таке цератотріхії?
77. Яка будова гастральних “ребер”?
78. Які особливості будови кісткового панцира черепах?
79. Чим утворений пластрон черепах?
80. За рахунок чого відбувається зміна забарвлення камбали й хамелеона?
81. Де розміщені хроматофори хребетних?
82. У якому вигляді можуть накопичуватися пігменти?
83. Чому в приматів немає подушечок на кінцівках?
84. Які відділи виділяють у черепі хребетних? Охарактеризуйте їх.
85. Чим відрізняється будова черепа в кісткових риб та тетрапод?
86. Яких змін зазнав череп чотириногих у процесі еволюції?
87. Які особливості будови характеризують осьовий скелет нижчих хордових?
88. Які етапи ембріонального розвитку осьового скелета хребетних ви знаєте?
89. Які хребці називають амфіцельними? Для яких тварин вони характерні?
90. Як відбувалася диференціація хребта чотириногих у процесі еволюції?
91. Що вам відомо про комплекс атланта і епістрофея, для яких тварин він характерний?
92. Які особливості будови ребер у риб?
93. Чи мають ребра круглороті й акули?
94. Що характерно для скелета кінцівок у хребетних?
95. Як називається вертикально вигнутий елемент покривного плечового поясу риби?
96. Чи існують відмінності в будові поясів кінцівок різних тварин?
97. Що означає термін “прокоракід”?
98. Як відбувалася еволюція тазового поясу хребетних?

99. Чи відрізняються функції та положення кінцівок у риб та наземних хребетних?
100. Що таке “сумчасті кістки”?
101. Які теорії походження парних кінцівок вам відомі?
102. Які особливості м’язів у різних груп тварин визначає порівняльна анатомія?
103. Яка мускулатура називається соматичною?
104. Яка мускулатура називається вісцеральною?
105. Які м’язи називаються епаксіальними?
106. Які м’язи називаються гіпаксіальними?
107. Яка будова нервової системи в тварин? Яких змін у процесі еволюції вона зазнала (наведіть приклади)?
108. Скільки черепно-мозкових нервів мають міксини, міноги, риби, плазуни?
109. Які морфологічні особливості має орган нюху круглоротих?
110. Що таке вомероназальний орган? У яких тварин він є?
111. Якими способами здійснюється акомодация у хребетних?
112. Яку будову мають органи бічної лінії? У яких тварин вони є?
113. Чим відрізняється травна система в хребетних, що належать до різних класів?
114. Які типи епітелію трапляються в шлунку хребетних?
115. Що таке спіральний клапан? Які функції він виконує?
116. Що первинне – легені чи плавальний міхур?
117. Яка будова легень у гатерії та змії?
118. Чому хвостаті й безногі земноводні не здатні подавати голосу?
119. Як і де утворюються звуки в птахів?
120. Яка роль приносних зябрових артерій у круглоротих?
121. Із чого розвивається і яке значення має гіпобранхіальна артерія риб?
122. Які артеріальні зяброві дуги наявні в земноводних?
123. Як проходила еволюція артерій у хребетних?
124. Якими морфологічними особливостями характеризуються артеріальні дуги в амніот?
125. Як проходила еволюція серця в хребетних?

126. Яка будова примітивного серця?
127. Як відбувалася еволюція венозного русла хребетних?
128. Яку будову має найпримітивніший тип нефрона у хребетних?
129. Які процеси відбуваються в нирці риб, які мешкають у солоних водоймах?
130. Охарактеризуйте три головні типи нефронів хребетних тварин. Чим вони відрізняються?
131. Як відбувалася еволюція нирки в хребетних?
132. Що таке вольфів канал? Які функції він виконує в організмі хребетних?
133. Що називають опістонефросом?
134. Яка будова дефінітивної нирки ананій?
135. Які два вдосконалення спостерігаються в нирці риб і земноводних?
136. Як формується метанефрос?
137. Який вигляд мають нирки плазунів, птахів?
138. Що характерно для сечовидільної системи ссавців?
139. Яка будова нирки ссавців на поздовжньому зрізі?
140. Які функції виконують видільні протоки в хребетних?
141. Які особливості будови сечового міхура в різних класах хребетних?
142. У яких хребетних сечовий міхур є гігієнічним пристосуван-ням, допомагає зберігати воду?
143. Яка будова сечового міхура в плазунів?
144. Які морфологічні особливості мають статеві органи круглоротих, земноводних, костистих риб?
145. Які функції виконує яйцепровід у дводишних риб?
146. У яких хребетних тварин частина яйцепроводу спеціалізова-на й розширена в яйцеву капсулу? Які функції виконує ця капсула?
147. У яких груп хребетних у ході еволюції сформувалось яйце покрите шкарлупою?
148. Для чого служить маткова труба? Яка її будова?
149. Які особливості будови характеризують статеву систему самок сумчастих та яйцекладних?
150. Які типи маток за будовою бувають у самок ссавців?

ТЕСТОВІ ЗАВДАННЯ

1. Організм – це ...

- а) найменша структурно-функціональна одиниця всього живого;
- б) відособлена частина живого, яка виконує спеціалізовану функцію;
- в) фізіологічна система, яка характеризується обміном речовин, ростом, розмноженням і подразливістю;
- г) жива істота, реальний носій життя, що характеризується всіма властивостями живого і як єдине ціле взаємодіє з навколишнім середовищем.

2. Орган – це ...

- а) частина організму, яка має певну будову, форму, місце розташування і виконує певну притаманну їй функцію;
- б) частина ділянки тіла, яка є фізіологічно відокремленою й підпорядкована виконанню спеціальної функції;
- в) функціональна система, яка може брати участь у виконанні якоїсь складної функції;
- г) білкове тіло, яке характеризується ростом, обміном речовин, розмноженням.

3. Система органів – це ...

- а) окрема частина тіла, яка як єдине ціле може виконувати якусь складну функцію;
- б) кілька органів, які виконують складно організовану функцію;
- в) сукупність органів, які мають однаковий план будови й виконують спільну функцію;
- г) органи різної будови, які виконують складну функцію.

4. Розрізняють органи ...

- а) тимчасові і постійні;
- б) дефінітивні і провізорні;
- в) типові і нетипові;
- г) зародкові і додаткові.

5. Дефінітивні органи характеризують ...

- а) дорослу тварину;
- б) маленьку тварину;
- в) зародкову тварину;
- г) хребетну тварину.

6. Провізорні органи мають ...

- а) перехідне значення протягом певного періоду розвитку зародка або личинки і згодом замінюються іншими;
- б) постійне значення і є незамінними;
- в) важливу функцію протягом всього життя тварини;
- г) змогу збільшуватися в розмірах і ускладнюватися в будові протягом усього життя тварини.

7. Прогресивні органи ...

- а) збільшуються в розмірах і ускладнюються за будовою;
- б) зменшуються в розмірах і спрощуються за будовою;
- в) набувають більшого значення і зменшуються в розмірах;
- г) зменшуються в розмірах, і значення органа втрачається.

8. Регресивні органи ...

- а) зменшуються в розмірах і спрощуються за будовою;
- б) збільшуються в розмірах і спрощуються за будовою;
- в) збільшуються в розмірах і ускладнюються за будовою;
- г) зменшуються в розмірах і ускладнюються за будовою.

9. Якщо функція органа втрачається, то ...

- а) це може призводити до його редукції;
- б) це може спричиняти його ускладнення;
- в) це може спровокувати його заміну;
- г) це може призвести до його спрощення.

10. Рудиментарними називаються органи, які ...

- а) втратили своє значення і збереглися у вигляді незначних залишків;
- б) набули нового значення, що вказує на їх походження від більш розвинутих органів безпосередніх предків організму;
- в) набули нових форм, ускладнилися за будовою;
- г) підсилили свою значущість і спростилися в будові.

11. Гомологія – це ...

- а) морфологічна схожість органів, які характеризуються єдністю походження;
- б) морфологічна різноманітність органів, які мають різне походження;
- в) морфологічна схожість органів, які характеризуються різним походженням;
- г) морфологічна різноплановість органів, які характеризуються різним походженням.

12. Розрізняють (за Шмальгаузенем) такі типи гомології:

- а) два – гомономія, власне гомологія;
- б) три – гомономія, гомодинамія, власне гомологія;
- в) чотири – гомотипія, гомономія, гомодинамія, гомологія;
- г) три – гомотипія, гомономія, гомодинамія.

13. Гомономія – це ...

- а) морфологічна схожість як співвідношення між органами одного й того ж порядку, що повторюються в тілі однієї й тієї ж тварини;
- б) морфологічна схожість як незамінність між органами одного й того ж порядку, що повторюються в тілі однієї і тієї ж тварини;
- в) морфологічна різноманітність як співвідношення між органами одного й того ж порядку, що повторюються в тілі однієї і тієї ж тварини;
- г) морфологічна схожість як невідповідність між органами різних порядків, що не повторюються в тілі тварини.

14. Гомотипія – це ...

- а) співвідношення між несиметрично розміщеними органами;
- б) співвідношення між симетрично розміщеними органами;
- в) різновид несиметрично розміщених органів;
- г) співвідношення між симетрично і несиметрично розміщеними органами.

15. Гомодинамія – це ...

- а) співвідношення між органами або частинами, які розміщені послідовно вздовж головної осі тіла тварини;
- б) співвідношення між органами або частинами, які розміщені по чергово за межами головної осі тіла тварини;
- в) співвідношення між органами або частинами, які розміщені по чергово вздовж головної осі тіла тварини;
- г) підпорядкування органів або їх частин, які розміщені симетрично головній осі тіла тварини;

16. Гомономія – це ...

- а) співвідношення між різними однойменними органами (променями пальців, пальцями кінцівок);
- б) співвідношення між симетрично розміщеними органами;
- в) співвідношення між органами або частинами, які розміщені послідовно вздовж головної осі тіла тварини;
- г) співвідношення між органами або частинами, які розміщені по чергово за межами головної осі тіла тварини.

17. Власне гомологія – це ...

- а) співвідношення між органами однакового походження, що розвинулися з одного й того ж органа спільного предка певної групи тварин;
- б) співвідношення між органами різного походження, які розвинулися з одного й того ж органа давнього предка;
- в) співвідношення між органами одного й того ж порядку, що повторюються в тілі однієї й тієї ж тварини;
- г) співвідношення між органами або частинами, які розміщені послідовно вздовж головної осі тіла тварини.

18. Власне гомологія може бути ...

- а) позитивною;
- б) негативною;
- в) повною;
- г) неповною.

19. Гомойологія – це ...

- а) схожість аналогічних органів, що виконують однакову функцію й розвиваються послідовно;
- б) схожість гомологічних органів, що виконують однакову функцію й розвиваються послідовно;
- в) схожість гомологічних органів, що виконують однакову функцію й тому розвиваються паралельно;
- г) схожість аналогічних органів, що виконують однакову функцію й тому розвиваються стрибкоподібно.

20. Онтогенез – це ...

- а) історичний розвиток;
- б) процес становлення виду;
- в) розходження ознак;
- г) сходження ознак.

21. Філогенез – це ...

- а) історичний розвиток;
- б) процес становлення виду;
- в) розходження ознак;
- г) сходження ознак.

22. Дивергенція – це ...

- а) історичний розвиток;
- б) процес становлення виду;

- в) розходження ознак;
- г) сходження ознак.

23. Конвергенція – це ...

- а) історичний розвиток;
- б) процес становлення виду;
- в) розходження ознак;
- г) сходження ознак.

24. Принцип диференціації базується на ...

- а) розподілі функцій;
- б) сходженні ознак;
- в) відособлені частини цілого;
- г) інтеграції функцій.

25. Основний принцип розвитку органічних форм був встановлений ...

- а) Ч. Дарвіном;
- б) А. Везалієм;
- в) Ж. Кюв'є;
- г) А. Мільн-Едвардсом.

26. Диференціація – це ...

- а) збільшення взаємозв'язку частин, посилення їхньої взаємозалежності;
- б) поділ функцій;
- в) поділ однорідного на відособлені частини, які внаслідок різного положення, різних зв'язків і різних функцій набувають різної будови;
- г) спеціалізація органів і їх мультифункціональність.

27. Інтеграція – це ...

- а) збільшення взаємозв'язку частин, посилення їх взаємозалежності;
- б) поділ однорідного на відособлені частини;
- в) спеціалізація органів і їх мультифункціональність;
- г) зміна умов існування.

28. Коли головна функція може втратити своє значення, а другорядна – набути значення головної, тоді відбувається ...

- а) розширення функцій;
- б) звуження функцій;
- в) посилення функцій;
- г) зміна функцій.

29. Коли диференціація органа супроводжується набуттям деяких нових функцій, тоді відбувається ...

- а) розширення функцій;
- б) звуження функцій;
- в) посилення функцій;
- г) зміна функцій.

30. Перетворення пасивних органів у активні називається ...

- а) іммобілізацією частин;
- б) поділом функцій;
- в) звуженням функцій;
- г) активацією функцій.

31. Перетворення активного органа в пасивний, рухомого – у нерухомий називається ...

- а) іммобілізацією частин;
- б) поділом функцій;
- в) звуженням функцій;
- г) активацією функцій.

32. Цілісність організму зберігається лише за умови чіткої координації змін його частин і органів. Це явище дістало назву...

- а) кореляції;
- б) координації;
- в) інтеграції;
- г) диференціації.

33. Кореляції індивідуальні або фізіологічні поділяються на такі групи:

- а) топографічні і динамічні;
- б) геномні і морфогенетичні;
- в) функціональні;
- г) біологічні.

34. Кореляції філетичні або координації мають такі різновиди:

- а) топографічні і динамічні;
- б) геномні і морфогенетичні;
- в) функціональні;
- г) біологічні.

35. Філогенетична взаємозалежність частин або органів, встановлена методом порівняння за співвідносною їх зміною в еволюції називається ...

- а) координацією;
- б) кореляцією;
- в) активацією функцій;
- г) іммобілізацією функцій.

36. Топографічні координації виражаються ...

- а) в узгоджених змінах топографічних співвідношень між органами, які не мають безпосереднього функціонального зв'язку;
- б) в узгоджених змінах частин, які мають безпосередні функціональні зв'язки;
- в) у поєднаних змінах органів, які топографічно не пов'язані й не виявляють безпосередньої функціональної залежності;
- г) у множинній дії одних і тих же спадкових факторів.

37. Геномні кореляції виражаються ...

- а) у співвідношеннях, обумовлених взаємозалежністю ембріональних процесів;
- б) у співвідношеннях, обумовлених множинною дією одних і тих же спадкових факторів;
- в) залежністю в дефінітивних функціях сформованого організму;
- г) у більш-менш ясних морфогенетичних змінах пов'язаних частин.

38. Морфогенетичні кореляції виражаються ...

- а) у співвідношеннях, обумовлених взаємозалежністю ембріональних процесів;
- б) у співвідношеннях, обумовлених множинною дією одних і тих же спадкових факторів;
- в) залежністю в дефінітивних функціях сформованого організму;
- г) у більш-менш ясних морфогенетичних змінах пов'язаних частин.

39. Функціональні кореляції виражаються ...

- а) у співвідношеннях, обумовлених взаємозалежністю ембріональних процесів;
- б) у співвідношеннях, обумовлених множинною дією одних і тих же спадкових факторів;
- в) залежністю в дефінітивних функціях сформованого організму;
- г) у більш-менш ясних морфогенетичних змінах пов'язаних частин.

40. Динамічні або конструктивні координації проявляються...

- а) в узгоджених змінах топографічних співвідношень між органами, які не мають безпосереднього функціонального зв'язку;
- б) в узгоджених змінах частин, які мають безпосередні функціональні зв'язки;
- в) у поєднаних змінах органів, які топографічно не пов'язані і не виявляють безпосередньої функціональної залежності;
- г) у множинній дії одних і тих же спадкових факторів.

41. Біологічні філетичні кореляції виявляються ...

- а) у поєднаних змінах органів, які топографічно не пов'язані і не виявляють безпосередньої функціональної залежності.
- б) у співвідношеннях, обумовлених множинною дією одних і тих же спадкових факторів;
- в) залежністю в дефінітивних функціях сформованого організму;
- г) у більш-менш ясних морфогенетичних змінах пов'язаних частин.

42. Історично органи виникають не самі по собі (як незалежні зачатки), а шляхом...

- а) поступового виділення і відособлення від інших органів, функції яких більш загальні, тобто шляхом диференціації вже існуючих органів;
- б) виникнення більшості органів, які виконують дещо іншу, простішу і більш загальну функцію;
- в) втрати органом свого значення;
- г) заміни органа іншою групою органів.

43. Правило повторення ознак дорослих предків, або правило рекапітуляції, було популяризоване...

- а) Е. Геккелем у його біогенетичному законі;
- б) Г. Морганом у його хромосомній теорії;
- в) Г. Менделем у його законах спадковості;
- г) Г. Менделем у його законах мінливості.

44. Палінгенези – це ...

- а) ознаки, успадковані в більш-менш далеких предків;
- б) ембріональні відхилення від палінгенетичного ходу розвитку, пов'язані з пристосуванням самого зародка до специфічних умов існування;
- в) ембріональні зміни, пов'язані із філогенезом дорослого організму;

г) надбудова, додаток нової стадії в кінці морфогенезу якого-небудь органа з відповідним подовженням його онтогенетичного розвитку.

45. Ценогенези – це ...

- а) ознаки, успадковані в більш-менш далеких предків;
- б) ембріональні відхилення від палінгенетичного ходу розвитку, пов'язані з пристосуванням самого зародка до специфічних умов існування;
- в) ембріональні зміни, пов'язані з філогенезом дорослого організму;
- г) надбудова, додаток нової стадії в кінці морфогенезу якого-небудь органа з відповідним подовженням його онтогенетичного розвитку.

46. Філембріогенези – це ...

- а) ознаки, успадковані в більш-менш далеких предків;
- б) ембріональні відхилення від палінгенетичного ходу розвитку, пов'язані з пристосуванням самого зародка до специфічних умов існування;
- в) ембріональні зміни, пов'язані з філогенезом дорослого організму;
- г) надбудова, додаток нової стадії в кінці морфогенезу якого-небудь органа з відповідним подовженням його онтогенетичного розвитку.

47. Анаболія – це ...

- а) ознаки, успадковані в більш-менш далеких предків;
- б) ембріональні відхилення від палінгенетичного ходу розвитку, пов'язані з пристосуванням самого зародка до специфічних умов існування;
- в) ембріональні зміни, пов'язані з філогенезом дорослого організму;
- г) надбудова, додаток нової стадії в кінці морфогенезу якого-небудь органа з відповідним подовженням його онтогенетичного розвитку.

48. Девіація – це ...

- а) відхилення в розвитку;
- б) ембріональні відхилення від палінгенетичного ходу розвитку, пов'язані з пристосуванням самого зародка до специфічних умов існування;
- в) ембріональні зміни, пов'язані з філогенезом дорослого організму;
- г) надбудова, додаток нової стадії в кінці морфогенезу якого-небудь органа з відповідним подовженням його онтогенетичного розвитку.

49. Архалаксис – це ...

- а) ознаки, успадковані в більш-менш далеких предків;
- б) ембріональні відхилення від палінгенетичного ходу розвитку, пов'язані з пристосуванням самого зародка до специфічних умов існування;
- в) ембріональні зміни, пов'язані із філогенезом дорослого організму;
- г) еволюційна зміна органа на найбільш ранніх стадіях його морфогенезу.

50. Одним із завдань порівняльної анатомії є ...

- а) вивчення історії організмів;
- б) вивчення еволюції організмів;
- в) вивчення систем органів;
- г) вивчення функцій органів і систем.

51. Покриви тіла хребетних – це ...

- а) кутикула й слизова оболонка;
- б) шкіра, зміцнена шкірними лусочками або кісточками;
- в) волосся і війчастий епітелій;
- г) луска.

52. Верхній шар шкіри, який складається в основному з епітеліальних клітин, що беруть початок з ектодермального зародкового листка називається...

- а) дермою;
- б) епідермісом;
- в) кератиновими гребінцями;
- г) шкірною жировою основою.

53. Шар шкіри, який має волокнисту структуру, містить відносно мало клітин і розвивається із зародкової мезенхіми називають...

- а) епідермісом;
- б) дермою;
- в) підшкірною жировою клітковиною;
- г) копитом.

54. Найпростіший тип епідермісу спостерігається в ...

- а) ланцетника;
- б) риби;
- в) водних амфібій;
- г) земноводних.

55. Система інфраепідермальних капілярів, яка майже не трапляється в інших хребетних, є в ...

- а) риб;
- б) земноводних;
- в) усіх сучасних амфібій;
- г) сучасних панцирних амфібій.

56. Кератинові похідні шкіри у вищих хребетних – це ...

- а) потовщення і здуття рогового шару (бородавки, мозолі);
- б) подушечки на нижніх поверхнях кінцівок і шкірні гребінці;
- в) рогові луски та щитки;
- г) усе назване вище.

57. У ссавців модифікаціями шкіри є ...

- а) шерсть;
- б) луска;
- в) кігті, нігті, копита;
- г) мезодермальний сосочок.

58. Кісткові вирости, що розвиваються із шкірного скостеніння і приростають до черепа – це ...

- а) справжні роги;
- б) стержень рога;
- в) роги вилорогої антилопи;
- г) роги жирафи.

59. Пір'я – це ...

- а) модифіковані рогові луски;
- б) епідермально-дермальна структура, що виникла в процесі еволюції з лусок плазунів;
- в) сенсорні вирости;
- г) кератинізований епідерміс.

60. Волосся – це ...

- а) новий структурний елемент шкіри епідермального походження.
- б) модифіковані рогові луски;
- в) епідермально-дермальна структура, що виникла у процесі еволюції з лусок плазунів;
- г) сенсорні вирости.

61. Покривний скелет хребетних утворюють ...

- а) компактні кістки;
- б) луска;

- в) одонтоди;
- г) губчасті кістки.

62. У ранніх кісткових риб можна виділити два типи луски:

- а) плакоїдна і космоїдна;
- б) циклоїдна і ктеноїдна;
- в) плакоїдна і ганоїдна;
- г) космоїдна і ганоїдна.

63. Забарвлення покривів спричиняється ...

- а) наповненням кров'ю кровоносних судин, наявністю пігменту;
- б) тонкою плівкою, що покриває тіло;
- в) наявністю одонтодів;
- г) гормонами, які виділяються залозами.

64. У скелеті хребетних можна виділити такі основні частини:

- а) три – череп, тулуб, кінцівки;
- б) три – осьовий скелет (хорда, хребет), скелет органів руху (кінцівки та їх пояси), скелет голови (череп);
- в) чотири – череп, хребет, грудна клітка, вільна кінцівка;
- г) чотири – череп, грудна клітка, хребет, кінцівки.

65. Осьовий скелет у безчерепних представлений ...

- а) хордою та волокнистими тяжами;
- б) хребтом;
- в) хордою й хребтом;
- г) волокнистими тяжами, хребтом і плавцями.

66. У нижчих хребетних осьовий скелет представлений протягом усього життя ...

- а) хребтом;
- б) хребтом і волокнистими тяжами;
- в) волокнистими тяжами;
- г) хордою.

67. Інтерцентри – це ...

- а) зачатки, гомологічні верхнім дугам хребців;
- б) маленькі кісткові елементи, що мають серповидну форму;
- в) гемальні дуги;
- г) місце причленування ребер до тіла хребця.

68. Амфіцельні хребці мають ...

- а) тіла хребців, вигнуті спереду й ззаду;
- б) тіла хребців, ввігнуті спереду й ззаду;

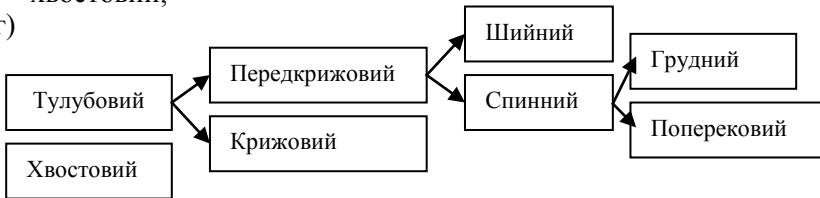
- в) тіла хребців, вигнуті спереду й випуклі ззаду;
- г) тіла хребців, вигнуті спереду й вигнуті ззаду.

69. Рахітомні хребці мають ...

- а) два набори скостенінь і одиночний серединний елемент (гіпоцентр);
- б) одне скостеніння і подвійний серединний елемент;
- в) два набори скостенінь й подвійний серединний елемент;
- г) одне скостеніння й одиночний серединний елемент.

70. Диференціація хребта в четвероногих проходила таким шляхом:

- а) тулубовий → передкрижовий → крижовий → хвостовий;
- б) тулубовий → крижовий → спинний → поперековий → хвостовий;
- в) тулубовий → шийний → спинний → грудний → поперековий → хвостовий;
- г)



71. Опістоцельні хребці мають ...

- а) спереду випукле й позаду ввігнуте тіло хребця;
- б) позаду випукле і спереду ввігнуте тіло хребця;
- в) спереду випукле й позаду випукле тіло хребця;
- г) спереду ввігнуте й позаду ввігнуте тіло хребця.

72. Процельні хребці мають ...

- а) спереду випукле й позаду ввігнуте тіло хребця;
- б) випукле і спереду, і позаду тіло хребця;
- в) спереду ввігнуте й позаду випукле тіло хребця;
- г) спереду й позаду ввігнуте тіло хребця.

73. У хребті ссавців виділяють ...

- а) шийний, грудний, поперековий, крижовий і хвостовий відділи;
- б) шийний, тулубовий, передкрижовий, крижовий і хвостовий відділи;
- в) грудний, тулубовий, передкрижовий, крижовий і хвостовий відділи;
- г) шийний, тулубовий, передкрижовий і хвостовий відділи.

74. Лінивці, панголіни та ламантини в шийному відділі мають ...

- а) 10 хребців;
- б) 9 хребців;

- в) 7 хребців;
- г) менше 7 хребців.

75. Плевральні ребра властиві ...

- а) ссавцям;
- б) птахам;
- в) земноводним;
- г) риbam.

76. Клейструм – це ...

- а) основний елемент покривного поясу риб;
- б) додатковий елемент плечового поясу птахів;
- в) основний елемент покривного поясу земноводних;
- г) додатковий елемент поясу кінцівок плазунів.

77. Вдосконалення локомоції та положення кінцівок у хребетних відбувалося в такій послідовності:

- а) від хвилеподібних рухів тулуба й хвоста в риб і відставлених далеко вбік від тулуба кінцівок примітивних наземних хребетних до розміщених під тілом кінцівок ссавців;
- б) від поступальних рухів хвоста в риб і розміщених уздовж тіла кінцівок плазунів до розміщених під тілом кінцівок ссавців;
- в) від хвилеподібних рухів тулуба в риб і розміщених під тілом кінцівок у амфібій до розміщених позаду тіла кінцівок ссавців;
- г) від поступальних рухів хвоста в риб і відставлених в боки кінцівок плазунів до розміщених вздовж тулуба кінцівок ссавців.

78. Шляхи морфофункціонального перетворення кінцівок хребетних:

- а) часткова редукція, подовження елементів, вкорочення фаланг;
- б) редукція кількості пальців, повна або часткова редукція кінцівок, подовження елементів, злиття елементів, гіперфалангія, полідактилія;
- в) повна редукція кінцівок, злиття елементів, вкорочення елементів, збільшення кінцівок пальців;
- г) часткова редукція кінцівок, полідактилія, гіпофалангія.

79. За походженням м'язи класифікують на ...

- а) осьові, епаксіальні;
- б) гіпаксіальні, осьові;
- в) вентральні, дорзальні;
- г) соматичні, вісцеральні.

80. Осьова мускулатура щелепоротих поділяється на ...

- а) дорзальну, вентральну;
- б) другорядну, основну;
- в) соматичну, вісцеральну;
- г) епаксіальну, гіпаксіальну.

81. Осьову мускулатуру тулуба класифікують на ...

- а) систему найдовшого м'яза, систему поперечноостистого м'яза;
- б) епаксіальну, гіпаксіальну;
- в) вентральну, дорзальну;
- г) поверхневу, глибоку.

82. У спинному мозку хребетних виділяють два шари:

- а) центральний і дорзальний;
- б) центральну зону сірої речовини і периферійну зону білої речовини;
- в) центральну зону білої речовини і периферійну зону сірої речовини;
- г) центральну і периферійну зону сірої речовини.

83. Скупчення тіл еферентних або рухових нейронів спинномозкових нервів, аксони яких виходять через послідовно розміщені черевні нервові корінці – це ...

- а) бічний канатик;
- б) черевний стовп;
- в) черевний канатик;
- г) спинний стовп.

84. Скупчення тіл асоціативних нейронів, які здійснюють посередництво в розподілі імпульсів, що приходять від органів чуттів, і зв'язані зі спинними чутливими корінцями спинномозкових нервів – це ...

- а) бічний канатик;
- б) черевний стовп;
- в) черевний канатик;
- г) спинний стовп.

85. Чутливі тільця можуть сприймати ...

- а) фізичні відчуття;
- б) хімічні відчуття;
- в) теплові відчуття;
- г) прості відчуття.

86. Непарний серединний мішок, який відкривається назовні в ділянці голови, – це орган ...

- а) смаку;
- б) дотику;
- в) болю;
- г) нюху.

87. Приблизно дві третини загального заломлення світла, необхідного для фокусування, що відбувається на межі “повітря – рогівка”, властиве ...

- а) наземним тваринам;
- б) водним хребетним;
- в) плазунам і ссавцям;
- г) усім названим вище.

88. Дзеркальце, або тапетум, – це ...

- а) своєрідний заломлюючий пристрій ока всіх хребетних тварин;
- б) своєрідний світловідбиваючий пристрій судинної оболонки ока багатьох сутінкових і нічних тварин;
- в) своєрідний вловлюючий пристрій зорового аналізатора всіх хребетних;
- г) специфічний фіксуєчий елемент світлового пучка ока у нічних птахів.

89. Ямкові органи – це ...

- а) поодинокі невромасти;
- б) бічна лінія риб;
- в) жолобки й канали хвостатих земноводних;
- г) допоміжні органи нюху.

90. Функції кишки в травній системі хребетних забезпечують ...

- а) транспорт їжі, хімічну і фізичну її обробку, всмоктування поживних речовин;
- б) транспорт об'єктів живлення, видалення;
- в) фізичне розщеплення, виділення решток;
- г) хімічна обробка речовин.

91. Стравохід є добре вираженим відділом у ...

- а) дводишних риб;
- б) химер;
- в) ланцетника;
- г) чотириногих.

92. Шлунок відсутній у ...

- а) ланцетника, химер, двоцихтих, круглоротих;
- б) черепах, крокодилів;
- в) плазунів, амфібій;
- г) багатьох костистих риб.

93. Рубець, сітка, книжка й сичуг – це камери шлунка ...

- а) плазунів;
- б) усіх ссавців;
- в) жуйних;
- г) крокодила.

94. Макроприспособлення – спіральний орган властивий ...

- а) усім хребетним;
- б) примітивним хребетним;
- в) кістковим риbam;
- г) наземним хребетним.

95. Фабрицієва сумка – це ...

- а) сліпий виріст, що виконує роль залози внутрішньої секреції;
- б) сліпий виріст, що виконує роль залози зовнішньої секреції;
- в) сліпий виріст на межі між заднім і тонким відділами кишечника;
- г) сліпий виріст, який забезпечує асептичну функцію.

96. Септа – це ...

- а) вертикальна пластинка сполучної тканини;
- б) розгалужена система капілярів;
- в) зябровий отвір між щелепою й під'язиковою дугою;
- г) широкий спеціальний клапан, який ізолює дихальну трубку від травного тракту, коли тварина живиться.

97. Парус – це ...

- а) вертикальна пластинка сполучної тканини;
- б) розгалужена система капілярів;
- в) зябровий отвір між щелепою і під'язиковою дугою;
- г) широкий спеціальний клапан, який ізолює дихальну трубку від травного тракту, коли тварина живиться.

98. Бризкальце – це ...

- а) вертикальна пластинка сполучної тканини;
- б) розгалужена система капілярів;
- в) зябровий отвір між щелепою і під'язиковою дугою;
- г) широкий спеціальний клапан, який ізолює дихальну трубку від травного тракту, коли тварина живиться.

99. Найпримітивніший для хребетних тип нефрона, який представлений сферичним нирковим тільцем, трапляється в...

- а) амфібій, ссавців;
- б) акул, прісноводних і морських кісткових риб;
- в) земноводних;
- г) плазунів.

100. Ниркове тільце складається з ...

- а) судинного клубочка і боуменової капсули;
- б) зірчастих клітин – подоцитів;
- в) компактних скупчень капілярів;
- г) звивистого каналця, зовні обплетеного сіткою капілярів.

101. Ссавцям і птахам властивий тип нефрона, що має ...

- а) велике мальпігієве тільце;
- б) тільце редуковане або відсутнє;
- в) велике мальпігієве тільце;
- г) чимале мальпігієве тільце і середню частину звивистого каналця з петлею Генле.

102. У морських костистих риб нефрон має ...

- а) мальпігієве тільце мале або відсутнє;
- б) велике мальпігієве тільце;
- г) чимале мальпігієве тільце і середню частину звивистого каналця з петлею Генле.

103. Нефротом – це ...

- а) ціломічна порожнина;
- б) невеликий мезодермальний утвір, який з'єднує соміт і бокову пластинку;
- в) повздовжня протока, яка збирає сечу із сегментів;
- г) мальпігієве тільце з петлею Генле.

104. Нирка дорослих міксин – це ...

- а) нирка, яка в кожному сегменті тулуба має по одному нефрону;
- б) найбільш передні каналці, які містяться в ділянці тулуба;
- в) пронефричні каналці, які забезпечують фільтрацію крові;
- г) система ниркових каналців, яка міститься в передній частині тіла.

105. Опістонефрос – це ...

- а) найбільш передні каналці, які містяться в передній частині тіла;

- б) система ниркових каналців “задня нирка”, з якої формується дефінітивна нирка сучасних хребетних;
- в) ряд сегментарних каналців, що тягнуться майже вздовж усього тулуба;
- г) каналці, всі капсули яких злиті у довгий жолоб.

106. Максимально спеціалізована, компактна і повністю відособлена від статевої системи нирка в ...

- а) амніот;
- б) променеперих риб;
- в) жаби;
- г) анамній.

107. Нирка має гладеньку зовнішню поверхню, нерозгалужений сечовід, що виходить із ниркових воріт, у ...

- а) ссавців;
- б) птахів;
- в) плазунів;
- г) земноводних.

108. Сперматозоїди викидаються в целомічну порожнину й виходять назовні через статеві пори, які розміщені позаду, у ...

- а) круглоротих;
- б) нижчих у променеперих риб;
- в) дводишних риб;
- г) костистих риб;

109. Сперма потрапляє в архінефричний канал, але лише поблизу його заднього кінця ...

- а) костистих риб;
- б) круглоротих;
- в) нижчих променеперих риб;
- г) африканських дводишних риб.

110. Архінефричний канал ссавців став використовуватися цілком як сім'япрвід у ...

- а) костистих риб;
- б) круглоротих;
- в) акул і більшості тетрапод;
- г) африканських дводишних риб.

111. Мішкоподібний утвір із розтяжними стінками, у якому скупчується сеча перед виведенням назовні, – це ...

- а) клоака;
- б) сечовий міхур;
- в) сечовід;
- г) сечовивідний канал.

112. Сечовий міхур втрачений у ...

- а) всіх риб;
- б) птахів;
- в) деяких ящірок, змій і крокодилів;
- г) пластинчатозябрових.

113. Яєчник як парний утвір овальної форми, що продукує яйцеклітини, властивий ...

- а) круглоротим;
- б) пластинчатозябровим;
- в) земноводним і плазунам;
- г) костистим риbam.

114. Яєчник може бути пустотілим і безпосередньо з'єднуватися з яйцепроводом у ...

- а) всіх птахів;
- б) земноводних і плазунів;
- в) костистих риб;
- г) круглоротих.

115. У ланцетника статеві клітини викидаються у ...

- а) целом;
- б) атріальну порожнину;
- в) статеві пори;
- г) м'юллерів канал.

116. Яєчник має вигляд в'їчастої лійки в ...

- а) дводишних риб;
- б) земноводних;
- в) хрящових риб;
- г) кісткових риб.

117. Яйце покрите шкарлупою в ...

- а) примітивних форм;
- б) хрящових риб;

- в) усіх плазунів;
- г) птахів.

118. У однопрохідних і сумчастих м'юллерові канали залишаються повністю розділеними, тому цих тварин називають ...

- а) подвійноматковими;
- б) двоматковими;
- в) двороздільноматковими;
- г) дворогоматковими.

119. Подвійна матка спостерігається в ...

- а) комахоїдних, хижих;
- б) багатьох гризунів;
- в) однопрохідних сумчастих;
- г) більшості ссавців.

120. Дворога матка спостерігається у ...

- а) комахоїдних, хижих;
- б) багатьох гризунів;
- в) однопрохідних сумчастих;
- г) більшості ссавців.

121. Двороздільна матка в ...

- а) комахоїдних, хижих;
- б) багатьох гризунів;
- в) однопрохідних сумчастих;
- г) більшості ссавців.

122. У більшості ссавців гонади в самців у дорослому стані розміщуються ...

- а) у вагінних відростках;
- б) у калитці;
- в) у паховому каналі;
- г) у дні черевної порожнини.

123. У деяких групах хребетних архінефричний канал виконує функцію ...

- а) сечоводу;
- б) виносного каналця;
- в) сечовивідного каналу;
- г) спеціалізованого сім'япроводу.

АЛФАВІТНИЙ ПОКАЖЧИК ОСНОВНИХ ТЕРМІНІВ

Акомодація	98	Великий мозок	90
Активация функцій	13	Великий триголовий м'яз плеча	77
Актинотріхії	31	Великі кутні зуби	108
Амфіцельні хребці	42, 45	Венозна пазуха	144
Анаболя	17	Венозний синус	136, 144
Аналогія	10	Вентральні м'язи задньої кінцівки	79
Артеріальний конус	144	Вентральні м'язи передньої кінцівки	77
Архалаксис	17	Вентролатеральний стовп	82
Архетип	7	Вилочка	53
Архінефрничний канал	151	Виносні зяброві артерії	131
Архіптеригій	61	Виносні каналці	166
Атлант	48	Виросток	48
Атріовентрикулярна пробка	145	Відвідний нерв	92
Аугментативна гомологія	11	Вісцеральна мускулатура	66
Аутономія	47	Вісцеральний череп	34
Базальні ядра	90	Вісцерально-рухова зона	83
Барабанна перетинка	103	Вісцерально-чутлива зона	83
Барабанна порожнина	103	Вітродентин	30
Біла лінія	71	Вкорочення елементів кінцівки	65
Біла речовина	81, 83	Власне гомологія	11
Білкова оболонка	95	Власне зяброва перегородка	121
Біогенетичний закон	7, 16	Внутрішні	79
Біологічні кореляції	15	великогомілкові згиначі	
Бічна вена голови	141	Внутрішній затульний м'яз	79
Бічна лінія	101	Внутрішній косий м'яз живота	70
Бічні вени	136	Внутрішній лобково- сідничний м'яз	78
Близнюкові м'язи	79	Внутрішня сонна артерія	134
Блоковий нерв	92	Внутрішня яремна вена	142
Блукаючий нерв	93	Воло	112
Боковий канатик	83	Вольфів канал	151
Боталова протока	134, 146	Вомероназальний орган	95
Боуменова капсула	148	Ворітна система печінки	136
Бризкальце	122	Ворітні вени нирок	138
Бронхи	131		
Бронхіоли	127		
Бульбоуретральні залози	167		
Вагіна	163		
Вагінні відростки	165		
Веберові кісточки	103		
Великий круглий м'яз	77		

Вороняча кістка	57	Грудні повітряні мішки	126
Ворсинки кишечника	116	Грушоподібний м'яз	78
Вторинне кісткове піднебіння	106	Губи	107
Вторинне центральне поле	101	Давня (древня) кора	91
Вушна раковина	104	Двоголовий м'яз плеча	76
Газова залоза	123	Двоголовий м'яз стегна	79
Ганоїн	30	Двоматкові тварини	164
Гастральні “ребра”	31	Дворога матка	164
Гемальний канал	44	Двороздільна матка	164
Гемальні дуги	42	Девіація	17
Геномні кореляції	14	Дельтоподібний м'яз	77
Гетеротопна субституція	15	Дерма	18
Гетероцельний тип хребців	47	Дермальні сосочки	28
Гіпаксіальна мускулатура	67	Дефективна гомологія	11
Гіпобранхіальна артерія	131	Дефінітивні органи	9
Гіпобранхіальна група м'язів	72	Дзеркальце	97
Гіпоцентр	44	Дивергенція	11
Глибокі сідничні м'язи	78	Динамічні кореляції	15
Глотка	120	Дистантні аналізатори	83
Головна нирка	152	Диференціація	12
Головні бронхи	123	Дифіодонтизм	108
Голонефрос	152	Дихальна трубка	122
Голосові зв'язки	128	Діафрагма	73
Гомодинамія	11	Діафрагмальний нерв	73
Гомойологія	11	Дно шлунка	113
Гомологічні органи	10	Довгастий мозок	83, 86
Гомологія	10	Довгий привідний м'яз стегна	80
Гомономія	10,11	Довгий хвостостегновий м'яз	80
Гомотипія	10	Додатковий нерв	92
Гомотопна субституція	15	Донний епітелій	113
Гортанна щілина	123	Дорзальні м'язи задньої кінцівки	78
Гортанна щілина	128	Дорзальні м'язи передньої кінцівки	77
Гортань	123	Дуги аорти	136
Гребінний м'яз	78	Дуги хребця	42
Гребінь	99	Екологічна морфологія	4
Грудний відділ хребта	45	Елементи зябрової кришки	30
Грудний м'яз	77	Ембріологічний метод	16
Груднина	57	Ендокард	144
Груднинно-під'язиковий м'яз	73	Ендометрій	164

Ендоскелетні елементи плечового поясу	56	Зоровий нерв	92
Епаксіальна мускулатура	67	Зорові частки	89
Епібранхіальна група м'язів	72	Зубчастий м'яз	72
Епігенез	6	Зчленівна кістка	35
Епідерміс	18	Зчленівна ямка	56
Епідідіміс	167	Зяброві пелюстки	121
Епікард	143, 144	Зяброві промені	120
Епістрофей	48	Зяброві щілини	120
Євстахієва труба	35, 103	Ікла	108
Жовта пляма	99	Імобілізація частин	13
Завитка	104	Інтеграція	12
Загальні яремні вени	142	Інтерцентри	42
Задне судинне сплетіння	86	Інфраепідермальні капіляри	20
Задні кардинальні вени	136	Калитка	165
Задня кишка	108	Канал придатка сім'яника	167
Задня порожниста вена	137, 139	Капсула клубочка	148
Залозистий шлунок	115	Карапакс	31
Заміщення органів і функцій	15	Кардіальна частина шлунка	113
Заостистий м'яз	78	Кардіальний епітелій	113
Затульне вікно	60	Квадратна кістка	35
Затульний отвір	58	Квадратний м'яз стегна	79
Защічні мішки	107	Кератинові похідні шкіри	21
Збільшення кількості пальців	65	Кишечник	116
Збільшення кількості фаланг	65	Кігті	22
Звивистий каналець	148	Кінетобласт	8
Звуження функцій	12	Кірковий шар нирки	159
Зіниця	97	Клейтрум	53
Злиття елементів кінцівки	64	Клубова кістка	58
Зміна функцій	12	Клубовий м'яз	78
Зовнішні ніздрі	94	Клубово-великогомілковий м'яз	78
Зовнішній	80	Клубово-малогомілковий м'яз	79
великогомілковий згинач		Клубово-реберний м'яз	68
Зовнішній затульний м'яз	79	Клубово-сліпокишкова заслінка	118
Зовнішній косий м'яз живота	70	Клубово-стегновий м'яз	78
Зовнішній лобково-сіднично-стегновий м'яз	79	Ключиця	53
Зовнішній слуховий хід	104	Ключичні повітряні мішки	126
Зовнішні яремні вени	142	Книжка	116
		Коваделко	35
		Комісури	86

Кон'юнктива	95	Лобково-сіднична пластинка	58
Конвергенція	11	Лобково-сідничне вікно	58
Конструктивні кореляції	15	Лобково-сіднично-великогомілковий м'яз	79
Координації	15	Лопатка	57
Копита	22	Лопаткова лопать	56
Кора великого мозку	90	Лопатково-під'язиковий м'яз	73
Коракоїдно-дугові м'язи	73	Маленький нирковий каналець	148
Коракоїдно-плечовий м'яз	77	Малий круглий м'яз	77
Кореляції	14	Малі кутні зуби	110
Кореляції індивідуальні	14	Мальпігієве тільце	148
Кореляції філетичні	14	Маргінальні пластинки	31
Коріум	18	Матка	163
Короткий хвостостегновий м'яз	80	Маткова труба	163
Космін	30	Мезонефрос	153
Космоїдна луска	30	Метанефрос	155, 160
Костальні пластинки	32	Мечоподібний відросток	57
Кравецький м'яз	78	Міжключиця	53
Крижовий відділ хребта	45	Міжключичний повітряний мішок	126
Крижово-остистий м'яз	69	Міжреброві м'язи	71
Крилоподібна кістка	35	Міжщелепна залоза	106
Кришкові кістки	30	Міокард	144
Кришталік	98	Міомери	66
Кришталікові волокна	98	Міоценти	50
Ктеноїдна луска	30	Міотом	41, 65
Кульшова западина	58	Міст	84, 88
Куперові залози	167	Міхуроподібні залози	167
Куприково-брижова вена	140	Мозковий череп	34
Кюв'єрові протоки	136	Мозковий шар нирки	159
Легенева вена	137, 139, 146	Мозочок	84, 88
Легеневий стовбур	134	Молоточок	35
Леміш	35	Молочні залози	26
Лепідотріхії	31	Молочні зуби	108
Лицевий нерв	92	Монофіодонтизм	108
Ліва легенева вена	143	Морфогенетичні кореляції	14
Ліва непарна вена	143	Мюллерів канал	162
Ліва передня порожниста вена	140	М'яз-піднімач лопатки	71
Лійка маткової труби	162	М'язова оболонка (кишки)	111
Лобкова кістка	58	М'язовий шлунок	115
Лобково-великогомілковий м'яз			

М'яке піднебіння	107	Окоруховий нерв	92
Надгортанник	128	Олігомеризація	8, 14
Надкишкова вена	140	Онтогенез	11
Надкоракіодний м'яз	77	Опістонефрос	153
Надреброві м'язи	70	Опістоцельні хребці	45
Найглибший поперечний м'яз живота	70	Опорні клітини	94
Найдовший м'яз спини	68	Орган	9
Найтонший м'яз	79	Організм	9
Найширший м'яз спини	77	Осьовий скелет	37
Напівязбра	121	Охоплюючий м'яз	78
Невральні пластинки	31	Палінгенези	17
Невромасти	101	Паніцевий отвір	145
Нейрокраніум	34	Парабронхи	127
Непарна нижня яремна вена	136	Паренхімела	8
Непарні вени	143	Парахордалії	34
Неповна гомологія	11	Парні клубові вени	140
Нервово-м'язове веретено	93	Парус	122
Нефрон	148	Паховий канал	165
Нефротом	151	Пахучі залози	26
Нижня гортань	128	Первинний задній мозок	83
Нирка	151	Первинний передній мозок	83
Ниркова миска	159	Первинний щелепний суглоб	35
Ниркове тільце	148	Первинний яйцепровід	162
Ниркові вени	137	Передкрижовий відділ хребта	45
Ниркові ворота	159	Передкришкова кістка	30
Ниркові чашечки	159	Передміхурова залоза	167
Нігті	22	Передні кардинальні вени	136
Ніжки мозочка	88	Передні порожнисті вени	138
Нова кора	91	Передній лопатково-плечовий м'яз	77
Носоглотковий хід	94	Передня камера повітряного проходу	94
Нюхова частка	91	Передня кишка	108
Нюховий нерв	92	Передостистий м'яз	78
Нюховий тракт	90	Передротова лійка	105
Нюхові клітини	94	Передсердя	144
Нюхові складки	94	Перешийок	83
Нюхові цибулини	85, 90	Перикард	143
Ободова кишка	118	Перикардіальна порожнина	143
Овал	123	Петля Генле	149
Овальне вікно	104		
Овальний отвір	146		
Одонтоди	29		
Око	95		

Печінкова вена	136	Плевроцент	44
Півколовий канал	102	Плечовий м'яз	77
Півкулі великого мозку	85, 90	Плечовий пояс	51
Півперетинчастий м'яз	79	Повітряний канал	123
Пігостиль	47	Повітряні мішки	126
Під'язикова слинна залоза	108	Повітряні пазухи	95
Під'язиковий нерв	93	Повна гомологія	11
Підкишкова вена	136	Повна редукція кінцівок	64
Підключичні вени	138	Подвійна матка	164
Підкоракоїдно-лопатковий м'яз	77	Подовження елементів кінцівки	64
Підкришкова кістка	30	Поздовжній красвий канал сім'яника	166
Підлопатковий м'яз	77	Поділ функцій	13
Піднімач верхньої повіки	74	Покрівля середнього мозку	84
Піднімач лопатки	72	Полідактилія	65
Піднебінна кістка	34	Полімеризація	8, 13
Піднебінні кістки	35	Поперековий відділ хребта	45
Піднебінні складки	106	Поперековий м'яз	78
Підреброва група м'язів	70	Поперечна вена	143
Підслизова оболонка (кишки)	111	Поперечноостисті м'язи	68
Підсухожилковий м'яз	79	Порівняльна анатомія	4
Підхребтовий м'яз	69	Посилення функцій	13
Підшлункова залоза	116	Постійні зуби	108
Підщелепна слинна залоза	108	Потові залози	26
Під'язиковий нерв	92	Права легенева вена	143
Пілорична частина шлунка	113	Права непарна вена	143
Пілоричний епітелій	113	Права передня порожниста вена	140
Пілоричні вирости	117	Правило рекапітуляції	16
Пілорус	108	Преформізм	6
Пір'я	24	Привідний м'яз стегна	79
Пітуїтарний виріст	93	Привушна слинна залоза	108
Плавальний міхур	122	Придаток сім'яника	167
Плавець типу складки	60	Приносні зяброві артерії	131
Плакоїдна луска	29	Принцип кореляцій	6
Пластрон	32	Присінково-завитковий нерв	92
Плавець типу складки	61	Присінок рота	107
Плагіцельний тип хребців	47	Проатлант	48
Плащ	90	Провізорні органи	9
Плевральні пластинки	32	Прогресивні органи	9
Плевральні ребра	50		
Плевропофізи	51		

Прокораккоїд	57	Сіра речовина	81
Проміжний мозок	88	Сірий горб	90
Пронефрос	152	Сітка	115
Проста матка	165	Сітка сім'яника	166
Процельні хребці	45	Сітківка	99
Пряма кишка	119	Скеління	91
Прямий м'яз живота	71	Склера	95
Прямий м'яз стегна	78	Склеральне кільце	95
Райдужка	97	Слизова оболонка (кишки)	111
Раковини стінки нюхового проходу	94	Слинні залози	105
Рахітомний хребець	44	Сліпа кишка	118
Реберні пластинки	32	Соматична мускулатура	66
Регресивні органи	10	Соматично-рухова зона	83
Редукція кількості пальців	64	Соматично-чутлива зона	83
Ректальна залоза	117	Соміт	41
Ретикулярна формація	86	Сонна артерія	132
Ретрактор очного яблука	74	Сонна протока	134
Різці	108	Сосочковий конус	99
Роги	23	Сосочкоподібні тіла	90
Рогівка	95	Спинна аорта	130
Розширення функцій	12	Спинний відділ хребта	45
Ромбоподібний м'яз	72	Спинний канатик	83
Рубець	115	Спинний мозок	81
Рудимент	10, 13	Спинний ріг	81
Рудиментарні органи	10	Спинний стовп	82
Рудименти	10	Спіральна кишка	117
Сальні залози	26	Спіральний клапан	116
Септа	124	Спрямовуюча зв'язка	165
Середнє вухо	103	Стара кора	91
Середній мозок	83, 88	Статеві пори	162
Середня кишка	108	Стебельце	90
Серозна оболонка (кишки)	111	Стегнові вени	140
Серпоподібний виріст	98	Стегново- великогомілковий м'яз	78
Серце	143	Стравохід	111
Сечовий міхур	160	Стравохідний епітелій	113
Сечоводи	153	Стремінце	35, 103
Сичуг	116	Стрункий м'яз	79
Сіднична кістка	58	Субституція органів	15
Сіднично-кульшовий м'яз	79	Судинна оболонка	97
Сім'явиносна протока	165	Судинний клубочок	148
Сім'яник	165	Сумчасті кістки	60
Сім'яні пухирці	167	Сухожильні органи	93

Тазова нирка	159	Часточки нирки	159
Тазовий пояс	57	Червоне тіло	123
Тазові вени	139	Червоподібний відросток	119
Тапетум	97	Черевна аорта	130
Тектум	90	Черевна вена	138, 139
Теорія бокової складки	52	Черевний канатик	83
Теорія фагоцители	8	Черевний ріг	81
Тіло хребця	42	Черевний стовп	81
Товста кишка	118	Черевні повітряні мішки	126
Тонка кишка	117	Череп	33
Топографічні кореляції	14	Черепно-мозкові нерви	92
Трабекули	34	Чотириголовий м'яз стегна	78
Трахея	123, 129	Чутливі тільця	93
Трійчастий нерв	92	Шийний відділ хребта	45
Тулубова нирка	153	Шийні повітряні мішки	126
Тулубовий відділ хребта	44	Широкі м'язи стегна	78
Уростиль	46	Шкіра	18
Фабрицієва сумка	118	Шкірні вени	138, 139
Фагоцитобласт	8	Шлунок	112
Фагоцитела	8	Шлуночок серця	144
Фалопієва труба	164	Щитоподібне вікно	59
Фізіологічні кореляції	13	Щока	107
Філембріогенези	17	Яечник	161
Філогенез	11	Язикоглотковий нерв	92
Фотофори	26	Яйцева капсула	162
Функціональна морфологія	4	Якобсонів орган	95
Функціональні кореляції	14	Ямкові органи	101
Хвостова вена	138	Яремні вени	136, 138
Хвостовий відділ хребта	45		
Хоани	94		
Хорда	41		
Хребцева теорія	7		
Хребці	41		
Хроматофори	20, 33		
Ценогенези	17		
Центр	41		
Центральне поле	99		
Центральний канал	81		
Цератотріхії	31		
Церумінозні залози	26		
Циклоїдна луска	30		
Ціла зябра	121		
Часткова редукція	64		
кінцівки			

ЛІТЕРАТУРА

1. Биологический энциклопедический словарь.– М.: Сов. энциклопедия, 1989.– 864 с.
2. Иванов А.Й., Чайковский Ю.Б., Луцик О.Д. Міжнародна гістологічна та ембріологічна номенклатура.– Л.: Львів. мед. ін-т, 1993.– 176 с.
3. Кемп П., Армс К. Введение в биологию.– М.: Мир, 1988.– 479 с.
4. Кучеров І.С. Шабатура М.Н., Давиденко І.М. Фізіологія людини.– К.: Вища шк., 1981.– 408 с.
5. Мак-Фарленд Д. Поведение животных: Психобиология, этология и эволюция.– М.: Мир, 1988.– 519 с.
6. Международная анатомическая номенклатура / Под ред. С.С. Михайлова.– М.: Медицина, 1980.– 240 с.
7. Міжнародна анатомічна номенклатура / Уклад. К.А. Дибенко.– К.: Перун, 1997.– 304 с.
8. Наумов Н.П. Зоология позвоночных.– М.: Просвещение, 1982.– 464 с.
9. Наумов Н.П., Карташев Н.Н. Зоология позвоночных.– М.: Высш. шк., 1979.– Ч.1– 333 с.
10. Наумов Н. П., Карташев Н. Н. Зоология позвоночных.– М.: Высш. шк., 1979.– Ч.2.– 272 с.
11. Практикум з зоології хордових / За ред. О.П. Корнєєва.– К.: Вища шк., 1967.– 192 с.
12. Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных: В 2-х тт.– М.: Мир, 1992.–Т.1.– 357 с.
13. Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных: В 2-х тт.– М.: Мир, 1992.– Т.2.– 406 с.
14. Самарський С.Л. Зоологія хребетних.– К.: Вища шк., 1976.– 456 с.
15. Сепп Е.К. История развития нервной системы позвоночных.– М.: Медгиз, 1949.– 422 с.
16. Современная эволюционная морфология / Под ред. Э.И. Воробьёвой, А.А. Вронского.– К.: Наук. думка, 1991.– 307 с.
17. Хадорн Э., Венер Р. Общая зоология.– М.: Мир, 1989.– 528 с.
18. Хьюбел Д. Глаз, мозг, зрение.– М.: Мир, 1990.– 239 с.
19. Шмальгаузен И.И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных.– М.: Сов. наука, 1947.– 587 с.
20. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение.– М.: Высш. шк., 1981.– 321 с.

ЗМІСТ

Від авторів.....	3
Вступ	4
1. Історія порівняльної анатомії	5
2. Основні поняття порівняльної анатомії	9
3. Основні принципи філогенетичного формоутворення.....	12
4. Покриви тіла хребетних	18
5. Порівняльно-анатомічний огляд скелета хребетних.....	34
5.1. Череп.....	34
5.2. Осьовий скелет	41
5.2.1. Диференціація хребта в наземних хребетних	44
5.2.2. Атлант і епістрофей.....	47
5.2.3. Ребра	48
5.3. Кінцівки та їх пояси.....	51
5.3.1. Плечовий пояс.....	51
5.3.2. Тазовий пояс	57
5.3.3. Парні кінцівки.....	60
6. М'язи.....	65
6.1. М'язи тулуба	65
6.1.1. Епаксіальні м'язи тулуба	67
6.1.2. Гіпаксіальні м'язи тулуба	68
6.2. М'язи шиї	71
6.3. Похідні осьових м'язів	72
6.4. М'язи кінцівок	73
6.4.1. М'язи передньої кінцівки.....	76
6.4.2. М'язи задньої кінцівки.....	77
7. Нервова система	80
7.1. Спинний мозок.....	80
7.2. Головний мозок	82
8. Органи чуттів	92
8.1. Орган нюху.....	92
8.2. Око	94
8.3. Органи бічної лінії.....	100
8.4. Орган слуху	101

9. Травна система	104
9.1. Ротова порожнина, язик, глотка (Pharynx)	104
9.2. Стравохід, шлунок, кишечник	107
10. Органи дихання	119
10.1. Зябра	119
10.2. Плавальний міхур	121
10.3. Органи дихання наземних хребетних	122
10.3.1. Легені	122
10.3.2. Гортань, трахея, бронхи	127
11. Кровоносна система	129
11.1. Артеріальна система	129
11.2. Венозна система	135
11.3. Серце	142
11.4. Причини виникнення двох кіл кровообігу в тетрапод	145
12. Видільна і статева системи	147
12.1. Видільні органи	147
12.1.1. Нефрон	147
12.1.2. Нирка хребетних	150
12.1.3. Видільні протоки і сечовий міхур	160
12.2. Статева система	160
12.2.1. Яєчник, яйцепровід	160
12.2.2. Сім'яник, придаток сім'яника, сім'яносна протока	163
Контрольні запитання	167
Тестові завдання	173
Алфавітний покажчик основних термінів	194
Література	204

Навчальне видання

**Я.А. Омельковець, К.А. Сологор, М.Г. Білецька,
Р.Й. Лихотоп, В.С. Пикалюк, Л.О. Шварц**

ПОРІВНЯЛЬНА АНАТОМІЯ ХРЕБЕТНИХ ТВАРИН

Навчальний посібник

Редактор *Н.П. Ковальчук*

Коректор *В.Є. Сикора*

Оператор *О.В. Ярмольчук, М.Б. Філіпович*

Технічний редактор *Н.О. Паламарчук*

Підп. до друку . Формат 6084 1/16. Папір офс. Гарн. Таймс.
Друк цифровий. Обсяг 10,7 ум. друк. арк., 10 обл.-вид. арк. Наклад
300 пр. Зам. 946. Редакційно-видавничий відділ “Вежа” Волинського
державного університету ім. Лесі Українки (43025 Луцьк, просп. Волі, 13).
Друк РРВ “Вежа” ВДУ (м. Луцьк, просп. Волі, 13). Свідоцтво
Держкомінформу ДК № 590 від 07.09.2001.



ISBN 966-600-120-9