**Сравнительная анатомия**

Анатомия сравнительная, называемая также сравнительной морфологией, – это изучение закономерностей строения и развития органов путем сопоставления различных видов живых существ. Данные сравнительной анатомии – традиционная основа биологической классификации. Под морфологией понимают как строение организмов, так и науку о нем. Речь идет и о внешних признаках, но гораздо интереснее и важнее внутренние особенности. Внутренние структуры более многочисленны, а их функции и взаимоотношения существеннее и разнообразнее. Слово «анатомия» греческого происхождения: приставка ana с корнем tom означает «разрезание». Первоначально этот термин употребляли только в отношении человеческого тела, но сейчас под ним понимают раздел морфологии, занимающийся изучением любых организмов на уровне органов и их систем.

Все организмы образуют естественные группы со сходными анатомическими признаками входящих в них особей. Крупные группы последовательно делятся на более мелкие, представители которых обладают все большим количеством общих черт. Давно известно, что организмы сходного анатомического строения близки и по своему эмбриональному развитию. Однако иногда даже существенно различающиеся виды, например черепахи и птицы, на ранних стадиях индивидуального развития почти неразличимы. Эмбриология и анатомия организмов настолько тесно коррелируют между собой, что таксономисты (специалисты в области классификации) при разработке схем распределения видов по отрядам и семействам в равной степени используют данные обеих этих наук. Такая корреляция неудивительна, поскольку анатомическое строение – конечный результат эмбрионального развития.

Сравнительная анатомия и эмбриология служат также основой изучения эволюционных родословных. Организмы, которые произошли от общего предка, не только сходны по эмбриональному развитию, но и последовательно проходят в нем стадии, повторяющие – правда, не с абсолютной точностью, но по общим анатомическим особенностям – развитие этого предка. В результате сравнительная анатомия крайне важна для понимания эволюции и эмбриологии. Сравнительная физиология также уходит своими корнями в сравнительную анатомию и тесно связана с ней. Физиология представляет собой изучение функций анатомических структур; чем сильнее их сходство, тем ближе они по своей физиологии. Под анатомией обычно понимают изучение достаточно крупных структур, видных невооруженным глазом. Микроскопическую анатомию принято называть гистологией – это изучение тканей и их микроструктур, в частности клеток.

Сравнительная анатомия требует вскрытия (препарирования) организмов и имеет дело прежде всего с их макроскопическим строением. Хотя она изучает структуры, для понимания связей между ними привлекаются физиологические данные. Так, у высших животных различают десять физиологических систем, деятельность каждой из которых зависит от одного или более органов. Ниже эти системы рассматриваются последовательно для животных разных групп. В первую очередь сравниваются внешние особенности, а именно кожа и ее образования. Кожа – это своего рода «мастер на все руки», выполняющий самые разнообразные функции; к тому же она образует наружную поверхность тела, потому во многом доступна наблюдению без вскрытия. Следующая система – скелет. У моллюсков, членистоногих и некоторых панцирных позвоночных он может быть как наружным, так и внутренним. Третьей системой является мускулатура, которая обеспечивает движения скелета. На четвертое место поставлена нервная система, поскольку именно она управляет работой мускулатуры. Три следующие системы – пищеварительная, сердечно-сосудистая и дыхательная. Все они размещены в полости тела и так тесно связаны между собой, что некоторые органы функционируют одновременно в двух из них или даже во всех трех. Выделительная и репродуктивная системы у позвоночных также используют некоторые общие структуры; они помещены на 8-е и 9-е места. Наконец, дается сравнительный анализ желез внутренней секреции, образующих эндокринную систему. Сравнение других желез, например кожных, проводится по мере рассмотрения органов, при которых они размещены.

**Принципы сравнительной анатомии**

При сравнении структур животных полезно учитывать некоторые общие принципы анатомии. Среди них особенно важными считаются следующие: симметрия, цефализация, сегментация, гомология и аналогия.

Симметрией называют особенности расположения частей тела по отношению к какой-либо точке или оси. В биологии различают два основных типа симметрии – радиальную и двустороннюю (билатеральную). У радиально симметричных животных, например кишечнополостных и иглокожих, сходные части тела расположены вокруг центра, как спицы в колесе. Такие организмы малоподвижны или вообще прикреплены к дну, а питаются взвешенными в воде пищевыми объектами.

При двусторонней симметрии ее плоскость проходит вдоль тела и делит его на зеркально подобные правую и левую части. Дорсальная (верхняя, или спинная) и вентральная (нижняя, или брюшная) стороны у двусторонне-симметричного животного всегда четко различаются (впрочем, то же самое справедливо и для форм с радиальной симметрией).

Цефализацией называется доминирование головного конца тела над хвостовым. Головной конец обычно утолщен, расположен спереди у движущегося животного и часто определяет направление его движения. Последнему способствуют почти всегда присутствующие на голове органы чувств: глаза, щупальца, уши и т.п. С ней связаны также мозг, ротовое отверстие, а нередко и присущие животному средства нападения и защиты (хорошо известное исключение составляют пчелы). Кроме того, показано, что физиологические процессы (обмен веществ) протекают здесь интенсивнее, чем в остальных частях организма. Как правило, обособление головы сопровождается присутствием на противоположном конце тела хвоста. У позвоночных хвост исходно был органом передвижения в воде, но в ходе эволюции он стал использоваться и другими способами.

Сегментация характерна для трех типов животных: кольчатых червей, членистоногих и хордовых. В принципе тела этих двусторонне-симметричных животных состоят из ряда сходных между собой частей – сегментов, или сомитов. Впрочем, хотя отдельные кольца земляного червя почти идентичны друг другу, даже между ними имеются различия. Сегментация может быть не только внешней, но и внутренней. В этом случае системы органов внутри тела разделены на сходные между собой части, расположенные рядами в соответствии с внешне заметными границами между сомитами. Сегментация хордовых, по-видимому, генетически не связана с наблюдаемой у червей и членистоногих, а возникла в ходе эволюции независимо. Двусторонняя симметрия, цефализация и сегментация характерны для животных, быстро передвигающихся в воде, на суше и в воздухе.

Гомология и аналогия. Гомологичные органы животных имеют одно и то же эволюционное происхождение независимо от выполняемой у данного вида функции. Это, например, руки человека и крылья птиц или хвосты рыб и обезьян, которые одинаковы по происхождению, но используются по-разному.

Аналогичные структуры сходны по выполняемым функциям, но имеют разное эволюционное происхождение. Это, например, крылья насекомых и птиц или ноги пауков и лошадей.

Органы могут быть гомологичными и аналогичными одновременно, если у них одинаковые генетические источники и близкие функции, но расположены они в разных сегментах. Таковы, например, различные пары ног насекомых и ракообразных. В этих случаях говорят о сериальной гомологии (гомодинамии), поскольку сходные структуры образуют ряды (серии).

Когда аналогичные органы, развившиеся из несхожих предшествующих структур, обнаруживают заметную близость строения, говорят об их параллельном, или конвергентном, развитии. Закон конвергенции утверждает, что органы, выполняющие одинаковые функции и используемые одинаковым способом, становятся в ходе эволюции морфологически сходными, какими бы различными они ни были в начале. Один из наиболее замечательных примеров конвергенции – глаза кальмаров и осьминогов, с одной стороны, и позвоночных животных – с другой. Эти органы возникли из совершенно разных зачатков, но приобрели значительное сходство благодаря идентичности функции.

**Классификация животных**

Прежде чем излагать результаты анатомического сравнения систем органов, полезно вкратце охарактеризовать главные группы животных, сделав упор на существующих между ними различиях. Эти группы называются типами; эволюционный ряд от самых примитивных до наиболее эволюционно продвинутых из них можно представить следующим образом: Porifera, Mesozoa, Cnidaria (Coelenterata), Ctenophora, Platyhelminthes, Nemertinea, Acanthocephala, Aschelminthes, Entoprocta, Bryozoa, Phoronidea, Brachiopoda, Mollusca, Sipunculoidea, Echiuroidea, Annelida, Arthropoda, Chaetognatha, Echinodermata, Hemichordata и Chordata.

При обсуждении сравнительной анатомии необязательно и даже нежелательно сопоставлять строение всех представителей типов. Необходимо рассмотреть лишь типы, обладающие важнейшими для понимания эволюции анатомическими особенностями. Поскольку на первом месте среди объектов сравнительной анатомии традиционно стоят позвоночные животные, в составе этой группы будут кратко охарактеризованы все составляющие ее классы.

Губки (Porifera) считаются наиболее примитивными среди многоклеточных животных и разделяются на 3 класса в соответствии с особенностями образующего их скелет материала. У известковых губок это спикулы из карбоната кальция; у обыкновенных губок – упругие, гибкие волокна спонгина, близкого по химическому составу к рогу; у стеклянных губок – тонкая сеть кремневых игл, напоминающих стекло.

К кишечнополостным, или стрекающим (Coelenterata, или Cnidaria), относятся гидроидные полипы, медузы, актинии и кораллы. Тело этих преимущественно морских животных состоит всего из двух слоев клеток, эктодермы (наружного листка) и энтодермы (внутреннего листка), окружающих полость тела, которая называется кишечной, с единственным – ротовым – отверстием. Важная особенность группы – радиальная симметрия.

Гребневики (Ctenophora) – морские животные, несколько напоминающие медуз. Их значение для сравнительной анатомии невелико, если не считать того, что это самая примитивная группа, имеющая настоящий третий (средний) зародышевый листок – мезодерму. Таким образом, все животные выше уровня кишечнополостных проходят в своем эмбриональном развитии стадию трех зародышевых листков.

Тип плоских червей (Platyhelminthes) включает в себя планарий, трематод, ленточных глистов и т.п. Все они, действительно, плоскотелые и, подобно кишечнополостным, лишены анального отверстия: непереваренные остатки пищи «отрыгиваются» через рот. У этих животных уже заметно начало формирования головного мозга (цефализация).

Первичнополостные (круглые) черви (Aschelminthes) – это червеобразные формы с полостью тела, называемой псевдоцелем. Они имеют как рот, так и анальное отверстие, соединенные простым прямым кишечником. Среди них много паразитов. Некоторые зоологи считают перечисленные ниже классы самостоятельными типами: коловратки (Rotifera), брюхоресничные (Gastrotricha), киноринхи (Kinorhyncha), приапулиды (Priapulida), нематоды (Nematoda) и волосатики (Nematomorpha).

Тип моллюсков (Mollusca) включает улиток, двустворок, кальмаров и других т.н. мягкотелых животных. Обычно они защищены раковиной, выделяемой эктодермальным слоем ткани. Все эти животные снабжены полным набором перечисленных выше систем органов и отличаются весьма высоким уровнем организации.

К кольчатым червям (Annelida) относятся сегментированные червеобразные формы. Тип членистоногих (Arthropoda) включает животных с наружным скелетом и суставными конечностями, в том числе ракообразных, многоножек, насекомых и паукообразных. Оба эти типа высокоорганизованы и во многом сравнимы с позвоночными.

Полухордовые (Hemichordata), иногда рассматриваемые как подтип хордовых, – это червеобразные животные, живущие на морском дне.

Тип хордовых (Chordata) состоит из следующих подтипов: личиночнохордовые (Urochordata), головохордовые (Cephalochordata) и позвоночные (Vertebrata). Для типа в целом характерны три главные особенности: присутствие, по крайней мере у личинок, хрящевого стержня, проходящего вдоль спинной стороны тела и называемого хордой; находящаяся над ним трубчатая центральная нервная система и, наконец, жаберные щели, соединяющие глотку с левой и правой поверхностями тела позади головы. У позвоночных хорда замещена позвоночником, состоящим из хряща у низших рыб и из кости у эволюционно более продвинутых групп.

Личиночнохордовых называют иначе оболочниками. Этот подтип объединяет несколько сотен видов – от прикрепленных к дну асцидий до свободно плавающих аппендикулярий и сальп.

Головохордовые, или бесчерепные, представлены главным образом родом Amphioxus, т.е. ланцетниками, названными так потому, что их тело заострено на головном и хвостовом концах. Они имеют многочисленные жаберные щели, хорду и расположенный над ней полый спинной мозг. Все три характерные особенности хордовых выражены здесь в самой примитивной форме, и обычно ланцетников считают близкими к предкам всей этой группы животных.

К позвоночным относятся щитковые бесчелюстные, круглоротые, пластинокожие, рыбы, амфибии, рептилии, птицы и млекопитающие. Щитковые и пластинокожие давно вымерли. Это были покрытые тяжелым панцирем рыбообразные существа, населявшие древние моря. Представленные сейчас миногами и миксинами круглоротые – это эволюционно дегенерировавшие (упростившиеся) паразиты рыб.

Для рассмотрения сравнительной анатомии рыб их удобно разделить на 3 группы: хрящевые, лопастеперые (мясистолопастные) и костные. Первые представлены в основном акулами и скатами. У них плотная кожа с плакоидными чешуями, которые коренным образом отличаются от чешуй других рыб. Скелет хрящевой; жаберные щели открываются наружу; рот располагается на нижней стороне головы; хвост снабжен неравнолопастным плавником. По своей внутренней анатомии хрящевые рыбы примитивны и неспециализированы; ни легких, ни плавательного пузыря у них нет.

Ныне живущие лопастеперые относятся к двум категориям: кистеперым (целакантам) и двоякодышащим. Кистеперые представлены сейчас одним родом Latimeria в Индийском океане у берегов Африки. Они близки к предкам земноводных, поэтому интересны с анатомической точки зрения. До нашего времени дожили три рода двоякодышащих рыб: Neoceratodus в Австралии, Protopterus в Африке и Lepidosiren в Южной Америке. Они могут дышать как жабрами, так и легкими.

Костные рыбы чрезвычайно разнообразны и многочисленны; к ним относится более 90% всех современных видов рыб. Как правило, у них есть плавательный пузырь, а скелет содержит много костной ткани. Обычно тело покрыто чешуей, но известно немало исключений. Африканские многоперы (Polypterus), осетрообразные, ильные рыбы (Amia) и панцирные щуки – дожившие до наших дней представители примитивных групп. Они интересны тем, что особенности их анатомии позволяют связать современных рыб с древними.

Земноводные, или амфибии, – это саламандры, тритоны, жабы, лягушки и безногие формы, т.н. червяги. Обычно их личинки живут в воде и дышат жабрами, наподобие рыб, а взрослые выходят на сушу и дышат при помощи легких и кожи, хотя известно немало исключений. Влажная кожа амфибий лишена чешуй, перьев и волос, только у червяг в нее погружены мелкие костные чешуйки.

Пресмыкающиеся, или рептилии,  это крокодилы, черепахи, ящерицы и змеи. Их тело покрыто чешуей. Они представляют собой остатки доминировавшей в древности группы животных, некоторые из них достигали очень крупных размеров. Впоследствии рептилии уступили место более активным млекопитающим.

Птицы очень близки к рептилиям. Правда, всем им свойственны перья, постоянная температура тела, превосходные легкие и 4-камерное сердце, а большинство пернатых может летать. Однако их анатомия еще обнаруживает множество предковых рептильных особенностей.

Млекопитающие, или звери, покрыты волосами и вскармливают детенышей молоком, которое выделяется специальными железами. Они произошли от рептилий, но, как и птицы, теплокровны и обладают 4-камерным сердцем. Их конечности развернуты вперед и подведены под туловище для более эффективной локомоции. Все млекопитающие, за исключением трех яйцекладущих родов, воспроизводят потомство путем живорождения. К этому классу относятся и люди, что повышает интерес к его изучению.

**Десять физиологических систем органов**

**Кожа и ее производные**

Наружные ткани любого животного можно назвать кожей, но, согласно представлениям сравнительной анатомии, настоящая кожа свойственна только хордовым. Она состоит из двух тканей, эпидермиса снаружи и дермы (собственно кожи, кутиса, или кориума) под ним.

Эпидермис – производное эктодермы, одного из трех исходных зародышевых листков. У позвоночных он всегда многослоен; в глубине находится ростковый слой, а снаружи роговой. Последний состоит из плоских отмерших клеток, утративших свои ядра. Он постоянно слущивается – либо в виде перхоти, как у высших позвоночных, либо сплошным слоем, как у амфибий и рептилий. Клетки рогового слоя богаты белком кератином, образующим также ногти и волосы. Он препятствует испарению через кожу влаги и благодаря своей прочности защищает ее от повреждений; особенно богаты им покровы рептилий. Ростковый, или мальпигиев, слой состоит из живых размножающихся клеток. По мере увеличения их количества они оттесняются к поверхности и становятся частью рогового слоя.

У млекопитающих между ростковым и роговым слоями выделяются еще два – зернистый и блестящий. Зернистый прилегает к ростковому и состоит из отмирающих клеток с пигментными гранулами. Блестящий слой находится под роговым и содержит мертвые клетки с прозрачными включениями. Таким образом, у млекопитающих эпидермис четырехслойный: один слой живой, один отмирающий и два мертвых.

Дерма – это толстая и относительно мягкая внутренняя ткань кожи. Она формируется из среднего зародышевого листка, мезодермы, обеспечивает питание эпидермиса, содержит нервные окончания, кровеносные сосуды, нередко богата жировыми отложениями. Здесь же располагаются основания волос и перьев, а также железы, представляющие собой впячивания эпидермиса.

Обычно кожа более или менее свободно облегает тело и отделена от лежащих под ней структур слоем рыхлой соединительной ткани – подкожной клетчаткой, содержащей много межклетников.

Членистоногие обладают наружным скелетом, образуемым клетками эктодермы. Наружный его слой периодически сбрасывается вследствие роста тела. У моллюсков мягкая и часто покрытая ресничками эктодерма обычно выделяет защитную известковую раковину. Первое в эволюционном ряду животное с настоящей кожей – ланцетник. Его эпидермис образован единственным слоем плотно упакованных кубических клеток; однако клетки дермы дегенерируют и сливаются, так что она выглядит бесструктурной, а кожа в целом – однослойной.

Рыбы. Кожа рыб содержит много слизистых желез и обычно покрыта многочисленными чешуями. Известно несколько их типов. Чешуи акул и близких к ним форм развиваются по типу зубов и называются плакоидными. Чешуи современных костных рыб образуются из внутреннего слоя кожи и бывают ктеноидными (зубчатыми, гребневидными) или циклоидными (круглыми).

Зачаток чешуи представляет собой известковое отложение в слое дермы. По мере роста его край выходит наружу сквозь эпидермис, так что чешуи налегают друг на друга подобно черепице. У некоторых рыб, например американской панцирной щуки, чешуи не налегают друг на друга, а покрывают тело, как кафельные плитки. Они называются ганоидными и увеличиваются по мере роста рыбы. На циклоидных и ганоидных чешуях сезоны интенсивного роста оставляют слои, напоминающие годичные кольца деревьев.

Земноводные. Кожа у этих животных – дополнительный орган дыхания: она мягкая, влажная и снабжена густой сетью кровеносных сосудов. В ней находится огромное количество слизистых и ядовитых желез; характерны местные скопления пигмента, создающие маскировочную окраску. Все земноводные в процессе роста сбрасывают наружный слой кожи единым пластом. По крайней мере на очень ранних стадиях развития водных личинок амфибий клетки их эктодермы несут реснички, способствующие локомоции и дыханию. В самом наружном слое кожи впервые откладывается кератин, препятствующий потере влаги путем испарения. Однако земноводные еще не достигли значительного прогресса в смысле защиты от иссушения и населяют более или менее влажные места. Кожа некоторых древних земноводных содержала крупные костные пластины.

Пресмыкающиеся. Главное свойство их кожи – способность противостоять высыханию. Она целиком покрыта чешуями, жесткая и сухая, что связано с приспособлением к жизни на суше, но бывает и эластичной, например у ящериц и змей. Кроме того, она может содержать костные пластинки, образуя панцирный покров, как у черепах или на спине и голове у крокодилов. Змеи и ящерицы сбрасывают наружный слой кожи единым пластом, а у черепах он сходит отдельными лоскутами.

Кожных желез у пресмыкающихся мало. Пахучие железы находятся у некоторых черепах на подбородке и по краям панциря, у аллигаторов и крокодилов – на задней поверхности бедер и вокруг клоаки, у ряда змей – рядом с отверстием клоаки.

Когти на пальцах впервые появляются у некоторых амфибий, но у них они не играют существенной роли. Все рептилии, имеющие конечности, кроме морских черепах, обладают хорошо развитыми когтями.

Птицы. Кожу птиц нельзя назвать прочной или плотной, но она богата жиром. Кожных желез мало, но почти всегда есть крупная сальная (копчиковая) железа над основанием хвоста. Вблизи наружного отверстия уха могут располагаться серные железы. Стопы птиц покрыты такими же чешуями, как у рептилий. Сходны по происхождению и их когти.

Клюв. Роговые покровы челюстей у черепах и птиц образованы видоизмененным наружным слоем эпидермиса. Похожий клюв был свойствен и некоторым вымершим динозаврам из класса рептилий. Среди птиц туканы сбрасывают его поверхностные роговые слои, как рептилии кожу при линьке. Клювы птиц разнообразны по форме и размерам, что связано с адаптацией к определенному способу питания. Передние конечности пернатых приспособлены для полета, поэтому задачи, обычно выполняемые кистями у других животных, перекладываются на клюв. Кроме того, животные с клювом лишены зубов. Он может быть использован как оружие, для чистки оперения, при лазании, брачном ухаживании, строительстве гнезда и т.д.

Перья – это производное чешуй рептилий и характернейшая особенность кожи птиц. Подобно чешуе, перо начинает свой рост в виде соединительнотканного выступа (сосочка) кориума. Однако он не уплощается, а вытягивается в цилиндр, который, поднимаясь над эпидермисом, расщепляется вдоль одной стороны и разворачивается, образуя по свободным краям бородки.

Существуют три главных типа перьев: контурные, пуховые и нитевидные. Контурные перья покрывают все тело и достигают наибольшего размера на крыльях и хвосте. Пуховые защищают птенцов, а у взрослых птиц образуют теплоизоляционный слой под контурными. Порошковый пух, характерный для цапель и ряда других птиц, отличается хрупкими бородками, которые рассыпаются в пудру, используемую при чистке оперения. Нитевидные перья располагаются вместе с пуховыми под контурными и могут выступать на поверхность вблизи углов рта, образуя чувствительные волоски. Например, из нитевидных перьев состоит бахромчатая борода индейки.

Типичное контурное перо включает 6 составных частей: очин, который погружен в кожу и закрепляет в ней перо; стержень, представляющий собой продолжение очина и главную ось пера; плоское опахало из соединенных друг с другом бородок; придаточное перо, отходящее вблизи места соединения стержня с очином; нижний пупок – отверстие в основании очина; верхний пупок – второе отверстие у основания придаточного пера, пропускающее воздух внутрь полого стержня и из него наружу.

Млекопитающие. У млекопитающих кожа, как правило, довольно слабо связана с телом толстым и эластичным слоем подкожной клетчатки. Она содержит многочисленные железы, например молочные, сальные, потовые и пахучие. Железы трех последних категорий могут быть весьма многочисленными.

Молочные железы, характерные для млекопитающих, – это крупные структуры, служащие для вскармливания детенышей. Обычно они расположены двумя рядами по бокам нижней стороны туловища, но могут быть сгруппированы между задними конечностями, как, например, у коров, лошадей и многих других травоядных зверей, или размещены впереди, на уровне грудной клетки, как у слонов, обезьян и человека.

Волосы представляют собой вторую уникальную особенность кожи млекопитающих. Волосяной покров отсутствует только у некоторых их водных форм, например китов и сирен (у последних развиты лицевые щетинки). У ряда зверей, например слонов и панголинов, волосы очень редкие; в зависимости от вида они варьируют по толщине – от нежного меха у бобра до длинных игл у дикобраза. Волосяной покров служит для термоизоляции и защиты от повреждений. Кроме того, волосы могут быть специализированы для выполнения особых функций; например на морде у многих зверей находятся осязательные волоски («усы»), называемые вибриссами.

Рога. У жирафов, оленей и полорогих рога представляют собой костные выросты на лобных костях черепа, покрытые кожей или ее производными. У жирафов они постоянно одеты кожей, а у оленей по мере роста ветвятся и в конце концов теряют кожную оболочку. Рога носорогов и чешуи панголинов образованы массой слившихся волос. У полорогих, например коров и антилоп, а также у американского вилорога рога покрыты кератиновыми (роговыми) чехлами, производными рогового слоя эпидермиса. У вилорога эти чехлы, а у оленей рога целиком ежегодно сбрасываются и отрастают вновь.

Когти. У млекопитающих когти достигают вершины своего развития и разнообразия. Ногти обезьян и человека и копыта крупных растительноядных зверей – это видоизмененные когти.

**Скелетная система**

Скелет поддерживает, защищает и соединяет части тела животного. Он бывает разных типов и образован различными материалами.

Беспозвоночные. Среди простейших радиолярии обладают сложным, геометрически правильным кремневым скелетом, а фораминиферы защищены известковыми раковинами своеобразной формы.

Скелеты губок могут быть построены из трех различных материалов: извести, рогоподобного белка спонгина и кремнезема. Известь и спонгин иногда комбинируются, но у стеклянных губок скелет чисто кремневый. У кишечнополостных скелет встречается редко, если не считать кораллов, у которых он образован как наружными, так и внутренними известковыми структурами. Известняки коралловых рифов – это в основном отложения скелетов отмерших кораллов. У всех примитивных групп скелет выполняет поддерживающую и защитную роль, но не используется для локомоции. Плоские и круглые черви его лишены. Некоторые кольчатые черви живут в известковых трубках, образованных их собственными выделениями. У червей разных типов встречаются щетинки, которые считаются скелетными структурами. Известковые раковины моллюсков – это в основном наружные образования; исключение составляет внутренняя раковина каракатицы. Слизни и осьминоги скелета лишены.

Для членистоногих характерен составной скелет, покрывающий снаружи все их тело, включая антенны (усики) и ноги. Он состоит из углевода хитина, а у ракообразных может содержать большие количества кальция. Хитиновый панцирь, развивающийся в эмбриогенезе из эктодермы, представляет собой мертвое образование и расти не может, поэтому, увеличиваясь в размерах, все членистоногие периодически сбрасывают наружный слой скелета (линяют). Круглые черви по мере роста также неоднократно меняют свой жесткий наружный покров, называемый кутикулой.

Позвоночные. Скелет позвоночных образован не только костями: он включает в себя хрящ и соединительную ткань, а иногда в его состав входят различные кожные образования.

У позвоночных принято выделять осевой скелет (череп, хорда, позвоночник, ребра) и скелет конечностей, включающий их пояса (плечевой и тазовый) и свободные отделы. У ланцетников есть хорда, но ни позвонков, ни конечностей нет. Змеи, безногие ящерицы и червяги лишены скелета конечностей, хотя у некоторых видов первых двух групп сохраняются их рудименты. У угрей соответствующие задним конечностям брюшные плавники исчезли. У китов и сирен никаких внешних признаков задних ног также не осталось.

Череп. По происхождению различают три категории костей черепа: замещающие хрящ, покровные (накладные, или кожные) и висцеральные. Беспозвоночные лишены структуры, сравнимой с черепом позвоночных. У полухордовых, оболочников и головохордовых никаких признаков черепа нет. У круглоротых череп хрящевой. У акул и их родичей в нем, возможно, когда-то присутствовали кости, но сейчас его коробка представляет собой единый монолит из хряща без швов между элементами. У костных рыб в черепе больше различных костей, чем у представителей любого другого класса позвоночных. У них, как и всех вышестоящих групп, центральные кости головы закладываются в хряще и замещают его, а следовательно, гомологичны хрящевому черепу акул.

Покровные кости возникают как известковые отложения в дермальном слое кожи. У некоторых древних рыб они представляли собой пластины панциря, защищающего мозг, черепно-мозговые нервы и находящиеся на голове органы чувств. У всех высших форм эти пластины мигрировали в глубину, включились в исходный хрящевой череп и образовали новые кости, тесно связанные с замещающими. Почти все наружные кости черепа происходят из дермального слоя кожи.

Висцеральные элементы черепа – производные хрящевых жаберных дуг, возникших в стенках глотки при развитии у позвоночных жабр. У рыб две первые дуги видоизменились и превратились в челюстной и подъязычный аппарат. В типичных случаях у них сохраняются еще 5 жаберных дуг, но у некоторых родов их число сократилось. У примитивной современной акулы семижаберника (Heptanchus) позади челюстной и подъязычной дуг жаберных дуг целых семь. У костных рыб челюстные хрящи облицованы многочисленными покровными костями; последние образуют также жаберные крышки, защищающие нежные жаберные лепестки. В ходе эволюции позвоночных исходные хрящи челюстей неуклонно редуцировались, пока не исчезли полностью. Если у крокодилов остаток первоначального хряща в нижней челюсти облицовывают 5 парных покровных костей, то у млекопитающих из них остается лишь одна – зубная, которая полностью формирует скелет нижней челюсти.

Череп древних амфибий содержал тяжелые покровные пластинки и был похож в этом отношении на типичный череп кистеперых рыб. У современных земноводных как накладные, так и замещающие кости сильно редуцированы. В черепе лягушек и саламандр их меньше, чем у других позвоночных с костным скелетом, причем в последней группе многие элементы остаются хрящевыми. У черепах и крокодилов кости черепа многочисленны и плотно сращены между собой. У ящериц и змей они относительно невелики, причем наружные элементы разделены широкими промежутками, как у лягушек или жаб. У змей правая и левая ветви нижней челюсти весьма свободно соединены между собой и с черепной коробкой эластичными связками, что позволяет этим рептилиям заглатывать относительно крупную добычу. У птиц кости черепа тонкие, но очень твердые; у взрослых особей они срослись настолько полно, что несколько швов исчезли. Очень велики глазничные впадины; крыша относительно огромной мозговой коробки образована тонкими покровными костями; легкие челюсти покрыты роговыми чехлами. У млекопитающих череп тяжелый и включает мощные челюсти с зубами. Остатки хрящевых челюстей переместились в среднее ухо и образовали его косточки – молоточек и наковальню.

У птиц и рептилий череп причленяется к позвоночнику при помощи одного своего мыщелка (суставного бугорка). У современных амфибий и всех млекопитающих для этого используются два мыщелка, расположенные по бокам от спинного мозга.

Позвоночник, или позвоночный столб, есть у всех хордовых, за исключением бесчерепных и оболочников. В эмбриональном развитии ему всегда предшествует хорда, которая сохраняется пожизненно у ланцетника и круглоротых. У рыб она окружается позвонками (у акул и их ближайших родственников – хрящевыми) и выглядит четковидной. У млекопитающих сохраняются лишь рудименты хорды в межпозвоночных дисках. Хорда не преобразуется в позвонки, а заменяется ими. Они возникают в ходе эмбрионального развития как изогнутые пластинки, постепенно окружающие хорду кольцами и по мере роста почти полностью ее вытесняющие.

В типичном позвоночнике различают 5 отделов: шейный, грудной (соответствующий грудной клетке), поясничный, крестцовый и хвостовой.

Число шейных позвонков сильно варьирует в зависимости от группы животных. У современных амфибий такой позвонок только один. У мелких птиц позвонков может быть всего 5, а у лебедей – до 25. У мезозойской морской рептилии плезиозавра было 72 шейных позвонка. У млекопитающих их почти всегда 7; исключение составляют ленивцы (от 6 до 9). У китообразных и ламантинов шейные позвонки частично слиты и укорочены в соответствии с укорочением шеи (по мнению ряда специалистов, у ламантинов их всего 6). Первый шейный позвонок называется атлантом. У млекопитающих и амфибий на нем две суставные поверхности, в которые входят затылочные мыщелки. У млекопитающих второй шейный позвонок (эпистрофей) образует ось, на которой вращаются атлант и череп.

К грудным позвонкам обычно присоединены ребра. У птиц их около пяти, у млекопитающих 12 или 13; у змей очень много. Тела этих позвонков обычно малы, а остистые отростки их верхних дуг длинные и наклонены назад.

Поясничных позвонков обычно от 5 до 8; у большинства рептилий и всех птиц и млекопитающих они не несут ребер. Остистые и поперечные отростки поясничных позвонков очень мощные и, как правило, направлены вперед. У змей и многих рыб ребра причленены ко всем туловищным позвонкам, и границу между грудным и поясничным отделами провести трудно. У птиц поясничные позвонки слиты с крестцовыми, образуя сложный крестец, что делает их спину более жесткой, чем у других позвоночных, исключая черепах, у которых грудной, поясничный и крестцовый отделы соединены с панцирем.

Число крестцовых позвонков варьирует от одного у амфибий до 13 у птиц.

Строение хвостового отдела тоже весьма разнообразно; у лягушек, птиц, человекообразных обезьян и человека он содержит всего несколько частично или полностью слившихся позвонков, а у некоторых акул – до двухсот. Ближе к концу хвоста позвонки утрачивают дуги и представлены одними телами.

Ребра впервые появляются у акул в виде маленьких хрящевых отростков в соединительной ткани между мышечными сегментами. У костных рыб они костные и гомологичны гемальным дугам, расположенным снизу на хвостовых позвонках. У четвероногих животных такие ребра «рыбьего» типа, называемые нижними, замещаются верхними и используются при дыхании. Они закладываются в тех же самых соединительнотканных перегородках между мышечными блоками, что и у рыб, но располагаются в стенке тела выше.

Скелет конечностей. Конечности четвероногих развились из парных плавников кистеперых рыб, в скелете которых были элементы, гомологичные костям плечевого и тазового пояса, а также передних и задних ног.

Первоначально в плечевом поясе было по крайней мере пять отдельных окостенений, однако у современных животных их обычно всего три: лопатка, ключица и коракоид. Почти у всех млекопитающих коракоид редуцирован, прирос к лопатке или вообще отсутствует. У некоторых зверей лопатка остается единственным функциональным элементом плечевого пояса.

Тазовый пояс включает три кости: подвздошную, седалищную и лобковую. У птиц и млекопитающих они полностью слились между собой, в последнем случае образовав т.н. безымянную кость. У рыб, змей, китов и сирен тазовый пояс не прикреплен к позвоночнику, в котором поэтому нет типичных крестцовых позвонков. У некоторых животных как плечевой, так и тазовый пояс включают в себя добавочные кости.

Кости передней свободной конечности у четвероногих в принципе такие же, что и в задней, но называются по-другому. В передней конечности, если считать от туловища, сначала идет плечевая кость, за ней лучевая и локтевая кости, затем запястные, пястные и фаланги пальцев. В задней конечности им соответствуют бедренная, затем большая и малая берцовые, предплюсневые, плюсневые кости и фаланги пальцев. Исходное число пальцев – по 5 на каждой конечности. У амфибий на передних лапах всего по 4 пальца. У птиц передние конечности преобразованы в крылья; кости запястья, пясти и пальцев сокращены в количестве и частично сращены между собой, на ногах утрачен пятый палец. У лошадей остался только средний палец. Коровы и их ближайшие родственники опираются на третий и четвертый пальцы, а остальные утрачены или редуцированы. Копытные животные передвигаются на кончиках пальцев и называются фалангоходящими. Кошки и многие другие звери при ходьбе опираются на всю поверхность пальцев и относятся к пальцеходящему типу. Медведи и человек при движении прижимают к грунту всю подошву и называются стопоходящими.

Наружный скелет. У позвоночных всех классов так или иначе представлен наружный скелет. Головные пластины у щитковых (вымерших бесчелюстных), древних рыб и амфибий, так же как чешуи, перья и волосы высших четвероногих, представляют собой кожные образования. Таков же по происхождению панцирь черепах – высоко специализированное скелетное образование. Их кожные костные пластинки (остеодермы) приблизились к позвонкам и ребрам и слились с ними. Примечательно то, что плечевой и тазовый пояса параллельно этому сместились внутрь грудной клетки. В гребне на спине у крокодилов и панцире броненосцев находятся костные пластинки того же происхождения, что и панцирь черепах.

**Мышечная система.**

Главная функция мышечной системы – приводить в движение части скелета; соответствующие мышцы называются скелетными. Однако существуют и другие их типы и функции. Сокращаясь, мускулы создают тянущее усилие, толкать они не могут. При этом они становятся толще и короче, но объем их заметно не меняется. Работа мышц управляется нервной системой и может быть произвольной или непроизвольной. Скелетная мускулатура относится к произвольному типу.

Типы мышц. У позвоночных различают три категории мышечной ткани: поперечнополосатую, сердечную и гладкую.

Поперечнополосатые мышцы, образующие основную по массе ткань организма, действуют произвольно.

Они связаны со скелетом, сокращаются с большой скоростью и силой, но при продолжительной работе всегда утомляются и требуют отдыха. По своей природе они сегментарные, а по цвету могут быть красными, как говядина, или светлыми («белыми»), как у рыб и в «грудке» у кур. Их волокна многоядерны и собраны в пучки, окруженные соединительнотканной пленкой, называемой перимизием.

Гладкие мышцы не прикреплены к скелету; они располагаются в стенках кровеносных сосудов, пищеварительного тракта и в дермальном слое кожи. Эти мышцы лишены поперечных полос, сокращаются непроизвольно, медленно и слабо, но зато не знают усталости. Клетки их одноядерные и не сгруппированы в пучки, окруженные перимизием. В этом отношении они напоминают мышечные клетки низших беспозвоночных.

Сердечная мышца (миокард) образована клетками, развивающимися из той же самой эмбриональной ткани, что и гладкомышечные клетки кровеносных сосудов, но здесь они многоядерны, красного цвета и способны быстро и сильно сокращаться. У низших позвоночных они несколько вытянуты, а у высших широки и соединены перемычками в узкопетлистую сеть.

Беспозвоночные. Трудно сказать, когда возникла мускулатура в ходе эволюции животного царства. В клетках простейших, губок и кишечнополостных встречаются сократительные волокна, но специализированные мышечные клетки появляются лишь у плоских и круглых червей. У всех беспозвоночных до уровня моллюсков они лишены поперечной исчерченности и напоминают клетки гладкой мускулатуры позвоночных. Сокращаются они не очень сильно и всегда относительно медленно. Исключение здесь составляют моллюски: мышцы-замыкатели у двустворок могут рассматриваться как скелетные. Развитая мускулатура присуща кольчатым червям, особенно земляным. В стенке их тела находятся кольцевые мышцы, которые уменьшают его диаметр, и продольные, его укорачивающие. Здесь же находятся микроскопические мышцы (в каждом сегменте тела их 4 пары), двигающие щетинками и способные вонзать их в почву. Земляной червь ползет характерным для него способом за счет сокращений всех трех категорий мышц – кольцевых, продольных и микроскопических.

Превосходная поперечнополосатая мускулатура, способная к быстрому и мощному сокращению, характерна для членистоногих. Летательные мышцы у некоторых насекомых – наиболее быстродействующие из всех известных: они превосходят в этом смысле даже аналогичные мышцы колибри. Интересно отметить, что скелетная мускулатура членистоногих управляет движениями наружного скелета, находясь внутри него, под его защитой.

Позвоночные. Мышцы позвоночных можно разделить на пять групп в зависимости от эмбрионального происхождения: сегментарные (скелетные), висцеральные, глазные, кожные и мускулатуру бранхиомеров.

Сегментарные мышцы никогда не пересекают среднюю линию брюха; они расположены налегающими друг на друга пластами по бокам тела в соответствии с исходными сегментами, или сомитами, эмбриона. Из этих осевых блоков развивается и мускулатура конечностей.

У ланцетников, круглоротых и рыб сегментарные мышцы остаются в своем исходном и наиболее элементарном состоянии. В плавниках рыб они устроены просто и состоят в основном из поднимателей и опускателей. В конечностях четвероногих они многочисленны и разнообразны по функциям. Сегментарные мышцы прикрепляются к костям скелета либо непосредственно, либо при помощи сухожилий (тяжей соединительной ткани).

Висцеральные мышцы, действующие непроизвольно и лишенные поперечных полос, располагаются прежде всего в стенках пищеварительной трубки. Они отвечают за перистальтические движения, которые проталкивают пищу в пищеварительном тракте.

В области глотки у рыб их несегментарные блоки прикрепляются к жаберным дугам и превращаются в поперечнополосатую мускулатуру бранхиомеров. У высших позвоночных они заходят на поверхность головы, становясь произвольными лицевыми и челюстными. Это замечательный пример конвергентного превращения непроизвольных гладких мышцы в произвольные поперечнополосатые в процессе их адаптации к роли скелетной мускулатуры.

Глазные мышцы. Подвижность глазных яблок обеспечивается тем, что к ним прикреплено по шесть тонких мышц. У всех позвоночных они возникают из трех парных сомитов в голове эмбриона. По своему происхождению глазные мышцы родственны сегментарным, но обычно рассматриваются отдельно по причине своей уникальности. Их работой управляют третий, четвертый и шестой черепно-мозговые нервы.

Кожные мышцы весьма своеобразны по происхождению. Когда из среднего зародышевого листка, мезодермы, возникает сегментарная мускулатура, от ее наружного края отделяются свободные клетки, утрачивающие посегментное распределение. Они формируют нечетко ограниченный слой ткани, называемый дерматомом, который полностью окружает развивающееся тело эмбриона, прилегая изнутри к эктодерме. Из него и образуется кориум вместе с расположенными в нем мышцами. Их не надо путать с теми, что вызывают, например, сгоняющее мух подрагивание кожи на плечах у лошади: такие движения кожи вызывают произвольные мышцы – производные скелетной мускулатуры, а собственно кожные мышцы непроизвольны. У птиц они прикрепляются к основаниям перьев и при сокращении поднимают их. Сходные мышцы ставят «дыбом» волосы на теле зверей. Пупырышки т.н. «гусиной кожи» у человека – тоже результат сокращения непроизвольных кожных мышц.

**Нервная система**

Для регуляции и координации деятельности всех частей тела у эволюционно продвинутых животных существует высоко специализированная нервная система. У низкоорганизованных форм она устроена относительно просто.

Беспозвоночные. У губок сенсорные («чувствительные») механизмы не локализованы в строго определенных клетках тела, т.е. настоящей нервной системы у них нет. Специализированные нервные клетки (нейроны) появляются у кишечнополостных. У гидры они формируют однородную сеть, обслуживающую все части тела. У морских звезд рот окружен нервным кольцом, от которого в каждую из пяти рук отходят нервные стволы эктодермального происхождения. У плоских и кольчатых червей в голове находится парное скопление нервных клеток, называемое ганглием (нервным узлом) и служащее примитивным мозгом. От него вдоль нижней стороны тела тянется тоже парный нервный ствол. У земляного червя его ветви объединены и образуют брюшную нервную цепочку с ганглиями. У членистоногих нервная система в принципе такая же, головной мозг увеличен и разделен на доли, брюшной нервный ствол укорочен, а некоторые из его ганглиев слиты между собой.

Позвоночные отличаются от беспозвоночных тремя важными особенностями центральной нервной системы: она занимает спинное положение, развивается из спинной эктодермы зародыша, представлена трубкой. Закладывается она как продольный желобок вдоль средней линии спины. Позже края желобка приподнимаются, загибаются друг другу навстречу и соединяются в нервную трубку. На головном конце она вздувается и образует выпячивания, которые превращаются в различные отделы головного мозга.

Структурная основа нервной системы – нейрон. Он состоит из компактного тела клетки и отходящих от него сенсорных и двигательных отростков. Сенсорные отростки, называемые дендритами, сильно ветвятся и проводят нервные импульсы в тело нейрона. По двигательным волокнам, аксонам, импульсы идут от тела нейрона к другой клетке.

Нервную систему позвоночных принято подразделять на две части – центральную и периферическую. Первая состоит из головного и спинного мозга; вторая – из черепно-мозговых (черепных) нервов, спинномозговых нервов и вегетативной нервной системы.

Головной мозг. У ланцетника расширена только полость в переднем конце нервной трубки, а головного мозга как такового нет. У всех позвоночных его подразделяют на 5 отделов: конечный, промежуточный, средний, задний и продолговатый мозг.

Основные компоненты конечного мозга – обонятельные доли, ответственные за соответствующее «чувство», и большие полушария, главный центр нервной координации. Промежуточный мозг соединяет конечный мозг со средним. От его спинной поверхности отходят париетальный орган (теменной глаз) и шишковидная железа (эпифиз), а под ним образуют перекрест зрительные нервы. Основные части среднего мозга – парные зрительные доли, особенно важные для низших позвоночных. Задний мозг образует лежащий на спинной стороне продолговатого мозга мозжечок, который отвечает за координацию движений. Все черепно-мозговые нервы после четвертого отходят по бокам продолговатого мозга спереди от места его перехода в спинной мозг.

Головной мозг акулы Squalus вытянут в длину, а его обонятельные и зрительные доли заметно выделяются. Большие полушария малы, что указывает на низкое развитие «интеллекта»; полый внутри мозжечок сравнительно велик. У всех активно плавающих (пелагических) рыб зрительные доли и мозжечок крупные, поскольку этим животным требуются хорошее зрение и тонкая координация движений. То же справедливо и для птиц. У земноводных мозжечок развит очень слабо. У саламандр зрительные доли почти незаметны, а у лягушек и жаб велики, и видят они прекрасно. Главная особенность головного мозга птиц и млекопитающих – крупные и сложно устроенные большие полушария.

Для млекопитающих характерен также крупный массивный мозжечок; его полость, свободная у низших форм позвоночных, здесь занята разветвлениями нервных волокон, образующими на разрезе своеобразный рисунок – «дерево жизни». Зрительные доли преобразованы в пару передних бугорков т.н. четверохолмия и играют в обеспечении зрения подчиненную роль. Главный его центр переместился у млекопитающих в затылочную долю больших полушарий.

Спинной мозг тянется у позвоночных от головного по позвоночному каналу, образованному верхними (невральными) дугами позвонков. По всей его длине проходят глубокая и узкая спинная и более мелкая и широкая брюшная щели. От боковых поверхностей, также на всем его протяжении, отходят парные спинномозговые нервы. Каждый начинается двумя корешками – спинным и брюшным, которые затем сливаются. Спинной корешок несет ганглий (нервный узел), на брюшном его нет. У низших позвоночных оба корешка содержат двигательные нервные волокна, а спинной, кроме того, – сенсорные. У млекопитающих спинной корешок чисто сенсорный, а брюшной – двигательный.

Количество парных спинномозговых нервов широко варьирует – от 10 у лягушек до нескольких сотен у змей. В трех местах на каждой стороне тела они соединяются между собой в сплетения: шейное, плечевое (на уровне плечевого пояса) и крестцовое (в области таза). Взаимосвязи нервов внутри сплетений слабы у рыб, более развиты у амфибий и рептилий и чрезвычайно сложны у млекопитающих.

Черепно-мозговые нервы. Типичный черепно-мозговой нерв начинается от головного мозга и выходит из черепа через небольшое отверстие. Традиционно считалось, что у рыб и амфибий таких нервов 10 пар, а у рептилий, птиц и млекопитающих – 12. Однако это обобщение требует некоторых поправок. В 1895 спереди от первого был открыт концевой (терминальный) нерв, присутствующий, как выяснилось, у всех позвоночных, кроме птиц. Его назвали нулевым, чтобы избежать путаницы в сложившейся системе нумерации.

Названия и номера черепно-мозговых нервов следующие: 0 – концевой, I – обонятельный, II – зрительный, III – глазодвигательный, IV – блоковый, V – тройничный, VI – отводящий, VII – лицевой, VIII – слуховой, IX – языкоглоточный, X – блуждающий, XI – добавочный, XII – подъязычный.

Эти нервы сериально гомологичны корешкам спинномозговых нервов, но более специализированы. Тонкий концевой нерв считается сенсорным. Обонятельный обусловливает чувствительность к запахам (у первичноводных позвоночных он реагирует на пахучие вещества, находящиеся в воде, а не в воздухе). Зрительный нерв формируется как вырост мозга и исходно представляет собой ответвление нервной трубки. На его периферическом конце располагается сетчатка глаза, от которой он передает импульсы в мозг. Третий, четвертый и шестой нервы – двигательные, управляющие глазными мышцами. Тройничный нерв, совмещающий сенсорную и двигательную функции, возникает как два отдельных нерва, объединяющихся в гассеровом (полулунном) ганглии. У рыб он делится на 4 главных ветви, идущие к различным частям головы, а у рептилий, птиц и млекопитающих – на три, поэтому и назван тройничным. Лицевой нерв, также смешанный (двигательный и сенсорный), иннервирует подъязычную дугу, челюсти и органы боковой линии на поверхности головы у рыб. По своим функциям он подобен тройничному, но расположен более поверхностно. Сенсорный слуховой нерв связан с внутренним ухом. У высших наземных позвоночных он делится на две ветви: улитковая идет к слуховым рецепторам, а преддверная – к преддверию и полукружным каналам (вестибулярному аппарату), поэтому его называют также преддверно-улитковым. Нерв в целом обслуживает слух и ориентацию в пространстве. Смешанный языкоглоточный нерв у рыб иннервирует область первой жаберной щели. У высших позвоночных его ветви идут к языку и глотке. Крупный, также сенсорно-двигательный, блуждающий нерв составляющий часть парасимпатической нервной системы, контролирует жаберную область позади первой щели и посылает крупные ветви к внутренним органам, в частности к легким и желудку. Он возник в результате объединения по крайней мере четырех спинномозговых нервов, корешки которых сместились вперед – на продолговатый мозг. В ходе эволюции от блуждающего нерва отделился двигательный добавочный нерв, ответвления которого идут в область шеи и плеч. У змей он дегенерировал. Подъязычный нерв управляет мышцами языка. Он отмечен уже у акул, но у других рыб и амфибий XI и XII нервы неизвестны.

Вегетативная (автономная) нервная система состоит в основном из парной цепочки нервных ганглиев, которая тянется вдоль спинной стороны брюшной полости. Она соединена с черепно-мозговыми нервами, с каждым спинномозговым нервом вблизи места слияния его корешков и со всеми внутренними органами. Эта действующая непроизвольно (автономно) система контролирует гладкие мышцы, сердечную мышцу, радужную оболочку и ресничную мышцу глаза, все железы, а также кожные мышцы, связанные с корнями перьев и волос.

В ее составе выделяют две противоположные по своему действию системы – парасимпатическую и симпатическую. Если какой-либо орган, управляемый этими нервами, получает стимулирующий сигнал со стороны одной из них, то другая тормозит его активность. Такой двойной нервный контроль желез, кровеносных сосудов, сердца, кишечника и внутренних мышц глаза обеспечивает гармоничное функционирование всех органов тела.

Парасимпатическая система соединена с тремя центрами – в среднем и продолговатом мозге и в крестцовой области спинного, а симпатическая – со спинномозговыми нервами вдоль всего спинного мозга от продолговатого мозга до крестцовой области. Вегетативная нервная система у всех позвоночных устроена сходно, но у высших форм она сложнее.

Органы чувств. Всем известны такие органы чувств разных животных, как антенны (усики, сяжки), уши, нос и глаза. Существует и много других – щетинки, статоцисты, сенсорные тельца, хеморецепторные (вкусовые) почки и т.д. У позвоночных обычно различают пять чувств: зрение, слух, вкус, обоняние и осязание; однако у них есть еще чувство равновесия (положения тела в пространстве) и соответствующий орган, представленный тремя полукружными каналами внутреннего уха и необычайно важный, например, для птиц и рыб. У ямкоголовых змей перед каждым глазом находится небольшое углубление, где расположен терморецепторный орган, воспринимающий на расстоянии тепло. Выделяют и т.н. общие (т.е. не связанные со специальными органами) ощущения: жажду, голод, холод, боль, давление, мышечное и сухожильное чувства.

В типичных случаях сенсорные импульсы достигают центральной нервной системы либо по черепно-мозговым нервам, либо по спинным корешкам спинномозговых нервов, а от внутренних органов – по волокнам автономной нервной системы. Органы боковой линии, представленные особыми каналами в коже на голове и туловище у рыб, хорошо заметны еще у личинок амфибий и их водных форм, но у всех наземных позвоночных они бесследно исчезли. Органы химического чувства – обоняния и вкуса – не всегда легко различимы у водных позвоночных, но, как правило, расположены во рту и носовой полости у наземных. У насекомых они находятся в антеннах, а у некоторых рыб – на коже.

Глаза. У низших беспозвоночных это могут быть всего лишь слегка специализированные пигментные пятна. У пауков на вершине головы обычно расположено 8 простых глаз. У многоножек простые глаза образуют два скопления по бокам головы. Для раков, лангустов и крабов характерны два сложных глаза, состоящие из большого количества маленьких «глазков». Насекомые обычно обладают тремя простыми и двумя сложными глазами, но у многих мелких форм простые глаза отсутствуют. У головоногих моллюсков и позвоночных глаза, несмотря на высокую специализацию, поражают своим сходством. Они возникают из совершенно различных эмбриональных зачатков, но в окончательном виде устроены почти идентично, вплоть до уровня век, зрачков, радужных оболочек, хрусталиков, жидких сред и сетчаток, содержащих палочки и колбочки; правда, зрительные нервы уже далеко не одинаковы. Это поразительный пример конвергенции аналогичных структур.

Уши. Органы слуха появляются у некоторых насекомых в виде барабанных перепонок на туловище или на ногах и связанных с ними структур. Ухо позвоночных представляет собой двойной орган чувств – слуха и равновесия.

**Пищеварительная система**

Пищеварительная система – это кишечная трубка (пищеварительный тракт) со всеми ее вспомогательными частями. Наиболее развита она у позвоночных, у которых состоит из рта, за которым следуют глотка, пищевод, желудок, кишечник и анальное отверстие или клоака. Кроме того, пищеварительная система включает у них слюнные железы, печень и поджелудочную железу.

Беспозвоночные. У простейших образуются т.н. пищеварительные вакуоли внутри клетки. У инфузорий их много, и они действуют наподобие маленьких желудков. У губок образования, сравнимые с желудком или кишечником, отсутствуют. Эти животные питаются планктоном, т.е. взвешенными в воде микроскопическими живыми существами, которых втягивают внутрь своего тела через многочисленные поры в результате биения жгутиков особых, т.н. воротничковых, клеток. У кишечнополостных в стенке тела только два слоя – эктодерма и энтодерма, и его можно сравнить с двуслойным мешком. Внутренний слой, энтодерма, выстилает кишечную полость у всех животных, организованных сложнее губок. Таким образом, у кишечнополостных есть как бы желудок (или кишечник), однако остальные пищеварительные органы отсутствуют, если не считать рта, соответствующего бластопору. У эмбрионов всех животных бластопор представляет собой первичное отверстие, ведущее в пищеварительный тракт. Почти у всех беспозвоночных, за исключением иглокожих и некоторых небольших групп, он превращается в ротовое отверстие. У иглокожих и хордовых бластопор становится анальным отверстием, а ротовое прорывается в пищеварительной системе позже. У иглокожих оно возникает в центре тела на его нижней стороне, а у хордовых – там, где развивается голова. Похоже, что эта смена положения рта свидетельствует о том, что головной конец тела беспозвоночных гомологичен хвостовому у хордовых.

У плоских червей появляется мезодерма, в которую погружен выстланный энтодермой пищеварительный тракт. Их рот гомологичен рту кишечнополостных, и анального отверстия тоже нет. Как те, так и другие как бы отрыгивают непереваренные остатки пищи через рот. У паразитических ленточных червей и скребней пищеварительная система дегенерировала. У круглых и кольчатых червей она снабжена ротовым и анальным отверстиями, а их кишечник представлен длинной трубкой. У дождевого червя четко выражены зоб и желудок. Сложный ротовой аппарат членистоногих включает парные сосущие или грызущие структуры, а пищеварительный тракт у них высоко развит. У высших насекомых, например жуков, мух и ос, кишечник бывает очень длинным и извитым. Моллюскам также присуща высокоразвитая пищеварительная система, обычно – с пищеводом, желудком, извитым кишечником, скребущими ротовыми органами и анальным отверстием.

Позвоночные. Составные части пищеварительной системы у беспозвоночных и позвоночных называются одинаково в соответствии с их функциями. Однако, вероятнее всего, гомологичны среди них только желудки, поскольку ротовое и анальное отверстия поменялись местами. По-видимому, к предковой линии хордовых, иглокожих и других «вторичноротых» среди беспозвоночных относятся только простейшие и кишечнополостные. На уровне последних эволюционные пути царства животных резко разошлись.

Рыбы. Пищеварительная система колючих акул (Squalus) – хорошая иллюстрация примитивного для рыб варианта. Большой рот расположен на нижней стороне головы. Зубы, представляющие собой видоизмененные плакоидные чешуи, образуют несколько последовательных рядов. По своей форме они приспособлены лишь для разрезания добычи, хотя способность измельчать пищу перед проглатыванием чрезвычайно выгодна. У многих костных рыб зубы длинные и заостренные, пригодные только для ловли и удержания добычи; некоторые виды этой группы беззубы, но есть и вооруженные зубами давящего типа.

Едва ли можно сказать, что у акул есть язык, если не считать довольно свободной складки кожи, которая покрывает изнутри хрящевую подъязычную дугу. У костных рыб эта дуга может вдаваться снизу в ротовую полость, но мускулистой структуры никогда не образует.

Глотка акулы – это расширенное продолжение ротовой полости. Ее боковые стенки поддерживаются пятью жаберными дугами. Для всех рыб типичны 5 жаберных щелей. Почти у всех акул и их близких родичей позади глаза располагается видоизмененная жаберная щель, связанная с подъязычной дугой. Это т.н. брызгальце: через него в глотку поступает омывающая затем жабры вода, что необходимо, если рот занят едой. У всех хрящевых рыб, не считая химер, каждая жаберная щель, включая брызгальце, открывается на боковой поверхности тела позади головы. У химер и костных рыб эти отверстия прикрыты снаружи жаберной крышкой.

Почти у всех рыб глотка ведет непосредственно в желудок, и о присутствии пищевода здесь говорить трудно. У акул желудок J-образный и относительно очень крупный. Как и у многих других рыб, внутренняя поверхность стенки его кардиального (головного) отдела усажена длинными многоветвистыми сосочками. Эти железистые образования выделяют мощно действующие пищеварительные соки, необходимые животным, глотающим свою добычу целиком или крупными кусками. Когда желудок свободен от содержимого, он спадается и средняя и нижняя зоны его внутренней поверхности образуют продольные складки. При растяжении желудка они сглаживаются.

Кишечник акулы короток, что вообще характерно для плотоядных (питающихся мясом) животных, тогда как у растительноядных форм он длинный. В коротком кишечнике мясо не задерживается надолго, иначе оно начало бы гнить. Пилорический клапан (слегка видоизмененная кольцевая мышца-сфинктер) отделяет желудок от тонкой кишки. Сразу за ним в нее впадают протоки желчного пузыря и поджелудочной железы. Короткая тонкая кишка продолжается широкой толстой, со спиральной складкой внутри, т.н. спиральным клапаном. Это образование существенно увеличивает внутреннюю поверхность кишки и тем самым скорость всасывания. Спиральный клапан обнаружен у миног, акул, двоякодышащих, ганоидных и некоторых примитивных костистых рыб. У последних кишечник часто удлинен, сильно извит и окружен слоями жира.

У акул он заканчивается обширной камерой, клоакой, в которую открываются протоки почек и органов размножения. Клоака характерна для хрящевых и двоякодышащих рыб, амфибий, рептилий, птиц, а также для примитивных яйцекладущих млекопитающих. У типичных костных рыб и млекопитающих выводные отверстия кишечника и мочеполовой системы отделены друг от друга. У многих костных рыб таких отверстий три: для фекалий, мочи и половых продуктов.

Земноводные по всем аспектам анатомии занимают переходное положение между древними легочными рыбами и пресмыкающимися. Для них характерны мелкие однородные зубы и мясистый язык. У лягушек, жаб и некоторых хвостатых форм он клейкий и способен быстро выбрасываться изо рта, чтобы ловить мелких насекомых. У бесхвостых он прикреплен к переднему краю нижней челюсти и в покое лежит во рту вершиной назад. Выбрасывается такой язык пассивно – при резком раскрывании рта, а втягивается назад за счет сокращения своих мышц. У хвостатых амфибий язык выдвигается вперед поступательным движением.

Глотка земноводных формируется в жаберной области, имеющейся у их водных личинок и взрослых особей некоторых водных видов, но у наземных форм жабры перед выходом на сушу исчезают. Желудок, как и у рыб, почти не отделен от ротоглоточной полости, и пищевод выражен слабо. Саламандрам присущ длинный желудок, соответствующий форме туловища, а их кишечник образует петли и слегка закручен спиралью. У лягушек и жаб желудок изогнут, так что его задний отдел ориентирован приблизительно поперек позвоночника, как у многих млекопитающих, а кишечник свернут клубком.

Пресмыкающиеся своей пищеварительной системой мало отличаются от земноводных, если не считать ротовой полости. Крупные конические зубы крокодилов покрыты слоем эмали. И у крокодилов и у ящериц все они одинаковы по форме – такая система называется гомодонтной (у млекопитающих они различны и зубной аппарат гетеродонтный). Ядовитые зубы змей снабжены продольным каналом, или желобом, и образуют что-то вроде иглы для инъекций.

Змеи и ящерицы не способны жевать. Крокодилы отрывают куски добычи, а черепахи откусывают. У некоторых змей рот настолько растяжим (челюсти соединены эластичными связками), что они могут глотать добычу, вчетверо большую по диаметру, чем их голова в положении покоя.

Длинный и выдвижной вильчатый язык змеи очень чувствителен. Он непрерывно высовывается, то втягивается и вибрирует перед ее носом, когда она возбуждена. У хамелеона длинный клейкий язык далеко выбрасывается изо рта, чтобы ловить мелкую добычу. У черепах и крокодилов языки короткие и мясистые.

У всех рептилий выражены пищевод и желудок, за которым следует длинный, свернутый кишечник.

Птицы отличаются специализированной пищеварительной системой, отчасти из-за наличия клюва, не позволяющего им пережевывать корм: челюсти с зубами должны быть прочными, а значит тяжелыми, что несовместимо с полетом. Внутренние покровы ротовой полости обычно жесткие и сухие, вкусовых почек мало. Форма языка сильно варьирует: часто он раздвоен или зазубрен ближе к заднему концу (это помогает проталкивать корм к пищеводу). Глотка выражена нечетко: эту область выделяет ведущее из нее в гортань дыхательное отверстие. Пищевод представляет собой длинную трубку, почти всегда включающую расширенный участок для запасания пищи, т.н. зоб. У гусей, сов и некоторых других птиц весь задний отдел пищевода расширен, и можно сказать, что либо зоба нет, либо ему соответствует вся эта расширенная область. Голуби – единственные птицы, которые могут пить воду с опущенной ниже туловища головой благодаря перистальтическим движениям пищевода, как у млекопитающих.

Из пищевода (зоба) пища попадает в передний отдел желудка, железистый, прежде ошибочно считавшийся частью пищевода. Это расширение пищеварительной трубки, в толстых стенках которого находятся железы, выделяющие желудочный сок. За ним следует мускульный желудок («пупок»), уникальное анатомическое образование. Его мышцы – производное светлой, непроизвольной мускулатуры стенки кишечника, но в связи со своей высокой активностью они стали темно-красными и выглядят как поперечнополосатые, хотя и сохраняют свой непроизвольный характер. У зерноядных птиц мускульный желудок развит особенно хорошо и выстлан изнутри рогоподобной тканью, не содержащей желез. У плотоядных его стенки слабее, а их выстилка мягкая. Полагают, что у некоторых динозавров тоже был мускульный желудок наподобие птичьего.

У хищных птиц кишечник короткий, у растительноядных – очень длинный и извитой. Вблизи его заднего конца отходит пара полых выростов, т.н. слепые кишки. У сов они весьма обширные, у куриных представлены длинными трубками, а у голубей рудиментарны.

Млекопитающие характеризуются разнообразно устроенной и высокоэффективной пищеварительной системой. Прежде всего, у них своего наивысшего развития достигли губы. Они намечаются еще у амфибий, и, если не считать черепах, птиц и китов, неуклонно увеличиваются в ходе эволюции позвоночных, достигая кульминации у грызунов в виде их огромных защечных мешков.

Зубы млекопитающих могут быть почти одинаковыми и коническими (как у дельфинов и других зубатых китов), приспособленными только к схватыванию и удержанию добычи, но, как правило, они неоднородны и сложны по строению.

Типичный зуб зверя состоит из коронки, покрытой слоем эмали. Под ней находится дентин, продолжающийся в корень, который окружен слоем цемента. В центре дентина имеется полость, содержащая т.н. пульпу – мягкую ткань с артерией, веной и нервом. Обычно рост зуба прекращается по достижении определенного размера, однако бивни некоторых животных, резцы грызунов, а также коренные зубы быков и лошадей сильно изнашиваются на вершине коронки и, чтобы продолжать функционировать, непрерывно растут у основания, где образуются дентин, цемент и эмаль. Пульпарная полость зубов последнего типа открытая (не замыкается в корне, который фактически отсутствует). Такие зубы называются гипсодонтными.

В типичном случае у млекопитающих два набора зубов. Первые, т.н. молочные, выпадают и замещаются постоянными. У сирен и зубатых китов только одна зубная смена. Для млекопитающих характерны 4 разновидности зубов: резцы, клыки, предкоренные (премоляры) и коренные (моляры). Последние появляются только один раз – во второй смене зубов. Клыки особенно сильно развиты у хищных, отсутствуют у грызунов, малы или отсутствуют у полорогих, оленей и лошадей. На молярах и премолярах хищных зверей находятся специализированные режущие кромки. У свиней и человека вершины этих зубов сравнительно плоские и служат для раздавливания пищи. У полорогих, слонов и лошадей слои эмали, дентина и цемента образуют в плосковершинных перетирающих зубах сложные складки. Здесь наружный слой цемента не только окружает корень, но и распространяется на вершину коронки.

Язык у млекопитающих развивается в основном из бугорка на дне глотки. Он растет вперед и объединяется с другими тканями этой области, формируя сложную и многофункциональную мускулистую структуру. Это хороший орган осязания и основная зона размещения вкусовых рецепторов. Обычно язык уплощен и в меру растяжим. У муравьедов он круглый в поперечном сечении и может далеко выдвигаться изо рта, как у дятлов; у китов почти неподвижен; у кошек покрыт роговыми сосочками для соскабливания мяса с костей.

Пищевод тянется от глотки к желудку в виде мягкой трубки, слабо варьируя в пределах класса. Пища и жидкости могут проталкиваться по нему за счет перистальтических сокращений мышц.

Сравнительно крупный желудок млекопитающих обычно располагается поперечно в передней части брюшной полости. Его передний, кардиальный конец шире заднего, пилорического. Остальная часть внутренней поверхности стенки желудка в нерастянутом виде собрана в складки, как у акул и рептилий. У жвачных (коров, овец и т.д.) желудок состоит из четырех отделов. Первые три – рубец, сетка и книжка – производные пищевода, а последний – сычуг – соответствует желудку большинства групп (по мнению ряда авторов, пищевод дал начало только рубцу и сетке). Едят жвачные быстро, заполняя огромный рубец пищей, из которой затем в сетке образуются отдельные порции жвачки. Каждая из них отрыгивается, еще раз обстоятельно пережевывается и вновь проглатывается, на этот раз попадая уже в книжку, откуда направляется в сычуг и далее в кишечник.

У млекопитающих хорошо различимы тонкая и толстая кишки. В типичных случаях первая состоит из трех частей: двенадцатиперстной, тощей и подвздошной. Двенадцатиперстная кишка названа так потому, что ее длина у человека приблизительно соответствует суммарной ширине 12 пальцев (20–30 см). Тощая кишка у человека длиной примерно 2,4 м, а подвздошная – ок. 3,4 м. Четких границ между этими отделами нет. В тощей кишке идет в основном переваривание пищи, а в подвздошной – всасывание.

Толстая кишка состоит из слепой, ободочной и прямой кишок; последняя заканчивается анальным отверстием. Слепая кишка представляет собой полый вырост в начале толстой кишки. Это характерное для млекопитающих изменчивое образование не унаследовано ими от рептильных предков, а развилось в ходе эволюции класса как место накопления пищи, требующей особенно длительного переваривания. Наибольших размеров слепая кишка достигает у примитивных растительноядных форм, для которых характерно ее крупное полое выпячивание – червеобразный отросток (аппендикс). У кролика это мешок длиной 36 см; у свиньи слепая трубка имеет длину 90 см; у человека аппендикс рудиментарен; у кошки он отсутствует. Подвздошная кишка расположена к слепой под прямым углом. Главная функция ободочной кишки – задержав остатки переваренной пищи, удалить из них как можно больше воды. Прямая кишка всегда представлена короткой прямой трубкой, которая заканчивается анальным отверстием, окруженным двумя кольцами мускулов-сфинктеров. Первое работает непроизвольно, второе – произвольно.

**Сосудистая система**

Типичная сосудистая система состоит у высших групп животных из двух частей – кровеносной и лимфатической. В первой из них по замкнутой сети трубок (кровеносных сосудов – артерий, капилляров и вен) циркулирует кровь, прокачиваемая сердцем: артерии несут кровь от него, вены – к нему. Лимфатическая система включает лимфатические сосуды, мешки и железы (узлы). Лимфа – это бесцветная жидкость, близкая по составу к плазме крови. Источником ее служит жидкость, профильтровавшаяся через стенки кровеносных капилляров. Она циркулирует в межклеточных пространствах, поступает в лимфатические сосуды, а по ним – в общий кровоток. Сосудистая система снабжает все органы питанием и кислородом, одновременно удаляя из них продукты распада. Стенки лимфатических капилляров более проницаемы, чем у кровеносных, поэтому некоторые вещества, например белки, попадают именно в лимфу и переносятся ею, а не кровью.

Беспозвоночные. Циркуляция в той или иной форме характерна для всех животных. У инфузорий (простейшие) пищеварительные вакуоли перемещаются в цитоплазме примерно кругами (т.н. циклоз). Жгутиковые воротничковые клетки прогоняют сквозь тело губок воду, обеспечивая дыхание и отцеживание пищевых частиц. Кишечнополостные лишены особой системы циркуляции, но их пищеварительные полости расходятся каналами ко всем частям тела. У гидры и многих других стрекающих они заходят даже в щупальца. Таким образом, полость тела выполняет здесь двойную роль – пищеварительную и циркуляционную.

Немертины – самые примитивные современные животные с настоящей сосудистой системой. Она состоит из трех кровеносных сосудов, которые тянутся вдоль всего тела. У иглокожих кровь просто омывает обширные полости тела. Для кольчатых червей характерны красная кровь и перекачивающие ее органы (сердца). У беспозвоночных кровь красная: в ее плазме растворен красный дыхательный пигмент, гемоглобин. У кальмаров, осьминогов и некоторых других моллюсков и ракообразных другой дыхательный пигмент – гемоцианин (придает крови голубой цвет). Прекрасная сосудистая система со сложной сетью артерий и вен и хорошо развитым сердцем свойственна моллюскам. У членистоногих тоже есть прокачивающий кровь орган, который можно назвать сердцем, но их кровеносная система незамкнутая: кровь свободно омывает пространства, или пазухи, внутри тела, а сосуды развиты слабо, особенно у насекомых. У последних трахейная сеть освобождает кровь от функции газообмена.

Позвоночные. Ланцетники – единственные представители хордовых, лишенные сердца, но общая схема их примитивной кровеносной системы типична и для высших групп.

У всех позвоночных сердце располагается ближе к брюшной стороне тела. Кровь окрашена в красный цвет гемоглобином, который содержится в особых клетках (эритроцитах); плазма бесцветна. Для рыб, за исключением двоякодышащих, характерно двухкамерное сердце, состоящее из предсердия и желудочка. Желудочек перекачивает кровь к жабрам, где она насыщается кислородом и становится ярко-красной (артериальной). Оттуда она поступает к голове по сонным артериям, а к остальным частям – по спинной аорте, которая продолжается в хвосте в виде хвостовой артерии. От аорты отделяются две пары крупных ветвей – подключичные и подвздошные артерии. Первые идут к грудным плавникам и смежным с ними стенкам тела, вторые – к тазовой области и брюшным плавникам. Другие парные артерии снабжают кровью мышцы спины, почки и органы размножения. Ответвляющиеся от аорты непарные артерии идут к внутренним органам в полости тела. Крупнейшая из них – чревная – посылает свои ветви к плавательному пузырю, печени, селезенке, поджелудочной железе, желудку и кишечнику. Тот факт, что плавательный пузырь у рыб снабжается кровью иначе, чем легкие, служит дополнительным аргументом против признания этих органов гомологичными.

Пройдя через капилляры всех органов тела, кроме жабр и легких, кровь, теряя кислород, становится темной (венозной). От головы она по двум крупным передним кардинальным венам поступает в предсердие. У акул она сначала заполняет расположенную непосредственно перед предсердием крупную венозную пазуху. Оттекающая от туловища и плавников венозная кровь попадает в нее по четырем парам крупных вен: подключичным (от плечевого пояса и грудных плавников), боковым брюшным (от боковых стенок тела и брюшных плавников), печеночным (от печени) и задним кардинальным (от спины и почек).

В брюшной полости воротная вена несет венозную кровь в печень от желудка, кишечника и селезенки. У рыб бльшая часть крови из хвостовой вены на своем пути к сердцу проходит через почки. В ходе эволюции позвоночных к ним направляется все меньше венозной крови. У амфибий она идет главным образом в печень. У млекопитающих венозная кровь от всех частей тела позади плечевого пояса в почки не попадает, а движется непосредственно к сердцу по задней полой вене.



Это крупная непарная вена, проходящая в верхней части брюшной полости. Она отсутствует у рыб, за исключением двоякодышащих. У амфибий она уже хорошо выражена и у американского протея (Necturus) функционирует наряду с задними кардинальными венами. У бесхвостых земноводных, рептилий, птиц и млекопитающих последние редуцированы.

Сердце. У типичных рыб вся кровь от их двухкамерного сердца направляется к телу через жабры. У двоякодышащих рыб и амфибий после появления легких к жабрам идет от сердца только часть крови. В левой верхней его части появляется второе предсердие, получающее от легких артериальную (богатую кислородом) кровь; сердце становится трехкамерным. Такое же его строение сохраняется у типичных рептилий. Однако у крокодилов в желудочке появляется перегородка, разделяющая его на две части, т.е. сердце превращается в 4-камерное. Такое же оно у птиц и млекопитающих.

У животных с 4-камерным сердцем, кровь, совершая полный круг по телу, проходит через сердце дважды. От головы и области плечевого пояса она попадает в правое предсердие по одной или двум передним полым венам, а от остальных органов – по задней полой вене. Из правого предсердия кровь поступает в правый желудочек и по легочным артериям направляется к легким. Возвращается из них она по легочным венам в левое предсердие, оттуда выталкивается в левый желудочек, а из него по аорте и ее разветвлениям распределяется по всему телу.

Дуги аорты. Если считать брызгальце первой жаберной щелью, то у современных акул их шесть. У типичного эмбриона любого позвоночного соответственно появляются шесть отходящих от аорты артериальных дуг; таким образом, это их число можно рассматривать как исходное для всей группы, хотя у личинки ланцетника их 19, а у некоторых акул больше шести. У современных акул во взрослом состоянии 5 пар жаберных артерий, которые ответвляются от брюшной аорты и направляются к жабрам, неся к ним кровь от сердца. Однако от жабр в спинную аорту кровь идет только по 4 парам жаберных артерий (передняя направляет ее к голове). В своей средней части каждая артериальная дуга распадается на жаберные капилляры, делящие ее на приносящую и выносящую жаберные артерии. У типичных костных рыб в жабры ведет только 4 пары дуг аорты, столько же имеется выносящих жаберных артерий, впадающих в спинную аорту. У сохраняющих жабры амфибий первые 3 из 6 дуг участвуют в развитии внутренней и наружной сонных артерий. Это же наблюдается у всех высших животных, хотя и в сильно измененном виде. Четвертые дуги представляют собой крупные сосуды, которые одинаковы на обеих сторонах тела у амфибий, но различны у рептилий. У птиц не развивается левая дуга аорты, у млекопитающих – правая. Пятая дуга исчезла вместе с жаброй уже у взрослых лягушек и жаб. Отсутствует она также у взрослых рептилий, птиц и млекопитающих. Наружный конец шестой дуги тоже исчез почти у всех четвероногих, а ее внутренний (ближний к сердцу) участок превратился в легочную артерию. У змей левая легочная артерия мала или отсутствует. У двоякодышащих рыб и амфибий с жабрами легочная артерия ответвляется от сохраняющейся шестой дуги.

**Дыхательная система**

Главная функция дыхательной системы – обеспечение тела кислородом и выведение из него одного из продуктов окисления – диоксида углерода (углекислого газа).

Беспозвоночные. Простейшие дышат всей поверхностью клетки. Кишечнополостные и губки также лишены специализированной дыхательной системы. Некоторые кольчатые черви используют жабры, но вообще дыхательные структуры для них не характерны. Тело некоторых иглокожих покрыто многочисленными мелкими кожными жабрами. Моллюски дышат либо жабрами, либо легочными мешками. Для насекомых характерны пронизывающие все их тело трахейные трубочки. Ракообразные дышат жабрами. Паукам для дыхания служат т.н. легочные книжки с листовидными газообменными структурами.

Позвоночные могут дышать жабрами, легкими и через поверхность кожи.

Их жабры представляют собой мягкие, нитевидные, обильно омываемые кровью выросты в стенке жаберных щелей, ведущих из глотки на боковые стороны тела. Такие глоточные жабры – уникальная черта хордовых. Огромная по отношению к общим размерам тела глотка ланцетника пронизана примерно 90 парами жаберных щелей. У оболочников также есть сходная глоточная камера. Для миног характерны 7 пар жаберных мешков, а у миксин их от 6 до 14 пар. Типичное число жаберных щелей у рыб – 5, хотя у некоторых примитивных акул их 7. У большинства акул еще одна – передняя – щель видоизменена в брызгальце и заметно отделена от остальных. Брызгальце имеется и у ганоидных рыб.

В древности одна из групп примитивных пресноводных рыб (кистеперые) приобрела в качестве дополнительных органов дыхания легкие. Они возникают у эмбриона как выпячивание брюшной стенки глотки, которое приобретает трубчатую форму, растет назад и раздваивается, превращаясь в два полых мешка. Позже они смещаются к спинной стенке полости тела и окружаются особой оболочкой, плеврой. Легкие лежат ниже эпителиальной выстилки этой стенки (в отличие от плавательного пузыря, располагающегося над ней) и получают кровь из легочной артерии, которая отходит от шестой жаберной артериальной дуги.

Плавательный пузырь развился у предков современных костных рыб. Он возник в виде непарного выпячивания верхней стенки глотки и в конце концов расположился вдоль всей полости тела над выстилкой ее спинной стенки, но ниже почек (мезонефроса). Плавательный пузырь снабжается кровью не через легочную артерию, а через чревную; исключение составляет ильная рыба (амия). Перечисленные различия между легкими и плавательным пузырем указывают на то, что они возникли независимо друг от друга и представляют собой негомологичные структуры. Впрочем, плавательный пузырь иногда используется как дополнительный орган воздушного дыхания, особенно у ганоидов (ильной рыбы, панцирных щук и осетровых). У африканских многоперов (Polypterus) плавательный пузырь двойной, брюшной, необходим для дыхания наряду с жабрами и обслуживается легочными артериями, т.е. по сути дела является легкими. У хрящевых рыб нет ни легких, ни плавательного пузыря.

Трубка, ведущая от брюшной стороны глотки к легким, сохраняется у взрослых животных в качестве трахеи. У двоякодышащих рыб и амфибий это короткий канал с мягкими стенками, а у рептилий, птиц и млекопитающих – жесткая трубка с хрящевыми кольцами в стенках, не позволяющими ей спадаться.

Голосовая камера млекопитающих, гортань, развивается в задней части глотки у входа в трахею и пищеводом. У птиц источником издаваемые звуков служит дополнительная нижняя гортань, расположенная в глубине грудной клетки, где трахея разветвляется на два бронха, идущих к легким. Таким образом, голосовые органы у птиц и млекопитающих не гомологичны.

У живущих в воде личинок амфибий развивается 3 пары наружных жабр эктодермального происхождения, не вполне гомологичных внутренним жабрам рыб. Личинки африканской и южноамериканской двоякодышащих рыб снабжены 4 парами наружных жабр, личинка многопера – только одной. Амфибии на разных этапах своей жизни могут дышать влажной кожей, наружными жабрами, внутренними жабрами и легкими. Лягушки и саламандры, лишенные грудной клетки, т.е. не способные к реберным дыхательным движениям, проталкивают воздух в легкие, как бы заглатывая его, а выдыхают за счет сокращения мышц брюшной стенки. Сходным образом дышат и черепахи из-за неподвижности их панциря, но остальные рептилии, а также птицы и млекопитающие вентилируют легкие, ритмично расширяя и сужая грудную клетку.

У птиц легкие непосредственно соединены с грудной клеткой. Кроме того, от них отходит множество воздушных мешков, которые размещены между внутренними органами и даже в полых костях. У млекопитающих легкие свободно подвешены в грудной полости и заполняются при падении в них давления. Эта полость отделена здесь от брюшной уникальной плоской мышцей, диафрагмой, которая в расслабленном состоянии образует направленный к голове купол. Сокращаясь при вдохе, она уплощается, тем самым увеличивая грудную полость и создавая перепад давления, необходимый для вдоха.

**Выделительная система**

Выделительная (экскреторная) система выводит из организма отходы обмена веществ. Продукты выведения (экскреты) могут быть представлены непереваренными остатками пищи, потом, диоксидом углерода, желчью (из печени) или мочой, которая образуется в почках. Здесь будут рассмотрены только почки и функционально связанные с ними структуры, т.е. специализированные органы выделения позвоночных.

Беспозвоночные. Экскрецию у простейших обеспечивают сократительные вакуоли. У плоских червей и некоторых других беспозвоночных для этого служат примитивные нефридии, или протонефридии, состоящие из крупных «пламенных» клеток и связанных с ними канальцев. «Пламенные» клетки функционируют одновременно как фильтр и как «мотор», обеспечивающий ток жидкого экскрета по выделительной системе: из окружающих тканей в них поступают отходы метаболизма и вода, а они прогоняют образовавшуюся жидкость в канальцы и далее по протокам к выделительным порам. В углублении каждой «пламенной» клетки находится пучок ресничек («мерцательное пламя»), биение которых и гонит жидкий экскрет по выделительным трубочкам из организма. У кольчатых червей выделительная система представлена нефридиями другого типа – т.н. метанефридиями. Это парные, метамерно расположенные канальцы, обчно длинные и извитые; один конец каждого канальца открывается ресничной воронкой в целомическую полость предыдущего сегмента тела, а другой – наружу. Биения ресничек создают ток жидкости по канальцу, и по мере ее продвижения происходит образование мочи. Иначе устроена выделительная система у наземных беспозвоночных. Жидкие продукты выделения выходят у них по мальпигиевым сосудам в заднюю кишку, где идет всасывание воды; обезвоженные экскреты выводятся наружу через анальное отверстие. Такая система позволяет снизить потери воды организмом.

Позвоночные. У позвоночных последовательно появляются три типа почек: пронефрос, мезонефрос и метанефрос. Пронефрос развивается у раннего эмбриона в виде скопления немногочисленных трубочек – нефронов (почечных канальцев) – вдоль передне-верхней части внутренней стенки полости тела. Из них моча попадает в первичный мочеточник, называемый пронефрическим, или вольфовым, каналом. У всех позвоночных, кроме миксин, пронефрос функционирует лишь временно. Вслед за ним формируются сходные, но более сложные трубочки мезонефроса, который у рыб и амфибий становится функциональной почкой. При этом для выведения мочи во внешнюю среду или в клоаку по-прежнему используется вольфов канал. У рептилий, птиц и млекопитающих позади мезонефроса развивается почка третьего типа, или метанефрос. Она еще сильнее усложнена гистологически, работает эффективнее и формирует свой собственный выводной канал, вторичный мочеточник. Вольфов канал сохраняется у самцов для выведения сперматозоидов, а у самок дегенерирует. У некоторых рептилий (например, у змей и крокодилов) и птиц мочевого пузыря нет, и их мочеточники открываются прямо в клоаку. У млекопитающих они ведут в мочевой пузырь, из которого моча выводится наружу через непарный проток – мочеиспускательный канал. У всех зверей, за исключением яйцекладущих, клоака отсутствует.

Мезонефросы рыб представляют собой длинные ленты, проходящие по спинной стороне полости тела между плавательным пузырем и основаниями ребер. У амфибий они более компактны и прикреплены к стенке тела брыжейкой. У змей почки сильно вытянуты в длину и разделены на дольки. У птиц они плотно упакованы в парные впадины тазовых костей. У млекопитающих они бобовидные или дольчатые. Почки всех челюстноротых, кроме млекопитающих, снабжаются кровью, притекающей как по артериям, так и по венам; последние образуют там воротные системы. Воротная система – это вторая сеть капилляров, в которые попадает кровь на пути от спинной аорты к сердцу. Она всегда располагается в железистых органах, таких, как печень, надпочечники или почки. У млекопитающих работа почек требует высокого давления крови, и она поступает в них только из артерий.

СИСТЕМА РАЗМНОЖЕНИЯ

Органы размножения (гонады) – это семенники самцов и яичники самок. В пределах животного царства можно обнаружить множество специализированных вариантов устройства как самих этих органов, так и протоков, выносящих их продукты из организма.

Беспозвоночные. Многие низшие беспозвоночные – гермафродиты, т.е. их особи не разделены на два пола, а каждая способна продуцировать как сперматозоиды, так и яйца. Для кишечнополостных и паразитических плоских червей характерно чередование репродуктивных поколений: за половым поколением следует бесполое. Круглые черви, иглокожие, членистоногие и позвоночные раздельнополы.

Позвоночные. Если у ланцетника гонады, расположенные посегментно с обеих сторон полости тела, лишены протоков, то у всех высших позвоночных имеются половые протоки, часто довольно сложно устроенные.

У акул крупные парные гонады находятся спереди близ спинной стороны полости тела. Яйца тоже велики и после оплодотворения или развиваются в особых камерах яйцеводов, т.н. матках, или откладываются в воду, покрываясь плотной защитной оболочкой. Эмбриональная стадия занимает довольно много времени, и к моменту рождения или вылупления акулы успевают достичь довольно крупных размеров. У костных рыб и амфибий яичники относительно велики; в типичном случае множество мелких лишенных скорлупы икринок выметывается в воду, где происходит оплодотворение. Рептилии и птицы откладывают крупные яйца, покрытые скорлупой. У самок птиц яичник и яйцевод развиваются только на левой стороне тела, но у самцов сохраняются оба семенника. Некоторые змеи и ящерицы рожают живых детенышей, но большинство рептилий откладывает яйца, причем почти всегда зарывает их в грунт. Выведение половых продуктов или рождение детенышей у большинства позвоночных происходит через клоаку, но у типичных костных рыб и млекопитающих для этого служит отдельное отверстие.

У всех четвероногих и некоторых рыб каналом для выхода из семенников сперматозоидов, т.е. семяпроводом, служит используется вольфов канал, т.е. первичный мочеточник протонефроса. У самок высших позвоночных в качестве яйцеводов продолжают функционировать, хотя и с существенными изменениями, те же самые каналы, что и у акул. У всех позвоночных, кроме млекопитающих и костных рыб, они открываются в клоаку по отдельности. У эволюционно продвинутых млекопитающих оба яйцевода в той или иной степени объединены и образуют непарную камеру для вынашивания детеныша – матку.

В ходе эволюции позвоночных их гонады все больше смещаются к заднему концу брюшной полости. У многих млекопитающих семенники мигрируют из нее в специальный мешок, мошонку.

**Эндокринные железы**

Железы животных можно разделить на две категории – с выводными протоками (экзокринные) и без них. Во втором случае выделяемые продукты попадают в кровь. Такие железы называются эндокринными, или железами внутренней секреции. Многие экзокринные железы расположены в коже и выделяют свой секрет на ее поверхность (иногда оформленные протоки и здесь практически отсутствуют). К ним относятся, например, слизистые, сальные, ядовитые, потовые, молочные железы, копчиковая железа птиц. Внутри тела позвоночных находятся такие экзокринные железы, как слюнные, поджелудочная, предстательная, печень и гонады. Некоторые железы, например поджелудочная, яичники и семенники, функционируют одновременно как железы обеих категорий.

Эндокринные железы выделяют гормоны, которые вместе с нервной системой координируют работу разных частей тела. У человека к этой категории относятся: шишковидная железа (эпифиз), гипофиз, щитовидная железа, паращитовидные железы, зобная железа (тимус), продуцирующие секретин клетки двенадцатиперстной кишки, островки Лангерганса в поджелудочной железе, надпочечники, семенники и яичники.

Гипофиз отличается двойным происхождением. В процессе его формирования от основания промежуточного мозга вниз растет выступ, который встречается с направленным вверх выростом крыши ротовой полости и образует с ним единое целое. Гипофиз образует несколько гормонов и присутствует у всех позвоночных. У акул это крупная дольчатая железа.

Щитовидная и паращитовидные железы. Двудольчатая щитовидная железа развивается из выроста глоточного дна и имеется у всех позвоночных, начиная с рыб. От ее активности зависят интенсивность обмена веществ и уровень теплопродукции, состояние кожи и ее производных, а также процессы линьки у тех животных, которым она свойственна. Паращитовидные железы тоже развиваются из стенки глотки. Их число варьирует у разных позвоночных от 2 до 6. У человека их 4, погруженных в заднюю поверхность щитовидной железы. Они участвуют в регуляции обмена кальция в организме.

Зобная и поджелудочная железы. Зобная железа также развивается из эмбриональной глотки, и у низших позвоночных – это одна из шейных желез. У млекопитающих она смещается в переднюю часть грудной клетки. Размеры ее относительно велики у новорожденных и молодых животных, а у взрослых постепенно уменьшаются. Она играет важную роль в иммунной защите организма.

Поджелудочная железа содержит секреторные клетки двух типов: экзокринные, продуцирующие пищеварительные ферменты, и эндокринные, выделяющие гормон инсулин. У круглоротых данные клетки существуют раздельно. Как единый орган поджелудочная железа впервые появляется у рыб.

Надпочечники по своей природе двойственны и состоят из двух тканей, каждая из которых секретирует свои гормоны. Внутренняя (мозговая) их часть развивается из нервной ткани эмбриона и выделяет адреналин. У низших позвоночных она может распределяться вдоль верхней стенки полости тела, оставаясь обособленной. Наружный слой (кора) надпочечников секретирует кортикостероиды.

Половые железы образуют три важных гормона: тестостерон (в семенниках), эстрогены (в яичниках и плаценте) и прогестерон (в желтом теле яичника). Тестостерон и эстрогены стимулируют развитие вторичных половых признаков, соответственно мужских и женских. Все женские половые гормоны в совокупности контролируют половой цикл. Впрочем, у самок физиология пола находится под тройным контролем гипофиза, щитовидной железы и гонад. и другие статьи об анатомии органов и о различных группах животных.