

ПОДТИП ПОЗВОНОЧНЫЕ (VERTEBRATA)

Общая характеристика. К этому подтипу принадлежит подавляющее большинство хордовых животных: круглоротые, рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы и звери. Позвоночные отличаются более высокой организацией, чем описанные бесчерепные и личиночнохордовые. Для позвоночных особенно характерны прогрессивное развитие центральной нервной системы, усложнение кровеносной системы и других систем органов, образование хрящевого или костного внутреннего скелета. Усложнение организации позвоночных связано с тем, что эти животные ведут подвижный образ жизни, активно добывая пищу. Совершенствование центральной нервной системы выражается прежде всего в дифференцировке спинной нервной трубки на головной и спинной мозг и деление головного мозга на ряд отделов с различными функциями. Усложнение кровеносной системы проявляется, в частности, в образовании сердца, а выделительной — почек.

Позвоночные животные широко распространены на земном шаре.

Современная систематика предусматривает деление позвоночных животных на следующие систематические группы:

Раздел Бесчелюстные (Agnatha)

Класс Круглоротые (Cyclostomata)

Раздел Челюстноротые (Gnathostomata)

Надкласс Рыбы (Pisces)

Класс Хрящевые рыбы (Chondrichthyes)

Класс Костные рыбы (Osteichthyes)

Надкласс Наземные позвоночные (Tetrapoda)

Класс Земноводные (Amphibia)

Класс Пресмыкающиеся (Reptilia)

Класс Птицы (Aves)

Класс Млекопитающие (Mammalia)

Строение и жизненные отправления.

Форма тела позвоночных разнообразна. В теле различают голову, шею, туловище, хвост и конечности. Но у первичноводных видов шейный отдел отсутствует. У некоторых нет парных конечностей — отсутствие их бывает либо первичным, либо объясняется редукцией. Размеры позвоночных колеблются от нескольких миллиметров (некоторые рыбы) до 33 м (отдельные виды китов).

П о к р о в ы позвоночных образованы кожей, состоящей из двух слоев: наружного — эпидермиса и внутреннего — дермы. Эпидермис представлен многослойным эпителием. У круглоротых, рыб и личинок земноводных, жизнь которых тесно связана с водной средой, в эпидермисе залегает много железистых клеток, выделяющих слизь, облегчающую движение животного в воде. У наземных позвоночных — пресмыкающихся, птиц и млекопитающих — наружные слои клеток эпидермиса ороговевают. На их коже обычно образуются различные роговые придатки — чешуя,

щитки, перья, волосы и др. Дерма кожи состоит из плотной волокнистой соединительной ткани. В ней образуются костная чешуя (у рыб), костные щитки и кожные (накладные) кости. В коже позвоночных залегают железы различного строения и функций (слизистые, потовые, сальные и др.).

Скелет. У позвоночных первичным опорным образованием служит хорда. Но у взрослых особей хорда в той или иной степени замещается позвоночником. У миног (круглоротые) хорда полностью сохраняется в течение всей жизни животного, но в соединительнотканной оболочке ее и лежащего над ней спинного мозга развиваются метамерно расположенные парные хрящи, защищающие спинной мозг. Хорошо сохраняется хорда в течение всей жизни у осетровых рыб, но у них вокруг хорды образуются верхние и нижние хрящевые дуги позвонков. Хорда костистых рыб в значительной степени вытесняется в процессе онтогенеза позвоночником, образованным метамерно расположенными двояковогнутыми позвонками, между которыми сохраняются четко-образные или линзообразные остатки хорды. У взрослых наземных позвоночных двояковогнутые позвонки встречаются редко и хорда сохраняется во взрослом состоянии лишь в виде незначительных остатков между позвонками. Отдельный позвонок обычно имеет тело, верхнюю дугу (через канал которой проходит спинной мозг) и нижнюю дугу. Если тело позвонка вогнуто с обеих сторон, то позвонок именуется амфицельным, если он вогнут спереди, выпуклый сзади — продельным, если наоборот — опистоцельным, а если спереди и сзади плоский — платицельным. К позвонкам причленяются ребра.

Череп позвоночных животных бывает хрящевым, костно-хрящевым или костным. При развитии костно-хрящевого черепа на хрящевую основу накладываются плоские кости, образующиеся за счет окостенения окружающей соединительной ткани. При формировании костного черепа часть костей возникает путем окостенения хрящевого черепа эмбриона (первичные кости), а другие накладываются на него снаружи (накладные кости). В черепе позвоночного различают мозговую коробку и висцеральный скелет. Мозговая коробка защищает от механических воздействий головной мозг и органы чувств головы.

Висцеральный скелет черепа образован у круглоротых хрящевой решетчатой коробкой, а у прочих позвоночных в основе его лежит ряд парных жаберных дуг. В процессе эволюции одна из передних пар жаберных дуг видоизменилась в челюсти, а следующая за ней — в подъязычную дугу. У костных рыб и наземных позвоночных первичные хрящевые челюсти заменены вторичными, образованными накладными костями. Остальные жаберные дуги служат у рыб скелетом жаберного аппарата, а у наземных позвоночных редуцируются, частично входя в подъязычный аппарат.

У всех позвоночных, кроме миног и миксин, имеется скелет парных конечностей и их поясов (иногда он бывает редуцирован при атрофии конечностей). У рыб парные конечности имеют вид плавников, а у наземных позвоночных они построены по типу пятипалых ног.

В состав скелета передней пятипалой конечности (при ее типичном строении) входят плечевая кость, две кости предплечья (локтевая и лучевая), ряд костей запястья, пять костей пясти и фаланги пальцев. Скелет типичной пятипалой задней конечности образован бедром, двумя костями голени (большой и малой берцовой), несколькими косточками предплюсны, пятью костями плюсны и фалангами пальцев.

Плечевой пояс служит опорой для скелета передних конечностей. У наземных позвоночных он образован лежащими на спинной стороне тела лопатками и расположенными на брюшной стороне ключицами и коракоидами. Задние конечности сочленяются с тазовым поясом, который у земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих складывается из трех пар костей: подвздошных, лобковых и седалищных. У рыб пояса конечностей имеют иное строение.

Мускулатура. У рыб и круглоротых с каждой стороны тела тянутся мощные продольные мышцы, разделенные тонкими соединительнотканными прослойками (миосептами) на ряд мио-меров. У наземных позвоночных метамерность мускулатуры во многом нарушена образованием многочисленных отдельных мышц.

Нервная система позвоночных разделяется на центральную, периферическую, симпатическую, парасимпатическую и вегетативную.

Центральная нервная система состоит из головного и спинного мозга. У эмбрионов позвоночных передний конец нервной трубки расширяется, образуя три первичных мозговых пузыря — зачатки головного мозга. Из переднего пузыря в дальнейшем образуется передний и промежуточный мозг, из среднего — средний мозг, а из заднего — продолговатый мозг, на крыше которого путем выпячивания возникает мозжечок. Невроцель в головном мозге представлен рядом полостей — желудочков мозга. От головного мозга отходят 10—12 пар головных чувствующих, двигательных и смешанных нервов:

1) обонятельные — чувствующие нервы, передающие химические раздражения с чувствующих клеток эпителия слизистой оболочки обонятельной полости клеткам обонятельных луковиц переднего мозга;

2) зрительные — чувствующие нервы, проводящие световые раздражения с сетчатки глаза в мозг животного;

3) глазодвигательные нервы отходят от среднего мозга, иннервируя мышцы глаза;

4) блоковые — двигательные нервы, идущие от среднего мозга к некоторым мышцам глазного яблока;

5) тройничные — смешанные нервы, отходящие (как и все последующие) от продолговатого мозга, иннервируют многие мышцы, железы и участки кожи головы, а также слизистую оболочку носовой и ротовой полостей;

6) отводящие — двигательные нервы, иннервирующие некоторые мышцы глаза;

7) лицевые — двигательные нервы, идущие к некоторым наружным

мышцам головы;

8) слуховые — чувствующие нервы, передающие раздражения, воспринятые органами слуха и равновесия, в продолговатый мозг;

9) языкоглоточные — смешанные нервы, которые иннервируют часть слизистой оболочки ротовой и глоточной полостей и органа слуха, а также мышцы глотки и языка;

10) блуждающие — смешанные нервы, которые связаны анастомозами с рядом головных нервов и участвуют в образовании нервных сплетений сердца и некоторых других органов. У низших позвоночных иннервируют жаберные дуги (кроме первой) и органы боковой линии, а у высших — кожу задней части головы, часть глотки, щитовидную железу, дыхательные пути и легкие, печень, переднюю часть кишечника, почки и некоторые другие органы;

11) добавочные — двигательные нервы, свойственные только высшим позвоночным, иннервируют преимущественно мышцы шеи;

12) подъязычные — в основном двигательные нервы, но содержат также и чувствительные волокна, иннервируют мышцы языка и подъязычного аппарата.

Спинной мозг позвоночных животных в течение всей жизни сохраняет трубчатое строение. Он состоит из расположенного внутри серого и снаружи белого мозгового вещества. В сером веществе находится большое количество нервных клеток и нервных волокон, не одетых миелиновыми оболочками. Белое вещество образовано проходящими вдоль отростками нервных клеток — нейритами, покрытыми изолирующими их миелиновыми оболочками.

Периферическая нервная система позвоночных представляет сложную систему нервов, отходящих от головного и спинного мозга к различным органам тела. Нервы состоят из многих нервных волокон, являющихся отростками нервных клеток мозга и нервных узлов — ганглиев. Нервные волокна обычно одеты миелиновыми оболочками. Различают три категории нервов:

1) чувствующие нервы проводят раздражения, получаемые из внешней среды или от внутренних органов, к нервным клеткам мозга. По ним нервные импульсы идут по отношению к мозгу центростремительно;

2) двигательные нервы передают нервные импульсы центробежно от мозга к мускулам и другим органам, вызывая реакцию соответственно их функциям: сокращение мышц, секрецию желез и др.;

3) смешанные (чувствующе-двигательные) нервы состоят из чувствующих и двигательных нервных волокон. Эта группа нервов наиболее многочисленна.

От спинного мозга нервы отходят метамерно, попарно. Они начинаются двумя корешками: спинным — чувствующим и брюшным — двигательным. Эти корешки вскоре сливаются в единый спинномозговой нерв, который вновь разветвляется, исключение составляют миноги, у которых корешки спинномозговых нервов не сливаются.

Вегетативная нервная система осуществляет регуляцию работы

внутренних органов животного — биение сердца, перистальтику кишечника, секрецию желез и др. Деятельность вегетативной нервной системы имеет некоторую степень автономности, но все же контролируется центральной нервной системой. Вегетативная нервная система состоит из следующих элементов: скоплений нервных клеток в сером веществе головного и спинного мозга, образующих в нем особые центры; нервных волокон, идущих к нервным узлам, расположенным по бокам позвоночника, в полости тела и во внутренних органах; нервных волокон, идущих от нервных узлов к иннервируемому органу. Таким образом, нервный импульс, получаемый органом через вегетативную систему, обуславливается деятельностью и центральной нервной системы.

Органы чувств в связи с активной жизнью позвоночных обычно отличаются сложностью строения и функции. Глаза позвоночных имеют форму бокала, внутренняя полость которого заполнена студенистым стекловидным телом. Снаружи глаз прикрыт прозрачной роговицей. Между краями бокала расположен круглый или линзообразный хрусталик. Его форма у наземных позвоночных может меняться, это изменяет фокусное расстояние линзы хрусталика и обуславливает аккомодацию глаза. У рыб аккомодация достигается путем перемещения хрусталика. Стенки глазного бокала состоят из трех слоев (оболочек):

- 1) наружной сосудистой, богатой кровеносными сосудами;
- 2) средней пигментной, служащей для световой изоляции глаза;
- 3) внутренней — сетчатки, клетки которой (палочки и колбочки) способны воспринимать световые и цветовые раздражения. Спереди сосудистая оболочка образует радужину, ограничивающую отверстие зрачка. Снаружи глазной бокал одет прочной защитной капсулой — склерой.

Слуховые органы позвоночных животных и связанные с ними органы равновесия имеют различное строение. В передней части головы расположена непарная (у круглоротых) или парная (у всех остальных позвоночных) обонятельная полость, открывающаяся наружу ноздрями. У позвоночных, дышащих легкими, обонятельные полости соединяются с ротовой полостью внутренними ноздрями — хоанами, что позволяет им дышать, не раскрывая рта. В коже позвоночных имеются рецепторы осязания, восприятия температуры, давления и иных раздражений внешней среды. Имеются также рецепторы, воспринимающие раздражения внутренней среды.

Органы пищеварения имеют различное строение. Обычно пищеварительный тракт дифференцирован на ротовую полость, глотку, пищевод, желудок и кишечник. Имеются пищеварительные железы — печень, поджелудочная железа и др.

Органы дыхания. Круглоротые и рыбы, а также личинки земноводных дышат жабрами, взрослые же земноводные, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие — легкими. В газообмене низших позвоночных большое значение имеет также кожное дыхание. Жабры водных позвоночных

— пластинчатые выросты стенок жаберных щелей, в виде тонких жаберных лепестков, с богатой сетью кровеносных сосудов. Легкие позвоночных возникают в онтогенезе как парные выросты брюшной стороны глотки. У земноводных они имеют вид тонкостенных мешков со складчатыми стенками, у пресмыкающихся также мешкообразны, но внутри разделены многочисленными перегородками и складками, у птиц имеют губчатое строение. У млекопитающих конечные разветвления бронхов оканчиваются в легких мельчайшими пузырьками — альвеолами. Стенки легких всех видов пронизаны сетью кровеносных капилляров. Воздух поступает к легким через ноздри в глотку, где начинается дыхательное горло — трахея, которая в грудной полости делится на два бронха, идущих к легким.

Кровеносная система замкнутая. Она состоит из сердца, артериальных сосудов, несущих кровь от сердца к различным органам, венозных сосудов, по которым кровь возвращается в сердце, и капилляров — мельчайших сосудов, соединяющих окончания разветвлений артерий и вен. Кровь позвоночных представляет собой бесцветную вязкую жидкость — плазму, в которой взвешены красные и белые кровяные клетки. У круглоротых, рыб и личинок земноводных, дышащих жабрами, один круг кровообращения: от сердца венозная кровь идет к жабрам, где окисляется и освобождается от углекислого газа, а затем разносится артериальными сосудами по всему телу, возвращаясь в сердце по системе венозных сосудов. Сердце у этих животных имеет две камеры: предсердие и желудочек. У взрослых земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих в связи с переходом к легочному дыханию два круга кровообращения. Соответственно в сердце имеются два предсердия. Малый круг образован легочными артериями, несущими венозную кровь от сердца к легким, и легочными венами, возвращающими окисленную кровь в левое предсердие. По артериям большого круга кровообращения обогащенная кислородом кровь разносится от сердца по всему телу, где отдает кислород и растворенные в ней питательные вещества тканям и органам и поглощает углекислый газ и продукты распада организма. В сердце (в правое предсердие) кровь возвращается по венозным сосудам. У всех позвоночных вены, несущие кровь от кишечника, входят в печень, где разветвляются в сложную систему капилляров, образуя воротную систему печени. Воротная система почек хорошо развита у рыб и слабо — у наземных позвоночных.

Сердце земноводных и большей части пресмыкающихся трехкамерное: оно имеет два предсердия и один желудочек. В желудочке происходит частичное смешение венозной крови, поступающей из правого предсердия с артериальной кровью, втекающей из левого предсердия.

У птиц и зверей сердце состоит из четырех камер: двух предсердий и двух желудочков. Этим устраняется смешение венозной и артериальной крови.

Органы выделения — почки. Строение почек и протекающие в них процессы отличаются у представителей разных групп животных и изменяются в процессе онтогенеза. У зародышей рыб и земноводных сначала

закладываются головные почки, имеющие характер метанефридиев. Они образованы канальцами, открывающимися одним концом, несущим воронку с мерцательным эпителием, в полость тела, а другим — в общий выводной проток. Близ воронки стенки канальца имеют утолщение, в котором кровеносные капилляры образуют сосудистый клубочек. Через воронки канальцев головных почек из полости тела удаляются излишки полостной жидкости с растворенными в ней продуктами азотистого распада. Часть же влаги и удаляемых из организма веществ фильтруется через стенки канальцев из крови сосудистого клубочка.

По мере развития зародышей рыб и земноводных головные почки сменяются туловищными почками. Последние располагаются позади головных, которые постепенно атрофируются. Они имеют более сложное строение, чем головные почки. В них как излишняя для организма вода, так и продукты распада выделяются из крови в особых боуменовых капсулах, имеющих вид округлых полых телец, в которые глубоко впячивается часть стенки. В этом впячивании находятся клубочки тонких сосудов, которые выделяют влагу и продукты распада в полость капсулы, откуда они стекают по коротким протокам в выводной канал почки.

С возрастом зародыша рыб и земноводных меняются также выводные протоки почек. Эмбриональные выводные протоки головных почек расщепляются вдоль на два канала: мюллеров и вольфов. Вольфов канал становится мочеточником первичной почки, тогда как мюллеров проток у самцов редуцируется, а у самок выполняет функцию яйцевода. У самцов вольфов канал выполняет также функцию семяпровода.

У пресмыкающихся, птиц и млекопитающих при эмбриональном развитии туловищные почки заменяются более сложного строения тазовыми почками, лежащими в полости таза. В них мочевые канальцы начинаются мальпигиевыми тельцами — боуменовыми капсулами с лежащими в их впячиваниях сосудистыми клубочками. Мочеточники тазовых почек представляют собой новообразование.

Органы размножения. Почти все позвоночные животные раздельнополы. Лишь среди круглоротых и рыб имеется небольшое число гермафродитных видов. Половые железы — семенники у самцов и яичники у самок — обычно парные. У круглоротых половые клетки из половых желез попадают в полость тела, откуда выводятся через особые поры в стенках тела у мочевого отверстия. У других позвоночных развиты специальные протоки, выводящие половые продукты наружу. Нередко они дифференцированы на ряд отделов.

Различия в особенностях строения, характере размножения и развития эмбрионов, а также путей эволюции челюстноротых позвоночных позволяют разделить их на две группы: Anamnia и Amniota.

К Anamnia принадлежат рыбы и земноводные, т. е. животные, проводящие всю жизнь или личиночную стадию развития в воде. У подавляющего большинства видов этой группы наблюдается наружное оплодотворение яиц в водной среде. Самки мечут яйца в воду, а самцы

поливают их семенной жидкостью. Развитие эмбриона проходит в воде без образования специальных зародышевых оболочек — амниона и аллантоиса. Животные, относящиеся к этой группе, имеют слизистую кожу и дышат всю жизнь или на стадии личинок жабрами. Органами выделения у взрослых особей служат туловищные почки.

Группа Amniota включает наземных позвоночных животных — пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. У них оплодотворение яиц происходит в половых органах самки (внутреннее). При развитии зародыш образует зародышевую оболочку — амнион, окружающую эмбрион (отсюда название группы). Между амнионом и зародышем находится околоплодная жидкость. Из заднего отдела кишечника эмбриона развивается вторая зародышевая оболочка — аллантоис, в котором накапливаются мочевые выделения зародыша. Наружная стенка аллантоиса, богатая кровеносными сосудами, выполняет дыхательную функцию. У животных этой группы кожа не выделяет слизи и наружные слои ее эпидермиса подвергаются ороговению. Дыхание на всех стадиях развития легочное. Почки тазовые.