

В. Г. Скопичев

СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ РЫБ

*Рекомендовано Министерством сельского хозяйства
Российской Федерации в качестве учебного пособия для студентов
высших учебных заведений, обучающихся по специальностям:
«Ветеринария», «Зоотехния» и «Технология производства и переработки
сельскохозяйственной продукции»*



Санкт-Петербург
2012

УДК 639.3:591.4
ББК 28.693.32
Ско 44

Рецензенты:

д-р биол. наук, проф. Санкт-Петербургского
государственного университета
Н. П. Алексеев,

д-р вет. наук, проф. ФГБОУ ВПО «Санкт-Петербургская
государственная академия ветеринарной медицины»
Л. Н. Соколова

Ско 44 **Скопичев, В. Г.**
Сравнительная анатомия рыб : учебное пособие / В. Г. Скопичев. —
СПб. : Проспект Науки, 2012. — 224 с.

ISBN 978-5-903090-72-3

Приведены характеристика хордовых и классификация позвоночных. Описаны системы органов низших позвоночных. Особое внимание уделено рыбам как наиболее распространенному объекту рыбоводства, рыборазведения и экспериментальных исследований.

Предназначено для студентов, аспирантов и преподавателей рыбохозяйственных, сельскохозяйственных и ветеринарных вузов, а также биологических факультетов университетов. Принесет несомненную пользу специалистам в области зоологии, ихтиологии и экологии.

УДК 639.3:591.4
ББК 28.693.32

ISBN 978-5-903090-72-3

© В. Г. Скопичев, 2012
© ООО «Проспект Науки», 2012

Содержание

Введение.....	5
Глава 1. Характеристика хордовых (chordata)	7
Глава 2. Классификация позвоночных (<i>Vertebratas, Craniota</i>).....	29
2.1. Систематика позвоночных.....	29
2.2. <i>Pisces</i> (рыбы)	30
Глава 3. Начальные стадии развития и метаморфоз позвоночных (<i>Vertebrata, s. Craniota</i>).....	34
Глава 4. Кожные покровы и наружный скелет низших позвоночных.....	45
Глава 5. Мускулатура и внутренний скелет низших позвоночных	54
5.1. Дифференцировка мезодермы.....	54
5.2. Мышечная система	57
5.3. Электрические органы	59
5.4. Развитие черепа	62
5.5. Позвоночник и его придатки.....	75
Глава 6. Нервная система низших позвоночных.....	86
6.1. Головной и спинной мозг	89
6.2. Периферическая нервная система	101
6.3. Органы чувств.....	112
6.3.1. Органы кожного чувства.....	114
6.3.2. Органы вкуса.....	116
6.3.3. Орган обоняния	116
6.3.4. Орган зрения.....	120
6.3.5. Орган слуха	129
Глава 7. Органы дыхания и пищеварения низших позвоночных.....	134
7.1. Ротовая полость	139
7.2. Зубы	140
7.3. Язык	145

7.4. Железы ротовой полости	146
7.5. Жабры	146
7.6. Воздухоносные придатки кишечника. Плавательный пузырь и легкие	159
7.7. Кишечный канал	166
Глава 8. Органы кровообращения и лимфатическая система рыб	174
8.1. Циркуляторная система	174
8.2. Артериальная система	177
8.3. Венозная система	179
8.4. Сердце	182
8.5. Лимфатическая система	188
8.6. Полость тела	189
Глава 9. Мочеполовые органы рыб	194
9.1. Развитие мочеполовой системы	194
9.2. Женские половые органы	197
9.3. Мужские половые органы	199
9.4. Мочеполовой аппарат ганоидных и костистых рыб.	203
Глоссарий	209
Список литературы	223

Введение

Необходимость написания данного учебника определяется несколькими причинами: во-первых — представление учащимся краткого, но по возможности полного пособия по сравнительной морфологии и физиологии животных. Необходимость этого материала трудно переоценить — хорошо известно, что в великой лаборатории под названием природа шел исключительно важный экспериментальный процесс — эволюция. Именно благодаря ей живой мир не остался на уровне очень хорошо организованных одноклеточных, а прошел все необходимые этапы развития. Появление класса позвоночных предопределило многие пути развития и особых структурных образований, а также новых функциональных систем. Но дело сделано — процесс эволюции состоялся и, оценивая результаты этого величайшего эксперимента природы, мы можем убедиться в том, что начало становления класса позвоночных — это застывшее во времени свидетельство поисков, нахождение решений и сохранение для последующих поколений наиболее удачных результатов. Во-вторых, необходимость подробного представления сравнительно морфологических и физиологических закономерностей в пределах одного типа позвоночных (*Chordata*), наиболее развитого в эволюционном отношении, определяется задачами образовательного процесса — до настоящего времени оказалось легче и проще провести аналогии между пищеварительной или выделительной вакуолями одноклеточных и пищеварительной или выделительной системами высших позвоночных, подробно анализировать пути структурной и функциональной организации в ряду позвоночных, где каждый этап развития сопровождался драматическими событиями, когда несовершенные конструкции уничтожались, а перспективные сохранялись и в дальнейшем совершенствовались. В-третьих, анализ структурно-функциональной организации различных систем и органов даёт богатый материал для понимания возможностей адаптационных процессов, когда изменения среды обитания приводят к существенным перестройкам как структурной организации, так и функциональных отправления. В-четвертых, положения сравнительной морфологии и физиологии оказываются необходимыми в повседневной практической деятельности как специалистов зоологов, так и практикующих ветеринарных врачей. В настоящее время возникло целое направление, называемое зооиндустрия, причем

разведение, содержание целого ряда экзотических животных (рыб, амфибий, пресмыкающихся и птиц) поставлено на промышленную основу, выпускается громадное количество оборудования, кормов, аксессуаров для всевозможных животных. Не менее важным оказывается знание особенностей функциональной организации и при проведении хозяйственных мероприятий в такой отрасли, которой является промышленное рыбоводство. В настоящее время в связи развитием рыбоводной отрасли все более востребованными оказываются морфологические и физиологические данные, рассматривающие процессы питания, содержания и размножения различных видов рыб в условиях марикультуры.

Глава 1. Характеристика хордовых (*chordata*)

Позвоночные животные принадлежат к типу хордовых (*Chordata*), характеризующемуся следующими тремя признаками: первый — присутствие нервной системы в виде лежащей на спине трубки, почему и предложено их назвать *Notonura*, т. е. спиннонервными; второй — присутствие под нервной трубкой особого плотного шнура, отделяющегося у зародыша от энтодермы на спинной стороне и являющегося опорным органом для всего тела. Этот орган называется спинной струной или хордой (*chorda dorsalis*).

Третий признак — присутствие в передней части кишечного канала щелей, расположенных симметрично с правой и левой стороны, соединяющих его полость с наружной средой и называемых жаберными, так как у живущих в воде низших позвоночных (при прохождении воды из кишечника наружу через эти щели) окисляется циркулирующая около них кровь. Однако было бы неверно предположить, что каждое животное из хордовых обладает всегда этими тремя признаками. Наоборот, у взрослых форм часто удерживается только один из этих признаков, но зато прочие более всего имеются в зародышевом состоянии.

Все хордовые принадлежат ко вторично-полостным и притом метамерным животным, но иногда эта последняя особенность является замаскированной и невыраженной.

Хордовые могут быть разделены на три главные группы.

1. Оболочники (*Tunicata*) — представляют собой упростившиеся формы, так что только изучение истории развития обнаруживает их истинное родство с хордовыми. Из указанных выше признаков они сохраняют во взрослом состоянии лишь жаберные щели, да и то в сильно видоизмененной форме, и лишь немногие (*Copelatae*) сохраняют в течение всей жизни хорду в задней (хвостовой) части тела (рис. 1).

Однако в зародышевом состоянии оболочники в большинстве случаев имеют хорду или её рудимент, но хорда эта развита только в хвостовой части, почему оболочников также называют *Urochorda*, т. е. хвостохордовыми. Точно также многие из них имеют в зародышевом состоянии спинную нервную трубку, спереди расширенную (рис. 3), но во взрослом состоянии она заменяется плотным ганглием. Метамерия у оболочников не обнаруживается ни во взрослом состоянии, ни в течение истории

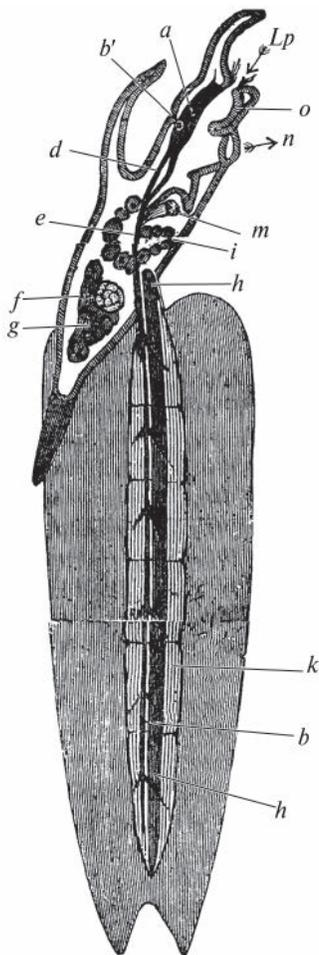


Рис. 1. Схема строения *Appendicularia furcata*:

- a* — статоцист; *b'* — обонятельная ямка; в связи с ними находится головной ганглий; *d* — нервная цепочка из ряда ганглиев; *e* — желудок; *f* — яичник; *g* — семенник; *h* — спинная струна; *k* — пятый мышечный сегмент хвоста; *l* — заднепроходное отверстие; *m* — сердце; *n* — жаберная щель; *o* — эндостиль; *Lp* — рот

развития, и только у одной группы (*Copelatae*) замечается в хвосте разделение мускулатуры на сегменты, причем на каждый сегмент приходится лишь пара довольно крупных мышечных клеток, всего же имеется десять пар клеток, а в хвосте залегает цепочка из ряда ганглиев.

Из изложенного ясно, что оболочники должны проходить сложный ряд изменений в течение своего развития. И действительно, они иногда выходят из яйца в виде личинки (головастика), снабженной хвостом, а также хордой, нервной трубкой, органами чувств, но только немногие удерживают отчасти этот личиночный облик, а большинство изменяется или в сидячие, или свободноплавающие формы, упрощенные и измененные, по сравнению с личинкой, до неузнаваемости (рис. 2).

2. Представители второй группы — бесчерепных или узкосердечных (*Acrania*, s. *Leptocardii*), имеют в течение всей жизни спинную нервную трубку, но без заметного извне расширения её переднего конца; имеют хорду, которая тянется от самого переднего конца животного до заднего, и, следовательно, развита на протяжении не только туловища, но и всей головы, почему эта группа называется также *Cephalochorda*, т. е. головохордовыми; имеют многочисленные жаберные щели и яственно сегментированное тело. В отличие от оболочников и позвоночных, бесчерепные не имеют сердца, представляющее собой местное мускулистое расширение брюшного кровеносного ствола, ибо этот ствол не образует у них пульсирующего расширения, откуда и произошло наименование их узкосердечными.

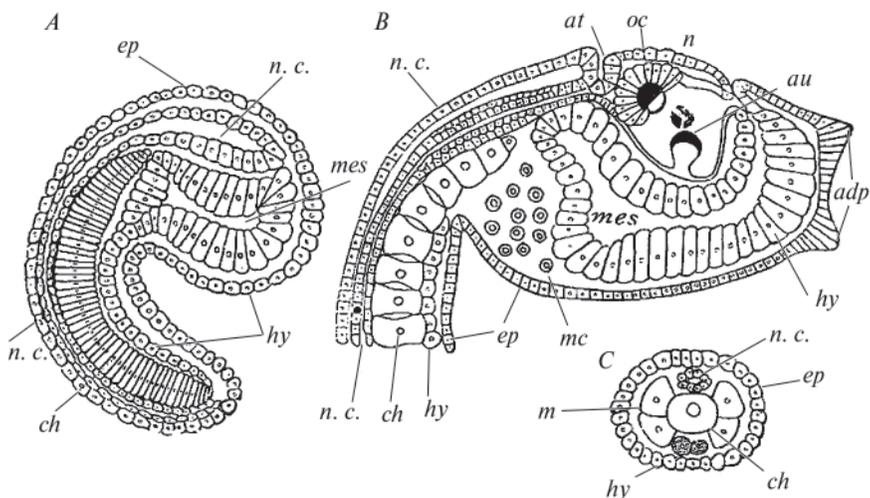


Рис. 2. Две стадии развития асцидий:

A — более ранняя стадия; *B* — более поздняя; хвост отрезан; *C* — разрез через хвост; *adp* — сосочки для прикрепления личинки; *at* — эктодермическое вдавление, дающее потом начало перибранхиальной полости; *au* — статоцист; *ch* — хорда; *ep* — эктодерма; *hy* — энтодерма; *n. c.* — нервная трубка; *oc* — глазок; *m* — мезодермические клетки — зачатки мускулов хвоста; *mes* — средняя кишка; *mc* — мезодермические клетки в теле; *nv* — переднее расширение нервной трубки

3. Третью группу составляют позвоночные (*Vertebrata*, *s. Craniota*, *s. Pachycardii*). У них нервная трубка образует местное расширение переднего конца — головной мозг, заключенный в хрящевую или костную коробку — череп, отсутствующий у предыдущей группы. Хорда у взрослых чаще атрофируется и замещается особыми окостенениями — позвонками, но иногда сохраняется в течение всей жизни, причем заходит только в основание черепа. Жаберные щели у некоторых сохраняются в течение всей жизни, у других исчезают и лишь сохраняются в сильно измененной форме; число их невелико. Метамерия, явственно выраженная у зародыша, во взрослом состоянии сохраняется лишь для немногих систем органов.

Кроме этих трех групп, принадлежность которых к хордовым стоит вне сомнения, некоторыми сюда же относится группа червей под именем кишечно-жаберных (*Enteropneusta*, рис. 3).

В отличие от предыдущих её представители обладают малым числом метамер (не более трех: так называемого хоботка, воротника и туловища), но иногда сохраняют нервную трубку (в средней метамере, т. е. воротнике) и имеют большое число жаберных щелей.

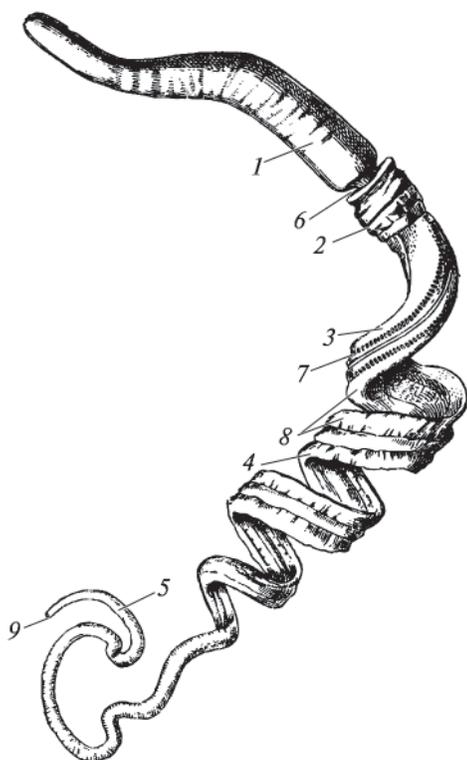


Рис. 3. *Ballnoglossus kowarlevskii*:

- 1 — хобот; 2 — воротник; 3 — туловище;
 4 — область расположения; 5 — хвостовая
 часть; 6 — рот; 7 — жаберные щели; 8 — бока
 туловища; 9 — задний проход

Их кишечник на переднем конце снабжен небольшим отростком, который многими считается за хорду, почему эту группу еще называют *Hemichorda*, т. е. полухордовыми. Многими эта группа считается исходной для прочих хордовых. Кожный покров её содержит мерцательные клетки, появляющиеся у других хордовых лишь в эмбриональном состоянии. Так как описание оболочников и кишечно-жаберных дается в курсах беспозвоночных, то мы ограничимся лишь бесчерепными и позвоночными.

Бесчерепные (*Acrania*) — наиболее изученный представитель этой группы — ланцетник, *Amphioxus* (s. *Branchiostoma*) *lanceolatus*. Водится почти во всех тропических и умеренного пояса морях (у нас в Черном море) и представляет собой рыбообразный организм, живущий в песке. В настоящее время бесчерепные некоторыми разделяются на несколько видов. Другие роды, сюда относящиеся, например, *Asynimeton*, *Heteropleuron*, отличающиеся

асимметричным развитием органов (например, половые органы развиты только на правой стороне), мало изучены. Только недавно смогли более подробно ознакомиться с организацией *p. Amphioxides*, сохранившей многие личиночные черты.

Тело ланцетника узкое, заостренное с обоих концов. Спина и хвост отторочены по срединной линии складкой кожи, поддерживаемой соединительно-тканными образованиями и имеющей значение плавника. Несколько ниже переднего конца тела, с брюшной стороны, находится ротовое отверстие в виде щели. Оно окружено кольцом из плотной соединительной ткани, состоящей из отдельных члеников, на которых сидят такие же палочки, подпирающие венчик усиков

(*cirri*), покрытых на внутренней поверхности мерцательным эпителием. Усиками ротовое отверстие обсажено кругом, как бахромой (рис. 4) (*porus branchialis*) и заднее — заднепроходное отверстие (*anus*), которое сдвинуто на левую сторону от плавника, продолжающегося вперед до жаберной поры. Здесь плавник оканчивается, но начинаются две боковые складки — метаплевры (*metapleurae s. pterygia*; рис. 5), которые огибают жаберную пору и тянутся вдоль по бокам брюшной поверхности до ротовой области.

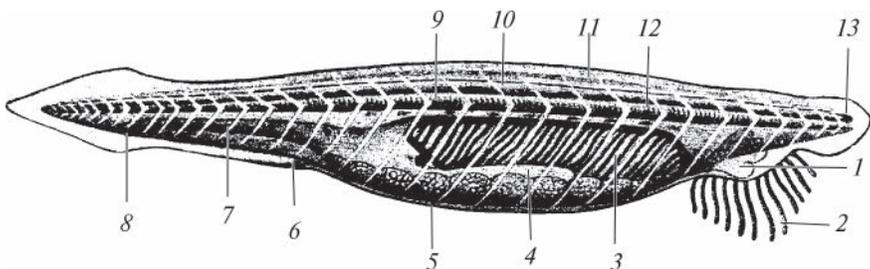


Рис. 4. *Amphioxus lanceolatus* — схематическое изображение молодого животного:

1 — *velum*; 2 — усики, окружающие рот; 3 — жаберные щели; 4 — печеночный отросток кишечника; 5 — гонады; 6 — жаберная пора, на брюшной же поверхности находятся еще два отверстия, лежащие в последней трети тела животного: переднее — жаберная пора; 7 — миокоммы; 8 — задний проход; 9 — хорда; 10 — нервная трубка; 11 — спинной плавник; 12 — нефридиальные трубки; 13 — глазок

Кожные покровы состоят из двух слоев: верхнего и нижнего. Верхний, или эпидермальный (*epidermis*), образован одним слоем цилиндрических клеток с кутикулярным краем, пронизанным порами на наружной стороне; между ними находятся перципирующие (чувствительные) клетки с волосковидными окончаниями, особенно многочисленные на переднем конце и усиках, и одноклеточные слизистые железы (бокаловидные клетки). Перципирующие клетки часто образуют группы, напоминающие собой концевые нервные почки позвоночных. Пористая кутикула представляет собой последний остаток мерцательного покрова, отсутствующего у взрослого ланцетника. Тонкий прозрачный слой, подстилающий эпидермис, рассматривается как основная перепонка, выделяемая самими клетками эпителия, а затем идет нижний слабо развитый слой соединительно-тканного характера (*corium*).

Мускулатура главным образом сводится к двум боковым (продольным) мускулам. Каждый из них состоит из двух частей: спинной и брюшной. Обе состоят из большого числа косых мускульных метамер, или миомер, встречающихся под острым углом на разделяющей

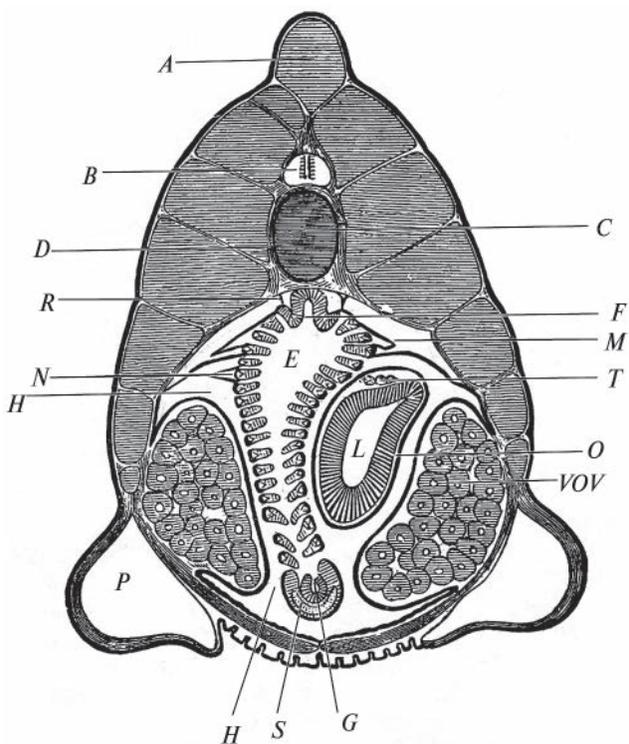


Рис. 5. Поперечный разрез *Amphioxus lanceolatus* в задней части жаберной области:

A — опорный скелет спинного плавника; *B* — нервная трубка; *C* — спинная струна; *D* — её оболочка; *E* — жаберная полость; *F* — наджаберный желобок; *G* — поджаберный желобок, или эндостиль; *H* — перибранхиальная полость; *L* — печеночный выступ кишечника; *M, N, O, P* — отделы полости тела; *R* — корни аорты; *S* — пульсирующее расширение жаберной артерии; *T* — печеночные вены; *VOV* — яичник

их линии или боковой линии; между миомерами находятся соединительно-тканые прослойки — миокоммы, отходящие от одевающего хорду соединительно-тканного футляра. На брюхе находится сплошная поперечная мышца.

Скелет ланцетника представлен хордой и соединительной тканью. Хорда представляет собой плотный шнур, состоящий из клеток, которые подверглись вакуолярному перерождению, и в которых из-за сильного развития вакуолей ядро с протоплазмой оттеснено к одной стороне. Ядра в основном собраны около верхнего и нижнего края хорды в стенках канала, тянущегося вдоль хорды и наполненному жидким содержимым, сравниваемым с лимфой позвоночных. Сверху хорда одета

бесструктурной оболочкой, выделяемой клетками самой хорды и образующей влагалище хорды (иначе *elastica*) (см. рис. 5).

Соединительная ткань образует футляр вокруг хорды, затем продолжается вверх и образует второй футляр вокруг нервной трубки. От спинной поверхности этого футляра отходят соединительно-тканые лучи, подпирающие спинной плавник и разделенные один от другого полостями, тоже сравнимыми с лимфатическими. Участок соединительной ткани, окружающий хорду и нервную трубку, может быть назван скелетородным, или скелетогенным слоем, так как он соответствует тому слою соединительной ткани у позвоночных, в котором развиваются позвонки и некоторые другие кости.

В связи со скелетогенным слоем стоят миокоммы, разделяющие продольную мускулатуру на сегменты, а равно соединительно-тканый слой, подстилающий перитонеальный эпителий вторичной полости тела. Миокоммы на периферии состоят в связи с глубокими слоями подкожной соединительной ткани. Точное представление о соотношении всех этих частей может быть дано только на основании данных истории развития.

Центральная нервная система у ланцетника представляет собой нервную трубку, которая содержит канал (*canalis centralis*), выстланный эпителием (*ependyma*) и сообщающийся с поверхностью органа узкой срединной щелью (рис. 6), так что, строго говоря, нервная система имеет форму не замкнутой трубки, а желобка с тесно сближенными краями. Хотя при отсутствии черепа у ланцетника отсутствует и головной мозг, но в коническом выступе переднего конца мозговой трубки имеется расширенная полость, в которой можно видеть гомолог третьего желудочка позвоночных, тем более что у молодых экземпляров на его нижней поверхности находится выступ, вероятно, соответствующий воронке (*infundibulum*), лежащей у позвоночных на дне третьего желудочка.

У взрослого ланцетника на задней стенке воронки развивается утолщение, которое по аналогии с позвоночными может быть названо *tuberculum posterius*. Оно состоит из высоких цилиндрических клеток с волосками на внутренней поверхности и имеет характер органа чувств. Во всяком случае, у взрослого ланцетника полость воронки не выражена (рис. 7).

Далее у ланцетника наблюдается еще расширение срединной щели нервной трубки, которое приравнивают 4-му желудочку, или ромбоидальной ямке позвоночных (рис. 8), а канал, соединяющий его с 3-м желудочком, сравнивают с Сильвиевым водопроводом. В эмбриональном состоянии со спинной стороны переднее расширение, свободно открываясь наружу, образует невропор (*neuroporus*). Невропор позже открывается на дне небольшой ресничной ямки, которая у взрослого сдвинута на левую сторону, и к которой подходит нерв (ямка Келликера). Ямка эта считается органом обоняния. У вполне

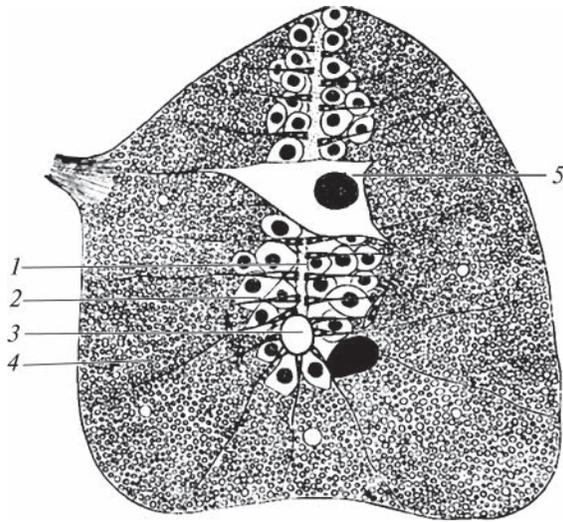


Рис. 6. Поперечный разрез мозговой трубки молодого *Amphioxus lanceolatus*:

1 — срединная щель; 2 — слой нервных клеток; 3 — центральный канал, под ним пигментная клетка; 4 — слой нервных волокон; 5 — гигантская нервная клетка

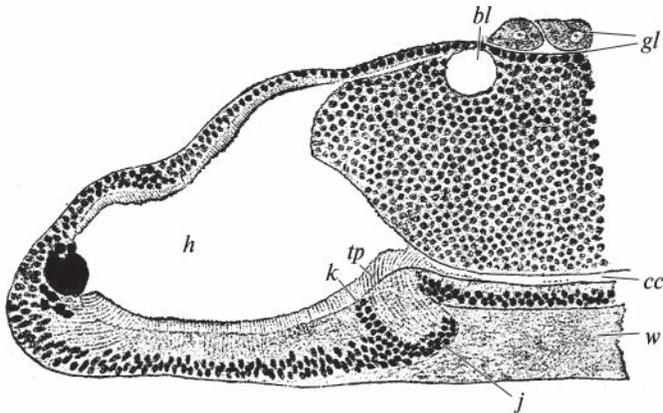


Рис. 7. Сагиттальный разрез передней части нервной трубки взрослого *Amphioxus lanceolatus*:

bl — заднее расширение центрального канала на спинной стороне;
cc — центральный канал; *gl* — ганглиозные (светочувствительные?) клетки спинной стороны; *h* — переднее расширение; *k* — след полости воронки (*J*); *tp* — *tuberculum posteriorius*; *w* — волокнистая часть спинной трубки

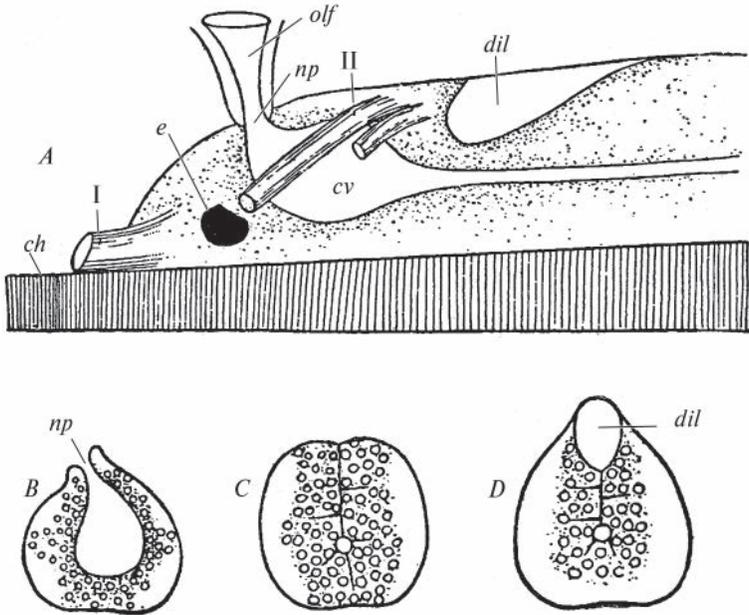


Рис. 8. Передняя часть нервной трубки молодого *Amphioxus lanceolatus*:

A — продольный разрез; *B, C, D* — поперечные разрезы через переднюю часть: *B* — в области невропоруса; *D* — в области спинного расширения (4-го желудочка); *C* — в промежутке между этими областями (область Сильвиева водопровода); *ch* — хорда; *cv* — переднее расширение или 3-й желудочек; *e* — пигментное пятно; *np* — невропорус; *olf* — обонятельная ямка; I, II — две передние пары нервов

взрослой формы нервная трубка на своем переднем конце вполне замкнута, а обонятельный нерв берет начало от полого непарного выступа 3-го желудочка, или обонятельной лопасти. Как на зачаток непарного глаза, указывают на пигментное пятно, лежащее на передней стенке того же желудочка под обонятельной лопастью. Клетки, выстилающие центральный канал, дают в толщу стенок отростки, играют роль опорных элементов, т. е. невроглии. Кроме обыкновенных ганглиозных клеток малой и средней величины, в центральной нервной системе ланцетника описаны гигантские мультиполярные клетки, лежащие в передней и задней части нервной трубки и расположенные в определенном порядке; от них отходят гигантские волокна, направляющиеся от передних клеток назад, а от задних вперед.

От центральной нервной системы берут начало периферические нервы, причем нервы правой и левой стороны отходят не друг против

друга, а чередуясь, что находится в связи с асимметричным положением миокомм правой и левой стороны, исключая, впрочем, нервы двух передних пар, имеющих противоположное положение. Эти обе пары, не имеющие соответствующих двигательных ветвей, считают головными, а все прочие — спинномозговыми. Аналогия с периферической нервной системой позвоночных в том, что чувствительные нервы, отходящие у последних дорсальными корешками, у ланцетника отходят со спинной поверхности нервной трубки. Отходящие у позвоночных вентральными корешками двигательные нервы у ланцетника отходят с брюшной стороны, но не в виде одного пучка, а каждый несколькими пучками и при этом чередуются с чувствительными так, что на разрезе справа, например, видим спинной нерв, а слева — брюшной. Соединения спинных и брюшных ветвей в один смешанный нерв, имеющий место почти у всех позвоночных, здесь не происходит. Впрочем, спинные нервы у ланцетника (как у позвоночных) смешанной природы и содержат двигательные волокна. При основании как спинных, так и брюшных ветвей, по выходе их из толщи миокомм, имеются крупные грушевидные клетки, сравниваемые некоторыми (Догель, 1902) со спинными ганглиями позвоночных.

Органы чувств, кроме обонятельной ямки, непарного глазоподобного скопления пигмента и перципирующих клеток в коже, иногда расположенных группами, представлены еще особыми аппаратами, залегающими в стенке нервной трубки и, по мнению описавшего их Гессе, светочувствительными. Каждый такой аппарат состоит из пигментной клетки, имеющей форму чашки, причем по большей части углубленная сторона чашки аппаратов, лежащих на левой стороне нервной трубки, обращена взад и влево, а на правой — вперед и вправо. В углублении чашки сидит охваченная ею полигональная перципирующая клетка, имеющая на своей обращенной к пигментной чашке стороне нежные палочкообразные придаточки. В передней части нервной трубки найдены такие же клетки, лежащие на её спинной поверхности, но не сопровождающиеся пигментными. Некоторыми учеными эти клетки тоже считаются светочувствительными. На верхней стенке ротовой полости лежит еще мерцательная ямка (ямка Гатчека), которая считается либо вкусовым, либо обонятельным рецептором. Однако строение, типичное для органа чувств, для этой ямки не доказано. По-видимому, она составляет лишь часть мерцательного аппарата, представленного двумя боковыми мерцательными бороздками, сходящимися на дне ротовой полости. Такой же мерцательный кольцевой желобок имеется и в передней части жаберной полости оболочников, причем также имеется и мерцательная ямка, но у оболочников в нее открывается особая железа, которой нет у ланцетника.

Органы пищеварения представляют собой следующие части: ротовую полость; жаберную часть, или пищевод; расширенную среднюю часть, которую иногда не совсем правильно называют желудком и от которой отходит справа и вперед в виде отростка слепой мешок — гомолог печени; заднюю постепенно суживающуюся часть — кишку. Мешок от-

личается от печени позвоночных животных тем, что он полый; но мы увидим, что и у позвоночных в эмбриональном состоянии печень является в виде полого отростка. Эпителиальные клетки печеночного мешка, размножаясь в известную стадию развития животного, отделяют от себя клетки, попадающие в полость кишечника. Явление это, вероятно, имеет значение для пищеварения, а может быть связано и с процессами выделительного характера, в которых печень принимает участие и у ланцетника. Пищеварительные органы открываются наружу через задний проход, снабженный кольцевой мышцей, или сфинктером.

Ротовая полость отделена от жаберной части складкой слизистой оболочки, *velum*, в толще которой залегает круговая мышца, волокна которой, однако, прерваны на брюшной стороне. Ротовая полость, как и весь кишечный путь, выстлана мерцательным эпителием. Особенного внимания заслуживает жаберная часть. Она пронизана многочисленными (до 180 пар) косо лежащими жаберными щелями, через которые вода из жаберной части кишечника поступает в особую полость, окружающую кишечник на значительном протяжении и называемую околожаберной, или перибранхиальной, а из неё через жаберную пору наружу. Впрочем, перибранхиальная полость тянется в виде двух полых выступов и позади жаберной поры, а правый из этих выростов доходит почти до заднего прохода. Простенки между жаберными щелями поддерживаются плотными, состоящими из склеенных эластических волокон палочками, соединенными между собой поперечными перемычками и образующими подобие решетки (рис. 9). Перемычки же, естественно, залегают в перегородках, разделяющих жаберные щели в горизонтальном направлении на участки, или звенья.

На спинной стороне жаберной части, на срединной линии, имеется желобок, эпителий которого несет более длинные мерцательные волоски и который называется наджаберным. На брюшной срединной линии жаберной части лежит поджаберный желобок, или эндостиль, в котором, кроме мерцательных клеток (их волоски наиболее длинные по срединной линии), содержатся четыре ленты железистых клеток. Комочки слизи, выделяемые этими клетками, поднимаются мерцательными волосками в полость кишечника; к комкам прилипают пищевые частицы, взвешенные в воде и гонимые деятельностью мерцательных волосков дальше по кишечнику, извлекая из массы воды, проходящей через рот в жаберные отверстия, пищевые частицы.

Орган этот вполне соответствует эндостилу оболочников. Таким образом, передняя часть кишечника у бесчерепных, как и у оболочников, кишечно-жаберных и позвоночных, приспособлена к водному дыханию.

Органы кровообращения, содержащие бесцветную кровь с очень малым количеством белых, а по некоторым даже и красных клеток, представлены следующими сосудами. На брюшной стороне в передней части тела кровь направляется вперед по непарному сосуду, проходящему под

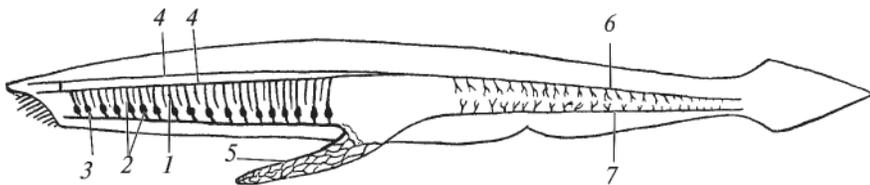


Рис. 10. Схема кровообращения *Amphioxus lanceolatus* в профиль:

1 — жаберные дужки; 2 — пульсирующие расширения в их основании; 3 — жаберная артерия или брюшная аорта; 4 — корни аорты; 5 — печеночная вена; 6 — аорта спинная; 7 — подкишечная вена

простенки, где она окисляется, снабжены при основании пульсирующими расширениями (*bulbilli*). Пройдя жаберные простенки, сосуды, которые могут быть названы жаберными дужками, соединяются с каждой стороны в сосуд, несущий кровь назад, но продолжающийся и в самый передний конец животного в виде небольшой веточки, сравнимой с сонными артериями (*carotides*), несущими кровь к голове позвоночных. Веточки правой и левой стороны соединены поперечным анастомозом. Два спинных сосуда, или корни аорты (*radices aortae*), соединяются в спинную или нисходящую аорту (*aorta dorsalis s. descendens*), идущую по срединной спинной линии почти до заднего конца тела и разбивающуюся на капилляры, собирающиеся потом в подкишечную вену. Все эти сосуды, по аналогии с позвоночными, составляют артериальную систему, хотя в брюшной части она содержит венозную кровь.

Венозная система изучена сравнительно недавно и представляет, подобно артериальной, большое сходство с венозной системой позвоночных. Непарная хвостовая вена разбивается на массу капиллярных лакун, облегающих кишечник, а затем снова собирается в лежащую под кишечником вену — подкишечную (*v. subintestindlis*). Эта вена тянется к печеночному мешку, где опять разбивается на массу капиллярных лакун, напоминающих воротную систему позвоночных. От печени кровь по печеночной вене (*v. hepatica*) собирается в небольшое расширение — венозный синус (*sinus venosus*), образованный слиянием двух поперечных стволов — Кювьеровых протоков (*ductus Cuvieri*). Каждый из этих протоков образован слиянием двух залегающих в стенке тела вен — одной передней и другой задней, называемых (по аналогии с позвоночными) передними и задними кардиальными венами (*v. cardis anteriores et posteriores*). Впереди венозный синус продолжается в брюшную аорту. Кардиальные вены принимают кровь от лакун, окружающих половые органы и из поперечных метамерно расположенных вен. Таким образом, в спинной аорте кровь идет спереди назад, а в брюшной — сзади вперед. Сердца нет, и кровь движется, подчиняясь пульсации *bulbilli* и передней части брюшного сосуда, а равно и некоторых

других частей кровеносной системы. Лимфатические пространства были указаны выше, но встречаются и в других частях тела, не представляя, однако, цельной системы.

Полость тела, или целом (*coelota*), выстлана слоем плоского целотелия, или перитонеального эпителия, и не сегментирована. В задней части тела она окружает кишечник кругом, а в передней части она значительно оттеснена вследствие развития околожаберной полости (см. ниже), так что в передней части целом представлен лишь отдельными участками, частью сообщающимися между собой, частью изолированными. Так, в боковых складках залегает по замкнутому участку целома. Под эндостилем лежит непарный участок целома и под хордой с каждой стороны лежит по участку целома. Эти участки — субэндостильный и субхордальные — сообщаются сзади с околокишечным и между собой, а именно простенки между жаберными щелями (не все, а через один, чему будет дано объяснение ниже) содержат по целомическому каналу, сообщаемому субэндостильный целом с субхордальным участком соответствующей стороны. Весь целом выстлан целотелием, каждая клетка коего снабжена одним мерцательным волоском.

Выделительные органы представлены рядом коротких метамерно расположенных мерцательных нефридиальных трубок, которые одним концом открываются в перибранхиальную полость, а другие при помощи нескольких воронкообразных отверстий, окруженных особыми булавовидными клетками — соленицитами, в субхордальный целом своей стороны (рис. 11).

Число трубок достигает до 90 пар, причем на каждые две соседние жаберные щели с каждой стороны приходится одна трубка. В первую пару жаберных щелей открывается своя пара нефридиальных канальцев, которая может быть названа наджаберной или эпибранхиальной. Боковые жаберные сосуды образуют около каждой нефридиальной трубки сеть лакун, или почечный клубочек (*glomerulus*). Соленициты представляют собой трубчатые клетки. Полость довольно длинной трубочки сообщается с полостью нефридиальной трубки. Внутри трубочки помещается жгут, составляющий продолжение протоплазмы головчатой, содержащей ядро, части клетки и выдающийся своим свободным концом в полость нефридиальной трубки.

Нефридиальные трубки являются замкнутыми в своем внутреннем конце и сообщения с целомом не имеют. Однако в личиночном состоянии это сообщение существует, и присутствие его вытекает из самого способа возникновения нефридиальных трубок. Кроме того, описывают разбросанные на нижней стенке перибранхиальной полости утолщения эпителия, которым приписывают экскреторную функцию. Таковую же предполагают за двумя воронкообразными выступами перибранхиальной полости, направленными вперед и будто бы сообщаемыми на своем переднем конце с целомом. Однако выделительная функция этих органов не доказана, а равно и означенного сообщения,

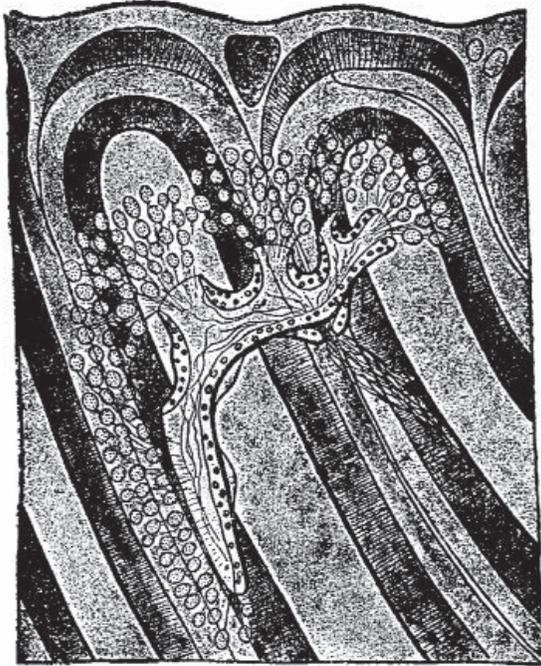


Рис. 11. Нефридиальная трубка левой стороны *Amphioxus lanceolatus* вместе с частью стенки жаберного отдела кишечника, в котором видны жаберные щели и залегающие между ними скелетные образования

по-видимому, не существует, но известно, что аммиачный кармин выделяется нефридиальными трубками и печенью, которая в то же время выделяет индигокармин.

Половые органы ланцетника, являющегося раздельнополым, представляют собой метамерно расположенные на протяжении перибранхиальной полости, снаружи от её наружной стенки, пузыревидные гонады, т. е. семенники (*testes*) или яичники (*ovaria*) (рис. 12). Выводящих протоков нет, и половые продукты выходят через разрыв стенок в перибранхиальную полость и оттуда через жаберную пору наружу. Молодые половые железы представляют собой участки вторичной полости, или целома, иначе половые камеры, на наружной стенке которых набухают зачатки яичников или семенников, содержащие потом каждый внутри себя первичную полость, или полость гонады. Эти полости выстланы эпителием, одевающим в яичнике яйцо и образующим, таким образом, подобие фолликула, одевающего яйцо у позвоночных (см. рис. 12). Гонады постепенно разрастаются и выполняют собой соответствующий участок полости тела.

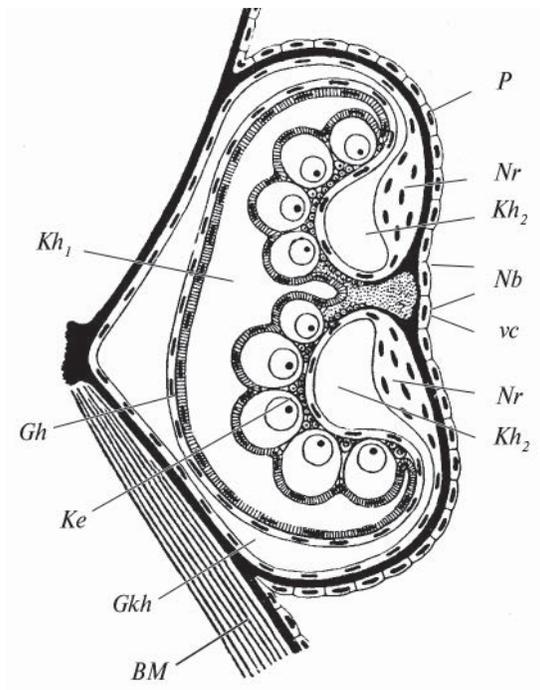


Рис. 12. Яичник *Amphioxus lanceolatus* в поперечном разрезе:

BM — брюшная поперечная мышца; *Gh* — эпителиальная выстилка яичника; *Gkh* — полость (вторичная или целомическая) половой камеры; *Ke* — клетки, из которых развиваются яйцеклетки; *Kh₁* — полость (первичная) самой гонады; *Kh₂* — продолжение полости половой камеры; *Nr* — утолщение стенки половой камеры, где яйцеклетки проходят через разрыв в перибранхиальную полость; *Nb* — место набухания гонады; *P* — эпителий (эктодермический), выстилающий перибранхиальную область; *vc* — кардинальная вена

Развитие происходит вне тела матери. Отложенные через жаберную пору яйца одеты снаружи оболочкой, выделяемой облекающими яйцо в яичнике клетками, или хорионом.

После выделения редуцированных телец и оплодотворения, яйцо проходит полное и почти равномерное дробление. Клетки нижнего или вегетативного полюса все-таки немного крупнее клеток верхнего или анимального полюса. В результате получается полая сфера, или бластула. Более крупные клетки вегетативного полюса начинают вворачиваться внутрь (рис. 13), и, таким образом, зародыш переходит в стадию гастрюлы, состоящую из двух слоев: наружного — эктодермы и внутреннего — энтодермы, причем образовавшееся вследствие впячивания отверстие, или бластопор, ведет в первично-кишечную или гастральную полость. Позже

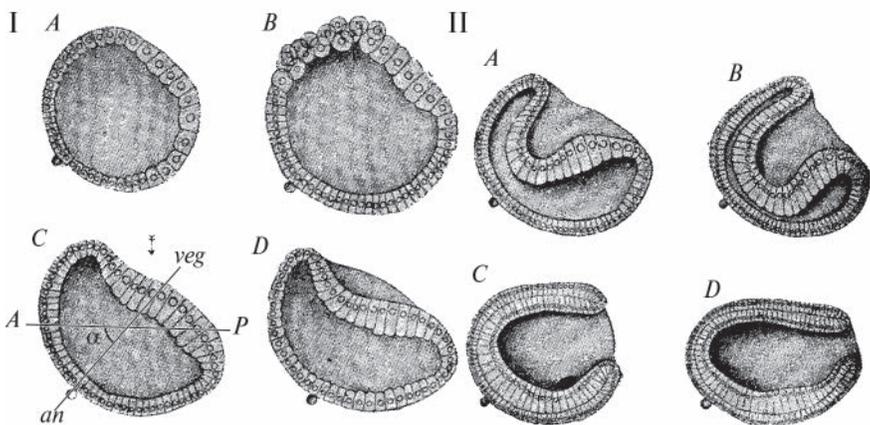


Рис. 13. Этапы эмбрионального развития ланцетника:

I — начальные стадии гастрюляции *Amphioxus lanceolatus* в разрезе: A и B — бластула с уплощенным вегетативным полюсом; C и D — начало впячивания; an — анимальный (верхний) полюс; veg — (нижний) вегетативный полюс; A — передний и P задний конец будущего зародыша; α — угол, образованный осью яйца (an — veg) и осью зародыша; II — дальнейшие стадии гастрюляции *Amphioxus lanceolatus*

он перемещается на его спинную сторону. Эктодермические клетки скоро получают мерцательные жгутики и зародыш вращается внутри яйцевой оболочки. Образование среднего пласта, или мезодермы, происходит одновременно с закладкой нервной системы.

По описанию Ковалевского и Гатчека, мезодерма образуется в виде ряда полых выступов от энтодермы (рис. 14), причем на каждую метамеру зародыша приходится пара таких выступов, которые, отделившись от кишечника, образуют каждый замкнутый пузырек, или половину одного мезодермического сегмента.

На переднем конце от энтодермы отделяется один непарный мешок, или головная полость, которая потом редуцируется, и у взрослого найти её след нельзя. Вероятно, она соответствует целомической полости передней метамеры, или хобота, кишечножаберных.

На спинной стороне образуется зачаток нервной системы, а именно: через опускание клеток, лежащих на срединной линии, образуется углубление, над которым срастаются краевые клетки, вследствие чего пластинка из опустившихся клеток оказывается лежащей под эктодермой (рис. 15). Затем пластинка превращается в открытый со спины желобок, края которого постепенно сближаются, но, однако, и у взрослого сохраняется след срастания. Спереди трубка открывается посредством невропора наружу; сзади бластопор, лежащий на срединной линии, при

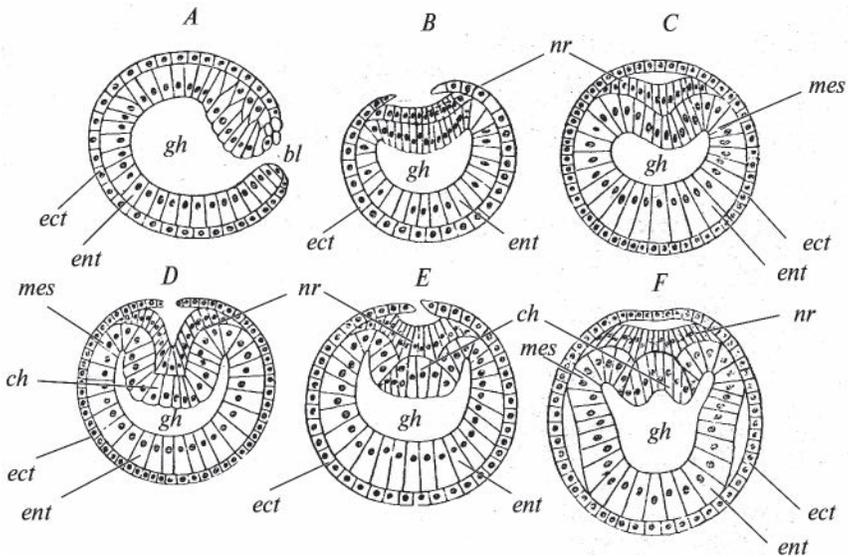


Рис. 14. Процесс гастрюляции у ланцетника:

A — продольный разрез через гастрюлу *Amphioxus lanceolatus* в начале возникновения хорды; *B–F* — поперечные разрезы зародыша того же животного в период обособления нервной системы (*nr*) и мезодермы (*mes*): *bl* — бластопор; *ch* — хорда; *ect* — эктодерма; *ent* — энтодерма; *gh* — гастральная полость; *mes* — зачаток мезодермы; *nr* — зачаток нервной системы

образовании нервной трубки опускается вместе с нею под эктодерму; так что первичный кишечник, или гастральная полость, открывается уже не наружу, а в нервную трубку (рис. 15). Это провизорное сообщение кишечника с нервной трубкой носит название невроэнтерического канала (*canalis neuroentericus*).

На спинной стороне от энтодермической трубки обособляется желобковидный зачаток хорды, превращающийся в плотный шнур. Когда зародыш имеет две или три пары мезодермических сегментов, он выдвигается из яйцевых оболочек и плавает при помощи мерцательных ресничек эктодермы в виде личинки. Проследим подробнее судьбу мезодермических сегментов. Каждый сегмент с той и другой стороны делится на две части: верхнюю и нижнюю. Верхняя называется миотомом, а его полость — миоцель, нижняя — спланхнотомом, а его полость — спланхноцель. Спланхнотомы состоят из двух лепестков: наружного — париетального, или кожно-волокнистого, и внутреннего висцерального, или кишечного-волокнистого, и обрастают впоследствии кишечник справа и слева, а их полости, сливаясь как в поперечном, так и в продольном направлении, образуют вторичную полость

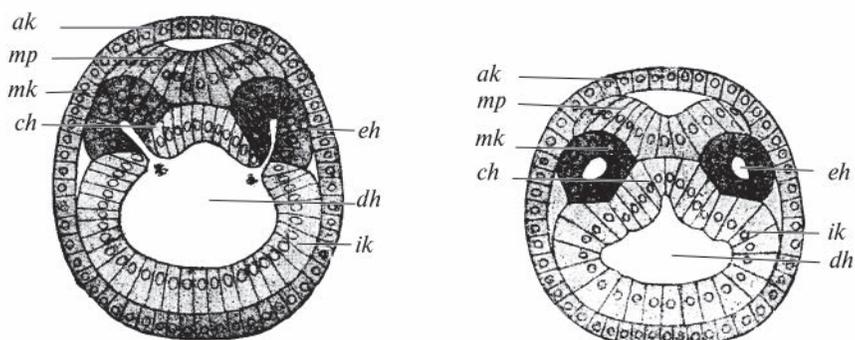


Рис. 15. Поперечный разрез зародыша *Amphioxus lanceolatus* на стадии четырех мезодермических сегментов:

ak, ik, mk — экто-, энто- и мезодерма; *mp* — нервный желобок; *ch* — спинная струна; *dh* — полость кишечника; *eh* — целом

тела, или целом. Однако эти наблюдения отличаются от наблюдений Ковалевского и Гатчека, утверждающих, что мезодермические сегменты, по крайней мере первые 14, у ланцетника появляются в виде самостоятельных выступов первичного кишечника, соприкасаются друг с другом над и под кишечником, т. е. в области мезентериев. Точно так же в виде полостей в мезодерме образуются и другие сосуды. Нефридиальные каналцы возникают в виде слепых выступов целома, лежащих около кишечной стенки и впоследствии открывающихся слепым концом в перибранхиальную полость. Первоначальное сообщение каналца с целомом образует вышеупомянутые воронки, а на наружном крае воронок развиваются соленоциты. Своеобразное изменение претерпевает самая передняя нефридиальная трубка, принадлежащая второй метамере и развивающаяся только на левой стороне зародыша. Трубка эта, еще у личинки достигающая относительно значительной величины (рис. 16, С) была известна давно, и Гатчек угадал её природу, но только недавно удалось вполне определенно доказать, что эта трубка развивается сходно с прочими нефридиальными трубками, имеет соленоциты, но открывается не в перибранхиальную полость, а в переднюю (энтодермическую) часть кишечника, недалеко от ротовой полости, и впоследствии по одним наблюдениям атрофируется вовсе, по другим — остается у взрослого в виде ничтожного рудимента.

От миотомов отделяется по поперечному участку их нижняя часть. Эти участки называются гонотомами, а их полости — гоноцелом. Гонотомы образуют половые камеры, при набухании их наружной стенки образуются гонады. Более сложную судьбу имеют миотомы. Внутренняя стенка миотома, прилежащая главным образом к хорде, утолщается,

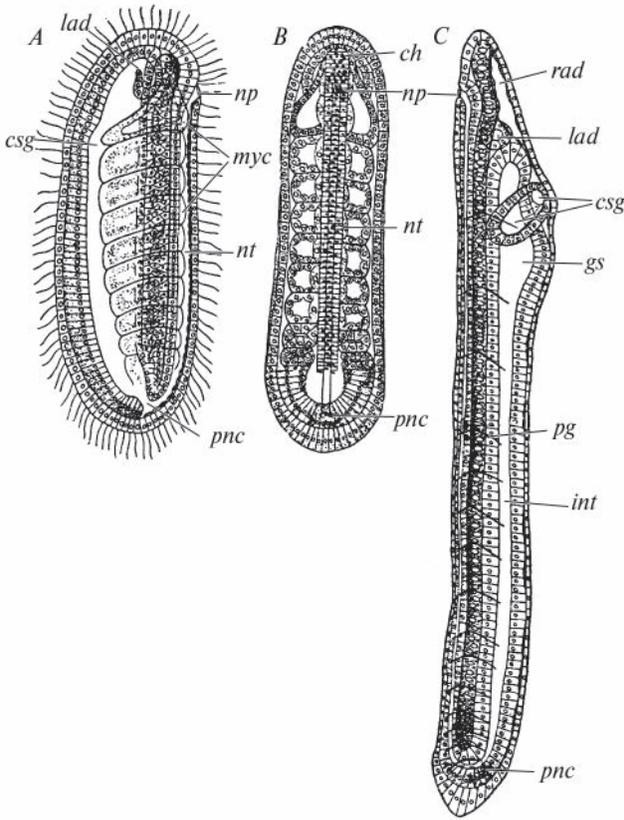


Рис. 16. Эмбриогенез внутренних органов ланцетника:

A — зародыш *Amphioxus lanceolatus* в стадии девяти мезодермических сегментов, вид сбоку; *B* — он же со спинной стороны; *C* — зародыш с 15-ю сегментами, вид сбоку: *ch* — хорда; *csg* — колбовидная железа; *gs* — зачаток первой жаберной щели; *int* — кишечник; *lad* (при *C*) — левый нефридий передней пары; *my. s.* — сегменты мезодермы; *nt* — нервная трубка; *pg* — отложения в ней пигмента; *pnc* — невроэнтерический канал; *rad* (при *C*) и *lad* (при *A*) — головная полость

её клетки делаются весьма высокими, а потом превращаются в продольные мышечные ленты. Наружная стенка миотома по мере разрастания вверх и вниз образует слой подкожной соединительной ткани. От нижнего угла миотома, от которого отделяется гонотом, образуется складка, которая врастает между внутренней утолщенной стенкой миотома и органами срединной линии, т. е. хордой и нервной системой, и которая называется склеротомом. Судьба двух листков этой складки различна: внутренний образует скелетогенный слой, облегающий

хорду и нервную трубку, а наружный листок этой складки образует прослойки между отдельными мышечными сегментами, или миокоммы, которые уподобляются фасциям, облегающим мышцы у позвоночных. Миоцель впоследствии исчезает. Таким образом, миотомы зародыша ланцетника правильнее было бы называть мио-склеро-гонотомами.

Обратимся к рассмотрению энтодермических производных.

Кишечник в передней части образует с каждой стороны ряд выступов, которые, подойдя к эктодерме, открываются наружу и образуют жаберные щели. Число этих щелей первоначально не велико. Позже их закладка идет несимметрично, да и положение их неправильное: щели левой стороны первоначально сдвинуты сильно на правую сторону.

Но щели правой и левой сторон открываются сначала непосредственно наружу. Потом на брюшной стороне образуется над жаберными щелями с каждой стороны по складке, представляющей собой *metapleurae*, а между ними образуется на срединной линии углубление эктодермы, которое и представляет зачаток перибранхиальной полости. Оно замыкается на всем своем протяжении, кроме одного пункта, где образуется жаберная пора. Стенки его разрастаются справа и слева по бокам кишечника. Жаберные щели оказываются открывающимися в перибранхиальную полость. Число щелей постепенно возрастает, причем две рядом лежащие щели одной стороны образуются через разделение одной первичной щели. Разделение это совершается таким образом, что со спинной стороны щели спускается складка в виде язычка, которая достигает нижнюю поверхность щели и разделяет ее на две. Складка эта не содержит участка целома, каковой имеется между первичными щелями, числу которых соответствует и число нефридиальных трубок.

Иная судьба постигает самую переднюю пару жаберных щелей: левая атрофируется довольно рано, а правая превращается в крупный мешок, открывающийся с правой стороны около рта и называемый колбовидной железой. Впоследствии он совсем атрофируется.

Кишечник сообщается с наружной средой при помощи рта и заднего прохода, возникающих через слияние экто- и энтодермы и образуются в этом месте отверстия. Рот первоначально лежит на левой стороне и поэтому некоторыми считается за модификацию жаберной щели, с чем согласовалось бы и то обстоятельство, что передняя нефридиальная трубка, подобно эпибранхиальным, открывается в ротовую полость, но, по-видимому, это не совсем так, и асимметричное положение его связано с общей асимметрией переднего конца зародыша ланцетника. Непарная обонятельная ямка ланцетника (ямка Келликера) возникает в виде углубления эктодермы, на дне которого временно открывается невропор, и хотя она потом сдвигается на левую сторону, но все-таки является непарным органом. *Amphioxides* не имеет усиков (*cirri*) и совсем не имеет перибранхиальной полости. Жаберные щели в виде одного непарного ряда открываются непосредственно спереди

на брюшной стороне между метаплевральными складками. Сообразно этому эндостиль сдвинут на правую сторону животного и помещается в верхнем отделе кишечника, тогда как нижний отдел имеет значение жаберного и сдвинут на левую сторону. Асимметричное положение жаберного аппарата, эндостиля и рта, как и отсутствие перибранхиальной полости, напоминает личиночное состояние *Amphioxus*. Впереди рта, ниже на левой стороне, открывается снабженный своей мускулатурой орган, соответствующий ямке Гатчека. Возможно, что *Amphioxides* представляет собой неотеническую, т. е. достигшую половой зрелости личинку, а по другим представлениям даже просто нормальную личинку *p. Asymmetron*.

Глава 2. Классификация позвоночных (*Vertebratas, Craniota*)

2.1. Систематика позвоночных

Прежде чем перейти к изложению сравнительно-анатомических данных, нужно предпослать краткую характеристику главнейшим группам. Позвоночные делятся на пять классов: *Pisces* (рыбы), *Amphibia* (амфибии, или земноводные), *Reptilia* (рептилии, или пресмыкающиеся), *Aves* (птицы) и *Mammalia* (млекопитающие), причем два первые класса соединяются в одну общую группу. Из-за отсутствия во время их развития особой эмбриональной оболочки, или амниона, их называют *Anamnia*, последние три группы, благодаря присутствию той же оболочки, называются *Amniota*. Кроме того, рыбам и амфибиям Гексли дает наименование *Ichtyopsida* (рыбообразные), а рептилиям и птицам — *Sauropsida* (ящерицеобразные), ибо представители каждой из этих двух групп имеют много общего и связаны переходными формами. Поскольку парные конечности рыб имеют форму плавников, содержащих многочисленные лучи, а конечности всех прочих позвоночных построены по типу ног и имеют обыкновенно 5 пальцев, их называют *Pentadactyloidea* (пятипалые) или *Dactylopoda* (ногопалые).

I. *Pisces* — характеризуются парными конечностями в виде плавников; двухкамерным сердцем, т. е. состоящим почти у всех из одного предсердия, принимающего венозную кровь, и одного желудочка, наполняемого исключительно венозной кровью предсердия; дыханием при помощи жабр; для большинства — костными чешуями в коже.

II. *Amphibia* — характеризуются конечностями пятипалого типа; трехкамерным сердцем, т. е. состоящим из двух предсердий: правого, получающего венозную кровь, и левого — артериальную, и одного желудочка, наполняемого из обоих предсердий смешанной (частью артериальной, частью венозной) кровью; дыханием при помощи жабр и легких или только легких; кожей, по большей части бескостных отложений и роговых образований.

III. *Reptilia* — характеризуются конечностями пятипалого типа; сердцем у громадного большинства трехкамерным, как у амфибий (кроме *Crocodylia*, имеющих два предсердия и два желудочка); дыханием исключительно лёгочным; кожей с роговыми образованиями в виде чешуи, пластинок и т. п.

IV. *Aves* — характеризуются конечностями пятипалого типа, причем передняя обращена в крылья; сердцем четырехкамерным, т. е. состоящим из двух предсердий и двух желудочков, причем левый желудочек наполняется артериальной кровью из левого предсердия, а правый — венозной кровью из правого; дыханием исключительно лёгочным; кожей, покрытой перьями.

V. *Mammalia* — характеризуются конечностями пятипалого типа; четырехкамерным сердцем, как у птиц; дыханием исключительно лёгочным; кожей, покрытой волосами, и присутствием молочных желез, служащих для питания детенышей.

2.2. *Pisces* (рыбы)

Рыбы делятся на отряды на основании следующих признаков:

- 1) присутствие хрящевого или костного скелета;
- 2) присутствие или отсутствие в сердце впереди желудочка особого пульсирующего мускулистого отдела, или артериального конуса (*conus arteriosus*) со многими рядами клапанов внутри;
- 3) присутствие или отсутствие в кишке спиральной складки, или спирального клапана;
- 4) смотря по тому, открываются ли выводящие мочевые и половые органы в заднюю кишку, которая получает тогда название клоаки, или непосредственно наружу;
- 5) по присутствию или отсутствию жаберной или оперкулярной крышки, т. е. складки кожи, прикрывающей жаберные отверстия снаружи;
- 6) по присутствию или отсутствию особого газосодержащего придатка кишечника, или плавательного пузыря.

Наличие у рыб хрящевого скелета, артериального конуса, спирального клапана и клоаки является признаком низшей организации, а наличие костного скелета, жаберной крышки и плавательного пузыря — признаком высшей организации.

1. *Cyclostomi* (круглоротые) имеют скелет только хрящевой. Они защищают самое низкое место в системе, однако не имеют ни артериального конуса, ни клоаки; спиральный клапан имеется; жаберная крышка и плавательный пузырь отсутствуют. Кроме того, в отличие от других рыб, они имеют круглый рот в виде присоски, не имеют частей скелета, соответствующих челюстям (почему называются также *Agnatha*, или бесчелюстными) и имеют один непарный обонятельный орган (называемый также *Monorrhini*). Отметим, что не только рыбы, но и позвоночные имеют рот, ограниченный верхней и нижней губой, имеют части скелета, соответствующие челюстям (*Gnathostonii*, или челюстноротые), и парный обонятельный орган (*Amphirrhini*). Сюда относятся ведущие полупаразитический или паразитический

образ жизни *Petromyzontidae* с родами: *Petromyzon* (минога) и *Geotria*, а также *Muxinidae* с родами: *Muxine* (миксина) и *Bdellostoma*. К круглоротым же, вероятно, надо отнести ископаемую (девонскую) форму — *Palaeospondylus*.

2. *Selachii* (селахии, пластиножаберные) имеют скелет исключительно хрящевой; есть хорошо развитый артериальный конус, а равно и спиральный клапан. Клоака и жаберная крышка могут быть или не быть; плавательного пузыря нет. Этот отряд делится на два подотряда:

- *Plagiostomi* (поперечноротые) — рот в виде поперечной щели на брюшной стороне рыла; есть клоака и нет жаберной крышки. Сюда относятся *Squalidae* (акулы) и *Ilajidae* (скаты). Представители *Squalidae* — *Chamidoselache*, *Hexanchus*, *Heptanchus* (последние два рода, соединяемые иногда в один (*Notidanus*) — образуют семейство *Notidanidae* и вместе с *Chlamidoselache* соединяются в группу *Protoselachii*); *Laemargus*, *Acanthias*, *Spinax*, *Scymnus*, *Cestracion*, *Echiuorrhinus*, *Lamua*, *Alopecias*, *Scyllium*, *Chiloscyllium*, *Pristiurus*, *Galeus*, *Mustelus*, *Carcharias*, *Zygaena* (молот-рыба), *Squatina s. Rhina* (морской ангел); ископаемые (палеозойские) роды *Pleuracanthus s. Xenacanthus*, *Cladodus*, *Cladoselache*, *Climatius* др. Представители *Bajidae*: *Pristis* (пила-рыба), *Trygon*, *Pteroplatea*, *Raja*, *Torpedo*, *Myliobates*;

- *P. Holocephali* (сростноголовые) — рот ближе к переднему концу рыла, овальный; клоаки нет; жаберная крышка есть. Сюда относится единственное семейство *Chimaeridae* (химеровые) с *pp. Chimaera* и *Callorhynchus*.

Отметим, что *Holocephali* многие относят к самостоятельному отряду, а два следующих отряда (*Ganoidei* и *Teleostei*) иногда соединяются вместе под именем *Teleostomi*.

3. *Ganoidei* (ганоиды) имеют скелет или с преобладанием хряща (хрящевые ганоиды), или с преобладанием костей (костистые ганоиды); есть артериальный конус и спиральный клапан, но нет клоаки; есть жаберная крышка и плавательный пузырь. Сюда относятся подотряды: *A. Chondrostei s. Chondroganoidea* с *pp. Acipenser* (охватывающих осетровых рыб), *Scaphirhynchus*, *Psephurus*, *Polyodon s. Spatularia* (все с преобладанием хрящевого скелета); *B. Crossopterygiis*, *Brachiodanoidea* с *pp. Polypterus* и *Calamoichtys* (представляющие некоторые черты, приближающие к амфибиям); *C. Rhotoboganoidea*, *Lepidosteus*, *B. Cycloganoidea*, *Amia* (у этих групп преобладает костный скелет). Сюда же должны быть отнесены ископаемые (мезозойский и третичный периоды) *Pycnodontidae*: *Pycnodus*, *Microdon* и др.

4. *Dipnoi* (двоякодышашие) характеризуются скелетом с преобладанием хряща; имеют артериальный конус, спиральный клапан с клоакой, жаберную крышку; плавательный пузырь обращен в легкие: *Ceratodus*, *Lepidosiren*, *Protopterus*.

5. *Teleostei* (костистые) имеют костный скелет; нет артериального конуса, спирального клапана, клоаки; есть жаберная крышка

и плавательный пузырь. Сюда относятся многочисленные представители, разделяемые на несколько подотрядов.

A. *Physostomi* (открытопузырные):

a) *Ostariophysii*: *Silurus* (сомы), *Malapterurus* (электрический сом), *Plotosus*, *Saccobranchus*, *Arius*, *Galeichtys*, *Tropheus*, *Bagrus*, *Clarias*, *Aminrus*, *Doras*, *Hypostomus*, *Callichthys*, *Aspredo* (всё семейство *Siluridae* — сомовых); *Misgimius*, *Cobitis* (вьюны); *Cyprinus* (каarp), *Carassius* (карась), *Tinea* (линь), *Barbus* (усач), *Gobio* (пескарь), *Rhodeas* (горчак), *Abramis* (лещ и др.), *Blicca* (густера), *Leuciscus* (плотва), *Phoxinus* (гольян), *Chondrostoma* (подуст) (все из семейства *Cyprinidae* — карповых); *Gymnotus* (электрический угорь); *Erythrinus*, *Citharims* (семейство *Characinidae*);

b) *Malacopterygii*: *Salmo* (лососи и форели), *Osmem* (корюшка), *Argentina*, *Mallotus*, *Coregonus* (сиги) (всё семейство *Salmonidae* — лососевых); *Gonostoma*, *Lutodeira*, *Stomias*, *Argyroleucus*, *Chauliodus*, *Cyclothone*, *Morrayras*, *Gymnarchus*; *Heterotis*, *Osteoglossum*; *Clupea* (сельди), *Alosa*, *Engraulis* (анчоусы), *Chirocentrus*, *Butyrinus*, *Chatoessus*, *Notopterus* (всё семейство *Glupeidae* — сельдевых);

c) *Symbranchii*: *Symbranchus*, *Amphipnous*, *Monopterus*;

d) *Apodes*: *Conger* (угри морские), *Anguilla* (угри речные), *Murraena*, *Saccopharynx*;

e) *Haplom Esox* (щука); *Scopelus*; *Cyprinodon Anableps*, *Girardinus*, *Poecilia* (семейство *Cyprinodontidae*); *Amblyopsis*, *Typhlichtys*.

B. *Anacanthini*. (мягкоперые): *Lota* (налимы), *Gadus* (треска, навага), *Merluccius*; *Pierasfer* (выделяемый в особую группу — *Heteromi*).

C. *Acanthopterygii* ((жесткоперые): *Perca* (окунь), *Luciperca* (судак), *Lates*, *Serranus* (морской окунь) (всё семейство *Percidae* — окуневых); *Mullus* (барбун), *Sparus*, *Chrysophrys*, *Vox*, *Sargus*, *Chaetodon* (щетинозуб), *Toxotes* (брызгун), *Pterois*, *Synanceja*, *Labrus*, *Julis*, *Scantis* (s. *Sparisoma*), *Tilapia*, *Osphromenus*, *Embiotoca*, *Ditrema* (s. *Micrometrus*), *Polyacanthus* (s. *Macropodus*), *Trichogaster*, *Sciaena*, *Otolithus*, *Coilichtys*, *Polymenus*; *Scomber* (макрель), *Thunnus* (тунец), *Zeus*, *Caranx* (из семейства *Scomberidae* — макрелевых); *Solea* (соль), *Rhombus* (тюрко или палтус), *Pleuronectes* (камбала) (всё три рода семейства *Pleuronectidae* — камбаловых); *Cottus* (бычок), *Periophthalmus*, *Echeneis* (ремора), *Scorpaena*, *Cydopterus*, *Cottus* (подкаменьщик), *Trigla*, *Trachiuus*, *Uranoscopus*, *Astroscopus* (звездочета), *Dactylopterus*, *Blennius*, *Clinus*, *Anarrhichas* (зубатка), *Zoarcas* (бельдюга), *Lepadogaster*, *Stygicola*, *Lucifuga*, *Patrachus* (жабун), *Thalassophryne*, *Ophidium*, *Trachypterus*.

D. *Percesoces* (окуне-щуки): *Mugil* (кефаль), *Anabas*, *Sconiberesox*, *Exocoetus* (s. *Exonantes*) (летучая рыба), *Belone* (морская щука), *Ammodytes*, *Ophiocephalus*.

E. *OpistomJ* (заднеплечие): *Mastacembelus*.

F. *Pediculati* (ногоперые): *Lophius* (морской чёрт), *Malthe*, *Dibranchras*.

G. *Plectognathi* (сростночелюстные): *Ostracion* (кузовок), *Ballistes*, *Monacanthus*, *Triacanthus* (семейство *Sclerodermi* — твердокожие); *Diodon*

(двузуб), *Triodon* (трехзуб), *Tetrodon* (четырёхзуб), *Orthogoriscus* (s. *Mola*) (луна-рыба) (семейство *Gymnodontes* — скалозубовые).

Н. *Catosteomi*: *Hippocampus* (морские коньки), *Syngnathus* (морские иглы), *Nerophis*, *Phyllopteryx*, *Solenostoma* (все составляют группу *Lophobranchii* — пучкожаберных); *Gasterosteus* (колюшка).

Ostracodermi — формы исключительно ископаемые (палеозойский период) и характеризуются присутствием окостенений в коже, покрывавших в виде панциря то одну голову, то голову и переднюю часть тела, тогда как хвост был покрыт чешуями. Остатков внутреннего скелета не найдено.

Глава 3. Начальные стадии развития и метаморфоз позвоночных (*Vertebrata, s. Craniota*)

Яйцеклетка позвоночных представляет весьма различные степени содержания питательного желтка. Менее всего питательного материала содержится в яйцеклетке живородящих млекопитающих, яйцо которых приближается к яйцу бесчерепных. Если имеется питательный желток, то протоплазматическая часть с ядром лежит на верхнем, или анимальном, полюсе, а нижний, или вегетативный, полюс всецело занят желтком. На поверхности яйцевой клетки позвоночных имеется прозрачная оболочка, пронизанная многочисленными радиальными канальцами, или порами — называется *zona radiata, s. Pellucida*. Выделяется ли она самим яйцом, или окружающими его в яичнике фолликулярными клетками — не выяснено, и, следовательно, нельзя решить, имеем ли мы дело с желточной оболочкой (*membrana Vitellina*), или с хорионом (*chorion*).

Для высших позвоночных, а именно для птиц и млекопитающих, принимают, что *zona radiata* выделяется фолликулярными клетками, а для прочих позвоночных принимают, что внутренние слои оболочки выделяются яйцом, а наружные — фолликулярными клетками. В первом случае эта оболочка — хориом, а во втором — хорион и желточная в одно и то же время. У некоторых позвоночных, а именно у круглоротых, ганоидных и костистых рыб, у которых *zona radiata* яйца отличается плотностью, и проникновение живчика через её поры невозможно, имеется особое отверстие для этой цели, или *micropyle*, образующееся там, где одна из прилежащих к яйцу фолликулярных клеток связана с ним протоплазматической перемычкой. Кроме этой оболочки, которую надо отнести к числу первичных, яйца позвоночных часто окружены оболочками позднейшего происхождения, выделяемыми половыми частями самки вокруг оплодотворенного яйца и называемыми вторичными. Так, яйца некоторых рыб и амфибий окружаются студенистой оболочкой. Яйца селахий, кроме слоя белка, окружены плотной оболочкой, похожей по консистенции на рог. Яйца многих рептилий, птиц и яйцеродных млекопитающих окружены белком и скорлупой, нередко пропитанной известковыми солями.

После выделения редукционных телец и оплодотворения — процессов, которые наименее изучены для позвоночных и на которых мы останавливаться не будем, начинается процесс дробления. У одной группы

круглоротых, а именно у миног (*Petromyzontidae*), у двоякодышащих рыб и большинства амфибий, дробится все яйцо, но шары дробления, или бластомеры, вегетативного полюса более богаты желтком, крупнее и дробятся медленнее, т. е. дробление полное, но неравномерное (рис. 17).

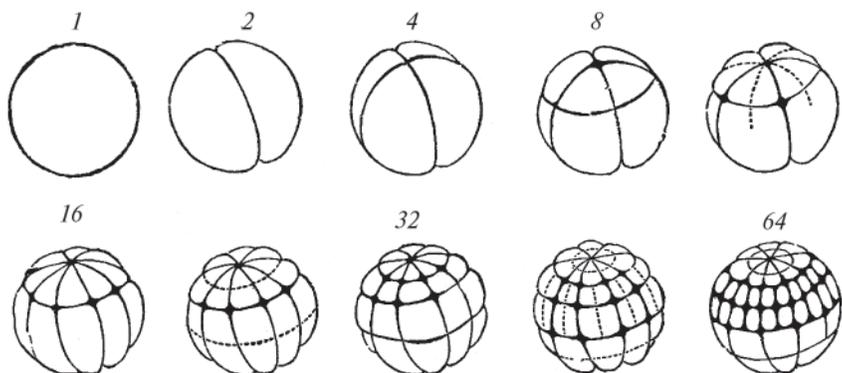


Рис. 17. Полное и неравномерное дробление яйца; цифры обозначают число шаров дробления на каждой стадии

В результате дробления получается бластула, т. е. стадия, образованная покуда еще индифферентными бластодермическими клетками и содержащая внутри сегментационную полость, которая, в зависимости от неравномерности дробления, лежит ближе к анимальному полюсу яйца. Другой тип дробления представляют другие рыбы — другая группа круглоротых, т. е. *Muxinidae*, ганоидные и костистые, безногие амфибии (*Gymnophiona*), а также все гады и птицы. У них дробится лишь небольшой протоплазматический участок яйца, лежащий на апикальном полюсе, а громадное количество питательного желтка остается нераздробленным, иначе говоря, происходит частичное дискоидальное дробление. Под разделившимся на бластомеры зачатком, или зародышевым диском, имеется первоначально сегментационная полость, дно которой образовано нераздробившимся желтком, содержащим ядра в частях, ближайших к полости (рис. 18).

Эти ядра принадлежат клеточным элементам, погружившимся в желток и помогающим, вероятно, его усвоению, действуя на него не только механически, т. е. разрыхляя его, но и химически, т. е. подготавливая его к ассимиляции. Эти элементы, или мероциты, происходят из клеток раздробившегося зачатка, т. е. бластодермических, но у акул, гадов и птиц часть мероцитов может происходить за счет излишних сперматозоидов, подошедших к яйцеклетке, но не пошедших на оплодотворение, для которого у позвоночных, как и у всех животных вообще, необходим только один сперматозоид.

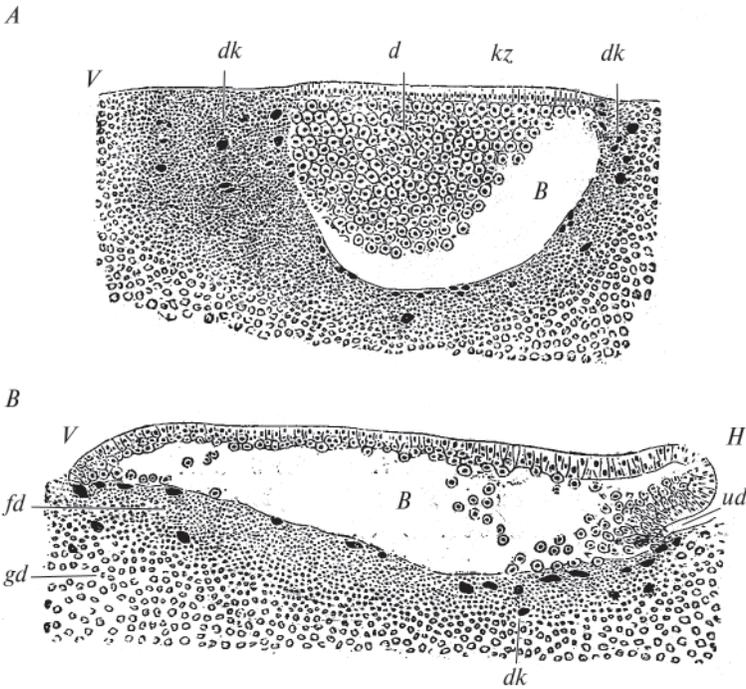


Рис. 18. Сагиттальные разрезы через зародыш акулы *Pristiurus*:

A — в стадии бластулы; *B* — при начале впячивания; *V* и *H* — передний и задний края зародышевого диска; *B* — сегментационная полость; *d* — глубоколежащие клетки зародышевого диска; *dk* — мероциты; *fd* и *gd* — мелко- и крупнозернистый желток; *kz* — поверхностные (цилиндрические) клетки зародышевого диска; *ud* — зачаток первичного кишечника

Таким образом, в результате дробления у всех позвоночных появляется бластула с сегментационной полостью внутри. В яйцах с полным неравномерным дроблением дно этой полости образовано крупными клетками, богатыми желтком, а в яйцах с частичным дискоидальным дроблением — слоем желтка с мероцитами. В яйцах с полным и равномерным дроблением имеется обширная сегментационная полость как у бесчерепных, но в ней наблюдается особая группа клеток.

Обратимся к гастрюляции, или образованию внутреннего пласта.

Внутренний пласт, или энтодерма, образуется у низших позвоночных, главным образом, путем впячивания. Лучше всего это видно на яйцах с полным дроблением. Впячивание появляется на той стороне, где потом лежит задний конец зародыша, но в это же время на передней стороне и на боках происходит разрастание мелких клеток верхнего

полюса, которые нарастают на более крупные клетки нижнего полюса. Таким образом, одновременно со впячиванием, или эмболией, происходит процесс обрастания, или эпиболия. В результате этих процессов получается зародыш с первично кишечной, или гастральной, полостью внутри, оттесняющей постепенно сегментационную полость, и покрытый на поверхности мелкими клетками, за исключением небольшого участка на заднем конце, или бластопора, через который выдается кучка крупных, богатых желтком клеток или так называемая желточная пробка.

Впоследствии края бластопора сближаются и закрывают пробку, а вследствие срастания краев бластопора, принявшего форму вытянутой по продольной оси щели, он перетягивается на две части: верхняя — впоследствии дает невроэнтерический канал, и нижняя — задний проход. При этом положение оси зародыша по отношению к оси яйца у амфибий и других одинаково с тем, что мы видели у ланцетника. На яйцах, особенно богатых желтком, наблюдалось еще одно явление, а именно, иногда сегментационная полость не исчезает совсем, а приходит в сообщение с гастральной в результате прорыва передней стенки. Эта общая полость впоследствии дает кишечную. Аналогичным образом представленная отдельными просветами сегментационная полость у безногих амфибий (*Gymnophiona*) сливается в одну, которая носит название подзародышевой и которая потом из-за прорыва дна гастрального вдавления приходит в сообщение с гастральной и вместе с ней образует будущую полость кишечника. Это явление имеет некоторое значение для понимания образования внутреннего пласта высших позвоночных.

В яйцах с частичным дроблением у низших позвоночных, например, у акул, процесс гастрულიции ясен и вполне понятен. С одной стороны, на заднем конце зародышевого диска происходит впячивание, или эмболия, а с другой — на краях прочей части зародышевого диска идет обрастание массы желтка клетками диска, или эпиболия. Оба процесса приводят к тому, что образуется зародыш, содержащий внутри всю массу желтка (с мероцитами в нем) и снабженный при помощи бластопора открытой гастральной полостью, оттесняющей постепенно сегментационную. Та часть желтка, которая сначала остается непокрытой элементами зародышевого диска, очевидно соответствует желточной пробке амфибий и, подобно ей, потом закрывается постепенно элементами разрастающегося диска.

Образование внутреннего пласта у высших позвоночных, т. е. у *Amniota*, тоже может быть, по-видимому, сведено к той же схеме. Для них характерно возникновение в задней части зародышевого диска небольшой ложбинки, носящей название первичной бороздки и напоминающей бластопор амфибий, когда он уже принимает форму удлиненной щели. Первичная бороздка лежит на некотором расстоянии от заднего края диска, который постепенно обрастает желтком. В этом

обрастании нельзя не видеть того же процесса эпиболии, который отмечен и для низших позвоночных. Затем на переднем конце первичной борозды происходит настоящая эмболия, т. е. впячивание бластодермы для образования внутреннего пласта. У наиболее типичных форм наблюдается и бластопор, который при замыкании нервного желобка образует невроэнтерический канал, как и у бесчерепных.

Гастральное впячивание достигает этого слоя и, как у амфибий, из-за прорыва устанавливается сообщение между гастральной полостью и подзародышевой, а также устанавливается непосредственная связь между энтодермой, образовавшейся путем впячивания (или гастральной), и желточной. Предполагают, что эти энтодермы идут на образование эпителия кишечника, но большая его часть образуется за счет желточной энтодермы. Многие, однако, принимают, что гастральная энтодерма у *Amniota* идет исключительно на образование хорды и мезодермы, а эпителий кишечника образуется всецело за счет желточной энтодермы. Таким образом, подзародышевая полость переходит в полость кишечника. Клетки её постепенно разрастаются под всей бластодермой, причем часть их дает начало эпителию кишечника. Если сравним процесс разрастания зародышевого диска у селахий и у высших позвоночных, то станет понятным значение первичной борозды. Филогенетически она представляет собой как бы сросшиеся позади бластопора края зародышевого диска, но фактически она никогда таким образом не возникает.

Так как край зародышевого диска, если смотреть на обрастание желтка этим диском как на эпиболию, тоже представляет собой край бластопора, что ясно видно на яйце амфибий, то будем ли мы рассматривать первичную борозду как результат срастания краев бластопора в узком смысле этого слова или как результат срастания краев зародышевого диска — в том, и в другом случае мы будем одинаково близки к её пониманию. Значение первичной борозды в развитии выяснится тогда, когда перейдем к рассмотрению образования среднего пласта, или мезодермы.

Образование хорды у многих позвоночных напоминает то, что мы видели у ланцетника, а именно, на спинной стороне от энтодермы, впереди бластопора, обособляется полоска клеток, которая потом принимает форму желобка и отделяется от энтодермы. С наибольшей ясностью можно проследить обособление мезодермы у селахий (рис. 19).

Различают мезодерму, возникающую по бокам зачатка хорды, иначе осевую, или гастральную, и мезодерму краевую, или перистомальную (по терминологии Рабля). Первая возникает в виде плотных набуханий по бокам хорды, а вторая — по краю зародышевого диска. В области бластопора осевой зачаток мезодермы непосредственно переходит в краевую.

У *Amniota* точно так же отличаем мезодерму, возникающую по бокам хорды, т. е. впереди первичной борозды, и мезодерму, возникающую

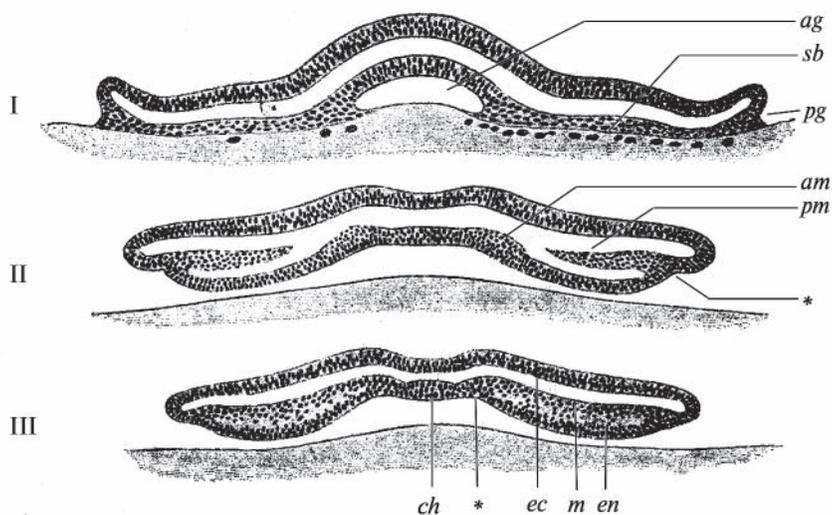


Рис. 19. Поперечные разрезы через зародыш ската:

I — ближе к переднему; II — средняя часть зародыша; III — ближе к заднему концу зародыша; *ag* — гастральная полость; *am* — осевая мезодерма; *ch* — зачаток хорды; *ec* — эктодерма; *en* и *sb* — энтодерма; *m* — мезодерма; место возникновения краевой и осевой мезодермы обозначено звездочками; *pg* — углубление под краем зародышевого диска, представляющее гастральную полость

в области первичной борозды. Первая представляет собой осевую мезодерму, а вторая — краевую, ибо первичная борозда может рассматриваться как результат слияния краев зародышевого диска, на краях которого мезодерма не образуется. При возникновении осевой мезодермы наблюдается два желобка, следовательно, мезодерма возникает в виде двух полых в основании выступов. В области первичной борозды, которая может рассматриваться, как место образования краевой или перистомальной мезодермы, долгое время сохраняется связь между мезо- и энтодермой вследствие продолжающегося образования первой. Хотя мы и отличаем мезодерму осевую и краевую, но это различие чисто условное, ибо по существу и по форме своих элементов эти две мезодермы не могут быть различимы.

В конце концов, мезодерма заполняет собой промежуток между экто- и энтодермой. Ближайшие к хорде и нервной трубке её части распадаются, начиная от переднего конца и идя к заднему, на ряде сегментов, или сомитов, в которых потом появляются полости (миоцель), а прочая мезодерма образует так называемые боковые пластинки, состоящие каждая из слоя наружного, прилежащего к эктодерме, париетального или кожно-волокнистого, и слоя внутреннего, прилежащего

к энтодерме, висцерального или кишечно-волокнутого, а между этими слоями уже находится полость (спланхноцель) — будущая полость тела, или целом. Означенное разделение мезодермы вполне соответствует тому, что мы видели у бесчерепных. Развитие прочих органов будет рассмотрено в соответствующих отделах при описании их строения.

Таким образом, у зародыша оказываются заложенными все три эмбриональных пласта. Эктодерма дает начало верхнему, эпителиальному, слою кожных покровов с его железами, центральной и периферической нервной системе и эпителиальным частям органов чувств.

Энтодерма дает начало эпителию кишечного канала с его железами, кроме эпителия передней части ротовой полости и её желез, происходящих из эктодермы. Боковые пластинки мезодермы дают начало эпителию полости тела, стенкам сердца, некоторой части мускулатуры, эпителиальной части выделительной системы (эмбриональных и дефинитивных почек) и половым железам с их протоками. Сомиты, разрастаясь по бокам зародыша, дают начало большей части мускулатуры и скелету.

За счет мезодермы (как боковых пластинок, так и сомитов) развиваются стенки сосудов и соединительно-тканые образования. Элементы, идущие на образование последних, а равно и скелета, выклиниваются из сомитов и боковых пластинок и заполняют собой промежутки между ними с одной стороны и экто- и энтодермой — с другой, т. е. остатки первичной полости. По аналогии с беспозвоночными, эти элементы называют мезенхимой, но в отличие от мезенхимы беспозвоночных, имеющей там иное значение, ее называют вторичной.

Обратимся к изменениям внешней формы зародыша и его оболочкам. При полном неравномерном дроблении внутри в нижней (вегетативной) части яйца залегают крупные, богатые желтком энтодермические клетки, иначе желточные, а на верхней (анимальной) его части развиваются главнейшие органы: центральная нервная система, органы чувств и спинная струна. Постепенно верхняя часть яйца обособляется кольцевой бороздой от нижней. Таким образом, на поверхности яйца обособляется голова, туловище и хвост будущего зародыша, тогда как нижняя часть яйца, богатая желтком, получает название желточного мешка. Гастральная полость отделяет собой комплекс лежащих на верхней стороне яйца органов от скопления желточных клеток на нижней. Таким образом, желточные клетки образуют собой нижнюю брюшную стенку кишечной полости, тем более что мезодерма разрастается вокруг скопления желточных клеток и одевает его так же, как и кишечник, причем оба листка боковых пластинок мезодермы в области желточного мешка являются разделенными целомической полостью, залегающей между ними. По мере роста зародыша и потребления желтка, желточный мешок сглаживается и делается извне незаметным. Кишечник такого зародыша является уже сформированным в процессе образования внутреннего пласта и если бластопор не переходит в задний проход, то тогда на задней части образуется незначительное эктодермическое

углубление, которое дает начало заднему проходу после соединения его с полостью кишки, а другое — эктодермическое углубление, образующееся на переднем конце зародыша, дает начало ротовой полости после сообщения с передней частью кишки.

Таковы отношения приблизительно у миног, двоякодышащих рыб и амфибий, причем у последней группы на брюшной стенке кишечника в задней его части образуется еще полый выступ — зачаток мочевого пузыря. Этот выступ появляется и у всех вышестоящих форм, т. е. рептилий, птиц и млекопитающих, но у них он является не только зачатком мочевого пузыря, а разрастается в сравнительно объемистый мешок — аллантаис (*allantois*), который служит, с одной стороны, для принятия мочевых выделений в течение эмбриональной жизни, а с другой — является органом дыхания и питания зародыша.

У всех форм с частичным дроблением все слои зародышевого диска, т. е. экто- и мезодерма, а равно и желточная энтодерма обрастают вокруг желтка, который лежит в кишечной полости. На поверхности зародыша появляется такая же перетяжка, как и у форм с полным неравномерным дроблением, и, таким образом, верхняя часть яйца обособляется в виде зародыша от нижней, представляющей собой желточный мешок (рис. 20).

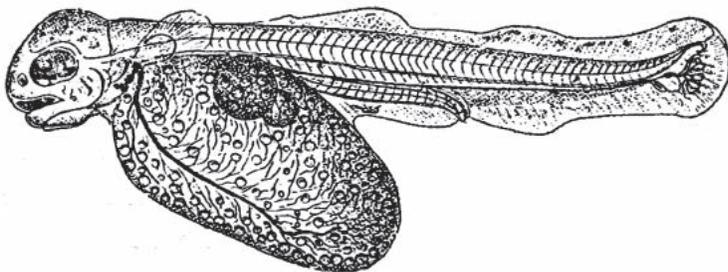


Рис. 20. Малёк лосося (*Salmo salar*) с желточным мешком

Это обособление идет лишь немного дальше, чем у амфибий, как, например, у костистых (см. рис. 20) и ганоидных рыб, или же мешок является подвешенным к зародышу посредством иногда довольно длинного стебелька, например, у селахий. В первом случае желточный мешок является внутризародышевым, а во втором — внезародышевым, хотя и во втором случае (у селахий) часть желтка все-таки еще лежит внутри зародыша.

Процесс обособления желточного мешка является в то же время и процессом формирования кишечника. При этом обособлении энтодерма в зародыше образует стенки полости, которая сообщается с полостью желточного мешка, заполненной желтком. Первая из этих

полостей и есть дефинитивная кишечная полость. Впоследствии она приходит в сообщение с эктодермическими углублениями — ротовым и анальным, как и у предыдущей группы. По мере роста зародыша и потребления желтка, желточный мешок втягивается внутрь и потом редуцируется. Такие отношения в их первоначальной чистоте представляет нам большинство рыб. Желточный мешок обособляется и у всех других позвоночных, имеющих частичное дробление, т. е. у рептилий, птиц и у млекопитающих.

Отметим, что с обособлением желточного мешка в каждом зародышевом пласте можно отличить две части: внутризародышевую, лежащую в самом зародыше, и внезародышевую, лежащую в стенках желточного пузыря. Так как мезодерма боковых пластинок разделена на два листка не только в зародыше, но и в стенках желточного пузыря, то различают внутризародышевый и внезародышевый целом. Таким образом, в зачатке амниона можно отличать переднюю, заднюю и боковые складки, причем эти части не всегда равномерно развиты у различных форм. У селажий (*Pristiurus*) в ранних стадиях развития наблюдаются по бокам зародыша с каждой стороны по небольшой складке, впоследствии исчезающей. Складки эти некоторыми рассматриваются как первый и притом провизорный зачаток амниона.

Все позвоночные, не имеющие амниона, т. е. рыбы и амфибии, носят название *Anamnia*, а все его имеющие, т. е. рептилии, птицы и млекопитающие — *Amniota*.

Некоторые органы, являющиеся постоянными у низших позвоночных, являются провизорными у высших. Так, свойственные рыбам и низшим амфибиям жаберные щели у высших амфибий и *Amniota* являются только в виде провизорных органов. Тем не менее явления метаморфоза сравнительно редки у позвоночных. Давно известная под именем пескоройки (*Ammocoetes*) форма представляет собой личиночную стадию миноги (*Petromyzon*). Она отличается тем, что имеет рот, прикрытый подковообразной верхней губой и без роговых зубов, тогда как у взрослой миноги рот имеет форму круглой, усаженной роговыми зубами воронки, а также тем, что у пескоройки спина и хвост оторочены общей складкой, образующей непрерывный плавник, тогда как у миноги можно отличить хвостовой и два спинных плавника. Кроме того, наблюдается ряд важных отличий во внутренней организации, с которыми мы еще встретимся. У зародышей некоторых рыб наблюдаются провизорные ветвистые придатки в жаберной области, или наружные жабры. У зародыша ганоида *Lepidosteus* имеется впереди рта провизорная присоска.

У зародыша двоякодышащих рыб наблюдаются тоже наружные жабры, а равно присоска на нижней поверхности головы — позади рта (рис. 21).

Клетки этой присоски выделяют клейкое вещество, служащее для прикрепления к подводным предметам. Органы эти напоминают

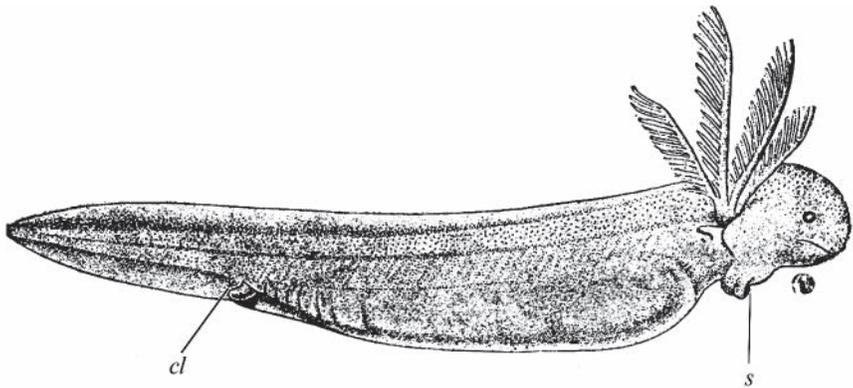


Рис. 21. Личинка двоякодышащей рыбы *Lepidosiren paradoxa*:

cl — клоака; *s* — присоска под передними жабрами зачатки передней пары конечностей

наружные жабры и присоски личинок амфибий и тоже являются провизорными. Однако у *Protopterus* наружные жабры остаются на всю жизнь в виде рудиментарных органов. Живущие в открытом море, лентовидные прозрачные рыбки, относившиеся к особому *p. Leptocephalus*, представляют лишь личиночные стадии угрей. Взрослые угри держатся около дна, отличаются массивным длинным телом, причем речные формы (*Anguilla*) для метания икры спускаются в море. Личинки угрей, кроме сильно сплющенного с боков тела, характеризуются совершенно прямым и не имеющим расширений кишечным каналом, и положением заднего прохода значительно более сзади, чем у взрослых угрей, у которых он смещен кпереди, а также более длинными зубами, которые при превращении во взрослую форму спадают и замещаются другими, более мелкими. Некоторый метаморфоз проходят и немногие другие рыбы, например представители семейства камбаловых (*Pleuroilectidae*), у которых из яйца выходит вполне симметричная личиночная форма, живущая в открытом море, а потом, когда она начинает плавать на боку и живет на дне, оба глаза перемещаются на одну (правую или левую) сторону, а именно на ту, на которой появляется темная окраска. У других костистых рыб имеются в молодости провизорные костные шипы, удлинённые части плавников (рис. 22) и т. п.

Одна из костистых рыб (*Trachypterus*), у которой форма плавников с возрастом подвергается значительному видоизменению, имеет (до вылупления из яйца) глаза особой формы (так называемые телескопические) и притом сидящие на коротких стебельках, тогда как потом она имеет обыкновенные глаза. Некоторые костистые рыбы (*Mullus*) в молодости имеют чешую иной формы, нежели во взрослом состоянии.

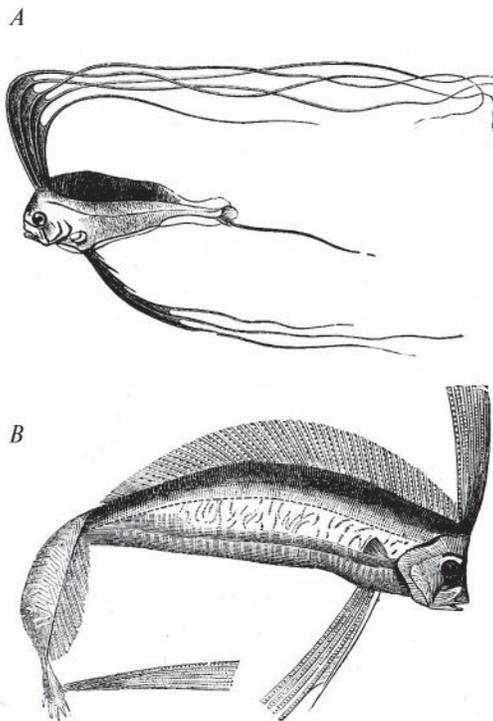


Рис. 22. *Trachypteris* в личиночной стадии (A) и в окончательном виде (B)

Вскоре после вылупления впереди передней жаберной щели возникает складка кожи (под которой скрываются некоторое время передние конечности, почему и кажется, что они появляются позже задних). Эта складка, называемая оперкулярной, прикрывает наружные жабры и жаберные щели, оставляя с каждой стороны по отверстию, как это и остается на всю жизнь у *Derotremata*.

Глава 4. Кожные покровы и наружный скелет низших позвоночных

Кожный покров позвоночных, как и у бесчерепных, представляет два ясно ограниченных слоя: верхний — эпителиальный эктодермического происхождения и нижний — соединительно-тканый, мезодермического происхождения (рис. 23).

Верхний или эпидермический слой (*epidermis*), в отличие от такового бесчерепных, — многослойный, причем самый глубокий, прилежащий к соединительно-тканному слою ряд клеток, имеет цилиндрическую форму и является источником для образования новых клеток. У всех позвоночных, кроме рыб, эпидермис дифференцируется на верхний роговой слой (*stratum corneum*) и нижний — Мальпигиев (*stratum Malpighii*). Роговой слой постоянно возобновляется за счет Мальпигиева и верхние слои его спадают. Происходит это или путем постоянного отшелушивания, или путем линьки, т. е. периодического отделения верхнего слоя то в виде отдельных лоскутов (змеи и ящерицы), то в виде целого чехла (некоторый змеи). Нижний слой, или собственно кожа (*corium s. cutis*), состоит, главным образом, из соединительно-тканых волокон, пучки которых у низших форм (рыб, амфибий, а также и рептилий) расположены довольно правильно, тогда как у высших (птицы и млекопитающие) идут в беспорядке.

В *corium* находятся гладкие мышцы; в него вдаются из эпидермиса железы, и в нем залегают осязательные органы кожи, сосуды и окостенения кожи, образующие так называемый наружный скелет, хотя последние нередко перемещаются в эпидермисе. Верхний слой *corium* вдается в эпидермис в виде небольших сосочков, слабо выраженных у низших форм, а в клетках его нижнего слоя, иначе в подкожном слое (*tela subcutanea*), отлагается обыкновенно жир. Как в *corium*, так и в эпидермисе находится пигмент. Пигмент развивается в особых, часто снабженных ветвистыми отростками, клетках мезодермического происхождения, или пигментных, и можно думать, что в тех случаях, когда он встречается свободно лежащим, он все-таки отложен мезодермическими клетками. У многих позвоночных пигмент в клетках из-за сократимости протоплазмы клетки может перемещаться в ней, то собираясь в её центре, то распространяясь по всей клетке, причем сама клетка не изменяет формы. Этим обуславливается то быстрое,

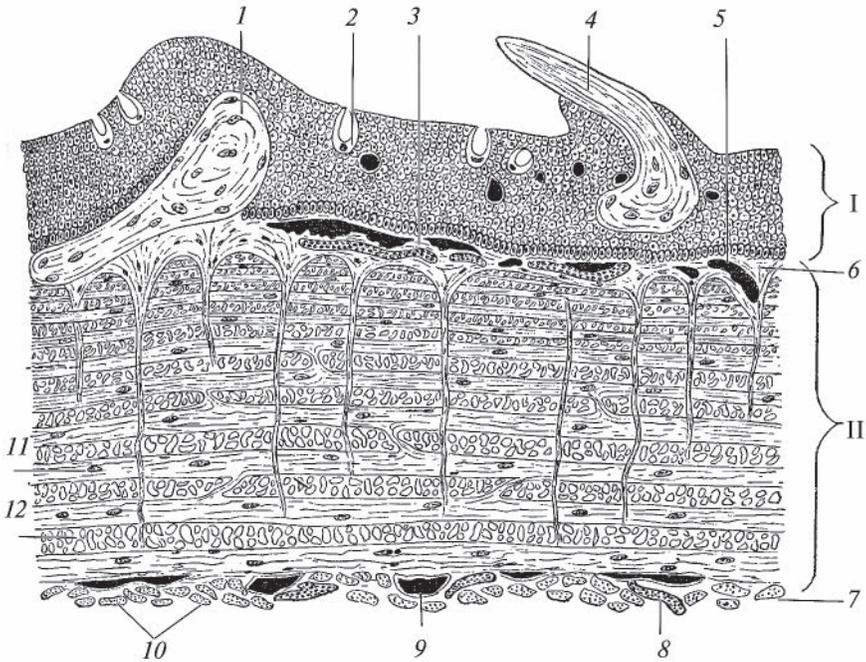


Рис. 23. Кожный покров осетра (*Acipenser ruthenus*) в разрезе:

I — эпидермис; II — *corium*; 1 — костное отложение в *corium*; 2 — бокаловидная железа; 3 — кровеносные сосуды; 4 — костное отложение, образованное в *corium*, но переместившееся в эпидермис и частью обнажившееся; 5 — пигментные клетки; 6 — пучки соединительной ткани, тянущиеся вертикально к наружной поверхности; 7 — подкожная соединительная ткань; 8 — кровеносные сосуды; 9 — пигментные клетки; 10 — мышцы; 11 — пучки соединительной ткани, перерезанные в поперечном направлении; 12 — пучки, перерезанные в продольном направлении

то медленное изменение цвета, наблюдаемое у многих позвоночных как под влиянием зрительных впечатлений, так и под влиянием и непосредственного раздражения кожи. То и другое изменение одинаково стимулируется влиянием подходящих к пигментным клеткам нервов. Такие клетки, носящие название хроматофоров, встречаются у рыб, амфибий и рептилий, а именно у змей и ящериц. Особенно резко выражена эта способность к цветоизменению у хамелеонов, в коже которых находят до пяти сортов различных пигментных клеток. То, что личиночные стадии ланцетника имеют мерцательный покров, говорит в пользу предположения, что предки бесчерепных и позвоночных тоже имели таковой, подобно кишечножаберным.

Это предположение подтверждается тем, что мерцательный покров наблюдается на яйцах костистых рыб в весьма ранних стадиях (по окончании дробления) и в покровах головастиков амфибий. У рыб и низших амфибий, а также и у головастиков на поверхности эпидермиса наблюдается кутикулярная каемка, пронизанная канальцами. Такая же каемка свойственна и эпидермису ланцетника, и можно думать, что она представляет собой остаток кутикулы, служившей для прохождения ресничек.

Покровы рыб содержат в эпидермисе двоякого рода одноклеточные железы. На поверхности эпидермиса находятся обыкновенно слизеотделительные бокаловидные клетки, которые в своей окончательной форме открываются на поверхности эпидермиса, причем иногда (у *Myxiniidae*) все поверхностные клетки эпидермиса являются железистыми. Кроме того, имеются более глубоко лежащие, замкнутые колбовидные клетки, при помощи ножки находящиеся в связи с основным слоем эпидермиса, за счет которого они и развиваются. Последние развиты у *Cyclostomi* и *Physostomi* (кроме семейства *Salmonidae*) и представляют собой серозные железы, белковый секрет которых достигает поверхности по межклеточным ходам, а не путем перемещения клетки на поверхность и разрыва её, как думали ранее, хотя рядом с этими железами встречаются и такие серозные железы, которые в своей окончательной форме действительно открываются на поверхность эпидермиса. В эпидермисе *Myxiniidae* встречаются еще шаровидные или овоидные пузырчатые серозные железы. У двоякодышащих рыб встречаются на коже особые углубления эпидермиса, которые выстланы слизистыми клетками и которые сравнивают с многоклеточными железами, но сравнение это отчасти сомнительно.

Многоклеточные железы напоминают кожные углубления на совокупительном органе скатов и ядоотделительные железы некоторых рыб. Многие рыбы снабжены орудиями укола. Так, на хвосте некоторых скатов имеется игла с зубринами или несколько таких игл. У *Trachinus* иглы в спинном плавнике и на жаберной крышке имеют такое же значение: они снабжены желобками, причем на иглах спинного плавника желобки с обеих сторон (справа и слева), а на игле жаберной крышки по желобку сверху и снизу. У рода *Synanceia* иглы спинного плавника тоже снабжены с каждой стороны в дистальной своей части желобком. У *Scorpaena* желобчатые иглы имеются не только в спинном, но и в других плавниках. У рода *Thalassophryne* на жаберной крышке сидит неподвижно острый, с каналом внутри, направленный назад шип, и т. п. Вообще, острые иглы могут находиться и в спинном, и в заднепроходном плавнике, и в парных плавниках. В литературе описаны особые ядоотделительные железы — в форме скоплений одноклеточных желез, в виде углублений или даже замкнутых мешочков. Само присутствие аппарата для укола и несомненная ядовитость последнего, например, у скатов, еще не доказательство присутствия особых желез, так как ядоотделительную функцию могут нести и нередко несут серозные кожные железы. У других рыб (*Trachinus*, *Scorpaena* и др.)

у основания плавниковых лучей, чаще всего спинного (а иногда задне-проходного), а также у основания парных плавников и шипа на жаберной крышке, имеются особые железы, представляющие собой наиболее примитивную форму многоклеточных желез вообще. Это плотные набухания эпидермиса, в которых сильное развитие получили колбовидные клетки, а обычные эпидермальные играют роль опорных. Первичный характер этих органов станет ясным, если вспомнить, что многие типичные многоклеточные железы вышестоящих форм закладываются в виде плотных набуханий эпидермиса.

Кроме того, иногда, например, у *Batradius*, сзади каждого из передних парных плавников имеется покое углубление покровов, богатое как колбовидными, так и бокаловидными железами, но не имеющее ядоотделительной функции.

К числу железистых образований надо отнести органы свечения рыб (рис. 24).

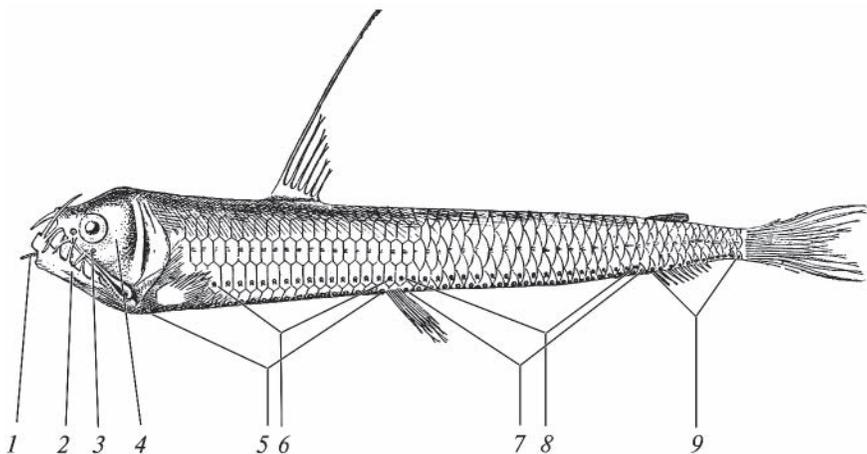


Рис. 24. Органы свечения *Chauliodus barbatus*:

- 1 — мелкие органы, лежащие на усиковидных придатках; 2 — органы, лежащие над глазами; 3 — органы, лежащие под глазами, 4 — мелкие органы головы;
5, 7 и 9 — передние, средние и задние органы брюшного ряда; 6, 8 — передние и средние органы бокового ряда

Встречаются эти органы у селахий (акулы семейства *Spinacidae*) и костистых рыб (*Chauliodus*, *Gonostoma*, *Scopelus*, *Argyropelecus* и др.), но строение их до сих пор с точностью не выяснено. Во всяком случае, в таком органе, по виду напоминающем глаз, можно отличить пигментную

оболочку, за которой следует соединительно-тканная оболочка, содержащая игольчатые кристаллы гуанина.

Она играет роль рефлектора и иногда называется по аналогии с отражающей оболочкой глаза зеркальцем, или *tapetum*; затем следует внутренний отдел органа, который вырабатывал фотогенное вещество. Он может состоять или из отдельных клеток, лежащих в соединительно-тканной сети и вырабатывающих в себе светящееся вещество, или из трубчатых желез, расположенных по радиусам. Иногда эти железы открываются в центральную полость, выстланную кубическими клетками, и эта полость в некоторых случаях сообщается с наружной средой посредством отверстия или канала (рис. 25, *A*), но чаще эта полость и вообще весь орган с наружной средой сообщения не имеет и выделяемое железами светящееся вещество потребляется внутри органа. Кроме более глубоко лежащей явственно железистой части, во внутреннем отделе органа иногда можно отличить центральную и наружную части (рис. 25, *B*), состоящую из сплоченных клеток, но тоже, по-видимому, железистого характера. В других случаях,

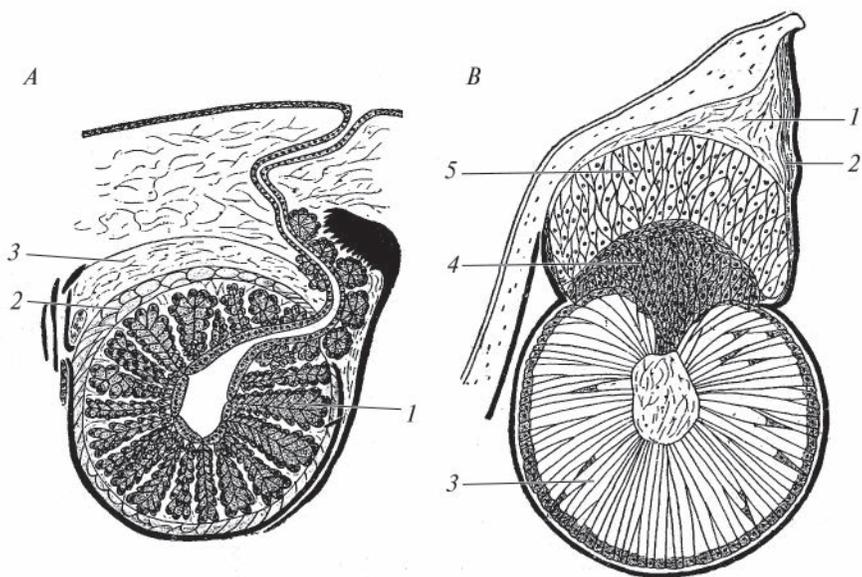


Рис. 25. Органы свечения рыб в разрезе:

A — *Gonostoma*: 1 — железистая (фотогенная) часть; 2 — часть, содержащая кристаллы (рефлектор); 3 — скопление студенистой ткани; *B* — *Chauliodus*: 1 — скопление студенистой ткани; 2 — слой, содержащий кристаллы (рефлектор), 3 — железистая (фотогенная) часть; 4 — центральная; 5 — наружная часть органа

кроме кристаллосодержащей оболочки, играющей роль рефлектора, имеются еще добавочные части того же значения в виде скопления студенистой соединительной ткани и т. п. Органы свечения расположены то рядами на боках тела, то на голове, то на особых усиковидных придатках. Органы с выводящими отверстиями обыкновенно встречаются или на голове, или на придатках.

Характерной особенностью покровов рыб является присутствие в них кожных окостенений, в частности чешуи. За исходную форму этих последних принимаются так называемые плакоидные чешуи, или кожные зубы, свойственные, главным образом, селажиям. Они располагаются на теле животного диагональными рядами, совпадающими с ходом пучков *corium*. Возникают они в виде сосочков, вдающихся из *corium* в Мальпиев слой (рис. 26).

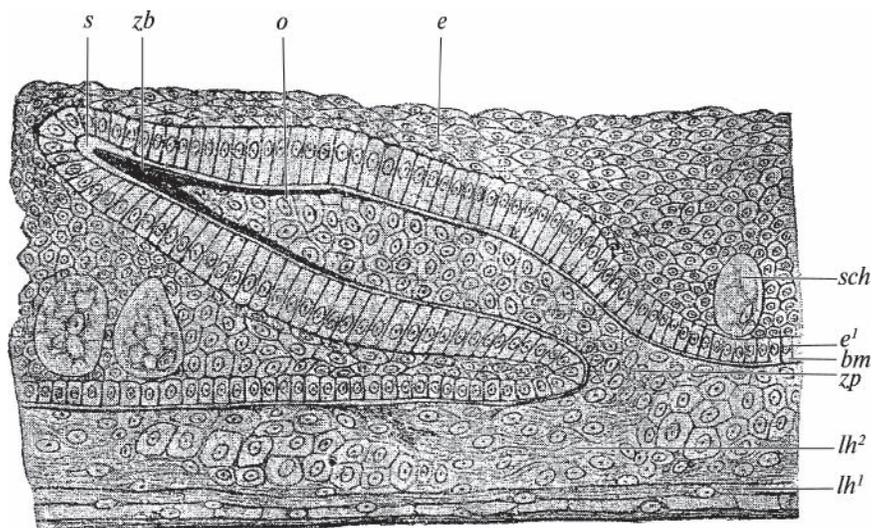


Рис. 26. Продольный разрез через зачаток чешуи зародыша акулы:

bm — основная перепонка; *e* — эпидермис; *e*¹ — нижний слой цилиндрических клеток эпидермиса; *lh*¹ — *corium*; *lh*² — его поверхностный слой; *o* — склеробласты, *sch* — слизистые клетки, *s* — эмаль; *zb* — дентин; *zp* — зубной сосочек

Клетки последнего прилегают к сосочку и имеют цилиндрическую форму, выделяют на своей внутренней поверхности вещество, покрывающее чешую снаружи, и называется оно эмалью (*substantia adamantina*). Клетки *corium*, лежащие на поверхности сосочка, также становятся цилиндрическими и в таком виде носят название склеробластов. Они выделяют на своей наружной поверхности, обращенной

к зачатку эмалевого слоя вещество, напоминающее кость, называемое дентином (*substantia eburnea*). Оно пронизано разветвленными каналами, в которое заходят отростки склеробластов. Так формируется верхушечная часть плакоидной чешуи, полость которой имеет сосочек или мякоть (*pulpa*). За счет соединительной ткани *corium* развивается костная пластинка, на которой сидит зубец, и плакоидная чешуя является окончательно сформированной.

Такие чешуи залегают в коже, но потом обнажаются и отпадают, заменяясь новыми, тогда как замены чешуи прочих родов не происходит. При закладке чешуи у ганоидной рыбы *Lepidosteus* тоже образуется над каждой основной пластинкой по нескольку зубчиков, но они являются провизорными, а как постоянные органы зубцы из дентина и эмали свойственны некоторым сомовым (см. *Siluridae*), а именно так называемым панцирным сомам, в коже которых имеются костные пластинки (рис. 27).

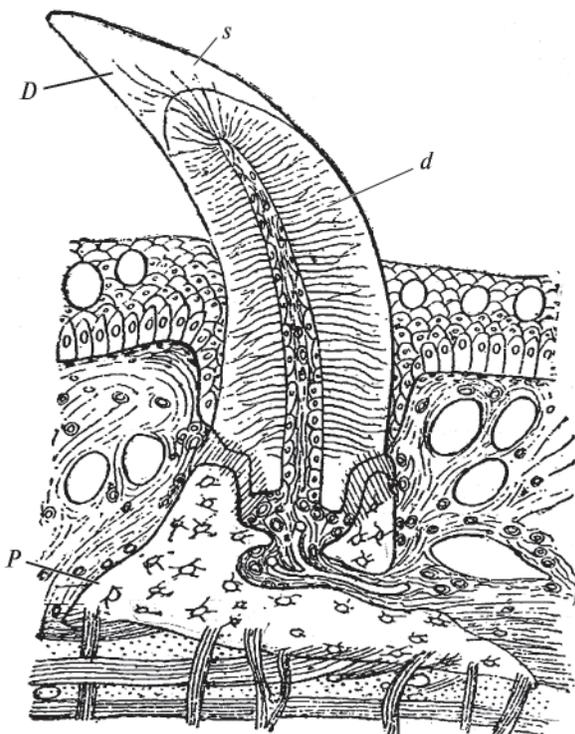


Рис. 27. Кожный зуб *Hypostomus*:

C — *corium*; *D* — зубец; *P* — основная пластинка; *s* — эмалевый слой; *d* — дентин

Зубцы с костными пластинками соединены подвижно соединительной тканью. Это дает право предположить, что чешуи других рыб образовались через упрощение плакоидных, причем в образовании каждой чешуи ганоидных и костистых рыб, по мнению некоторых, принимали участие несколько плакоидных чешуй. Точно так же костные образования кожи возникли через слияние нескольких основных пластинок плакоидных чешуй.

У ганоидных рыб встречаются или костные отложения в коже (осетровые), или же чешуи, называемые ганоидными. Это ромбоидальные чешуи, расположенные диагональными рядами, состоят из нижнего костного слоя, содержащего костные клетки, и верхнего, похожего по виду на эмаль. История развития чешуи *Lepidosteus* показывает, что этот слой образован слиянием дентина провизорных зубцов и, следовательно, соответствует не эмалевому, а дентинному слою плакоидной чешуи, тогда как нижний слой ганоидной чешуи соответствует основной пластинке. Наконец, у костистых рыб встречаются чешуи или с округлым задним краем — циклоидные, или с гребенчато-зубренным краем — ктеноидные. Так как, с одной стороны, у некоторых рыб (*Mullus*) в молодости чешуи циклоидные, а во взрослом состоянии ктеноидные, а с другой — чешуи *Amnia* и некоторых других ископаемых ганоидов циклоидные, то по всей вероятности, эти последние представляют более древнюю форму, а ктеноидные — более позднюю. Те и другие лежат в полостях соединительно-тканного слоя, или в кармашках, налегая своим выдающимся задним краем на сзади лежащую чешую. В этих чешуях можно различить два слоя: верхний, однородный, и нижний — состоящий из пропитанной известью соединительной ткани. Эти слои клеточных элементов не содержат. По мнению одних ученых, верхний слой чешуи костистых рыб сравнивают с основной пластинкой плакоидных чешуй, а нижний слой считают новообразованием, но по другому воззрению чешуя этих рыб соответствует не только основной пластинке, но и дентинному слою, поэтому верхний слой чешуи костистых рыб называют гиалодентинным, так как, в отличие от настоящего дентина, он не содержит канальцев.

Довольно крупные чешуи двоякодышащих рыб, напоминая несколько циклоидные чешуи, все-таки совершенно своеобразны: они также состоят из нижнего слоя склерозированной соединительной ткани и костного слоя, представляющего подобие продырявленной пластинки с зубцами на поверхности, но эти зубцы, по-видимому, не соответствуют таковым плакоидных чешуй. В расположении чешуи на коже рыб замечено некоторое соответствие с метамерией, а именно будто бы чешуи иногда располагаются рядами сообразно мышечным сегментам. Такое же метамерное расположение описывается и для пигментных клеток молодых рыбок. Однако некоторыми авторами всякая метаметрия покрова позвоночных отрицается вообще.

Наконец, некоторые рыбы не имеют чешуи в коже. У круглоротых это может быть явление первичное. Но у костистых и ганоидов иногда наблюдаются рудиментарные чешуи, явственно развитые в эмбриональном состоянии (некоторые угревые, *Spatularia* s. *Polyodon* из ганоидов). Это заставляет смотреть на отсутствие чешуйчатого покрова у рыб как на явление вторичное.

Наконец, у некоторых сомовых, а также у сротночелюстных (*Plectognathi*) и пучкожаберных (*Lophobranchii*), а равно у ископаемых *Ostracodermi* имеется составленный из костных пластинок панцирь. Иногда эти пластинки расположены весьма правильно, например у *Callichtys* из семейства сомовых в два ряда с каждой стороны.

Глава 5. Мускулатура и внутренний скелет низших позвоночных

Во внутреннем скелете позвоночных можно различить осевую часть, представленную черепом (*cranium*) и позвоночником (*columna vertebralis*), его придатками, и периферическую, состоящую из конечностей и их поясов, т. е. частей скелета, к которым конечности присоединяются. Как скелет, так и вся мускулатура — производные мезодермы, а так как электрические органы рыб представляют собой результат видоизменения мускулатуры, то они являются тоже мезодермическими производными.

5.1. Дифференцировка мезодермы

Мы видели, что мезодерма зародыша, прилежащая к хорде и позвоночнику, распадается с каждой стороны на ряд участков или сомитов. Процесс этот начинается от средней части туловища и постепенно распространяется назад. Подобное же явление наблюдается и в голове, хотя там сомиты часто остаются рудиментарными. В это же время прочая мезодерма зародыша, или боковые пластинки, разделяется на два слоя, наружный — кожно-волоконистый или парietальный листок и внутренний — кишечно-волоконистый или висцеральный листок, между которыми имеется полость — спланхноцель, или целом взрослого. Такие же полости, или миоцель, имеются и в сомитах и в большинстве случаев первоначально они состоят в сообщении с целомической полостью. Отношения этих полостей, однако, несколько сложнее. Для примера возьмем то, что наблюдается у салахий. У них каждый сегмент мезодермы позволяет отличить с каждой стороны ряд отдельных участков (рис. 28).

Верхний участок, или миотом, дает начало мускулатуре животного, а именно его внутренняя стенка утолщается и впоследствии, при разрастании миотома, это утолщение, носящее название мышечной пластинки, дает продольные мышцы. Так как эти мышцы развиваются из ряда миотомов, то они сегментированные, подобно продольным мышцам бесчерепных, и такое расположение сохраняют у низших позвоночных. За миотомом следует участок, который у салахий является двойственным по назначению и носит название склеронефротомы. От этого участка

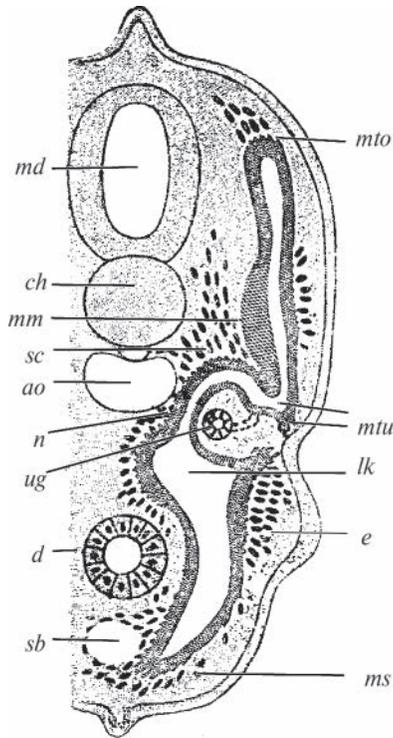


Рис. 28. Схематический поперечный разрез зародыша селажий:

ao — аорта; *ch* — хорда; *d* — кишечник; *e* — конечность; *lh* — целом; *mn* — мышечная пластинка; *md* — нервная трубка; *ms* — клетки мезенхимы; *mto* и *mtu* — верхний и нижний концы миотома; *n* — склеронефротом; *sb* — подкишечная вена; *sc* — зачаток скелетогенного слоя; *ug* — первично-почечный проток

отделяется масса клеток, направляющихся внутрь к хорде и нервной трубке и дающих впоследствии начало скелету и соединительно-тканым производным; с другой стороны — из этого же участка образуется впоследствии зачаток нефридиев, т. е. мочеполовых органов.

Иногда здесь наблюдается небольшая складка, образуемая мезодермической стенкой по направлению к хорде. Складка эта вполне соответствует склеротомной складке зародыша ланцетника, но она не растет далее в виде складки, как это имеет место у последнего, а растет в виде плотного выступа, клетки которого и являются материалом для образования скелетных и соединительно-тканых образований. При отделении элементов склеротома соединение полостей миотома и нефротомы прерывается, и нефротом превращается в слепой канал.

Затем, дальше книзу, мы различаем еще участок мезодермы, уже неясно ограниченный от соответствующих участков соседних сегментов и являвшийся местом развития половых зачатков, почему он и получает название гонотома. Прочая часть мезодермического зачатка представляет собой эпителий будущей полости тела, или целома. Во многих частях мезодермического зачатка его клетки мигрируют в промежутки между прочими органами и дают начало соединительно-тканным производным, а также и мышцам. Как элементы склеротома, так и эти мигрирующие клетки, как мы видели, получили название вторичной мезенхимы. Изучение развитая *Amniota* показывает, что тот участок, который называется сомитом, дает начало скелету, мускулатуре и соединительно-тканным производным, и что в состав его входят миотом и склеротом. Боковые же пластинки этих форм дают начало, кроме некоторых мышечных и соединительно-тканных зачатков, нефридиев, половым органам и эпителии полости тела, и, следовательно, в состав их входят, кроме стенок спланхноцеля, еще нефротомы и гонотомы. Впрочем, при разделении сомитов и боковых пластинок наблюдается и у *Amniota* плотная кучка клеток, которая дает начало нефридиям и таким образом соответствует нефротому.

Напомним, что у ланцетника наблюдается иное отношение, а именно гонотомы остаются в связи с миотомами и обособляются от них гораздо позже.

Элементы мезенхимы, группирующиеся около хорды и нервной трубки, и элементы, заходящие в конечности, являются материалом для образования внутреннего скелета. Первоначально скелет состоит из мезодермических клеток, сходных с соединительно-тканными, и можно сказать, что каждая часть скелета проходит в своем развитии соединительно-тканную стадию, какую она проходила, по-видимому, при своем филогенетическом развитии.

Поэтому-то не только у низших, но и у высших форм те или другие части скелета могут оставаться в виде соединительно-тканных тяжей и пластинок. У низших форм, естественно, число таких частей больше чем у высших. В своем развитии внутренний скелет проходит стадию, в которой он является исключительно хрящевым и в которой он удерживается у круглоротых рыб и селахий. Предшествующая стадия тех частей, которые потом состоят из хряща, характеризуется несколько отличным расположением клеток; она может быть названа предхрящевым или прохондральным состоянием. У селахий большая плотность скелета достигается благодаря появлению в хряще отложений известковых солей. Эти отложения могут иметь вид неправильной формы пластинок и т. п. Затем скелет переходит в стадию окостенения, при этом кости возникают двумя путями: одни развиваются в непосредственной близости около хряща за счет элементов надхрящницы, вытесняя и замещая собой хрящ, и называются хондральными. В зависимости от того, начинает ли развиваться костное вещество внутри хряща или на его периферии он называется

эндохондральным или перихондральным; другие развиваются независимо от хряща из соединительной ткани и называются накладными, или покровными. Чтобы уяснить различие между этими двумя типами, обратимся к ганоидным рыбам, в частности к осетровым (*Acipenser*).

У них к хрящевым частям скелета головы (рис. 29) и переднего пояса прилежат кости совершенно такого же вида и происхождения, как и те костные пластинки, которые покрывают их тело. Те и другие развиваются в соединительно-тканном слое покровов. Кости эти прилежат к хрящевым частям скелета и сравнительно легко могут быть от них отделены. Но, кроме того, в скелете головы этих рыб все-таки встречаются окостенения, развивающиеся на месте хряща, и легко отличаемые от этих кожных костей. В скелете вышестоящих форм накладные кости являются также производными кожного покрова, но они уже гораздо теснее примыкают к внутреннему скелету, уподобляются его элементам — одним словом, делаются его составными частями, и только история развития показывает, что они иного происхождения, нежели хондральные. На основании того, что было изложено выше по поводу наружного скелета, можно думать, что все накладные кости представляют собой не что иное, как результат слияния отдельных основных пластинок плакоидных чешуй.

5.2. Мышечная система

Почти вся мускулатура мезодермического происхождения. Только для гладких мышц радужки глаза доказывают эпителиальное происхождение, являющееся воспоминанием об эпителиальном происхождении мускулатуры весьма отдаленных предков (*Coelenterata*). Гладкая мускулатура кожи, сосудов и внутренних органов частью мезенхимального происхождения (в сосудах), частью развивается за счет сомитов (в коже) и за счет боковых пластинок (в стенках кишечника).

Что касается мускулатуры поперечно-полосатой, то мы можем различать в ней следующие части:

I. Parietalная мускулатура образуется при разрастании сомитов (точнее миотомов) из их внутренней стенки, или мышечной пластинки, тогда как их наружная стенка дает начало элементам *corium*. Развиваясь из сегментированных участков мезодермы, париетальная мускулатура носит у низших позвоночных в главных своих частях явственно метамерный характер.

II. Висцеральная мускулатура развивается из боковых пластинок в головной области. К этой категории принадлежит большинство головных мышц, исключая мускулы, двигающие глазное яблоко, и мускул, идущий от переднего пояса к гиоидной дуге (*t. coraco-hyoicleus s. stemo-hyoideus*) и его производный. Эти мышцы берут начало от сомитов и должны быть отнесены к париетальной мускулатуре.

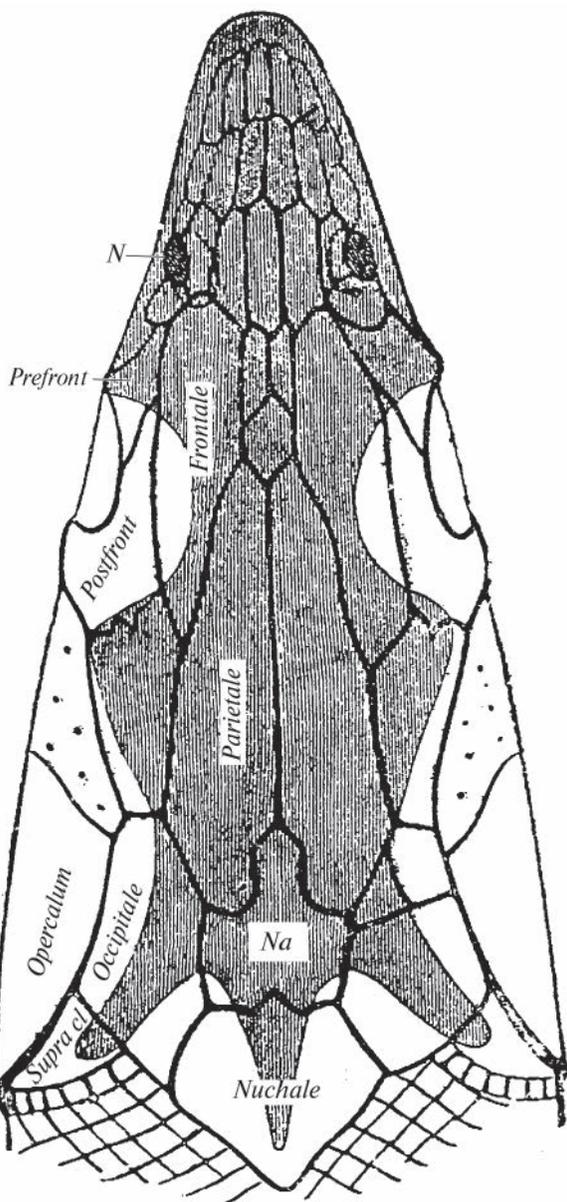


Рис. 29. Череп осетра (*Acipenser sturio*). Темным обозначен хрящевой череп:

N — носовое отверстие; *Na* — nasalia

Что касается до этой последней, то главную её часть составляет туловищная мускулатура, которая представляет собой четыре продольных ленты, поделенные прослойками соединительной ткани, или миокоммами, на участки, или миомеры, соответствующие эмбриональным миотомам, но уже у рыб на брюшной стороне обособляются мышцы, идущие на протяжении многих метамер то в прямом (*t. abdominis rectus*), то в косом (*t. abdominis obliquus*) направлении, а дальнейшее обособление различных мышц приводит к нарушению метамерии.

Далее увидим, что от различных миотомов берут начало мускульные почки. По мере развития конечностей и их поясов эта мускулатура становится сложнее. Все означенные изменения вызывают нарушение метамерного расположения париетальных мускулов и приводят к совершенно иному расположению мускулатуры.

5.3. Электрические органы

Как одно из изменений мышечной ткани, могут быть рассмотрены электрические органы, производящие электрический разряд при раздражении животного прикосновением или по его воле. Электрические органы свойственны только некоторым рыбам, а именно: видам *p. Torpedo* (электрические скаты), *Gymnotus electricus* (электрический угорь), *Malapterurus electricus* (электрический сом) и американскому *p. Astroscopus* (звездочет). Многим другим скатам и некоторым видам *Mormyrus* и *Gymnarchus* (семейство сомовых, *Siluridae*) свойственны столь слабые по эффекту электрические органы, что они получили название псевдоэлектрических.

У указанных электрических рыб эти органы расположены в различных местах туловища: у скатов *p. Torpedo* между жаберными мешками и конечностями, у электрического угря в брюшной половине громадного хвоста, у электрического сома они помещены по окружности всего тела и одевают животное наподобие плаща (рис. 30).

У *Astroscopus* они лежат позади глаз в виде пары вертикальных столбиков, тянущихся от кожного покрова до верхней стенки ротовой полости. У скатов *p. Raja* псевдоэлектрические органы расположены по бокам позвоночника в двух задних третях хвоста. У *Gymnarchus* и *Mormyrus* псевдоэлектрические органы расположены по обеим сторонам хвоста, причем у *Mormyrus* имеются две пары органов: верхняя и нижняя.

Электрические органы состоят из совокупности, отдельных пластинок, называемых электрическими.

Пластинки эти одеты соединительно-тканной оболочкой и разделены прослойками соединительной же ткани на правильно расположенные ряды (рис. 31, В). У скатов *p. Torpedo* и у *p. Astroscopus* эти ряды тянутся в виде призм, стоящих дорзовентрально. У скатов *p. Raja* (электрический угорь, сом и др.) эти ряды тянутся по продольной оси животного.

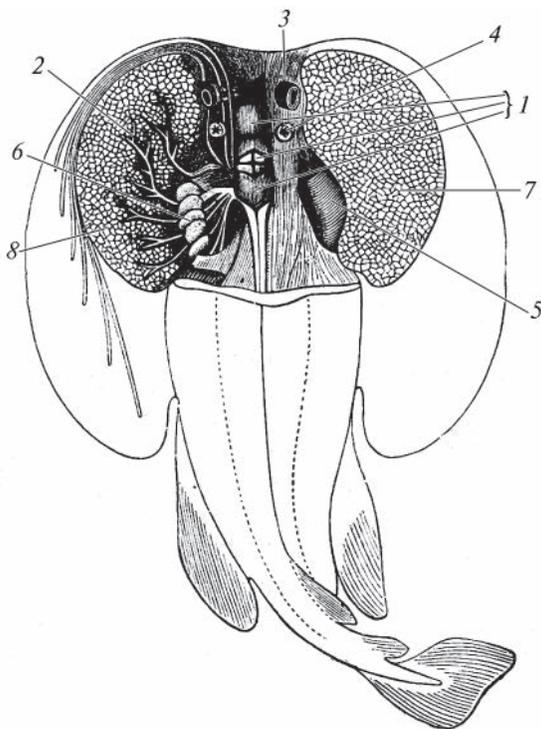


Рис. 30. Электрический скат (*Torpedo marmorata*), вскрытый таким образом, что виден головной мозг и электрические органы:

1 — головной мозг; 2 — нервы, направляющиеся к электрическому органу левой стороны (справа они не отпрепарированы); 3 — глаз; 4 — брызгальце; 5 — мышечный слой, покрывающий жаберные мешки сверху; жаберные мешки левой стороны; 7 и 8 — правый и левый электрический орган

У электрического угря эти ряды расположены в несколько слоев с каждой стороны и имеют вид лежащих горизонтально в виде листов книги пластинок (рис. 31, C). Каждая пластинка вполне соответствует призме, но сильно вытянутой по продольной оси тела и сплюсненной в дорсо-вентральном направлении.

Но электрическая пластинка, состоящая из плазматической массы с ядрами, занимает не всю ячею: у *Torpedo*, например, верхняя часть ячеи состоит из студенистой массы, или промежуточного вещества, содержащего многочисленные большие ядра и сильно преломляющие свет тельца. Электрическая пластинка принимает у *Torpedo* образующие в ней сеть разветвления нерва снизу (рис. 31, B), а в промежуточном веществе нервных окончаний не найдено. Подобные отношения существуют

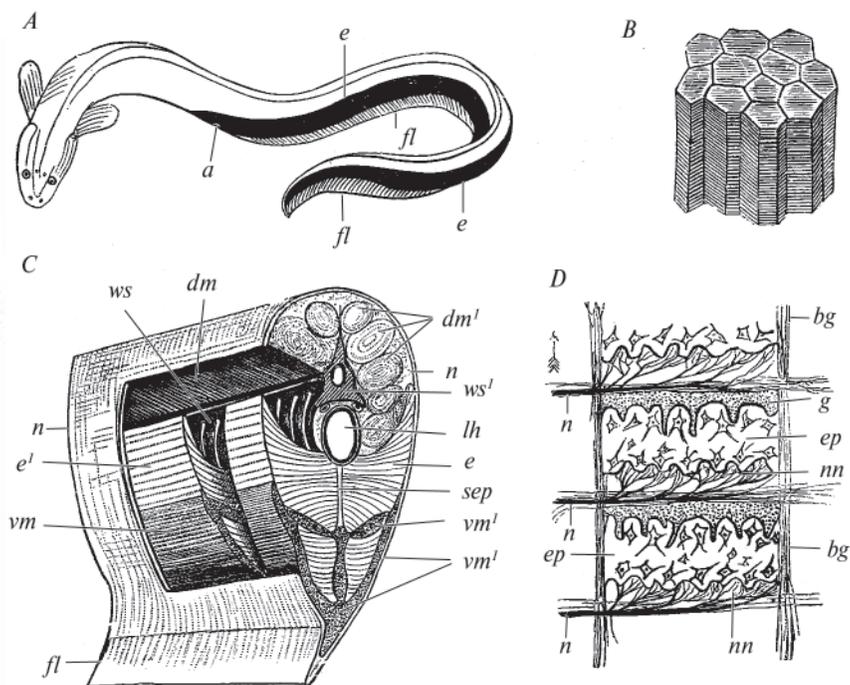


Рис. 31. Электрический угорь (*Gymnotus electricus*):

a — заднепроходное отверстие; *e* — электрический орган; *fl* — плавник;
B — электрические столбики электрического ската; *C* — часть тела электрического угря: *dm*, *vm* — спинные и брюшные пучки боковых туловищных мышц;
e — электрический орган в разрезе; *fl* — плавник; *lh* — полость тела; *sep* — фиброзная перепонка, делящая орган на правую и левую половину; *ws* — позвоночник;
D — строение электрического столбика ската в разрезе: *bg* — соединительно-тканый остов; *g* — промежуточное вещество с рассеянными в нем ядрами;
ep — электрические пластинки; *n* — подходящий нерв; *nn* — его конечные разветвления

и в электрических органах других рыб. Та сторона электрической пластинки, на которой распространяется нерв, в момент разряда электроотрицательна; противоположная — электроположительная.

Развитие органа показывает, что электрическая пластинка может быть приравнена поперечно-полосатому мышечному волокну, преимущественно его концевой пластинке, при помощи которой нервное волокно обыкновенно оканчивается в поперечно-полосатой мышце. Весь орган является таким образом совокупностью концевых пластинок, сочетаемых с прослойками студенистой массы, и может рассматриваться, как изменение мышечной ткани. В хвосте электрического угря и у скатов

p. Raja эти органы занимают как раз то положение, которое должны занимать мускулы хвоста. Точно также у *Gymnarchus* и *Mormyrus* эти органы являются непосредственным продолжением метамерно расположенной туловищной мускулатуры. У скатов *Torpedo* они представляют видоизменение мускулов челюстей и жаберного аппарата. Сходство электрических пластинок с мышечными волокнами особенно заметно у скатов *p. Raja*, у которых электрические пластинки сохраняют следы поперечной полосатости и способность к сократимости. Таким образом, электрические органы являются видоизменением мускулатуры.

Эти органы иннервируются у различных рыб различными нервами. Так, у *Torpedo* они иннервируются ветвями блуждающего нерва, берущими начало из особых частей продолговатого мозга — электрических лопастей, и одною ветвью тройничного (см. рис. 30); у электрического угря и у всех псевдоэлектрических рыб они иннервируются множеством (до 200) спинномозговых нервов; у электрического сома между 2-м и 3-м спинными нервами залегает огромная мультиполярная ганглиозная клетка, от которой отходит нерв, состоящий из одного сравнительно громадной толщины осевого цилиндра, иннервирующий электрический орган.

5.4. Развитие черепа

В то время как метамерия тела бесчерепных более или менее однообразна на всем его протяжении, у *Craniota* передний отдел является несколько иначе сегментированным и представляет собой голову, заключающую в себе череп, т. е. хрящевую или костную коробку для помещения головного мозга, главнейших органов чувств (обоняния, зрения и слуха) и передней части кишечного пути. В черепе мы различаем две части: верхнюю краниальную, или нейральную (*neurocranium*), являющуюсяместилищем органов чувств и головного мозга, и нижнюю висцеральную (*sjplanchnocranium*), охватывающую собой переднюю часть кишечника и состоящую из нескольких пар скелетных дуг, возникших в простенках между жаберными щелями и называемых висцеральными. В туловище каждая метамера определяется парой сомитов, затем парой нервов, представляющих каждый соединении брюшной и спинной ветви, и позвонком. Таким образом, как в мускулатуре, развивающейся из миотомов, так в скелете и нервной системе, мы можем найти критерий для определения числа метамер, входящих в состав головы, если зададимся этим вопросом. Однако на деле решение этого вопроса оказывается чрезвычайно сложным. В настоящее время приходят к тому заключению, что число метамер, участвующих в образовании головы, различно у различных групп позвоночных, и менее всего оно у круглоротых рыб, самой низшей группы из всех ныне живущих позвоночных. Таким образом, ответ на этот вопрос будет далеко не одинаков, смотря по тому, какую группу мы будем

иметь в виду. Мало того, возможно допустить, что при филогенетическом формировании головы и при увеличении числа составляющих ее метамер, количество мезодермических метамер, вошедших в состав головы, не будет в соответствии с числом вошедших в её состав метамер нервных или скелетных. Так что и с этой точки зрения ответ на поставленный вопрос может быть довольно сложным. Остановимся на мезодермической и скелетной метамерии головы, откладывая вопрос о нервной метамерии до изучения нервной системы. В голове, как и в туловище, образуются сомиты и боковые пластинки (рис. 32), но в то время как боковые пластинки туловища обыкновенно не сегментируются, в голове и в шейной области они распадаются на сегменты, в зависимости от образования жаберных мешков в виде парных выступов кишечника, достигающих потом до эктодермы и прорывающихся наружу при помощи жаберных щелей.

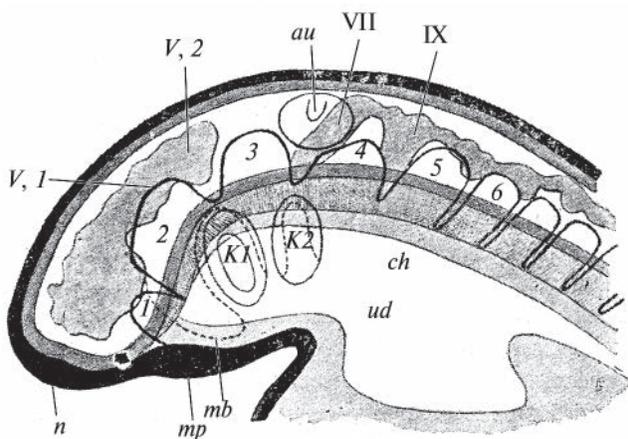


Рис. 32. Схематическое изображение головы 9-дневного зародыша миноги, воспроизведенное на основании разрезов (реконструкция):

1—6 сомиты; K1 и K2 — жаберные мешки; V,1 и V,2 — участки ганглиозной пластинки, соответствующие двум отделам тройничного нерва; VII — участок, соответствующий *n. acustico-facialis*; IX — участок, соответствующий языкоглоточному нерву; au — слуховой пузырь; ch — хорда; mb — челюстная дужка; mp — зачаток ротовой полости; n — зачаток обонятельного органа (обонятельная плакода)
ud — кишечник

Эти мешки разделяют боковую пластинку своей стороны на участки, которые по положению не вполне соответствуют сомитам, или, как говорят, бранхиомерия, т. е. сегментация, стоящая в зависимости от образований жаберных мешков, не совпадает с метамерией. Даже у низших позвоночных (круглоротых рыб) нет полного совпадения, но весьма возможно, что первоначально это совпадение существовало.

При образовании мезодермы в голове низших позвоночных наблюдается замечательная особенность, а именно, один или два передних сегмента обособляются непосредственно от энтодермы, подобно мезодермическим сегментам ланцетника, и полости этих сегментов первоначально являются выступами первично-кишечной полости. Передняя пара этих сомитов (не имеющая соответствующих ей участков боковых пластинок) представлена у ланцетника, вероятно, его головной полостью.

Впереди слуховых пузырей в голове позвоночных, по-видимому, образуется три пары сомитов. Первый сомит по своему положению носит название предчелюстного (*praemandibularis*), второй — челюстного (*mandibularis*), третий — зачелюстного (*postmandibularis*). Все сомиты, лежащие впереди слухового пузыря, носят название предушных (*prootici*), и последующие, лежащие позади слухового пузыря, — заушных (*metotici*). Предушные сомиты, подобно следующим за слуховыми пузырями парам, распадаются каждый на склеротом и миотом, причем миотомы этих трех сомитов идут на образование мышц, двигающих глаз.

У круглоротых в состав черепа входят склеротомы только трех пар предушных сомитов, но на основании сравнения с распределением головных нервов надо принять, что в состав головы круглоротых входит еще, по крайней мере, три пары заушных сомитов, из которых двум задним соответствует X пара головных нервов (блуждающий, *n. vagus*). У селахий в состав черепа входят уже несколько пар заушных сомитов, по-видимому, шесть пар, так что общее число метамер, образовавших у селахий череп, равно девяти. У двоякодышащих рыб присоединяется семь пар заушных сомитов, у осетровых исключительным образом одиннадцать, тогда как у высших ганоидов и у костистых рыб число присоединяющихся пар сомитов немного более, чем у селахий (точно — не определено). Однако эти цифры, вероятно, далеко не выражают истинного положения вещей. Иногда наблюдалась редукция уже возникших сомитов, но возможно, что сомиты иногда исчезают настолько бесследно, что и не проявляются даже в течение развития животного. Поэтому определение числа сомитов, вошедших в состав головы у высших позвоночных, является весьма затруднительным и вряд ли точным. В некоторых случаях можно найти след слияния затылочной части черепа с одним или даже с большим числом позвонков, соответствующих передним туловищным метамерам (см. ниже). Такое направление приняла в настоящее время имевшая громадное историческое значение позвоночная теория черепа.

Таким образом, около переднего конца хорды и впереди его образуется из склеротомов головных сомитов скопление мезодермы, которое и служит материалом для развития черепа, задняя часть которого формируется таким образом вокруг хорды (хордальная часть), а передняя — впереди её (прехордальная часть). В нейральной части ни у взрослых форм, ни у зародышей нет метамерного расположения элементов, если не считать слабых намеков на метамерию в самой задней (затылочной) части хрящевого зачатка, и уже по одному этому первоначальная

гипотеза, рассматривавшая череп как ряд видоизмененных позвонков, должна быть оставлена.

Закладка черепа обозначается появлением в области его будущей нижней станки двух пар хрящей, из коих передняя пара лежит значительно впереди хорды и только у круглоротых, двоякодышащих и амфибий задними концами примыкает к ней, а задняя лежит по бокам передней части хорды. Передняя пара, представляющая собой зачаток прехордальной части черепа, носит название черепных трабекул (*trabecule cranii*), а задняя пара, представляющая собой зачаток хордальной части черепа и иногда даже являющаяся в виде общего зачатка с хрящевыми капсулами, облекающими слуховые пузыри, называется парахордальными пластинками (*parachordalia*). Трабекулы могут лежать то горизонтально, то отклоняться значительно вниз, в зависимости от того, как изогнут ко времени их появления зачаток головного мозга, который они отчасти подстилают. Кроме того, часто наблюдается еще пара хрящей, залегающих в подглазничной области и называемых сфено-латеральными (*spheno-lateralialia*). Затем трабекулы и парахордальные пластинки сливаются в общую пластинку, обрастающую собой хорду и прорывленную между трабекулами отверстием, носящим название *fenestra basicranialis anterior*, а потом, по мере сужения, — гипофизарного или питуитарного, ибо в этой области залегают придаток мозга — гипофиз (*hypophysis s. glandula pituitaria*); а впереди отверстия сросшиеся трабекулы образуют пластинку, представляющую собой носо-решетчатый или назо-этмоидальный отдел (*pars naso-ethmoidea*). Действительно, по бокам её образуются капсулы, в которых помещаются органы обоняния. За этим отделом кзади следует слуховой (*pars otica*) и, наконец, задний — затылочный (*pars occipitalis*). Последний отдел при закладке своей по присутствию перетяжек представляет некоторые намеки на метамерию. Этот хрящевой зачаток черепа, первоначально охватывающий нижнюю поверхность мозга, сливаясь с фенотлатеральными, постепенно разрастается, а затем закрывает и верхнюю поверхность, образуя с каждой стороны три капсулы для помещения органов обоняния, зрения и слуха. Закладывается этот хрящевой, или первичный, череп у всех позвоночных, но далеко не всегда представляет более или менее замкнутую коробку. Так, у высших позвоночных верхняя стенка может не замыкаться на значительном протяжении. От неё остается лишь небольшая перемычка в области слуховых капсул (*tectum synoticum*). Отверстия могут оставаться и в нижней стенке черепа (вышеупомянутое *fenestra basicranialis anterior*, или питуитарное, и еще *fenestra basicranialis posterior*), и в области носовых капсул, глазниц и слуховых капсул. Питуитарное отверстие может закрыться еще в хрящевом черепе или же позже закрывается накладной костью парасфеноидной (*parasphenoideum*). Отверстия для выхождения нервов образуются еще частью в хрящевом черепе и сохраняются при окостенении, частью же между элементами развивающегося позже костного черепа.

Затем хрящевой или первичный череп может замещаться хондральными или накладными костями, образующими во всей своей совокупности костный или вторичный череп, а первичный обыкновенно подвергается значительной редукции. Обратимся теперь к висцеральной части. Висцеральная часть черепа представляет собой, как указано, ряд парных хрящевых или костных дужек (рис. 33).

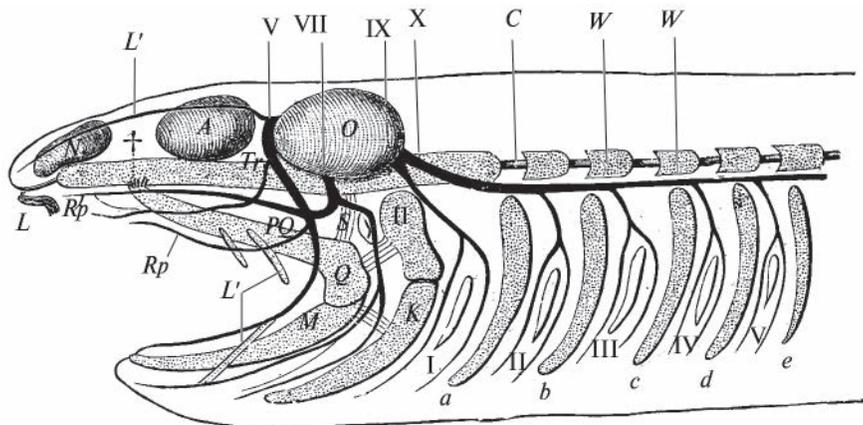


Рис. 33. Зачаток черепа и висцеральных дуг зародыша акулы:

N, A, O — капсулы органов обоняния, зрения, слуха; *L-L'* — губные хрящи; *Tr* — *trabeculae cranii*; *PQ* — *palatoquadratum*, скрепленное с *trabeculae* с помощью соединительно-тканной связки — *s*; *Q* — *quadratum*; *M* — нижняя челюсть (*mandibulare*), или Меккелев хрящ; *H* — *hyomandibulare*; *K* — *hyodeum*; *C* — спинная струна; *W* — тела позвонков; *a, b, c, d, e* — жаберные дуги и между ними жаберные щели; (I-V); *V* — *n. trigeminus*; *Rp* — его небная ветвь; *VII* — *n. facialis*; *IX* — *n. gypoglossus*; *X* — *n. vagus*

Передняя из этих дуг или мандибулярная делится на два участка: нижний, носящий название мандибулярного (*mandibulare*) или Меккелева хряща (*cartilage Meckelii*); и верхний — небноквадратный хрящ (*palato-quadratum*). У низших позвоночных первый представляет собой нижнюю челюсть, а второй — верхнюю. Впереди этой дуги лежит ротовое отверстие. Вторая дуга, гиоидная, тоже представляет два участка: верхний — гиомандибулярный (*hyomandibulare*) и нижний — гиоидный (*hyoideum*), соединенные непарным хрящиком (*basihyale s. copula*) вниз. Многие рассматривают эти два участка как две самостоятельные дуги, первоначально лежащие одна за другой и разделенный исчезнувшей жаберной щелью. Между мандибулярной и гиоидной дугой лежит первая жаберная щель, которая является или рудиментарной (круглоротые), или видоизмененной (брызгальце, или *spiraculum*, рыб

и среднее ухо прочих позвоночных). За этими дугами следует несколько дуг, лежащих позади настоящих жаберных щелей и тоже соединенных непарными хрящиками (*copulae s. basibranchialia*) на срединной линии. Число этих дуг называемых жаберными, или бранхиальными, обыкновенно соответствует числу закладывающихся жаберных щелей. У древнейших акул (*Protoselachii*), как *Chlamydoselache* и *Hexanchus*, их 6, у *Heptanchus* даже 7, а обыкновенно бывает 5.

Можно думать, что у предков позвоночных расположение жаберных дуг было в соответствии с таковым метамер, и бранхиомерия совпадала с метамерией, но соответствие это нарушилось не из-за увеличения числа дуг, а из-за их смещения. В черепах с большим числом метамер все висцеральные дуги могут быть отнесены к метамерам черепа; в черепах с малым числом метамер (например, у круглоротых рыб) значительная часть висцеральных дуг соответствует передним туловищным метамерам. Из этого ясно, что судить о числе метамер черепа по числу висцеральных дуг, т. е. на основании одной скелетной метамерии, невозможно.

Вышеописанное расположение висцерального аппарата в значительной мере схематизировано и в наиболее чистом виде наблюдается только у низших форм, причем уже и у них *hyomandibulare* играет роль подвеска, к которому присоединяется челюстной аппарат. У большинства это расположение сильно измененное, причем хрящевые части первичного черепа могут замещаться хондральными и накладными костями вторичного. Вообще говоря, первичный череп в большей степени удерживается у низших позвоночных, а у высших он сводится к незначительным остаткам. Что касается костей вторичного черепа, то некоторые из них двойственного происхождения, т. е. в их образовании принимают участие как хондральные, так и накладные элементы. Так как при филогенетическом развитии черепа, возможно, один зачаток (хондральный) вытесняет другой (накладной), причем последний даже заменяет его окончательно, то возможны такие случаи, когда кость, занимающая одно и то же положение в черепе и имеющая одно и то же морфологическое значение, у различных форм имеет различное происхождение. С подобными случаями замещения зачатков, или с меторизисом, мы уже встречались и еще встретимся при изучении других систем. К рассмотрению строения черепа различных представителей мы теперь и перейдем.

Череп круглоротых рыб отличается от черепа всех прочих позвоночных отсутствием челюстей (откуда и название этой группы — *Agnatha*). Это связано с образом питания этих рыб (высасывание добычи). Череп платибазального типа хрящевой или даже в верхней своей части перепончатый, показывая тем самым ту стадию эмбрионального развития черепа, когда его верхняя стенка еще не успела развить хрящ. С этой хрящевой коробкой срасталась непарная носовая капсула. У *Muxine* она вытянута вперед в длинную трубку и две слуховые капсулы сохраняются. У *Muxine* соответствующие этим дужкам элементы вытянуты вперед

и впереди соединяются в одну пластинку, лежащую на нёбе. С каждой стороны черепа позади нёбно-квадратной дужки отходит еще дужка — гиоидная (*hyoideum*), а под ними лежит непарный хрящ (*basihyale*), подпирающий язык и являющийся у *Muxine* в виде сложного аппарата, составленного из нескольких хрящей. Эта особенность зависит от развития мускулатуры языка, играющего важную роль при сосании. Бранхиальные дужки хотя и соединены с черепом, но почти всецело лежат в туловищной части, что объясняется малым числом метамер, входящих в состав черепа. У *Petromyzontidae* дужки соединены между собой продольными трабекулами, образуя цельную хрящевую решетку, подпирающую жаберный аппарат, а сзади переходящую в хрящевую капсулу, охватывающую вокруг сердце. У *Muxinidae* нет такой решетки, а наблюдаются лишь несколько слабо развитых хрящей с каждой стороны. Кроме того, у круглоротых для поддержки сильно развитой ротовой воронки имеется несколько хорошо развитых губных хрящей. У *Petromyzontidae* самый передний хрящ, залегающий на краю ротовой воронки имеет форму кольца, а у *Muxinidae* около рта сидит с каждой стороны по четыре подпертых внутри хрящами щупальца, причем хрящи трех передних пар тоже соединены внутри хрящевым или соединительно-тканым тяжем. Такой же аппарат из венчика щупалец, окружающих ротовое отверстие, имела ископаемая, родственная круглоротым форма — *Palaeospondylus*. С одной стороны эти щупальца напоминают *cirri*, окружающее рот ланцетника, а с другой — с ними могут быть сравнены усиковидные придатки у осетровых и сомовых рыб.

Череп пластиножаберных плати- или тропибазального типов, снабженный челюстным аппаратом (*Gnathostomi*), представляет собой хрящевую коробку, спереди вытянутую в клювообразный выступ — *rostrum*, причем верхняя стенка передней (предлобной) части черепа остается часто перепончатой, чем напоминает перепончатый характер верхней части черепа круглоротых (рис. 34).

Снизу к *rostrum* прирастает пара носовых капсул, а слуховые капсулы включены в толщу стенки задней части черепа и обозначаются снаружи лишь небольшими выпуклостями.

Между носовой и слуховой капсулами с каждой стороны находится выемка для помещения глаза, впереди которой выступает анторбитальный или предглазничный, позади — посторбитальный или заднеглазничный отростки. Сзади череп соединяется с позвоночником и подвижным сочленением (скаты и *Holocephali*), или соединен менее подвижно связками наподобие того, как соединены друг с другом позвонки, или даже срастается с несколькими тоже сросшимися вместе позвонками (акулы). Мандибулярная дуга состоит из нёбно-квадратного хряща (*palato-quadratum*), слитого с таковым противоположной стороны и играющего роль верхней челюсти, и мандибулярного (*mandibulare*), играющего роль нижней челюсти. Нёбно-квадратный хрящ обыкновенно причленяется к черепу посредством связок,

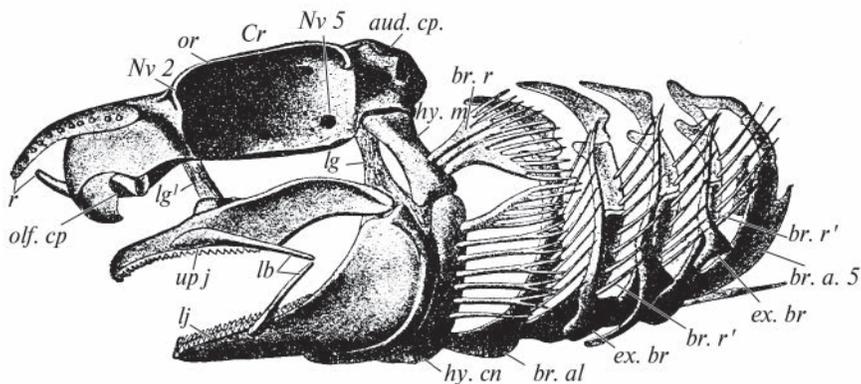


Рис. 34. Череп акулы (*Scyllium canicula*):

aud. cp — слуховая капсула; *br. al* — *br. a5* — жаберные дуги с лучами; *Cr* — черепная коробка; *ex. br* — наружные жаберные хрящи; *hy. cn* — *hyoideum* и *hym-hyomandibulare* с лучами (*br. r'*; *lb* — губные хрящи; *lg*¹ — связки, на которых подвешен челюстной аппарат; *lj* — Меккелев хрящ); *Nv2* — отверстие II пары нервов; *Nv5* — отверстие V и VII пар; *olf. cp* — обонятельные капсулы; *or* — глазница; *r* — *rostrum*; *up. j* — *palato-quadratum*

но у *Holocephali*, т. е. сростноголовых, он срастается неподвижно с черепом, откуда и произошло название этой группы.

Гиоидная дуга представляет ряд интересных градаций. У более древних акул *Protoselachii hyomandibulare* лежит над *hyoideum* и оба хряща составляют как бы одну дужку, несущую, подобно жаберным дужкам, хрящевые лучи (*radii branchiostegi*). На жаберных дужках эти лучи подпирают жаберные мешки.

У других акул постепенно начинается смещение нижней части дуги, т. е. *hyoideum*, назад, а у некоторых скатов (*Rajidae*) она ложится позади *hyomandibulare*. Это последнее соединено с мандибулярной дугой связкой и у *Rajidae* является исключительно в виде подвесочного аппарата для мандибулярной дуги, ибо *hyoideum* подвешивается к черепу самостоятельно. У *Holocephali hyomandibulare* сливается с черепом.

Гиоидная дуга распадается, начиная сверху, на *epihyale*, *keratohyale* и *hypohyale*, а жаберные дуги распаляются на *pharyngobranchiale*, *epibranchiale*, *Iceratobranchiale* и *hypobranchiale*. На брюшной стороне гиоидная и жаберные дуги замыкаются непарными хрящами (*copulae*); из них передний, *basihyale*, соответствует гиоидной дуге, а задний из жаберных, *basibranchiale*, расширяется и облегает с боков и снизу сердце. Число жаберных дуг у селажий обыкновенно пять, но у *Protoselachii* их более: шесть у *Hexanchus*, семь у *Heptanchus* и шесть у *Chlamydoselache*. Лучами гиоидной дуги у *Holocephali* и *Chlamydoselache* подпирается складка

кожи, прикрывающая жаберные отверстия у этих форм и называемая оперкулярной или жаберной крышкой. У прочих селажий этой крышки нет. Свойственные селажиям так называемые наружные жаберные дуги (*exobranchialia*) не что иное, как разросшиеся лучи жаберных дуг. Самый верхний из этих лучей и самый нижний растут навстречу друг другу и образуют подобие дужки. Около челюстных хрящей у селажий имеются рудименты губных хрящей, представляющих, может быть, остаток хрящей, подпиравших у предков селажий околоротовые, а по другому предположению, может быть, остатки дуг, некогда существовавших впереди мандибулярной. Однако у древнейших акул они рудиментарны.

Хрящевой череп ганоидов тропибазального типа и тесно примыкает к таковому селажий, но он замкнутый и перепончатое пространство не наблюдается. Спереди он вытянут в *rostrum*, а сзади срастается с позвоночником. Но к этому первичному черепу примыкает ряд накладных костей, кожный характер которых сохраняется с большой ясностью у осетровых рыб (*Acipenseridae*). Накладные кости, впрочем, были свойственны черепу некоторых ископаемых селажий. У осетровых в коже на голове мы видим многочисленные костные отложения, из которых некоторые занимают то же положение, что и затылочные (*occipitalia*), теменные (*parietalia*), лобные (*frontalia*), носовые (*nasalia*) и др. накладные кости вышестоящих форм. Рядом с этими костями имеются и такие, подобные которым мы не находим у этих форм (*nuchale*, *rostralia* и др.). Связь этих костей с хрящевым черепом весьма слабая. Однако на нижней поверхности черепа у осетровых имеются настоящие черепные кости, но тоже накладные (рис. 35).

Это две длинные кости, внедренные в массу хряща, из которых задняя, тянущаяся от *rostrum* до передней части позвоночника, сросшаяся с черепом, носит название парасфеноидной (*parasphenoideum*), а налегающая на нее спереди и подстилающая *rostrum*, более короткая, — сошника (*vomer*). В висцеральном скелете развиваются как накладные, так и перихондральные кости. У осетровых нёбно-квадратный хрящ играет роль верхней челюсти, а мандибулярный — роль нижней, но они одеты накладными костями. Наиболее существенной особенностью висцерального аппарата является то, что мандибулярная дуга причленяется к *hyomandibulare* и *huoideum* посредством особого хрящика, носящего название *symplecticum* и представляющего собой обособившийся и получивший самостоятельность отросток *hyomandibulare*, к которому причленяется челюстной аппарат у селажий. У других ганоидов (*Lepidosteus*) *symplecticum* может быть не обособлено, а *palato-quadratum* может причленяться непосредственно к особому отростку черепа, а не через *hyomandibulare*. Жаберные дужки частью окостеневают, а в хорошо развитой оперкулярной складке образуется окостенение — *operculum*. Вообще череп осетровых рыб занимает более низкое место, чем черепа других ганоидов, у которых дальнейшее усложнение выражается в том, что покровные кости теряют свой кожный характер и приходят в более тесную связь с хрящевым черепом, причем число

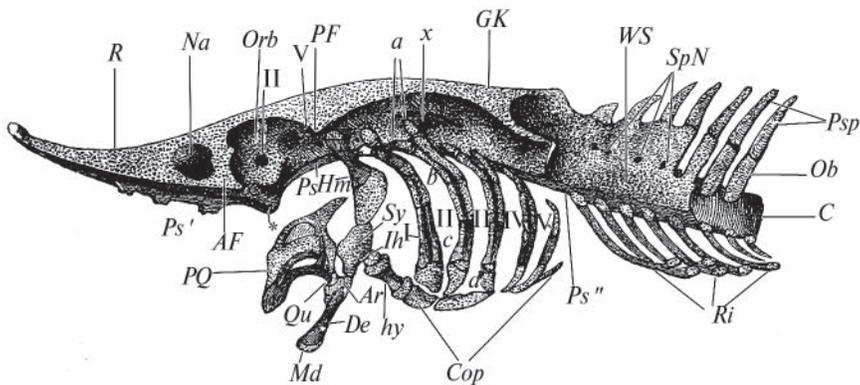


Рис. 35. Череп осетра (*Acipenser sturio*); кожные кости удалены:

AF — предглазничный отросток; *Ar* — *articulare*; *C* — спинная струна; *Cop* — *copulae*; *De* — *dentale*; *GK* — слуховая капсула; *Hm* — *hyomandibulare*; *Ih* — *stylohyale*; *hy* — *hyoideum*; *Md* — нижняя челюсть; *Na* — носовая полость; *R* — *rostrum*; *Ob* — верхние дуги; *Orb* — глазничная впадина; *PF* — заднеглазничный отросток; *Ps*, *Ps'*, *Ps''* — *parasphe-noideum*; *PQ* — *palatoquadratum*; *Psp* — остистые отростки; *Qu* — *quadratum*; *Ri* — рёбра; *Spn* — отверстия для выхода спинномозговых нервов; *Sy* — *symplecticum*; *WS* — часть позвоночника, сросшаяся с черепом; I–V — жаберные дуги; *a*, *b*, *c*, *d* — их членики (*pharyngo-epi-*, *kerato-* и *hypobranchiale*; II — отверстие для зрительного и *x* — блуждающего нерва

их увеличивается. Так, вместо одной оперкулярной кости развиваются четыре и т. д. Череп так называемых костистых ганоидов (называемых так за сильное развитие костного скелета) при этом может развиваться в двух направлениях: или он приближается к черепу костистых рыб или же приближается к черепу амфибий.

Хрящевой череп костистых рыб построен по тому же типу, как и у ганоидов, т. е. тропибазального типа. Редукция хрящевого черепа у костистых рыб идет далее, чем у какого-либо другого отряда, и только в виде исключения (у глубоководных *Argyropelecus*, *Cyclothone*) краниальная часть черепа (как и позвоночник) может оставаться хрящевой.

Что касается костного черепа костистых рыб, то в виду его сложности будем его рассматривать как бы состоящим из нескольких сегментов, причем этим сегментам отнюдь не следует придавать какого-либо теоретического значения, это лишь приём изложения ради удобства запоминания (рис. 36).

Задний сегмент (затылочный), окружающий затылочное отверстие (*foramen occipitale*), состоит из четырех затылочных костей: нижней — *occipitale basillare* (*s. basioccipitale*), двух боковых — *occipitalia lateralia* и верхней — *occipitale superius* (*s. supraoccipitale*). Из них *basioccipitale*

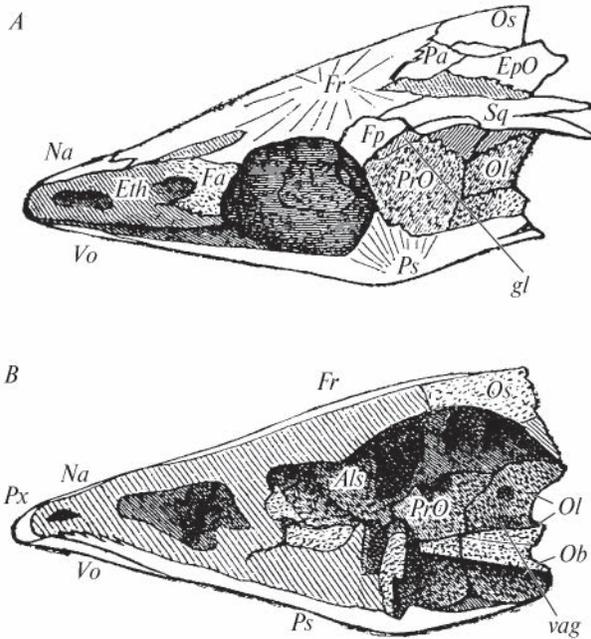


Рис. 36. Череп лосося (*Salmo salar*):

A — сбоку, *B* — в срединном разрезе; хрящ косо заштрихован, а хондральные кости изображены пунктиром: *Als* — *alisphenoidum*; *Eth* — хрящ этмоидальной области; *EpO* — *epiopticum*; *Fr* — *frontale*; *Fp* — *frontale palatino*; *gl* — поверхность сочленения для *hyomandbulare*; *Na* — *nasale*; *Ob* — *occipitale basilare*; *Ol* — *o. laterle*; *Os* — *orbitosphenoidum*; *Pa* — *ethmoideale laterale*; *PrO* — *prooticum*; *Ps* — *parasphenoidum*; *Px* — *prae-maxillare*; *Sb* — *basisphenoidum*; *Sq* — *squamosum*; *vag* — отверстие для выхода *n. vagus*; *Vo* — *vomer*

сочленяется с позвоночником и имеет сзади углубление, образовавшееся остатками хорды. В состав этой кости входят прирастающие к ней тела передних позвонков (от 1 до 3), верхние дуги которых могут оставаться свободными. Все кости этого сегмента, кроме части *occipitale superius*, хондрального происхождения.

Второй сегмент (теменной) в основании имеет хондральную, иногда вовсе не развивающуюся кость — *basisphenoidum*, с боков — две небольшие *alisphenoida* тоже хондрального происхождения, а сверху две накладные теменные кости — *parietalia*. Между этими двумя сегментами залегает ухо, и в толще слуховой капсулы развивается ряд костей, названных Гексли «*otica*», или лучше *periotica*. Верхняя носит название *epiopticum* (*s. exoccipitale*), передняя — *prooticum*, а нижняя — *intercalare*

(*s. opisthwiicum*); все они хондрального происхождения, кроме *intercalare*, образующейся через окостенение соединительно-тканной связки. Первая примыкает к затылочным костям, а из двух последних *prooticum* более постоянна, и через нее или впереди неё проходит ветвь тройничного нерва. *Intercalare*, наоборот, сильно варьируется по величине. В этой же области развивается кость смешанного происхождения, лежащая выше и впереди *periotica*, а именно позади и сбоку лобных костей — *squamosum* (*s. pteroticum*). К ней и к лежащей впереди её хондральной *sphenoticum* прилепляется *hyomandibulare*.

Третий сегмент (лобный) составлен следующим образом: сверху две накладные лобные кости — *frontalia*; с боков две хондральные *orbitosphenoidae*, иногда сливающиеся в одну непарную кость, а иногда отсутствующая. Между лобным и следующим сегментами залегает глаз, окруженный многочисленными непостоянными покровными костями *supra* и *infraorbitalia*, из которых одна, лежащая у переднего края, достигает иногда весьма значительной величины и называется слезной, *lacrymale*.

Четвертый сегмент (носовой) состоит из одной или двух носовых костей — *nasalia*; снизу лежит *ethmoidale medium* (*s. praethmoidale*). *Nasalia* — кости накладные, и *ethmoidale* также соединительно-тканного происхождения. Между этим сегментом и предыдущим с каждой стороны развивается хондральное *ethmoidale laterale*, прободаемое обонятельным нервом. Снизу к этим костям прилегают кости, развивающиеся из соединительной ткани нёбной области: непарное *parasphenoidum* — на протяжении I, II и III сегментов и сошник, *vomer*, парный или непарный, на протяжении IV сегмента. В области нёбно-квадратного хряща развивается ряд костей, а именно: парные нёбные, *palatina* (смешанные) и несколько парных крыловидных костей: *ecto-*, *ento* (*s. meso*)- и *metapterygoidea*, и, наконец, пара квадратных (*quadrata*). Из этих костей *quadrata* и *metapterygoidea* хондрального происхождения, *palatina* — смешанного, а *ecto-* и *enio-pierygoidea* — чисто накладные. В области верхней челюсти с каждой стороны развиваются накладные межчелюстные (*praemaxillare*) и верхнечелюстные (*maxillare*), а в области нижней челюсти — на внутренней стороне смешанного происхождения *dentale*, снаружи хондральное *angulare*, а на проксимальном конце тоже хондральное *articulare*, сочленяющееся с *quadratum*. Кроме того, наблюдается еще несколько мелких менее постоянных нижнечелюстных косточек (*coronate*, *suprangulare*, *operculare*). *Quadratum* посредством маленького хондрального *symplecticum* сочленяется с хондральным *hyomandibulare*, прободаемым лицевым нервом (*n. facialis*).

Геоидная дуга представляет несколько хондральных окостенений, носящих по большей части те же наименования, что и сегменты этой дуги у селахий, а именно: *stylo* (*s. inter*)-, *epi*-, *kerato*-, *hypohyale*, а *basihyale* служит опоркой языка и именуется также *os entoglossum*. Геоидная дуга несет костные лучи (*radii branchiostegi*), подпирающие складку кожи, прикрывающую жаберные отверстия (рис. 37).

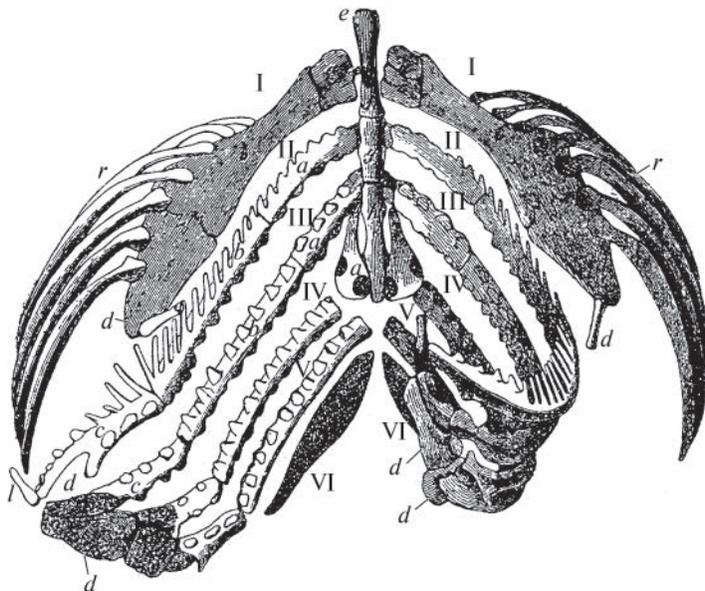


Рис. 37. Висцеральные дуги окуня (*Perca fluviatilis*), отделенные от черепа и развернутые при рассмотрении со спинной стороны:

I — гиоидная дуга, несущая лучи; II—V — четыре жаберных дужки; VI — задняя жаберная дужка, входящая в состав нижнеглоточных костей; каждая дуга состоит из нескольких косточек (*a, b, c, d*). *Epi-* и *pharyngobranchialia* (*d*) четвертой дуги образуют верхнеглоточные кости

Жаберные дуги разделены так же, как и у селахий, на *pharyngo-*, *epi-*, *kerato-* и *hypobranchialia*. Последние соединены внизу непарными *basibranchialia*. *Epi-* и *pharyngobranchialia* четвертой жаберной дуги, сливаясь с накладной костью, обыкновенно снабженной зубами, получают название верхне-глоточных костей (*ossa pharyngea superiora*), а недоразвитая задняя, т. е. пятая пара дуг соединяется с накладной костью, несущей обыкновенно зубы, то сливаясь вместе под глоткой, то оставаясь отдельной, и получает название нижнеглоточных костей (*ossa pharyngea inferiora*). В образовании некоторых костей жаберного аппарата принимает участие и соединительная ткань. В оперкулярной складке число чисто-накладных костей увеличивается: ниже *operculum* развивается *sub-* и *inter operculum*, а впереди от них — *praeoperculum*. Все эти кости тесно связаны с хрящевым черепом и в значительной мере вызывают его редукцию.

Череп двоякодышащих рыб стоит несколько в стороне по своим особенностям от вышеописанных черепов. В нем есть некоторые черты, сближающие его с черепом амфибий.

Хрящевой череп остается в значительной мере не редуцированным, особенно в затылочной области. Сзади к черепу присоединяются элементы, соответствующие трем позвонкам, причем затылочный отдел вследствие этого частично окостеневает. Хрящевые остистые отростки и пара ребер (головные ребра) соответствуют 3-му слившемуся с черепом позвонку. Характерная особенность черепа *Dipnoi* в том, что нёбно-квадратный хрящ и почти рудиментарный гиомандибулярный слиты с черепом, так что нижняя челюсть, на которой развивается несколько накладных костей (*operculare*, *angulare*), прикрепляется непосредственно к черепу. В краниальной части черепа развивается несколько костей, гомологию которых установить точно до сих пор не удалось. Так, спереди развивается непарное *nasale*, а за ним образует крышку черепа непарное *fronto-parietale*, образовавшееся, подобно таким же костям амфибий, слиянием лобных и теменных костей. В области глазниц развивается несколько костей, из которых одна пара (*supraorbitalia*) достигает весьма значительных размеров. На нижней поверхности черепа, кроме *parasphenoideum*, развивается с каждой стороны по небольшому *vomer* и по одной *pterygo-palatium*, образовавшихся, вероятно, слиянием нёбных и крыловидных костей. *Vomer* и *pterygo-palatium* несут зубы, но кости, соответствующие челюстным костям (*maxillare* и *praemaxillare*), у *Dipnoi* не развивается. Точно также и на нижней челюсти слабо развитое и не несущее зубов *dentale* имеется только у *Ceratodus*, а зубы сидят на *operculare* (*s. spleniale*), гомолога которой мы найдем у амфибий. Таким образом, как в верхней, так и в нижней челюсти развиваются кости, занимающие более внутреннее положение, а наружный ряд костей в том и другом случае редуцирован. Оперкулярные кости (*opercidum* и *interoperculum*) развиты слабо, а брахиальные дуги, в числе 5 или 6, сильно редуцированы, не расчленены и, кроме *Ceratodus*, не имеют непарных соединительных частей (*copidae*). Эта особенность связана с редукцией всего жаберного аппарата у двоякодышащих рыб.

5.5. Позвоночник и его придатки

Позвоночник (*columna vertebralis*) у низших позвоночных состоит из хрящевых частей, метамерно расположенных и слагающихся у большинства в метамерно расположенные хрящевые или костные позвонки (*vertebrae*), к которым присоединяются метамерно расположенные ребра (*costae*), причем некоторые из них могут упираться в непарное скелетное образование — грудину (*sternum*). Для выяснения морфологических отношений этих органов необходимо обратиться к развитию позвоночника. Позвоночник закладывается из клеток склеротомов, облекающих в известной стадии хорду и нервную трубку в виде непрерывного мезодермического и первоначально соединительно-тканного

футляра, или скелетогенного слоя. Наблюдаемый у рыб и амфибий, а также у *Sauropsida* под хордой тяж (*hypochorda* (*s. subchorda*)) является провизорным образованием и никакой роли в образовании скелета не играет. Подобно хорде он отделяется в виде желобка от спинной стенки первичного кишечника, т. е. от энтодермы, и некоторое время остается в связи с верхней стенкой кишечной полости посредством клеточных шнуров, а потом ложится в виде плотного тяжа между хордой и аортой и частью атрофируется, частью присоединяется к хорде. Он похож на наджаберный желобок передней части кишечника ланцетника. Заслуживают внимания отношения развивающегося позвоночника к хорде и её оболочкам (рис. 38).

Первоначально хорда позвоночных одета такую же кутикулярной оболочкой, как и у ланцетника, выделяемой периферическими клетками хорды, расположенными эпителиеобразно. Эта оболочка называется наружным или первичным влагалищем хорды, иначе *elastica*. Но под ней выделяется новая, более толстая, оболочка из коллагенного вещества, в котором появляется волокнистое строение. Это — внутреннее, или вторичное влагалище хорды, судьба которого различна у различных групп. У селажий и двоякодышащих рыб по мере роста хорды наружное влагалище образует в своей стенке просветы, куда из окружающей хорду скелетогенной ткани внедряются клетки. Таким образом, вторичное влагалище получает клеточное строение и потом идет на образование хрящевых элементов позвоночника. У прочих форм внедрения клеток во вторичное влагалище не происходит, и элементы позвоночника образуются с внешней стороны от влагалища. Вторичное влагалище может сохраняться в течение всей жизни, если сохраняется сама хорда, или же атрофируется вместе с ней. Хорда может сохраняться в виде непрерывного шнура или из-за развития элементов позвоночника на ней появляются перетяжки, и она сохраняется в виде отдельных участков, залегающих между позвонками (интервертебрально), или внутри тела позвонков (интравертебрально). Наконец, хорда может полностью исчезнуть, как это имеет место у высших позвоночных. Во вполне развитом позвонке можно отличить тело позвонка (*corpus vertebrae*), развивающееся на месте хорды; верхнюю дугу (*arcus superior s. neurapo-physes*), облекающую спинной мозг и замыкающуюся верхним остистым отростком (*pr. spinosus superior*); нижнюю дугу (*arcus inferior s. haema-pophyses*), выраженную в хвостовой части многих форм, облекающую хвостовую вену и замыкающуюся нижним остистым отростком (*pr. spinosus inferior*). Затем от дуги или от тела отходят боковые поперечные отростки (*pr. transversi s. par apophyses*), служащие для присоединения ребер. Иногда их бывает две пары: верхняя и нижняя, но весьма вероятно, что в этом случае мы имеем дело с разделением одной пары отростков на две. Затем для сочленения друг с другом верхние дуги несут обыкновенно пару передних и пару задних отростков (*pr. articulares s. zygapophyses*). По форме передней и задней поверхности тела позвонки могут быть различны: они являются или

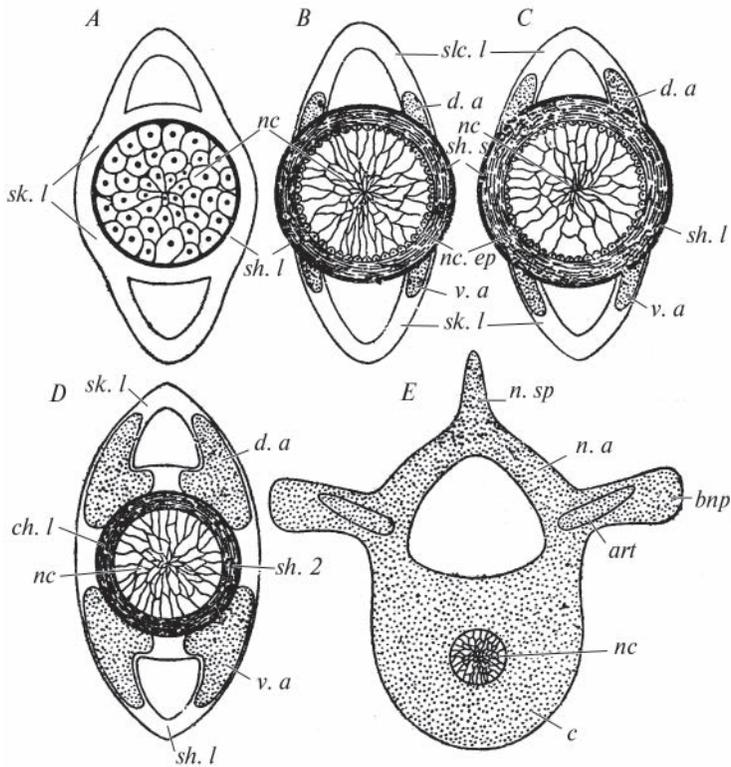


Рис. 38. Схемы, изображающие развитие хордового влагалища и позвонка: *A* — исходная стадия; *B* — более поздняя стадия, представленная круглоротыми и хрящевыми ганоидами; *C* — прорастание хрящевой ткани во влагалище хорды, наблюдаемое у сельхий и двоякодышащих; *D* — обрастание хорды хрящевой тканью извне (снаружи от хордового влагалища), наблюдаемое у костистых рыб, ганоидов, амфибий и *Amniota*. Схемы относятся к хвостовой области; *E* — схема, изображающая хрящевой позвонки к туловищной части позвоночника:

art — сочленованные отростки; *c* — тело позвонка; *d. a.* — зачатки верхних дуг; *n. a.* — верхняя дуга; *nc* — хорда; *nc. ep* — эпителий хорды; *n. sp.* — остистый отросток; *sk. l* — скелетогенный слой мезодермы; *sh 1* и *sh 2* — первичное и вторичное влагалище хорды; *tr. p* — поперечные отростки; *v. a.* — зачатки нижних дуг

двояковогнутыми (*amphicoeli*), или же спереди выпуклыми, сзади вогнутыми (*opisthocoeli*), или спереди вогнутыми, сзади выпуклыми (*procoeli*), или же поверхность их сочленения бывает седлообразно изогнута, или она плоская. В последнем случае между позвонками сохраняются прослойки хряща — мениски (*menisci*).

Позвонки амфицельного типа характерны для низших позвоночных, а две последние формы — для высших. Амфицельный тип получается при интервертебральном удержании остатков хорды, а про- и опистоцельный — при интравертебральном. Седлообразная поверхность сочленения наблюдается при интравертебральном, а плоская — при интервертебральном удержании хорды. В наиболее типичных случаях первоначально позвонок закладывается в виде отдельных хрящиков. У низших рыб позвонки остаются в своей первоначальной стадии в виде комплекса отдельных хрящиков. Соединительно-тканые и хрящевые прослойки между позвонками остаются — первые в виде связок, а вторые в виде одевающих сочленения поверхности позвонка хрящей и вышеупомянутых менисков. Однако изучение развития позвоночника у низших рыб, а равно и других форм показало, что типичный позвонок закладывается из двух верхних и двух нижних пар дуг, из которых две являются передними или краниальными, а две другие — задними или каудальными. Между передней и задней верхней дугой часто выходят корешки спинномозговых нервов. У низших рыб позвонки образованы слиянием краниальных и каудальных дуг одной и той же метамеры и такие позвонки мы назовем интраметамерными. У высших рыб и прочих позвоночных позвонки образованы слиянием каудальных дуг передней метамеры и краниальных дуг, за ней следующей. Такие позвонки могут быть названы интерметамерными. Сообразно происхождению позвонков спинномозговые нервы могут то проходить через части самого позвонка, то выходить между позвонками. На каждую метамеру приходится один позвонок. Однако известны случаи диплоспондиллии, когда на одну метамеру приходится по две верхних дуги, или даже по два позвонка, а равно и полиспондиллии, когда число позвонков, приходящихся на каждую метамеру, более двух. Подобные отношения наблюдаются у круглоротых, селахий, ганоидов (особенно *p. Amia*) и у ископаемых амфибий (*Stegocephala*). Диплоспондиллия и полиспондиллия проявляются обыкновенно лишь в некоторых отделах позвоночника. В большинстве случаев диплоспондиллия представляет собой явление первичное, т. е. обуславливается тем, что каудальная и краниальная части позвонка сохраняют свою самостоятельность. Но диплоспондиллия и полиспондиллия в хвостовой части позвоночника акул и скатов имеет другое происхождение: там, по-видимому, некоторые метамеры с соответствующими им нервами и сосудами подверглись редукции, почему и число позвонков, приходящихся на каждую метамеру, оказывается более одного. Такая дипло- и полиспондиллия может быть названа вторичной и вероятно находится в связи с процессом укорочения хвостовой части животного.

К позвонкам сбоку присоединяются хрящевые или костные ребра. Относительно их происхождения можно думать, что они представляют собой разросшиеся и отчленившиеся части боковых отростков, представляющих раскрытые нижние дуги. Иногда они залегают

в виде непрерывных хрящевых продолжений поперечных отростков, но в большинстве случаев они появляются как самостоятельные хрящи, образующиеся в соединительно-тканых прослойках между мышцами. У некоторых рыб (*Crossopterygii*) на каждый позвонок приходится две пары ребер, верхняя и нижняя. Верхние ребра залегают в горизонтальных прослойках соединительной ткани, отделяющих верхний участок продольной мускулатуры тела от нижнего, а нижние — в поперечных прослойках соединительной ткани, делящих продольную мускулатуру на метамерные участки, или миокоммах, и лежат около самой стенки вторичной полости тела. У большинства позвоночных имеются или только нижние (большинство рыб), или только верхние ребра (селахий и прочие классы позвоночных). Но и у рыб, имеющих только нижние ребра, имеются зачатки верхних (*Salmonidae*, *Clupeidae*), а у селахий, имеющих верхние ребра, найдены зачатки нижних.

Обыкновенно верхние и нижние ребра лежат не в одной вертикальной плоскости, а верхние ребра данного позвонка — позади нижних этого позвонка. Предполагают, что те и другие представляют обособленные части нижней дуги; но верхние ребра образованы каудальной дугой, а нижние краниальной. Если на позвонке имеется две пары поперечных отростков для присоединения верхних ребер, верхняя пара представляет собой производное нижней пары; образовалась она через её разрастание.

На брюшной срединной линии большинства позвоночных находятся непарные образования, из которых важнейшие надгрудинник (*episternum*) и лежащая позади от него грудина (*sternum*), в которую обыкновенно упираются нижние концы некоторых ребер. Первый представляет собой элемент наружного скелета, примыкающего к внутреннему, а вторая возникает через слияние нижних концов хрящевых ребер каждой стороны в пластинку, потом сливающуюся с пластинкой другой стороны. Вероятно, таков был действительный путь филогенетического возникновения грудины.

Позвоночник рыб позволяет отличить только две части: туловищную, часто несущую ребра, и хвостовую, обыкновенно без ребер, хотя граница между этими частями далеко не резко выражена, а они постепенно переходят одна в другую. У акул, хищников, а равно некоторых ганоидных и костистых рыб передние позвонки могут срастаться в одну хрящевую или костную массу, а иногда срастаются и с черепом. Число позвонков у рыб может достигать до 400 (у акул и ганоидов), но у костистых рыб, кроме угрей (*Conger*, *Anguilla*), их число не превышает 70, а иногда низводится до 15, как у сростночелюстных (*Plectognathi*).

Позвоночник круглоротых рыб представлен лишь хрящиками, отдельно лежащими в ткани, окружающей нервную трубку и хорду. У *Petromyzon* мы находим по бокам нервной трубки с каждой стороны по ряду хрящиков, расположенных по две пары на каждую метамеру, причем передний хрящик представляет собой краниальную часть

верхней дуги, а задний — каудальную часть. В хвосте эти хрящики сливаются в пластинку, прободенную отверстиями для прохождения двигательных и чувствующих нервов, которая дает отростки к основанию плавника, может быть, соответствующее верхним остистым отросткам, а в нижней части хвостовой области имеются также хрящики с отростками к основанию плавника, может быть, соответствующие нижним дугам и их остистым отросткам. У *Muxinidae* и у *Ammocoetes* хрящевые зачатки ограничиваются хвостовой частью. Главным же опорным элементом у круглоротых является сохраняющаяся на всю жизнь хорда.

В позвоночнике селахий мы встречаемся уже с настоящими хрящевыми позвонками, в которых видны как краниальные, так и каудальные верхние дуги. Позвоночник редко снабжен остистыми отростками, причем первые называются промежуточными хрящами (*inter calaria*). Каудальная дуга несет отверстие для прохождения двигательного нерва, а краниальная — чувствующего, или же нервы могут выходить в промежутке между хрящами. Нижние дуги, охватывающие сосуды, встречаются только в хвостовой части, а в туловищной части позвонки вместо нижних дуг имеют два отходящих от нижней поверхности отростка. К ним присоединяются в туловище короткие ребра, соответствующие по положению верхним ребрам *Crossopterygii*. Тело позвонка, образованное разрастанием и слиянием дуг, тоже остается хрящевым, но в нем замечается отложение извести. Так как позвонки являются амфицельными, и хорда сохраняется между позвонками, то отложения извести принимают форму двух конусов, сходящихся вершинами в середине позвонка. В хвостовой части акул и скатов наблюдается явление вторичной диплоспондиллии, а в туловищной части химер и низших акул (*Protoselachii*) — явление первичной диплоспондиллии.

У *Holocephali*, а именно у химер, во влагалище хорды образуются известковые кольца, число которых значительно больше числа верхних дуг, так как на обе дуги приходится несколько таких элементов, а хорда идет непрерывно и не образует перетяжек. В этом отношении сходны с *Holocephali* двоякодьяшащие рыбы, у которых хорда идет тоже без перетяжек, но её влагалище образует едва заметные перетяжки, соответствующие позвонкам.

Верхние дуги и их остистые отростки отчасти окостеневают у двоякодьяшащих.

В позвоночнике у ганоидов и костистых рыб мы имеем настоящие позвонки, причем в группе ганоидов наблюдается переход от составленного из отдельных частей хрящевого позвонка к цельному и притом костному (рис. 39, А, В, С). Позвонки этих рыб тоже амфицельного типа и хорда сохраняется между позвонками. Исключение представляет ганоидная рыба *Lepidosteus*, у которой хорда сохраняется внутри позвонков, и они опистоцельпы — явление, несвойственное другим рыбам. Влагалище хорды не принимает участия в образовании тела позвонка. У осетровых и *Amia* наблюдается первичная диплоспондиллия.

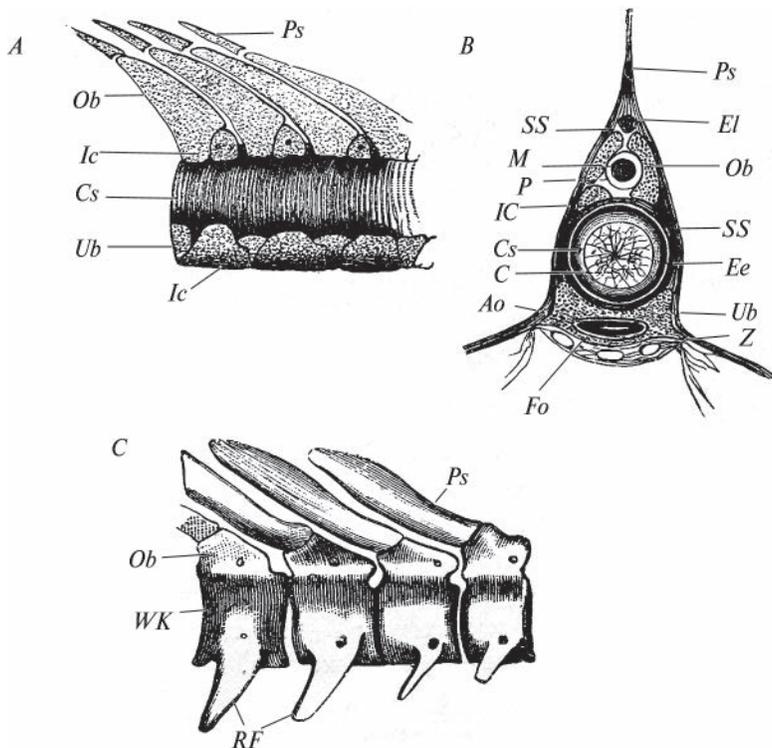


Рис. 39. Структура позвоночника рыб:

A — позвонок ганоида *Spatularia* сбоку: *Cs* — наружное влагалище хорды; *Ic* — краниальные верхние и нижние дуги (*intercalaria*); *Ob* — верхние каудальные дуги; *Ps* — остистые отростки; *Ub* — нижние каудальные дуги; *B* — позвонок стерляди (*Acipenser ruthenus*) в поперечном разрезе; *C* — хорда; *Cs* — вторичное (внутреннее) влагалище хорды; *Ee* — первичное (наружное) влагалище хорды; *El* — эластический тяж, тянущийся над нервной трубкой; *Fo* — хрящ, соединяющий под аортой (*Ao*) правую и левую половины нижней дуги; *M* — спинной мозг; *P* — его оболочка; *SS* — скелетогенный слой; *Z* — часть, соответствующая гемальным отросткам, остальные обозначения такие же как и в предыдущем рисунке; *C* — позвонок *Polypterus*, сбоку; *Ob* — верхние дуги; *Ps* — остистые отростки; *RF* — боковые отростки; *WK* — тело позвонка

У осетровых рыб хорда и её волокнистое влагалище сохраняется в течение всей жизни, и в скелетогенном слое залегают хрящи, соответствующие верхним и нижним дугам как краниальным (промежуточные хрящи), так и каудальным, а также верхним остистым отросткам (рис. 39, *A*). Верхние дуги и их остистые отростки могут окостеневать. У ископаемых *Pycnodontidae* дуги и их отростки окостеневали и охваты-

вали своими расширениями сохранявшуюся в течение всей жизни хорду. Таким образом, у них образование тела позвонка происходит через разрастание дуг. У высших ганоидов позвонки окостеневают. Опистоцельные позвонки *Lepidosteus*, по-видимому, интерметамерны и при этом развитие их весьма напоминает развитие таких же опистоцельных позвонков у некоторых амфибий.

У костистых рыб, у которых позвонки тоже интерметамерны, при образовании костного позвонка хрящевые основания дуг входят в состав тела позвонка и, оставаясь хрящевыми, разделяют в виде прослоек костное вещество позвонка, на поперечном разрезе являющееся в виде креста. В других случаях хрящевые прослойки тоже окостеневают.

Мы видели, что *Crossopterygii* свойственны две пары ребер на каждый позвонок. Верхняя пара длиннее и сочленяется с боковыми отростками позвонка, а нижняя — короче и переходит в хвостовой области в нижние дуги. То же наблюдается у некоторых костистых рыб семейства лососевых (*Salmonidae*) и сельдевых (*Clupeidae*).

Та и другая пара ребер сначала хрящевая и потому их легко отличить от часто встречающихся у костистых рыб окостенений мышечных сухожилий, никогда не проходящих стадии хряща. Если ребра селахий соответствуют верхним ребрам *Crossopterygii*, то ребра ганоидных, двудышащих и костистых рыб соответствуют нижним ребрам *Crossopterygii*. Наконец, у круглоротых, некоторых селахий (скатов, химер), ганоидов (*Spatularia*) и костистых (например, *Lophobranchii* и часто *Plectognathi*) ребра могут вовсе отсутствовать.

У рыб представляет интерес хвостовая область позвоночника. В зависимости от степени укорочения общей полости тела, состоящего в связи с образованием хвоста, процесс замыкания нижних дуг у одних рыб идет гораздо далее и гораздо более распространяется вперед, чем у других. У селахий и осетровых рыб нижние дуги представляют собой только одни гемапофизы в их чистом виде, тогда как у прочих рыб в состав нижних дуг входят и нижние ребра, поэтому у них можно проследить постепенный переход нижних ребер в нижние дуги. Если вспомнить, что ребра представляют собой лишь обособившиеся части нижних дуг, то различие это не окажется существенным.

Боковые поперечные отростки, служащие в туловищных позвонках для сочленения ребер представляют собой части, образовавшиеся через разрастание нижних дуг, от которых могут в то же время оставаться в туловищных позвонках рудименты в виде пары так называемых гемальных отростков на нижней поверхности позвонка (ср. *Selachii*). Замыкание дуг в хвостовой области связано с постепенным укорочением полости тела и обособлением хвоста. Схождение и срастание боковых стенок полости должно было сопровождаться сближением и срастанием нижних концов залегающих в стенках этой полости гомологичных дуг скелетных образований, а именно нижних ребер и боковых отростков.

Хвост рыб оторочен хвостовым плавником, и отношение конца позвоночника к этому плавнику имеет некоторое систематическое значение. Возможны при этом следующие случаи. Первый случай — дифицеркии, когда хорда, проходя по середине плавника, разделяет его так, что верхняя и нижняя части хвостового плавника почти равной величины, как это свойственно древнейшим формам, например, *Cyclostomi*, *Dipnoi*, а также костистым в зародышевом состоянии. Второй случай — гетероцеркии, когда хорда, отклоняясь вверх, делит плавник таким образом, что нижняя часть значительно больше верхней, как, например, у скатов, ганоидов, *Gstracodermi* (рис. 40).

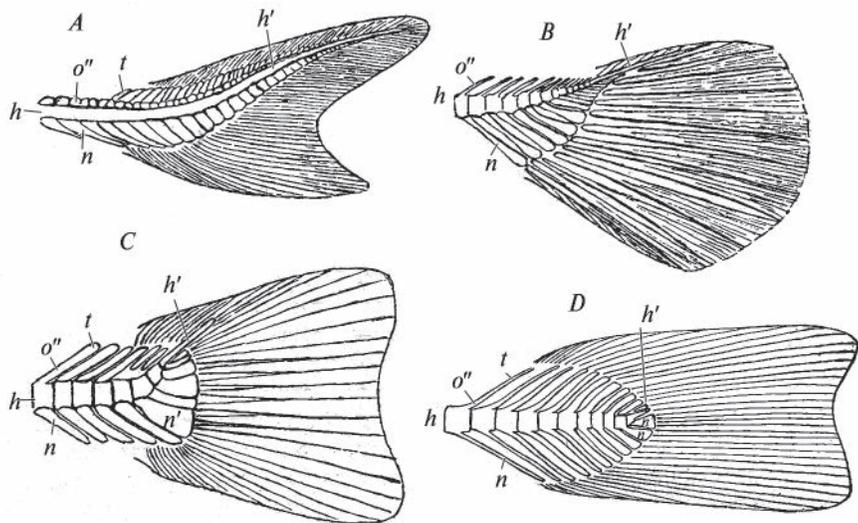


Рис. 40. Хвост различных рыб:

A — осетровых (*Acipenser*); B — *Lepidosteus*; C — лососевых (*Salmo*); D — *Merlucius*;
 h — позвоночник; h' — его загнутый конец; o'' — верхние дуги; t — остистые отростки; n — нижние дуги; n' — последняя нижняя дуга, срастающаяся с h'

Третий случай — гомоцеркии, когда внутренняя гетероцеркия маскируется длиной и направлением лучей, как это имеет место у большинства костистых рыб (рис. 40, C и D). При этом происходит следующее: конец хорды, загнутый вверх, облекается хрящевым или костным образованием, называемым уростилем и срастающимся с одной последней или с несколькими из нижних дуг позвоночника, причем нижние дуги получают чрезвычайно сильное развитие и принимают форму сплюснутых с боков косточек. Лучи хвостового плавника располагаются (см. рис. 40) так, что хвост снаружи кажется дифицеркным, будучи на самом деле гетероцеркным. У некоторых ганоидов также

выражено стремление маскировать гетероцеркию, что у них достигается изменением формы нижней части плавника.

Грудина. Зачаток грудины (*sternum*) в виде одного или двух друг за другом лежащих хрящей, залегающих между брюшными концами переднего пояса у акул первым описал Ратке. У некоторых ганоидных рыб позади нижней челюсти можно отличить одно (*Amnia*) или два (*Crossopterygii*) кожных окостенения. Точно также у *Stegocephala* имеется непарное окостенение, к которому примыкают ключицы. Это окостенение и представляет собой надгрудник (*epistemum*).

У рыб мы отличаем парные и непарные плавники. К числу непарных относятся: спинной, часто поделенный на два плавника — передний и задний, хвостовой и расположенный позади заднего прохода — задне-проходный или анальный (рис. 41).

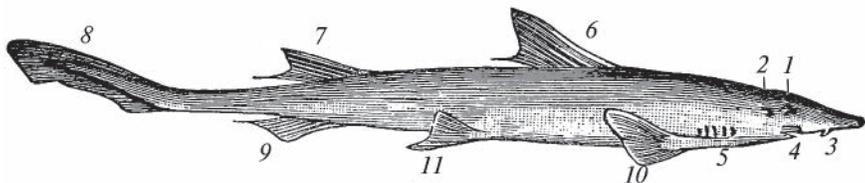


Рис. 41. *Mustelus laevis*:

1 — глаз; 2 — брызгальце; 3, 4, 5 — носовое, ротовое, жаберные отверстия; 6, 7, 8, 9 — передний, задний, хвостовой, анальный плавники; 10, 11 — парные грудной и брюшной плавники

Непарные плавники расчленены одной сплошной кожной складкой, которая тянулась по спине, загибалась на месте образования хвостового плавня и доходила по брюшной стороне до анального отверстия. В виде непрерывной складки эктодермической части покровов они закладываются в эмбриональном состоянии. У круглоротых деление этой складки на отделы только слегка намечено. Эта форма непарного плавника всего ближе к таковой у ланцетника. После разделения на отдельные плавники в ней образуется хрящевой или костный скелет. Этот скелет в основной части плавника состоит из поддерживающих палочкообразных частей, вклинивающихся между остистыми отростками и с ними соединенных связками. Генетически эти элементы (*Flossetrager*) представляют собой обособившиеся части остистых отростков, что хорошо видно у двудышащих рыб, у которых эти элементы являются расчлененными на два участка: базальный и периферический. В периферической части плавников залегают так называемые роговые нити (*actinotrichia*) (у селажий, двоякодышащих и некоторых ганоидов) или же костные лучи кожного происхождения (высшие ганоиды и костистые). Упомянутые роговые

нити образуются на границе между эктодермой и мезодермой через слияние зернышек, закладывающихся в отростках мезодермических клеток. Вещество нитей (эластоидин) сходно с веществом эластических соединительно-тканых волокон, и лишь иногда (у *Oeratodus*) они содержат в толще свои разветвленные клетки. Образующиеся в плавниках костные лучи соединительно-тканного происхождения замещают собой роговые лучи, появляющиеся при развитии у костистых рыб и даже иногда сохраняющиеся в течение всей жизни, и называются плавниковыми лучами. Каждый плавниковый луч при развитии складывается из двух половин: правой и левой. Было высказано предположение, что плавниковые лучи представляют собой видоизмененные кожные чешуи. Лучи эти могут быть цельными и твердыми, или же, будучи составленными из отдельных косточек и часто дихотомически разветвленными, мягкими и гибкими. Преобладание твердых лучей в передней части спинных плавников свойственно многим морским рыбам (*Acanthopterygii*); преобладание мягких (хотя бы и с одним твердым впереди) — по большей части пресноводным рыбам (*Maiacopterygii*). В заднем спинном плавнике, обособленном у некоторых костистых рыб, в особенности у лососевых (*Salmonidae*), сохраняются роговые лучи. Главная роль при движении рыб в горизонтальной плоскости принадлежит хвостовому плавнику. Плавникообразная форма рыбьей конечности носит название *ichthyopterygium*, а пятипалая конечность прочих позвоночных — *cliiropterygium*. Очевидно, что изменение формы конечностей произошло в тесной связи с переходом от водного образа жизни к наземному.

Глава 6. Нервная система низших позвоночных

В нервной системе позвоночных отличаем: центральную часть, представленную головным (*cerebrum*) и спинным мозгом (*medulla spinalis*), и периферическую, представленную отходящими от них нервами и их ганглиями. К периферической системе должна быть отнесена симпатическая система.

У громадного большинства позвоночных во время развития центральная нервная система закладывается в виде эктодермического желобка, или нервной бороздки. Её края, или нервные валики, потом смыкаются, начиная спереди, и желобок превращается в трубку. Лежащий в задней части желобка остаток бластопора превращается, как и у ланцетника, в невроэнтерический канал (*canalis neuroentericus*), сообщающий полость нервной трубки с кишечной и впоследствии исчезающий. Некоторое время может сохраняться и переднее наружное отверстие нервной трубки, или передний невропор (*neuroporus*), впоследствии замыкающийся.

Вследствие дальнейшего разрастания верхней части переднего отдела нервной трубки передний конец нервной трубки смещается на нижнюю мозговую поверхность, где и надо искать след невропора. У *Petromyzontidae* (но не у *Myxiniidae*), некоторых ганоидов, также у некоторых двоякодышащих (*Lepidosiren*), а главным образом у костистых рыб нервная система возникает в виде плотного утолщения эктодермы, на поверхности которого все-таки замечается небольшое углубление. Правильнее говоря, нервный зачаток имеет в этом случае форму плотной складки, два самых внутренних соприкасающихся слоя которой расположены иногда явно эпителиеобразно (рис. 42).

Благодаря расхождению этих двух внутренних слоев образуется полость в нервном зачатке. Полость нервного зачатка представляет собой центральный канал (*canalis centralis*) головного и спинного мозга, местные расширения которого получили название желудочков (*ventriculi*). Ближайший к этим полостям слой клеток получает эпителиеобразное расположение и называется эпендимой (*ependyma*). Прочие клетки частью превращаются в ганглиозные, частью — в опорные клетки невроглии (*neuroglia*). От клеток эпендимы так же, как у ланцетника, отходят отростки, тоже играющие роль опорных элементов.

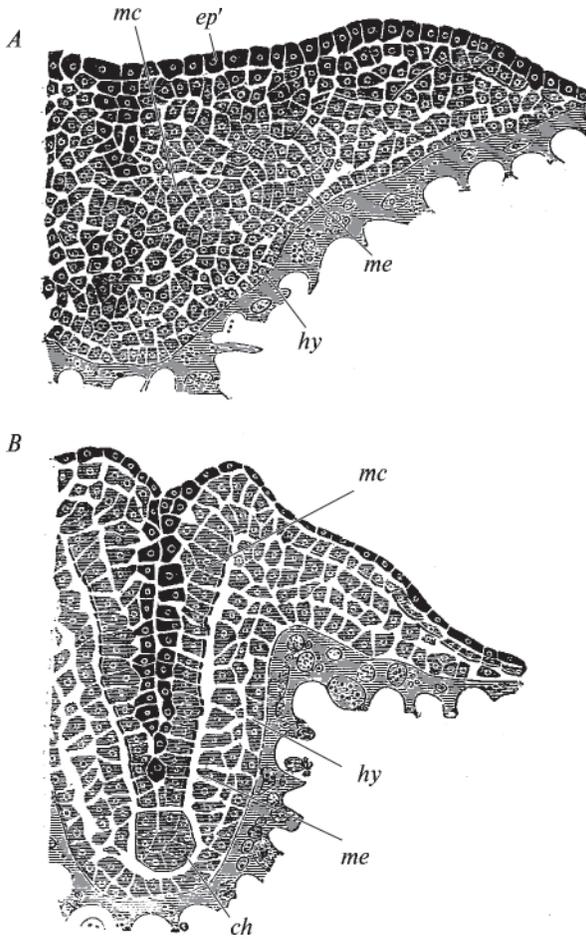


Рис. 42. Образование нервной системы у костистых рыб:

A — более ранняя; *B* — более поздняя стадия: *ch* — хорда; *ep'* — поверхностный слой эктодермы; *hy* — энтодерма; *mc* — нервное утолщение; *me* — мезодерма

Лежащее в спинном мозгу около центрального канала и содержащее клетки вещество называется серым, а состоящее только из нервных волокон и образующее периферическую часть — белым. В головном мозгу распределение серого и белого вещества иное.

Весьма рано у зародыша зачаток головного мозга расширяется складкой, поднимающейся с брюшной стороны, делится на два отдела: передний (*Archencephalon*) и задний (*deuteroencephalon*), не обособленный от зачатка спинного мозга. У большинства позвоночных передний

отдел перетяжкой, обозначающейся на верхней его пластинке, делится вторично на два отдела. Таким образом, на переднем конце нервной трубки формируются три друг за другом лежащие расширения — мозговые пузыри (*prosencephalon*, *mesencephalon* и *rhombencephalon*), причем от переднего из них справа и слева отделяется по одному полюму выросту — первичному главному пузырю, представляющему собой зачаток глаза.

Несмотря на различное развитие центральной нервной системы бесчерепных и позвоночных, строение этих органов у той и другой группы весьма похоже. Полость переднего из трех эмбриональных мозговых пузырей соответствует переднему расширению мозговой полости ланцетника, а полость заднего — заднему расширению. Возникающие через разрастание переднего пузыря части головного мозга позвоночных, по сравнению с соответствующими частями бесчерепных, являются новообразованием. Кишечно-жаберные имеют на протяжении второго сегмента спинную нервную трубку, причем в то время как у одних форм эта трубка может сохранять у взрослого животного сообщение с наружной средой посредством переднего и заднего невропора, у других — эта трубка теряет полость и превращается в плотный тяж, прикрепленный на своем переднем и заднем конце к эктодерме. Такая нервная система возникает у некоторых форм впячиванием эктодермы, как и нервная трубка позвоночных. У некоторых, по-видимому, родственных кишечно-жаберных червей, а именно у *Phoronis* и некоторых мшанок, их единственный ганглий тоже возникает путем впячивания эктодермы и может (у мшанок) даже у взрослой формы содержать внутри себя полость.

Можно предположить, что центральная нервная система хордовых прошла в своем филогенетическом развитии стадию мерцательного желобка, функция которого первоначально могла быть совершенно иной. В пользу этого предположения говорит то, что клетки эпендимы в молодом состоянии животного несут мерцательные волоски, впоследствии исчезающие.

Проследим изменения, претерпеваемые тремя мозговыми пузырями после отделения от них глазных пузырей. От переднего пузыря (*prosencephalon*) спереди образуются иногда один, а в большинстве случаев два новых выступа, представляющих собой зачаток переднего или большого мозга (*telencephalon*), иначе говоря мозговых полушарий (*hemisphaerae*), полости которых получают название боковых желудочков. Прочая часть переднего пузыря образует промежуточный мозг (*diencephalon s. thalamencephalon*), внутри которого заключен третий желудочек. Следующий пузырь образует средний мозг (*mesencephalon*), причем его полость сужается и образует узкий канал — Сильвиев водопровод (*aquaeductus Sylvii*), соединяющий третий желудочек со следующим — четвертым. Задний пузырь (*rhombencephalon*) делится на две части: переднюю — задний мозг (*metencephalon*), или мозжечек

(*cerebellum*), и заднюю — последний (*myelencephalon*), или продолговатый мозг (*medulla oblongata*), причем в этой последней части находится четвертый желудочек, сообщающийся непосредственно с центральным каналом спинного мозга. Таким образом, число отделов мозга возрастает до пяти. У бесчерепных, как мы видели, уже намечен третий желудочек, Сильвиев водопровод и четвертый желудочек, но так как полушария отсутствуют, то третий желудочек занимает переднюю часть нервной трубки, и передний мозг от промежуточного еще не обособлен.

6.1. Головной и спинной мозг

Проследим дальнейшие изменения отдельных частей головного мозга. Передний мозг представлен полушариями, которые у большинства позвоночных имеют свой желудочек, сообщающийся с третьим желудочком Монроевым отверстием (*foramen Monroi*), верхняя стенка которого значительно утолщается, образуя так называемую *pallium s. episphaerium*. Будучи утолщена у некоторых *Anamnia*, у *Amniota* эта стенка образует богатый ганглиозными клетками и достигающий у млекопитающих наибольшей толщины и сложности корковый слой серого вещества, тогда как белое вещество лежит под слоем серого. Нижняя стенка полушарий образует по одному массивному ганглиозному утолщению — базальному ганглию или полосатому телу (*corpus striatum s. hyposphaerium*). Эти ганглиозные массы соединены между собой пучком поперечно-идущих волокон, или передней комиссурой (*commissura anterior*), залегающей в передней стенке третьего желудочка. На границе между полушариями и промежуточным мозгом образуется слепой непарный выступ — парафиз (*paraphysis*). Его надо отнести к переднему мозгу, потому что поперечная складка эпендимы (*velum transversum*), спускающаяся с верхней стенки и отделяющая у зародыша полость полушарий от третьего желудочка, лежит позади парафиза. Эта складка имеется во взрослом состоянии у низших позвоночных, а провизорно существует даже и у млекопитающих. Впереди от полушарий отходят два выступа, в которые продолжают полости желудочков. От этих выступов, или обонятельных лопастей (*lobi olfactorii*), берут начало обонятельные нервы (*nervi olfactorii*). Эти лопасти могут или оставаться в широком сообщении с боковыми желудочками и являться непосредственными придатками полушарий, или же быть отделенными от полушарий длинной перетяжкой — *tractus olfactorius*. У низших позвоночных волокна обонятельного нерва начинаются от базальных ганглиев (*corpora striata*), но с развитием коркового слоя полушарий эти волокна берут начало от его клеток. Впервые у двоякодышащих рыб (*Dipnoi*) и безногих амфибий (*Gymnophiona*), а потом у всех позвоночных, начиная с рептилий, на верхней стенке впереди Монроева

отверсия появляется небольшое утолщение. У млекопитающих это утолщение вдается в полость бокового желудочка в виде складки, отходящей от внутренней стенки полушария. Эта складка, называемая Аммонов рог (*hippocampus, s. cornu Ammonis*), представляет собой новый обонятельный центр, от которого берут начало волокна обонятельного нерва, получавшего начало у некоторых форм, у которых еще нет *hippocampus*, от клеток верхней стенки переднего мозга (*pallium*). Это перемещение обонятельного центра можно объяснить тем, что первоначальный *pallium (archipallium)*, играющий у низших позвоночных роль обонятельного центра, оттесняется к обращенной вниз и внутрь стенке полушария (на которой и возникает зачаток нового обонятельного центра — *hippocampus*) вследствие того, что в стенке полушарий начинает развиваться и достигает наибольшего выражения у млекопитающих новый *pallium (neopallium)*, имеющий уже иные функции. Полость складки, образующей *hippocampus*, у млекопитающих открывается на наружной поверхности внутренней стенки полушарий посредством щели (*fissura hippocampi*). Начиная с двоякодышащих рыб и безногих амфибий, происходит постепенное обособление задней части полушарий в виде небольшой лопасти, называемой височной или грушевидной (*lobus temporalis s. piriformis*), а так как в эту лопасть у млекопитающих вдается *hippocampus*, то нижняя часть этой лопасти получает название *lobus hippocampi*.

Обратимся к мозгу. В нижней стенке третьего желудочка проходят две продольные комиссуры — ножки большого мозга (*pedunculi cerebri*), и образуются два боковых ганглиозных утолщения — зрительные бугры (*thalami optici*), у млекопитающих связанные поперечной средней комиссурой (*commissura media*), проходящей через полость желудочка. В задней части утолщением бокового края верхней стенки промежуточного мозга возникают два ганглиозных скопления — *ganglia habenulae*, соединенных у круглоротых верхней комиссурой (*commissura superior, s. habenularis*) (рис. 43).

Волокна, идущие от столбов свода, доходят у млекопитающих по поверхности зрительных бугров до *ganglia habenulae*. На границе промежуточного и среднего мозга позади верхнего придатка мозга, или эпифиза, имеется еще одна поперечная комиссура (*com. posterior*), тоже свойственная круглоротым. Верхняя стенка третьего желудочка на значительном протяжении может оставаться весьма тонкой и состоящей только из одной эпендимы, причем она сростается с нижней оболочкой мозга, богатой сосудами. Пластинка, образовавшаяся срастанием (*tela chorioidea*), свешивается в полость желудочка в виде системы складок, в которых развиваются многочисленные сосуды, образующие сплетение (*plexus chorioideus*). Подобные же сосудистые сплетения, появляющиеся у круглоротых и селахий, развиваются и в других частях головного мозга. Так, в верхней стенке четвертого желудочка имеется подобное сплетение, которое, в отличие от вышеупомянутого переднего (*plexus chorioideus*

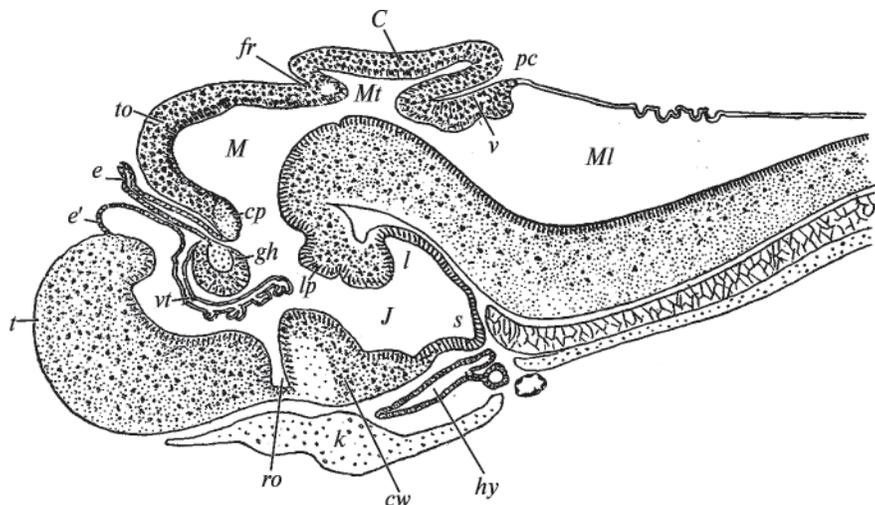


Рис. 43. Продольный (сагиттальный) разрез мозга зародыша акулы (*Spinax niger*):

cw — перекрест (*chiasma*) зрительных нервов; *e* — эпифиз; *e'* — парафиз; *fr* — борозда, отделяющая средний мозг от мозжечка; *gh* — *ganglion habenulae* и *commissura superior*; *hy* — гипофиз; *J* — воронка (*infundibulum*); *k* — хрящ в основании черепа; *l* — *lobus posterior* промежуточного мозга; *M* — средний мозг; *lp* — *tuberculum posterior*; *MI* — продолговатый мозг; *Mt* — мозжечок; *pc* — *valvula cerebelli*; *ro* — *recessus opticus*; *s* — *saccus vasculosus*; *t* — передний мозг; *to* — двухолмие; *v* — *valvula cerebelli posterior*; *vt* — *velum transversum*

anterior), называется задним (*pl. ch. posterior*). При образовании Аммонова рога у живородящих млекопитающих позади него от внутренней стенки полушарий впячивается еще пара складок, образующих боковые сплетения (*pl. chorioidei laterales*), прилегающие к Аммонову рогу и состоящие в связи с передним сплетением (*pl. ch. anterior*). При развитии *pl. ch. anterior* сплетение сосудов распространяется и на стенки парафиза, который подвергается значительной редукции, хотя у амфибий и птиц, а может быть и у других позвоночных остаток парафиза имеется и во взрослом состоянии. Образование этих сплетений связано, вероятно, с питанием мозга, хотя возможно, что выстилающий их изнутри слой клеток эпендимы имеет железистое отправление. Мы увидим, что в центральную полость мозга открывается несколько органов железистого характера, может быть имеющих отношение к выделению находящейся в мозговых полостях жидкости.

На нижней поверхности промежуточного мозга имеется непарный полый выступ, или воронка (*infundibulum*), зачаток которого можно видеть у молодого ланцетника. Задний край воронки, как и у ланцетника,

образует небольшой бугорок (*tuberculum posterius*), а на задней стенке воронки у всех позвоночных имеются два утолщения — сосцевидные тела (*corpora mammilaria*). В воронку открываются хорошо развитые у рыб три придатка: задний непарный и облеченный кровеносным синусом — сосудистый мешок (*saccus vasculosus*) и два полых боковых — нижние лопасти (*lobi inferiores*) (рис. 44, B).

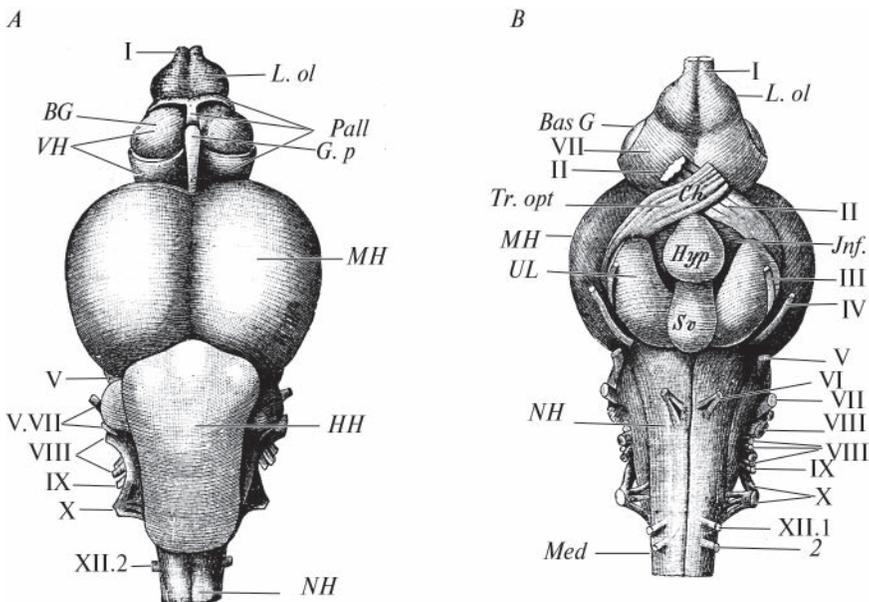


Рис. 44. Головной мозг лосося (*Salmo salar*): А — сверху, В — снизу:

VH — полушария большого мозга; в А часть его верхней стенки (*Pall*) срезана, так что базальные ганглии — *BG* (*Bas. G* при В) — обнажены; *L. ol* — обонятельные лопасти; *G. p* — эпифиз; *Inf* — воронка; *Hyp* — гипофиз; *Sv* — *saccus vasculosus*; *UL* — *lobi inferiores*; *Tr. opt* — *tractus opticus*; *Ch* — хиазма; *MH* — двухолмие; *NH* — продолговатый мозг; *Med* — спинной мозг; I–XII — соответствующие пары головных нервов

В рудиментарном виде *lobi inferiores* и *saccus vasculosus*, не выраженный лишь у круглоротых; и *Proteus* между амфибиями, свойственны и другим позвоночным и описываются как части гипофиза, с которым они приходят в тесную связь. *Saccus vasculosus*, лежащий между сосцевидными телами, в его наиболее типичной форме состоит из трубчатых мешочков, открывающихся в воронку, и, следовательно, имеет явственно железистый характер. К нижнему концу воронки примыкает

особый орган — нижний придаток мозга, или гипофиз (*hypophysis cerebri s. glandula pituitaria*).

У позвоночных гипофиз возникает в виде выступа ротовой полости, которая также эктодермического происхождения, а потом отделяется от ротовой полости и располагается у конца воронки, причем у *Amniota* гипофиз осложняется образованием еще новой части, представляющей собой обособившуюся часть воронки, соответствующую *saccus vasculosus* и *lobi inferiores*. Эта часть образует заднюю лопасть гипофиза, образованную исключительно клетками невроглии и обыкновенно содержащую пигмент; называется она невральная.

Верхняя стенка промежуточного мозга образует два выступа, лежащих один за другим: передний — теменной или париетальный, иначе парапинеальный орган, и задний — эпифиз или пинеальный орган (*epiphysis cerebri s. glandula pinealis*). От мозга возникает лишь один задний выступ, от которого впереди обособляется в виде пузырька париетальный орган. У миног оба эти органа имеют характер глазоподобных, снабженных каждый непарным нервом пузырей, причем задний лежит выше переднего, но у рептилий (*Hatteria*, многие ящерицы) такой характер удерживает лишь париетальный орган. Называемый третьим или теменным глазом этот орган посредством непарного нерва, проходящего через теменное отверстие (*foramen parietale*) черепа, состоит в связи с промежуточным мозгом. У прочих позвоночных париетальный орган отсутствует, а эпифиз в той или другой форме свойственен всем позвоночным, но часто носит рудиментарный характер. У *Amniota* его зачаток, как и париетального глаза, может давать от себя отпрыски, распадающиеся на небольшие замкнутые фолликулы, иногда достигающие величины главного органа, которые кругом обрастают богатой сосудами соединительной тканью.

Большинство исследователей согласны, что непарные теменные придатки — рудиментарные зрительные органы. Впрочем, в своей наиболее совершенной форме эти органы, по-видимому, не лишены функционального значения. Так, в париетальном глазу ящериц наблюдалось такое же перераспределение пигмента под влиянием световых лучей (в целях урегулирования интенсивности освещения), какое описывалось ранее для парных глаз. Подобно парным глазам, эти органы возникают подобно сетчатке. Их зрительная часть содержит не только перципирующие, но и ганглиозные клетки. Все это заставляет думать, что позвоночные обладали несколькими парами глаз, из которых только передняя пара сохранилась как таковая, а следующие за ней пары стали непарными органами: Возникает вопрос, принадлежат ли оба глаза — париетальный и эпифизальный — одной паре или двум разным парам. Париетальный глаз лежит впереди эпифиза и у ящериц обособляется от него спереди. У некоторых глубоководных костистых рыб, например у *Argyrolepecus*, оба эти органа сохранились в виде двух друг над другом лежащих стебельчатых пузырьков. У *Amia* из ганоидов в эмбриональном

состоянии наблюдается тоже два пузырька: передний и задний. Эти данные говорят как будто в пользу того, что оба эти органа принадлежат разным парам. Тем более, что наблюдалось иногда подхождение правого и левого нерва к париетальному глазу. Так, у *Cyelothona* к переднему пузырьку подходит пара нервов, существующих рядом со стебельком, на котором сидит орган.

С другой стороны, защитники того взгляда, что оба глаза принадлежат одной паре нервов, считают, что у *Hatteria* оба эти органа закладываются рядом и занимают срединное положение, вследствие последующего смещения. У костистой рыбы *O. psanus* эпифиз представлен двумя самостоятельно возникающими выступами: главным, лежащим на срединной линии, и рудиментарным, сдвинутым слегка влево. У круглоротых *Geotria* эпифиз остается лежащим ближе к левой стороне и во взрослом состоянии. У амфибий эпифиз закладывается в виде пары зачатков, из которых сохраняется лишь левый, а правый исчезает. Из 600 зародышей цыпленка у двух был обнаружен парный зачаток эпифиза, но в этом случае правый был больше. Парность зачатка эпифиза наблюдалась в виде отклонения от нормы и у черепах. У ископаемой рыбы *Titanichthys* (из *Ostracodermi*) в черепе находится пара теменных отверстий. У селахий иногда наблюдается провизорное теменное отверстие. Иногда оно бывает парным.

Однако все эти факты могут быть истолкованы и с точки зрения принадлежности париетального и эпифизального глаз к разным парам. Допустим, что каждый из этих глаз имел соответствующую себе пару и утерял ее, при этом в одном случае мог исчезнуть правый член пары, а в другом — левый. С этой точки зрения одинаково понятно и раздвоение зачатка эпифиза, и двойственность теменного отверстия, и даже смещение *quasi*-непарных зачатков вбок. Эпифиз иногда имеет свою пару, едва ли соответствующую париетальному глазу, что, в сущности, говорит скорее в пользу принадлежности этих органов к разным парам. Обыкновенно принимают, что нерв париетального глаза получает волокна от *habenulae* (и притом от левого), а эпифизальный от *commissura posterior*, но у *Geotria* и у ящеров эпифизальный орган получает волокна не только от *c. posterior*, но и от *habenulae* и притом с правой стороны. Эта особенность, как считают некоторые исследователи, доказывает принадлежность обоих глаз к одной паре, причем нерв левого члена пары (эпифизального) берет начало справа, а нерв правого члена пары — слева, т. е. их зрительные нервы, как и зрительные нервы парных глаз, образуют перекрест (*chiasma*).

Средний мозг на своей поверхности образует утолщение, разделенное одной продольной бороздой на две лопасти, именуемые зрительными (*lobi optici*), или иначе двуххолмие (*corpora bigemina*). Если же позади этой пары появляется еще пара бугров (начиная с рептилий), то эта часть именуется четверохолмием (*corpora quadrigemina*). Нижняя и боковая стенки среднего мозга образованы продолжением *pedunculi cerebri* и еще несколькими комиссурами, соединяющими впередилежащие

части мозга с сзидилежащими, так что просвет среднего мозга сужается до Сильвиева водопровода (*aquaeductus Sylvii*).

В заднем пузыре полость образует расширение — четвертый желудочек, верхняя стенка которого образует заднее сосудистое сплетение (*pi. chorioideus posterior*), а при препарировании из-за удаления эпендимы вместе с мозговыми оболочками полость желудочка открывается сверху в виде ромбоидальной ямки (*fossa rhomboidalis*). У низших позвоночных, как и у многих рыб и у амфибий, на переднем крае ромбоидальной ямки замечается небольшой поперечный выступ, представляющий собой зачаток мозжечка (*cerebellum*), который у других позвоночных получает сильное развитие, а у высших (птиц и млекопитающих) можно отличить в нем срединную часть — *vermis*, получившую название вследствие присутствия на её поверхности поперечных перетяжек, придающих ей грубый вид червя, и две боковые — *flocculi*, тоже развивающиеся на своей поверхности складки в связи с увеличением поверхности серого вещества. На сагитальном разрезе высоко развитый мозжечок представляет собой центральный слой белого вещества, имеющий вид разветвленного дерева (*arbor Vitae*) и наружный слой серого вещества, заполняющий промежуток между ветвями этого дерева. Между обеими боковыми частями мозжечка у млекопитающих развивается мощная поперечная коммиссура, которая проходит под дном четвертого желудочка и под *pedunculi cerebri*. В своей нижней части она получает название Варолиева моста (*pons Warolii*). В связи с развитием мозжечка у млекопитающих возникают вышеупомянутые коммиссуры, соединяющие его как с передними (*crura cerebelli ad cerebrum*), так и сзидилежащими частями (*crura cerebelli ad medullam*). Эти последние образуют по бокам желудочка два утолщения, или веревчатые тела (*corpora restiformia*), которые вместе с пирамидами (*pyramides*), или двумя продольными утолщениями на нижней поверхности, составляют стенку последнего или продолговатого мозга (*medulla oblongata*).

В то время как части головного мозга низших позвоночных (*Anamnia*) лежат на одном уровне, следуя друг за другом по прямой оси, у рептилий отдельные части мозга образуют изгибы, которые достигают наибольшего развития у млекопитающих. В области среднего мозга изгиб обращен вогнутой стороной к брюшной поверхности (теменной изгиб). В области продолговатого мозга образуется два изгиба: передний (изгиб Варолиева моста), обращенный вогнутостью к спинной поверхности, а задний (затылочный) — к брюшной. Всем *Anamnia* эти изгибы свойственны лишь в эмбриональном состоянии.

Головной мозг круглоротых, отличающийся развитием в ширину и редукцией мозговых полостей в передней части, наиболее изучен у представителей семейства *Petromyzontidae*. Обонятельные лопасти, содержащиеся внутри полости, составляют непосредственное продолжение боковых желудочков. Они едва обособлены от полушарий, верхняя стенка которых состоит из одного слоя эпителиальных клеток,

но на боках имеются нервные элементы, а в основании залегают базальные ганглиозные скопления. В промежуточном мозге на нижней поверхности лежит гипофиз, позади него *saccus vasculosus*, а сверху два непарных глаза: большой верхний, или эпифизальный (по Купферу — париетальный), и нижний меньший, или париетальный (по Купферу — парафизальный). Оба глаза имеют характер пузырьков, причем верхний прилежит непосредственно к соединительно-тканной верхней стенке черепа, над которой кожные покровы лишены пигмента, а у морской миноги (*Petromyzon marinus*) оба глаза внедрены в соединительно-тканную стенку черепа и удалены от поверхности мозга. Верхняя стенка обоих пузырей прозрачна, а у морской миноги в верхнем пузыре она образует утолщение, или линзу. Нижняя стенка верхнего пузыря содержит пигмент, которого нет в нижнем, и по строению напоминает сетчатку. Она состоит из несущих на внутреннем крае мелкие палочки опорных клеток и залегающих между ними перцепирующих. Первые содержат зернышки пигмента, кажущегося при отраженном свете белым, а при проходящем — темным. Последние (темно-окрашивающиеся некоторыми реактивами) образуют выступы в полость пузыря и у взрослой миноги соединены протоплазматическими перемычками, заполняющими полость пузырька, с клетками верхней стенки пузыря. В периферической части сетчатки между опорными клетками залегают ганглиозные. К каждому глазу подходит свой нерв, снабженный каждый ганглиозным утолщением, лежащим непосредственно под соответствующим глазом. Верхняя стенка среднего мозга миноги, подобно крышкам третьего и четвертого желудочков, тоже образует *plexus choriodeus (medius)*. Мозжечок представляет собой слабое утолщение переднего края ромбоидальной ямки. Вообще, вся задняя часть мозга по строению близка к спинному.

Мозг *Muxinidae* является упрощенным по сравнению с таковым *Petromyzontidae*. За необособленными от промежуточного мозга и неразделенными полушариями следует разделенный на передний и задний отделы средний мозг, а за ним — продолговатый мозг. Ни промежуточный, обозначенный лишь присутствием *ganglion habenulae*, ни мозжечок — не выражены, хотя последний иногда наблюдается в виде непостоянного рудимента. Недоразвитие промежуточного мозга состоит в связи с недоразвитием зрительного аппарата у *Muxinidae*.

В головном мозге селажий (рис. 45) передний мозг имеет утолщенную верхнюю стенку и деления на правое и левое полушарие нет. Хотя у некоторых скатов (*Rajidae*) и наблюдается на поверхности срединная продольная борозда, но полость в переднем мозгу все-таки одна — общая, а у других скатов и эта полость исчезает, так что передний мозг представляется плотным. У *Holocephali* передний мозг низведен до степени небольшого придатка с непарным желудочком, а то что прежде принимали за два полушария, есть задние отделы больших обонятельных лопастей, примыкающих непосредственно к переднему мозгу,

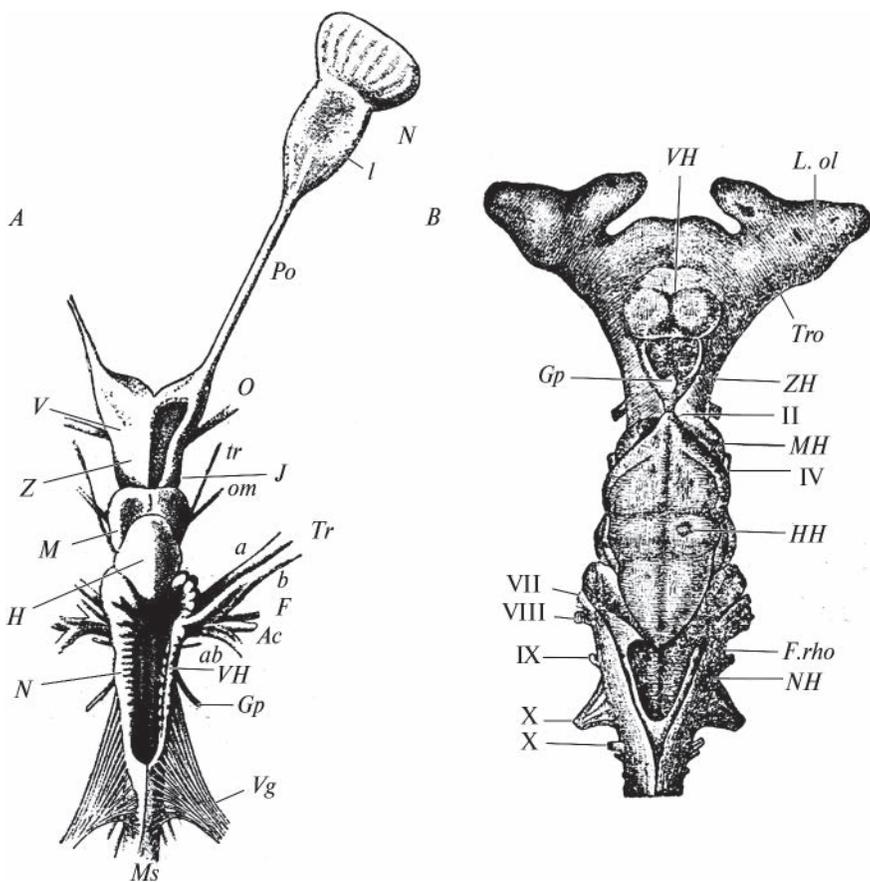


Рис. 45. Головной мозг акулы *Heptanchus cinereus* со стороны спины:

N-l — lobus olfactorius; *Po* — tractus olfactorius; *VH* — полушария большого мозга; *Z* — промежуточный мозг; *M* — двуххолмие; *H* — мозжечек; часть крышки 4-го желудочка удалена, а другая (*MS*) оставлена; *J* — вход в полость воронки; *O* — opticus; *om* — oculomotorius; *tr* — trochlearis; *Tr, a, b* — trigeminus; *F* — facialis; *Ac* — acusticus; *ab* — abducens; *Gp* — glossopharygeus; *Vg* — vagus; *V* — ганглиозные сплетения, дающие начало корням vagus; *B* — головной мозг акулы *Scyllium canicula* со стороны спины: *VH* — полушария большого мозга; *Tro* — tractus olfactorius; *L. ol* — lobus olfactorius; *ZH* — промежуточный мозг; *Gp* — эпифиз (срезан); *MH* — двуххолмие; *HH* — мозжечек; *NH* — продолговатый мозг; *F. rho* — fossa rhomboidalis; *II-X* — соответствующие пары головных нервов

как у миноги, или же отделенных от него длинными *tractus olfactorius*. Parietalный глаз отсутствует, хотя провизорное теменное отверстие (иногда даже парное) наблюдалось при развитии черепа, но эпифиз, лежащий позади *pi. chorioideus anterior*, хорошо развит и своим передним, расширенным в виде мешка, концом может лежать непосредственно под стенкой черепа или выходить через верхнее окошко черепа и распространяться в подкожной соединительной ткани. *Saccus vasculosus, lobi inferiores* и *hypophysis* хорошо развиты.

Средний мозг разделен сверху на два холма, но особенно сильно развит и поделен на поперечные лопасти мозжечек, который может закрывать собой как средний, так и продолговатый мозг. У форм, обладающих электрическими органами, на боках продолговатого мозга обособляются две лопасти (*lobi electrici*), содержащие гиганглиозные нервные клетки, по размерам иногда почти равняющиеся переднему мозгу. У *Holocephali* с каждой стороны продолговатого мозга имеется по двулопастному выступу (*recessus laterales medullae oblongatae*).

В головном мозге ганоидных и костистых рыб обонятельные лопасти непосредственно прилежат к переднему мозгу, верхняя стенка которого состоит лишь из одного слоя клеток эпендимы, и только у *Amia* из всех ганоидов в этой стенке развиты нервные клетки, но зато базальные ганглии достигают значительного развития. У полушарий, иногда разделенных продольной бороздкой, полости неразделенные. Промежуточный мозг на своей нижней поверхности имеет те же придатки, что и селакхии, причем у ганоидов *saccus vasculosus* носит, по-видимому, железистый характер, а у костистых он представляет поперечно-складчатый мешок, содержащий в однослойном эпителии перципирующие клетки, а иногда (у *Gadus*) и ганглиозные. Степень развития *saccus vasculosus* у различных представителей костистых различна и иногда он редуцирован (у карповых) или вовсе отсутствует (у щуки — *Esax*). Гипофиз у молодых *Crossopterygii* еще сохраняет связь со слизистой оболочкой ротовой полости.

Эпифиз в виде трубчатого придатка, иногда оканчивающегося мешковидным расширением под черепной крышкой, всегда развит. Наблюдаемый иногда впереди его полый выступ (*Zirbelpolster*) одними принимался за парафиз, другими — за парietальный орган, но, по-видимому, это простой выступ верхней стенки промежуточного мозга, состоящий из одной эпендимы, лежащей позади *velum transversum*, т. е. с *paraphysis* сравниваем быть не может.

Parietalный орган закладывается у некоторых форм, например у *Amia* из ганоидов и у глубоководных *Cyelothone* и *Argyrolepecus* из костистых. У последнего во взрослом состоянии наблюдаются два рудиментарных органа: верхний эпифизальный — грибовидной формы, и под ним лежащий парietальный — колбовидный. Оба соединены стебельками с мозгом и внедрены в хрящевую стенку черепа. Пузырьки эти не только не напоминают глаза, но и стенки их потеряли характер нервной ткани. Точно также сильно редуцированы оба стебельчатых органа *Cyelothone*,

но задний, или эпифизальный, сохраняет рядом со стебельком пару входящих к нему нервов.

У других форм сохраняется теменное отверстие (*foramen parietale*), наблюдаемое у панцирных сомовых (*Callichtys*) и ископаемых девонских ганоидов. У *Titanichtys* из *Ostracodermi* это отверстие парное. У третьих это отверстие появляется в течение развития и потом исчезает, например у некоторых панцирнощечных (*Cottidae*) и лососевых (*Salmonidae*). Но ни в том, ни в другом случае это отверстие не служит ни для прохождения нерва париетального глаза, обыкновенно не развивающегося, ни для прохождения стебелька эпифиза.

Средний мозг чрезвычайно развит — значительно больше переднего и разделен на два холма. мозжечок, слабо выраженный у *Crossopterygii*, в других случаях достигает сильного развития, и его передняя часть в виде сложной поперечной складки (*valvula cerebelli*), существующей в более слабо развитом виде у селажий, вдаётся внутрь среднего мозга и заполняет собой большую часть его полости (рис. 46).

В головном мозге двоякодышащих рыб полушария, к которым тесно примыкают обонятельные лопасти, отчетливо разделены. Оба полушария сверху соединены друг с другом посредством *plexus chorioideus*, особенно развитого у *Ceratodus*. Крышка полушарий (*pallium*) носит характер нервной ткани, причем волокнистый слой (белое вещество) лежит на периферии, а клеточный (серое вещество) ограничивает полость желудочков, и в зависимости от развития *hippocampus* впервые обособляются височные лопасти (*lobi temporalis*) в задней части боковой поверхности в основании полушарий. В промежуточном мозге отметим эпифиз, лежащий позади сильно развитой и выпяченной в виде пузыря стенки промежуточного мозга (*Zirbelpolster*) и прободающий у *Protopterus* хрящевой череп, так что конечное пузырьвидное расширение его лежит вне черепа. То же наблюдается и у *Ceratodus* в зародышевом состоянии. На нижней поверхности промежуточного мозга развиты те же придатки, что и у предыдущих групп. Средний мозг у *Ceratodus* в виде двуххолмия развит сравнительно слабее переднего мозга, а мозжечок развит слабее, чем у селажий и костистых. *Plexus chorioideus posterior* у *Protopterus* занимает весьма значительное протяжение, поперечно складчат и прикрыт сверху придатками, принадлежащими внутреннему уху.

Спинной мозг представляет собой трубку, полость которой низведена на стень небольшого высланного эпэндимой канала, около которого располагается серое вещество, тогда как белое занимает периферию органа. Впрочем, у рыб эти два вещества отграничены не резко. У *Cyclostomi* и *Holocephali* спинной мозг имеет форму широкой ленты с продольной выемкой на брюшной поверхности. У других он может иметь слегка вытянутую в поперечном направлении овальную в разрезе форму, но всегда имеется продольное шелевидное углубление на брюшной стороне (*fissura mediana inferior*), возникновение которого

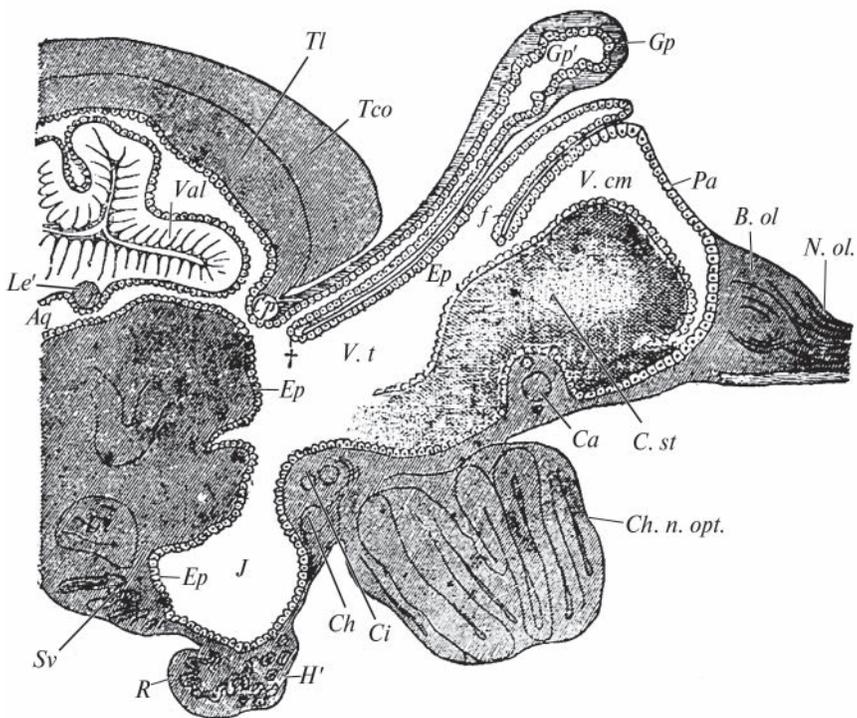


Рис. 46. Продольный разрез передней части мозга форели (*Salmo fario*):

Aq — aquaeducts Sylvii; *B. ol* и *N. ol.* — bulbus и nervus olfactorius; *Ca* — commissura anterior; *Ch. n. opt.* — chiasma nerv. opticorum; *Ch* — commiss. horizontalis; *Ci* — commiss. inferior; *Cp* — commiss. posterior; *C. st.* — corpus striatum или базальный ганглий; *Ep* — эпендима; *f* — рудимент париетального органа; *Gp* — эпифиз; *Gp'* — его полость; *HH'* — гипофиз; *J* — infundibulum; *Le'* — lobi inferiores; *Pa* — pallium; *Sv* — saccus vasculosis; *Tco* — tectum loboris opticorum; *Tl* — torus longitudinalis; *tr. N* — n. trochlearis; *Val* — valvula cerebelli; *V. cm* — общий желудочек полушарий; *Vt* — третий желудочек

объясняется тем, что краевые части брюшной поверхности усиленно разрастаются.

У некоторых костистых рыб, а также у бесхвостых амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих спинной мозг не доходит до конца позвоночного канала, а заканчивается тонким редуцированным участком — конечной нитью (*filum terminate*).

Мозговые оболочки. Строение мозговых оболочек само по себе не сложное, но сравнение оболочек головного и спинного мозга, из-за изменившегося взгляда на строение последних весьма затруднительно.

Центральная нервная система ланцетника одета сплошным соединительно-тканным слоем, но с появлением черепа и позвоночника обособляются мозговые оболочки, исходным пунктом для образования которых является соединительно-тканная выстилка, одевающая внутреннюю поверхность окружающих мозг хрящей или костей и соответствующая надхрящнице или надкостнице. Эта первоначальная мозговая оболочка (*meninx*) потом дифференцируется на несколько оболочек, причем в головном мозге это происходит иначе, чем в спинном.

В головном мозге верхний слой, прилежащий к скелету, называется твердой мозговой оболочкой (*dura mater*), и он отделен от нижележащего слоя лимфосодержащей субдуральной полостью (*cavum subdurale*). Нижележащий слой называется первичной мягкой мозговой оболочкой (*pia mater primitiva*). У рыб и хвостатых амфибий (у последних лишь в задней части черепа) субдуральная полость не выражена, ибо вместо неё находится слой ячеистой ткани, богатой лимфой и жиром. *Pia mater*, богатая сосудами, местами срастается с утонченной до одного слоя клеток стенкой головного мозга, или эпендимой, и образует вдающиеся в мозговую полость и богатые сосудами складки (*telae chorioideae*) с их сосудистыми сплетениями (*plexus chorioidei*). В спинном мозгу дифференцировка первоначальной простой соединительно-тканной обкладки происходит иначе: в то время как в головном мозге *dura mater* представляет одновременно и надхрящницу или надкостницу, в спинном — эти две оболочки у рыб являются разделенными полостью, заполненной ячеистой тканью и называемой перидуральной (*cavum peridurale*). Получаются, таким образом, две оболочки, но, по-видимому, иного морфологического значения: верхняя (*endorhachis*) представляет собой скелетную оболочку, а внутренняя (*meninx*) не только *dura mater*, но и все прочие оболочки, обособляющиеся лишь у вышестоящих форм.

6.2. Периферическая нервная система

Между отходящими от центральной нервной системы нервами различают: чувствительные или чувствующие, т. е. проводящие раздражение от органов чувств к центру; двигательные, т. е. несущие импульсы от центра к мышцам, и смешанные, содержащие волокна того и другого рода. Чувствительные нервы снабжены утолщениями, содержащими ганглиозные клетки, или ганглиями, и корешки их отходят, как и у бесчерепных, от спинной части нервной трубки, а корешки двигательных — от брюшной.

Свойственное *Acrania* чередование в расположении нервов правой и левой стороны в большей или меньшей степени заметно у всех рыб, кроме высших, т. е. *Teleostei*. С периферическими нервами связана система ганглиев и нервов, дающих ветви к внутренним органам, или

симпатическая. Как периферическая, так и симпатическая нервная система может принадлежать голове или туловищу, причем на одну метамеру приходится пара чувствующих спинных нервов и им соответствующих ганглиев, пара брюшных нервов и пара симпатических ганглиев, но в голове их расположение более сложное.

С точки зрения топографической различают нервы головные (*nervi cephalici*) и спинномозговые (*nervi spindles*). Закладка спинномозговых нервов и их ганглиев происходит у зародыша следующим образом: еще до замыкания нервной трубки в месте перехода её в эктодерму образуется с каждой стороны по набуханию из эктодермических клеток. Набухания первоначально имеют вид двух пластинок, лежащих вдоль всего спинномозгового зачатка, а при замыкании нервной трубки они срастаются в одну пластинку, лежащую поверх нервной трубки под эктодермой и носящую название ганглиозной пластинки. Пластинка эта, хотя и тянется непрерывно, но образует в каждой метамере расширение. Эти расширения, разрастаясь все более и более вниз, обособляются и получают характер ганглиев (рис. 47).

Есть указания, что и эктодерма спинной поверхности отделяет от себя клетки, входящие в состав туловищных ганглиев. Связь между ганглиями и спинным мозгом устанавливается потому, что отростки клеток ганглиев растут в двух направлениях: в центробежном, образуя чувствительный нерв, и в центростремительном, образуя корешок, связующий ганглий со спинным мозгом. Кроме того, от клеток спинного мозга вырастают волокна, которые пронизывают ганглий и присоединяются к периферическим волокнам. Двигательные нервы возникают как отростки клеток, лежащих в нижней половине спинного мозга, причем в каждой метамере образуется тоже по паре нервов. Только у миног (*Petromyzontidae*) нервы чувствительный и двигательный, подобно таковым у ланцетника, остаются разделенными; у всех прочих позвоночных (в том числе у *Muxinidae*) двигательные нервы соединяются каждый с соответствующим чувствительным. Таким образом, в каждой метамере имеется одна пара нервов, но каждый из них образуется спинным, несущим ганглий, чувствительным корешком и брюшным — двигательным. Впрочем, как у бесчерепных, так и у всех позвоночных спинной корешок не есть исключительно чувствующий; к нему присоединяются двигательные волокна.

Вскоре после соединения нерв разбивается на две ветви: спинную (*ramus dorsalis*) — смешанную и брюшную (*ramus ventralis*) — двигательную. Само соединение спинных и брюшных корешков происходит вследствие того, что от брюшного корешка отходит ветвь, присоединяющаяся к спинной ветви, а от ганглия отходит ветвь, присоединяющаяся к брюшной. Спинная ветвь снова делится на две: спинную — чувствительную и брюшную — смешанную, причем чувствительная оканчивается в покровах, тогда как смешанная частью оканчивается в покровах, а частью дает нервы к мускулатуре, но мускулатуре, развивающейся из боковых пластинок, т. е. висцеральной. Брюшная чисто

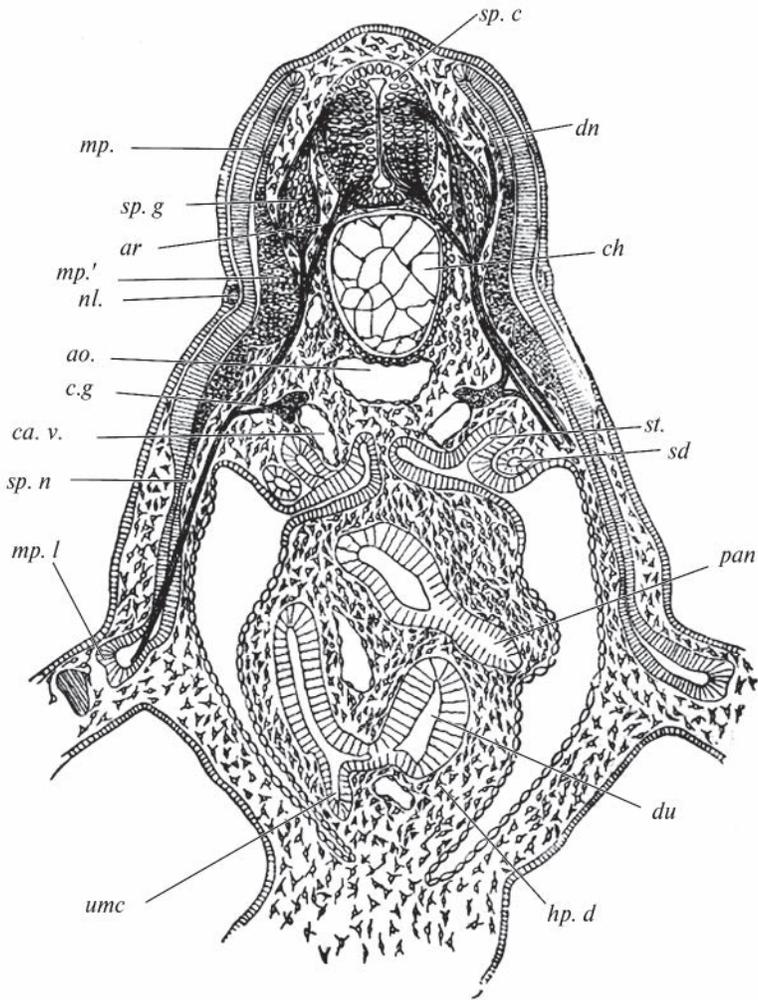


Рис. 47. Поперечный разрез через зародыш акулы (*Scyllium*) в передней части туловища:

ao — аорта; *ca. v.* — кардинальная вена; *ch* — спинная струна; *du* — средняя кишка, одетая вместе с зачатком печени (*hp. d.*) и панкреатической железы (*pan*) клетками висцерального листка мезодермы; *mp.* — наружная стенка миотома; *mp.'* — мышечная пластинка; *mp. l* — участок, из которого развиваются мышечные почки конечностей; *nl.* — боковая ветвь блуждающего нерва; *sc* — нефридияльный канал; *sp. c* — спинной мозг; *sp. g* — ганглий спинного корешка; *sp. n* — спинномозговой нерв; *sy. g* — симпатический ганглий; *umc* — место отхождения от кишки стебелька, соединяющего кишечник с желточным пузырем

двигательная ветвь иннервирует мускулатуру, развивающуюся из сомитов, т. е. париетальную.

Симпатические ганглии отделяются от спинномозговых и, спускаясь вниз, ложатся метамерно под позвоночником, не теряя связи со спинномозговой периферической системой (см. рис. 47). Нервы, идущие к конечностям, отходят не непосредственно от спинного мозга, а от сплетений, образуемых несколькими нервами. Таких сплетений (*plexus*) различают несколько. У *Anamnia* имеется шейно-плечевое (*plexus cervicobrachialis*), которое у *Amniota* обособляется на шейное (*pi. cervicalis*) и плечевое (*pL brachialis*). От шейно-плечевого сплетения у первых и от плечевого — у вторых берут начало нервы мускулов передней пары конечностей (*nervi thoracici superiores et inferiores* и *n. brachiales superiores et inferiores*). Затем различают сплетение поясничное (*pi. lumbalis*) и крестцовое (*pi. sacralis*), от которых берут начало нервы задней пары конечности (*nervi obturatorii, femorales* и *ischiadici*), и нервы мускулатуры клоаки.

У рыб, у которых сплетения еще не получили такого развития, они соединяются продольной ветвью — собирающий нерв, или коллектор (*n. collector*). Веточки лежащих рядом нервов как спинномозговых, так и черепных соединяются в переднем сплетении.

По мере того как конечность перемещалась назад, в состав сплетения входили новые и новые нервы из числа лежащих позади неё, а передние нервы теряли связь с конечностью. Результатом этой связи является нерв-коллектор. Защитники метамерной теории происхождения конечностей в образовании сплетений видят её результат. Первоначально все нервы, которые принимали участие в образовании сплетения, непосредственно шли в конечность, имевшую форму плавника с широким основанием. По мере сужения основания плавника он принимал форму, приближающуюся к конечности ныне живущих рыб. Нервы, входящие в него, сблизились и образовали сплетение. Развитие тех головных нервов, которые можно на основании вышеизложенного приравнять к спинным ветвям, действительно является иным, чем развитие иннервирующих мускулатуру глаза нервов, которые аналогичны брюшным ветвям. Они (III, IV и VI) возникают как выросты головного мозга, тогда как при закладке прочих нервов (V, VII, VIII, IX и X) наблюдается образование такой же ганглиозной пластинки, как и при закладке спинномозговых ганглиев. Головная и туловищная ганглиозные пластинки не переходят одна в другую, а представляют собой самостоятельные образования. Генетически, однако, обе эти пластинки произошли, вероятно, обособлением одной и той же пластинки. Эти пластинки дают начало головным ганглиям этих нервов там, где они есть, а также вышеперечисленным нервам. Есть указания, что отдельные клетки эктодермы так же, как и в туловище, могут входить в состав головных ганглиев. Но, кроме этого участия в виде присоединения отдельных клеток к зачатку ганглия, эктодерма в голове принимает

участие в их образовании и другим гораздо более существенным образом. На голове, а равно и в туловище, образуется с каждой стороны два ряда эктодермических метамерно расположенных утолщений, или плакод. Верхний ряд называется боковым или латеральным. Зачатки обонятельного органа, а также и слухового, появляющегося первоначально в виде утолщения эктодермы, принадлежат этому ряду. Второй ряд называется наджаберным или эпибранхиальным, ибо его утолщения находятся как раз над жаберными щелями. Хрусталик глаза, появляющийся в виде утолщения эктодермы, представляет собой передний член этого ряда. Можно думать, что эти утолщения — провизорные органы чувств, подобные органам так называемой боковой линии. По аналогии с тем, что наблюдается при развитии нервной системы у беспозвоночных, эти провизорные органы чувств и у позвоночных принимают участие в образовании нервной системы, отделяя от себя элементы, присоединяющиеся к вышеописанному ганглиозному зачатку. Первоначальный зачаток корешка и ганглия, обособившийся из ганглиозной пластинки, делится на две части: одна спускается между сомитом и нервной трубкой и дает начало симпатическому ганглию. Другая идет между сомитом и эктодермой и подходит к плакоде латерального ряда, а затем растет далее и подходит к плакоде эпибранхиального ряда той же метамеры, принимая от них составные элементы. Не надо думать, что каждый ганглий образуется в голове из всех этих трех зачатков. Так, у круглоротых оба ганглия тройничного нерва (V) не имеют им соответствующих эпибранхиальных плакод, а ганглий языкоглоточного нерва (IX) не имеет латеральной плакоды. Но зато к ганглию блуждающего нерва (X) примыкает латеральная плакода языкоглоточного (IX) и ряд латеральных и эпибранхиальных плакод, залегающих в туловище. Типичную форму развития представляет и лицевой нерв (VII), закладывающийся вместе со слуховым (VIII). Он имеет у круглоротых и латеральную плакоду, представленную зачатком слухового органа, и эпибранхиальную.

Таким образом, из сказанного видно, что нервы двух отдельных пар могут закладываться вместе. Слуховой и лицевой нервы принадлежат к числу таких нервов и должны рассматриваться как один нерв. Действительно, оба эти нерва выходят общим корнем из мозга. С другой стороны, тройничный нерв закладывается у круглоротых и селажий в виде двух зачатков, каждый со своим ганглием, и соответствует двум нервам, из которых один (*trigeminus I*) представлен его *ramus ophthalmicus profundus g. ciliare*, а другой (*trigeminus II*) прочей частью тройничного нерва с *g. semilunare*. У *Crossopterygii*, а именно у *Polypterus*, между гангидами, *r. ophthalmicus* является самостоятельным нервом и обособленным от прочей части тройничного нерва. Таким образом, надо отличать *trigeminus I*, представленный этой ветвью, и *trigeminus II*, представленный всей прочей частью тройничного нерва. Что касается блуждающего нерва, то относительно него взгляды расходятся. Некоторые считают его

нервом, соответствующим целому ряду метамер, основываясь на том, что он иннервирует целый ряд жаберных щелей. Другие считают его соответствующим лишь двум метамерным нервам, но вступившим в связь с целым рядом жаберных дуг. Наконец, третьи считают его соответствующим одной метамере, но также вступившим в связь с близлежащим спинномозговым нервом и еще с частями нервной системы, принадлежавшими некогда лежащим сзади другим спинномозговым нервам. Этот взгляд подтверждается и вышеприведенными эмбриологическими данными. Первоначально одиночный зачаток блуждающего нерва у круглоротых вступает в связь с целым рядом эпибранхиальных плакод, которые соответствуют туловищным метамерам и от которых берут начало нервы, иннервирующие жаберные щели, вероятно, первоначально получавшие нервы от спинномозговых нервов. У круглоротых эта связь иннервирующей жаберный аппарат ветви блуждающего нерва с передними спинномозговыми корешками сохраняется в течение всей жизни. С этой точки зрения блуждающий нерв играет роль коллектора для ряда за ним лежащих ветвей.

Что касается подъязычного нерва (XII), то он у *Anamnia* представлен передними спинномозговыми корешками, переместившимися у многих внутрь черепа, но нередко оставляющими его все еще через затылочное отверстие, а у *Amniota* этот нерв является настоящим черепным нервом, соответствующим, по крайней мере, трем спинномозговым, причем его спинные корешки могут атрофироваться, поэтому он и является брюшным нервом. Добавочный нерв (XI) является лишь обособившейся частью блуждающего нерва и появляется как вполне самостоятельный нерв только у млекопитающих.

Впрочем, вопрос о значении подъязычного нерва не так прост. У акул и скатов позади блуждающего нерва имеется группа нервов, получившая название затылочной или окципитальной, а у *Holocephali*, ганоидов и двоякодышащих позади этой группы имеется еще группа нервов — затылочно-спинномозговая или окципитоспинальная. У костистых рыб первая группа редуцируется, а вторая остается. У амфибий обе группы, по-видимому, редуцированы, что связано с редукцией затылочной части черепа вообще. Но эти нервы носят характер настоящих спинномозговых нервов, корни которых поместились внутри черепа. У *Amniota* позади блуждающего нерва лежит уже настоящий головной нерв — подъязычный. Одни считают, что этот нерв соответствует передним корешкам затылочной группы рыб, а другие — что эта группа у *Amniota* подверглась редукции, и на смену ей явился подъязычный нерв, образованный корешками сзади лежащих метамер. С этой точки зрения затылочная группа нервов рыб не соответствует подъязычному нерву *Amniota*, как принадлежащему другим метамерам.

Переходим к частному описанию отдельных нервов.

Обонятельный нерв (*n. olfactorius*), берущий начало от обонятельных лопастей, является чисто чувствительным нервом и у низших рыб

представляет собой пучок, притом иногда двойной (у *Selachiiu Dipnoi*), обонятельных волокон (*fila olfactoria*), оканчивающихся в органе обоняния. По отношению к вышестоящим формам можно говорить уже о настоящем обонятельном нерве, который тоже может разбиваться на два пучка (у *Gymnophiouiа* и некоторых рептилий) или даже на большее число пучков. У большинства млекопитающих он разбивается еще в черепе на отдельные волокна, которые выходят из черепа через массу мелких отверстий (*lamina cribrosa* решетчатой кости). В других случаях он выходит из черепа через одно отверстие, как это имеет место у высших рыб, амфибий, рептилий, птиц (кроме *Apteryx* и *Dinornis*) и у одного утконоса из всех млекопитающих. Нерв этот парный даже у форм, имеющих непарную обонятельную ямку (*Monorrhynis*, *Cyclostomi*), и возникает, в отличие от прочих нервов, разрастанием клеток обонятельных ямок зародыша, причем возникающие таким образом волокна врастают в обонятельную лопасть.

Зрительный нерв (*n. opticus*) берет начало на нижней поверхности промежуточного мозга и образует с нервом противоположной стороны перекрест, или хиазму, лежащую впереди гипофиза. Часть зрительного пути до перекреста носит название *tractus opticus*, а по выходе из хиазмы — *nervus opticus*. У круглоротых, селахий, ганоидов и двоякодышащих рыб — хиазма внедрена в толщу мозга и извне незаметна. У костистых рыб оба нерва, налегая друг на друга, образуют простой перекрест, но у некоторых, а именно у сельдевых (*Clupeidae*), один нерв пронизывает другой, а у прочих позвоночных каждый нерв распадается на отдельные пучки.

Развивается зрительный нерв из ножки первичного глазного пузыря, отделяющегося от переднего зародышевого пузыря головного мозга. Дистальная часть пузыря образует перципирующую часть глаза — сетчатку, или ретину (*retina*), и волокна зрительного нерва растут от клеток последней центростремительно по ножке пузыря к мозгу, а именно к его зрительным буграм (*thalami optici*), хотя в зрительном нерве имеется некоторая примесь центробежных волокон, т. е. растущих от мозга к глазу.

Глазодвигательный нерв (*n. oculomotorius*), берущий начало со дна среднего мозга, дает ветви к мускулам глаза (*r. recti: superior, inferior, internus* и *obliquus inferior*). Часть его волокон, которые у млекопитающих проходят через ресничный ганглий (*g. ciliaris*), идет еще к ресничному мускулу (*r. ciliaris*) и мускулам радужины глаза.

Блоковый нерв (*n. trochlearis*) берет начало на боковой поверхности задней части среднего мозга и дает ветви к главному мускулу (*r. obliquus superior*), сухожилие которого проходит у млекопитающих через блок из волокнистого хряща.

Тройничный нерв (*n. trigeminus*) (см. рис. 47) берет начало от боковой поверхности передней части продолговатого мозга. У рыб он может проходить через одно, два или даже через три отдельных отверстия и снабжен мощным Гассеровым ганглием (*g. semilunare s. Gasseri*). Этот

нерв получил название вследствие разделения его на три ветви: глазничный (*ramus ophthalmicus*), максиллярный (*maxillaris*) и мандибулярный (*mandibularis*). Первая из этих ветвей у большинства рыб снабжена еще веточкой — *r. ophthalmicus superficialis* и, в отличие от неё, веточка, называемая *r. ophthalmicus profundus*, может иметь при основании свой ганглий — ресничный (*g. ciliare*); она обособлена в виде самостоятельного нерва у *Crossopterygii*, ветвь чувствительная и дает нервы к придаточным органам глаза (веки, слёзные железы) и слизистой оболочке носовой полости.

R. maxillaris — эта ветвь чувствительная. Она дает нервы к тем же частям, что и *r. ophthalmicus*, а также к слизистой оболочке нёба и к покровам верхней лицевой части; *R. mandibularis* — смешанной природы, её двигательные волокна у *Amniota* отходят от мозга особым корешком небольшого размера. Она дает нервы к жевательным мускулам, некоторым мускулам в области ротовой полости, мускулу, натягивающему барабанную перепонку (*tensor tympani*), а её чувствительная часть, пронизывающая нижнюю челюсть, иннервирует покровы ниже рта лежащей части лица и нижнечелюстные зубы. Ветви тройничного нерва связаны с несколькими симпатическими ганглиями и через них с волокнами лицевого нерва. У некоторых рыб и хвостатых амфибий ресничный ганглий сливается с ганглием лицевого нерва.

Отводящий нерв (*n. abducens*) берет начало со дна продолговатого мозга и дает нервы к глазным мускулам (*r. rectus externus* и *retractor bulbi*), а также к третьему веку, или мигательной перепонке, у рептилий и птиц. Нервы IV и VI имеют у *Anamnia* примесь чувствующих волокон, но вместе с III представляют, как сказано, типичные двигательные нервы, развисяющиеся как отростки центральной системы.

Лицевой нерв (*n. facialis*) и слуховой (*n. acusticus*) — начинаются одним корешком на боковой поверхности продолговатого мозга, но имеют особые ганглии (рис. 48). Слуховой нерв представляет собой обособившуюся чувствительную ветвь лицевого нерва. У рыб и водных амфибий от лицевого нерва отходят три ветви, каждая снабженная своим ганглием и иннервирует органы боковой линии, а именно: глазничную (*r. ophthalmicus superficialis nervi facialis*), идущую параллельно с глазничной ветвью тройничного нерва; ротовую (*r. buccalis*), иннервирует органы чувств боковой линии, расположенные в средней лицевой части; мандибулярная (*r. mandibularis externus*), иннервирующая те же органы, расположенные в нижней лицевой части и в области передних висцеральных дуг.

Все эти ветви являются спинными ветвями лицевого нерва и у форм, лишенных органов боковой линии, т. е. у наземных амфибий и всех вышестоящих, отсутствуют. Брюшная или смешанная ветвь лицевого нерва, снабженная *g. geniculi*, отделяет от себя две чувствительные ветви: нёбную (*r. palatinus*), связанную с максиллярной ветвью тройничного нерва к нёбу, и так называемую барабанную струну (*chorda tympani*), проходящую по внутренней стороне нижней челюсти и иннервирующую слизистую оболочку ротовой полости.

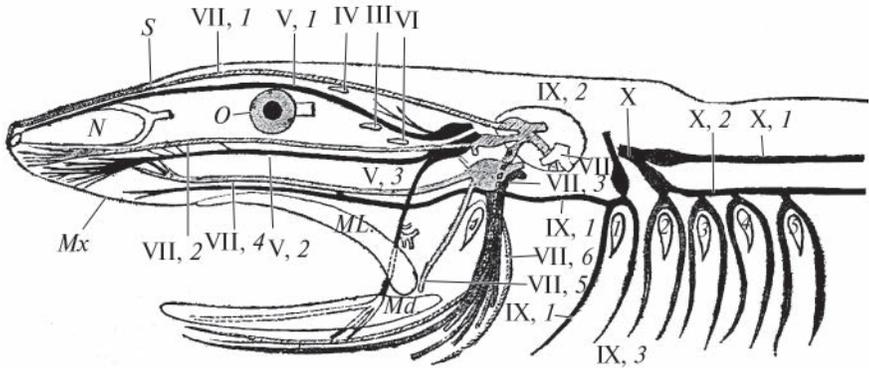


Рис. 48. Схема расположения головных нервов у водных позвоночных:

N — обонятельный мешок с *n. olfactorius*; *O* — глаз с *n. opticus*; *Mx* — верхняя челюсть; *Md* — нижняя челюсть; *S* — брызгальце; 1–5 жаберные щели; III — *oculomotorius*; IV — *trochlearis*; V, 1 — *ramus ophthalmicus profundus n. trigemini* со своим ганглием (*g. ciliare*) и мелкими ветвями при основании (*ramus superficialis*); V, 2 — *r. maxillaris n. trigemini*; V, 3 — *r. mandibularis n. trigemini*; (со своим ганглием — *g. Gasseri semilunare*); VI — *n. abducens*; VII — *n. facialis*, его чувствующие ветви, иннервирующие органы боковой линии, косо заштрихованы; VII, 1 — *r. ophthalmicus superficialis n. facialis*; VII, 2 — *r. buccalis n. facialis*; VII, 3 — *mandibularis externus n. facialis* с её передней и задней ветвями (каждая из ветвей со своим ганглием); VII, 4 — *r. palatinus n. facialis*; VII, 5 — *chorda tympani*, то же чувствительные ветви, *n. facialis* со своим ганглием (*g. geniculi*); VII, 6 — двигательная *r. hyomandibularis n. facialis*; VIII — *n. acusticus*; IX, 1 — *n. glossopharyngeus* с его ганглием; IX, 1' — *r. palatinus n. glossopharyngei*; IX, 2 — его *r. praetrematicus*; IX, 3 — его *r. posttrematicus*; X — *n. vagus*; X, 1 — *r. lateralis n. vagi*; X, 2 — его *r. branchio-intestinalis*

Эти ветви лежат впереди брызгальца (*spiraculum*), представляющего собой соответствующую лицевому нерву жаберную щель, и составляют преджаберную часть (*r. praetrematicus*) этого нерва, тогда как идущая позади брызгальца гиомандибулярная ветвь смешанного характера (*r. hyomandibularis*) представляет собой его зажаберную ветвь (*r. posttrematicus*). Её двигательная часть иннервирует висцеральную мускулатуру гиоидной и мандибулярной части. Впрочем, у *Amniota* барабанная струна идет сначала позади среднего уха, полость которого соответствует полости брызгальца, а потом проходит через полость среднего уха, или барабанную (*cavum tympanicum*), откуда и получила свое наименование. У рептилий она идет над слуховыми косточками, а у млекопитающих под ними.

Языкоглоточный нерв (*n. glossopharyngeus*), берущий начало на боковой поверхности продолговатого мозга, является нервом смешанной природы и снабжен *g. petrosum*. У низших акул (*Chlamydoselache*) он сохраняет свой брюшной (следовательно, двигательный) корешок. У рыб и водных

амфибий этот нерв имеет особое отверстие для выхода из черепа, а у большинства прочих выходит через общее отверстие вместе с блуждающим, с ветвями которого он может соединяться перемышками, как и с ветвями тройничного и лицевого, а у амфибий даже ганглии IX и X пары могут сливаться в один. У рыб языкоглоточный нерв может давать спинную ветвь к органам боковой линии, а его брюшная смешанная ветвь делится на *r. praetrematicus* и *posttrematicus*, направляющие к первой жаберной щели, как и соответствующие ветви лицевого нерва к брызгальцу.

R. praetrematicus дает нервы к передней стенке жаберного мешка и является чувствительной, тогда как *r. posttrematicus* дает нервы к мышцам первой жаберной дуги и является смешанной. От *r. praetrematicus* берет начало чувствительная ветвь, разветвляющаяся в слизистой оболочке нёба (*r. palatinus*).

Блуждающий нерв (*n. vagus*) с его ганглием (*g. jugulare*) берет начало на боковой поверхности задней части продолговатого мозга несколькими корешками и дает у рыб и водных амфибий две ветви: боковую (*r. lateralis*), которая тянется вдоль всего тела, давая нервы к органам боковой линии, и является чувствительной, и кишечно-жаберную (*ramus branchio-intestinalis*), которая дает нервы к жаберным мешкам и многим внутренним органам и является смешанной.

R. lateralis может иметь свой ганглий и отходить в виде самостоятельного нерва, а равно состоять в тесной связи с системой *acustico-facialis* (у *Protopterus* и др.), почему некоторые исследователи полагают, что по своему происхождению эта ветвь принадлежит *n. acustico-facialis* и что связь её с блуждающим нервом — явление вторичное. Так как существует связь между системой нервов боковой линии и тройничным, то другие исследователи относят *r. lateralis* к системе тройничного нерва, что гораздо менее вероятно.

R. branchio-intestinalis, подходя к каждой жаберной щели (начиная со второй), образует ветвь, которая делится на *r. praetrematicus* и *r. posttrematicus*, как это делает и языкоглоточный нерв по отношению к первой жаберной щели. Далее назад идет уже чисто кишечная ветвь (*r. intestinalis*), иннервирующая внутренние органы передней половины тела, а у *Muxine* тянущаяся вдоль всего кишечника. У наземных позвоночных *r. lateralis* отсутствует, как и жаберные ветви, а кишечная ветвь дает нервы к передней части пищеварительно-дыхательного аппарата и к сердцу. Таким образом, глотка, гортань, плавательный пузырь или замещающие его легкие, пищевод, желудок, сердце, а равно часть висцеральной мускулатуры иннервируются ветвями блуждающего нерва.

Добавочный нерв, или Виллизиев (*n. accessorius Willisii*), появляется в виде самостоятельного нерва лишь у млекопитающих, а у прочих представлен задними корешками блуждающего нерва. В виде добавочного нерва обособляются некоторые двигательные волокна блуждающего и снабжают нервами немногие мускулы передней части тела и головы (*r. trapezius* и *sternocleido-mastoideus*).

Подъязычный нерв (*n. hypoglossus*) у *Anamnia* представлен передними спинномозговыми нервами, помещающимися часто внутри черепа и нередко оставляющими его через затылочное отверстие, а у *Amniota* начинается несколькими корнями, берущими начало на нижней поверхности задней части — продолговатого мозга и выходящими всегда из черепа одним или несколькими отверстиями (рис. 49). У *Amniota* он снабжает своими ветвями главным образом мускулатуру языка, а у рыб, кроме дна ротовой полости, иннервирует кожу спины и дает ветви в *plexus brachialis*,

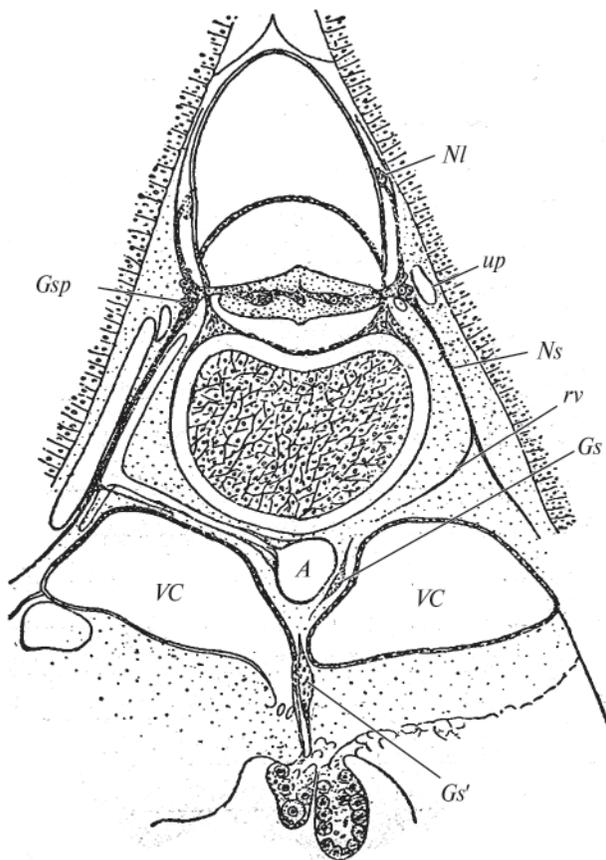


Рис. 49. Спинномозговые нервы личинки миноги (*Ammocoetes*) в их соотношении с симпатической нервной системой на поперечном разрезе:

A — аорта; *Gs* и *Gs'* — симпатические ганглии; *Gsp* — спинномозговой ганглий; *NI* — *r. lateralis. vagi*; *Ns* — спинномозговой нерв; *rv* — его брюшная ветвь; *up* — кровеносный сосуд; *VC* — кардинальная вена

кроме того, соединительными ветвями (*rami communicantes*) сообщается со спинномозговыми нервами. Это исключительно двигательный нерв, но он часто может сохранять спинные корешки и ганглии.

Симпатическая система. Мы видели, что симпатические ганглии обособляются при эмбриональном развитии от спинномозговых. У большинства симпатическая система представлена двумя продольными стволами (*truncus sympatici*), соединяющими метамерно лежащие вдоль позвоночника на его брюшной поверхности ганглии, а равно и ганглиями, залегающими во внутренних органах. У круглоротых от спинномозговых ганглиев отходят ветви, состоящие в связи с ганглиями, расположенными в областях аорты и кишечника, но эти ганглии между собой не соединены продольными стволами. Встречаются симпатические ганглии и в стенках тела на протяжении как двигательных, так и чувствительных нервов.

Такая форма симпатической системы является наиболее примитивной, и ветви, связывающие симпатические ганглии со спинномозговыми (*rami communicantes*) — остатки первоначальной более тесной связи между этими двумя образованиями. У селахий в туловищной части также обособляется ряд ганглиев, но их еще нет в голове, и хотя образуются сплетения, но продольных стволов нет. У двоякодышащих рыб симпатическая система не изучена. Она хорошо развита у костистых рыб. У последних находим несколько пар симпатических ганглиев в голове и два ствола в туловище с лежащими на их протяжении ганглиями. В хвостовой части эти стволы помещаются в канале, образованном нижними дугами, но остаются разделенными, в туловище же могут (у *Apodes*) соединиться в один ствол. Такие же два ствола находим и у хвостатых амфибий, у которых также продолжают в хвостовой канал, чего, по видимому, нет у *Sauropsida*.

Замечательно присутствие в симпатических ганглиях особых хромофинных клеток, которые входят в состав гипофиза, некоторые другие органы, которые генетически, вероятно, принадлежат симпатической системе и только потом вошли в состав некоторых других органов.

6.3. Органы чувств

Воспринимающие клетки органов чувств всегда эктодермического происхождения. В большинстве случаев они обособляются от эктодермы непосредственно или в виде комплекса клеток, или в виде изолированных клеток, образующих делением целую группу, как это имеет место при развитии хеморецепторов. Клетки такого эктодермического зачатка высокие и цилиндрические, и зачаток представляется сходным с вышеописанными плакодами. Часть клеток такого зачатка превращается в чувствующие или перципирующие клетки, снабженные на своей свободной поверхности волосо-, жгутико-, палочковидными и т. п. придатками,

а часть обращается в опорные клетки, лежащие между перципирующими или окружающие весь комплекс последних. К перципирующим клеткам прилегают ветвления подрастающих от центральной нервной системы нервных волокон. Средний пласт если принимает участие в образовании органов чувств, то дает соединительно-тканые оболочки, мышцы и вообще элементы не нервного характера. Перципирующие элементы глаз развиваются не непосредственно из эктодермы, а из общего зачатка центральной нервной системы, а именно из клеток первичных глазных пузырей, отделяющихся от переднего мозгового пузыря. Наиболее простым предположением для объяснения этого явления считается то, что центральная нервная система у предков позвоночных являлась в виде пластинчатого желобковидного утолщения спинной эктодермы, и глаза тогда могли возникать по бокам его передней части в виде ямковидных эктодермических углублений, как возникают глаза у беспозвоночных.

Предположение это подтверждается тем, что у многих позвоночных первый зачаток глаз образуется еще до замыкания нервного желобка в виде пары ямковидных углублений на его поверхности. При углублении этого первоначально пластинчатого зачатка в виде желобка и при замыкании его в трубку ямковидные глазные зачатки могли быть увлечены вместе с ним и, войдя в состав самой нервной трубки, стали возникать в виде пузыревидных выступов этой последней. Клетки перципирующей части глаза имеют частью характер ганглиозных, и волокна глазного нерва, как мы видели, образуются их разрастанием.

Другой орган чувств, не подходящий под общую схему, это обонятельный. Его зачаток возникает в виде плакоды, начинающей собой боковой ряд эмбриональных плакод, а его перципирующие или обонятельные клетки дают начало волокнам подходящего к нему нерва и, следовательно, также сходны в этом отношении с клетками ганглиозных зачатков. В прочих органах перципирующие клетки только соприкасаются с подходящими волокнами, а обонятельные клетки непосредственно продолжают в волокна обонятельного нерва, как клетки ганглиозных зачатков продолжают в чувствующие волокна соответствующих нервов.

Кроме органов, представляющих собой видоизменение эктодермических клеток, в кожном покрове, а равно и во внутренних органах между клетками находятся свободные нервные окончания, т. е. мельчайшие разветвления подходящих сюда нервных волокон, заканчивающиеся весьма различным образом, но не связанные с перципирующими клетками. У позвоночных мы различаем органы чувств следующего рода: во-первых, органы кожного чувства, служащие для передачи раздражений осязательного характера, а равно вызываемых давлением и изменением температуры; во-вторых, хеморецепторы, служащие для распознавания состава среды и вообще соприкасающихся с ними веществ. Эти органы представлены вкусовыми и обонятельными рецепторами и, может быть, некоторыми видоизмененными органами кожного чувства; в-третьих, органы высших чувств, а именно

слуха и зрения, причем первый из них является в то же время органом статического чувства и равновесия.

Свободные нервные окончания могут передавать раздражения того же характера, что и органы кожного чувства, являясь вероятно, органами мышечного чувства.

Органы кожного чувства являются простейшей и, вероятно, исходной формой для прочих органов.

6.3.1. Органы кожного чувства

Простейшую форму хеморецепторов представляют собой так называемые нервные бугорки и нервные или концевые почки. Те и другие представляют собой комплексы перципирующих и опорных клеток, причем в нервных почках те и другие одинаковой длины, а в бугорках перципирующие клетки значительно короче и не заходят своими внутренними концами в глубоколежащие части органа. Органы эти встречаются у скатов, ганоидов и костистых рыб, особенно на голове и в частности на усиках, если таковые имеются. У карповых рыб (*Cyprinidae*) в период размножения нервные бугорки выталкиваются из кожи, и на их месте образуются утолщения из ороговевших клеток, или перловидные органы, благодаря которым кожа делается бугорчатой.

У сельхей наблюдаются на голове так называемые ампулы (*ampullae*), или студенистые трубки, представляющие собой трубчатое углубление, наполненное студенистым выделением и снабженное на конце расширением, или ампулой. Эта последняя разделена на отделы радиальными, сходящимися в центре перегородками, в которых и помещаются кожные органы. У ганоидов так называемые нервные мешочки, или мешотчатые углубления кожи, в которых сидят подобные же органы (рис. 50), наблюдаются главным образом на голове.

У электрических скатов (*Torpedo*) около электрических органов лежат под кожей совершенно замкнутые мешочки (мешочки Сави), заключающие в себе органы кожного чувства. Все эти органы произошли, вероятно, углублением под кожу или даже полным обособлением от неё (как мешочки Сави) участков покрова, несущих нервные бугорки и первоначально лежавшие на поверхности.

Наибольшего внимания заслуживают органы боковой линии или 6-го чувства, как их назвал Лейдиг в виду.

Во всяком случае эти органы тесно связаны с водным образом жизни и свойственны рыбам, водным амфибиям и головастикам наземных, пока они ведут водный образ жизни. Вероятно, эти органы служат для восприятия раздражений, вызываемых движением воды.

Каждый орган представляет собой комплекс перципирующих клеток, построенный по типу нервного бугорка. У зародыша эти органы неметамерные, и их число может увеличиваться путем деления зачатков,

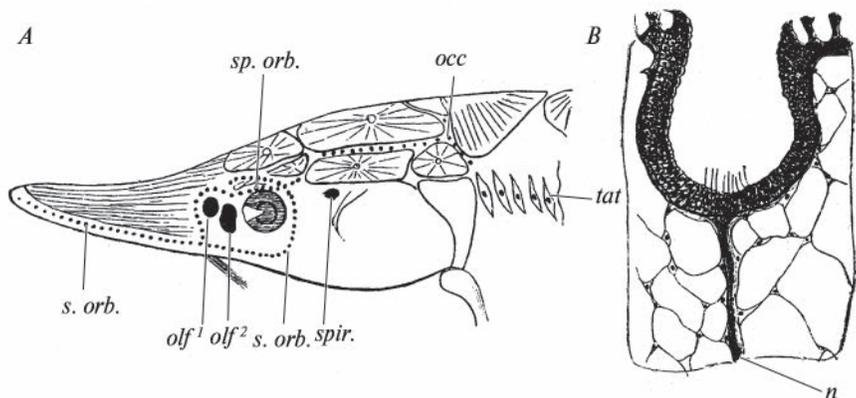


Рис. 50. Распределение линии рецепторов на головной поверхности рыб:

A — схематическое изображение распределения органов боковой линии на голове стерляди (*Acipenser ruthenus*): *olf*¹ и *olf*² — обонятельные отверстия; *spir.* — брызгальце; *lat* — боковая линия туловища; *sp. orb.* — надглазная ветвь боковой линии; *s. orb.* — подглазная, продолжающаяся по краю верхней челюсти; *occ* — затылочная ветвь; *B* — нервный мешочек невромаст из покровов головы молодой стерляди в разрезе; *n* — подходящий нерв

но у взрослых форм они могут иногда приобретать метамерное расположение, распределяясь то по одному, то по нескольку на метамеру. Расположены они линиями по бокам головы и туловища. На голове рыб можно отличить ветви: огибающую глаз сверху (*supraorbitale*), огибающую глаз снизу (*infraorbitale*), огибающую затылочную область в поперечном направлении (*occipitale*), еще одну (*hyomandibulare*) или две ветви (*hyoideum et mandibulare*), расположенные в гиодомандибулярной области (рис. 51).

В туловище эти органы расположены в виде одной, двух и более продольных линий. У рыб эти органы погружаются под кожу вследствие образования вдоль всей линии органа сначала желобка (*Notidanidaen Holocephali*), а потом канала, внутри которого они и сидят. Каналы эти могут ветвиться и сообщаются с наружной срединной отверстиями или при более глубоком погружении трубками (например у скатов). Эпителий этих каналов богат слизеотделительными клетками, почему они прежде и назывались слизистыми. У скатов в стенке каналов образуются хрящевые отложения, а у большинства рыб каналы слегка внедряются или в кожные кости, или в чешуи, причем подходящий к органу нерв проходит через отверстие в чешуе или в кости.

Иннервируются органы боковой линии в голове ветвями лицевого и отчасти языкоглоточного нерва, а в туловище — особой ветвью блуждающего, и именно его *ramus lateralis*, относимой некоторыми к системе

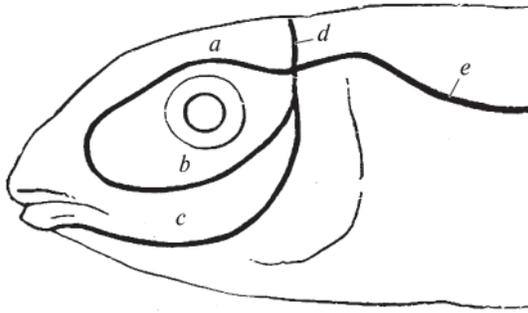


Рис. 51. Схема разветвлений боковой линии костистых рыб в передней части тела:

e — боковая линия, разделяющаяся на ветви: *a* — надглазную, *b* — подглазную;
c — гиомандибулярную и *d* — затылочную

лицевого нерва. Если бы это было вполне установленным, то оказалось бы, что все органы боковой линии, как головы, так и туловища, иннервируются почти только ветвями лицевого нерва.

6.3.2. Органы вкуса

Органы вкуса построены по типу концевых почек рыб, и есть указания, что кожа рыб, у которых концевые почки распространены по всему телу, хотя особенно многочисленны на губах, усиках, в ротовой полости и в глотке, обладает химической чувствительностью. Начиная с двоякодышащих рыб и амфибий, т. е. с переходом к наземному образу жизни, концевые почки сидят исключительно в носовой и ротовой полостях и заслуживают название вкусовых. Так, акулы воспринимают химические раздражения, вызываемые щелочами, кислотами, а также в более слабой степени и солеными, горькими и сладкими веществами, всеми частями покровов, но одни части более чувствительны к одним раздражителям, другие — к другим. Главным вкусовым нервом является языкоглоточный.

6.3.3. Орган обоняния

Орган обоняния позвоночных животных представляет два резко отличных типа: с одной стороны видим непарный орган круглоротых рыб, а с другой — парный орган прочих позвоночных. В том и другом случае обонятельный орган может быть сведен к ямкообразному

углублению кожи, клетки которого частью являются мерцательными или просто эпителиальными, частью обонятельными. Последние снабжены на своей свободной поверхности пучком обонятельных волосков, а на внутренней продолжаются в виде волокон обонятельного нерва. У рыб встречаются в обонятельном органе почки, похожие на вкусовые. По одному воззрению непарная обонятельная ямка круглоротых представляет собой орган непарный по своему первоначальному происхождению и может быть приравнена той или другой непарной обонятельной ямке ланцетника. По другому взгляду непарность органа обоняния у круглоротых представляет явление вторичное, возникшее как результат слияния пары органов, на что указывает и парность обонятельного нерва круглоротых. Парные обонятельные ямки, и даже две пары, открываются в их первоначальной форме каждая одним отверстием наружу, но у многих рыб имеются два отверстия, которые можно рассматривать как результат разделения этого первоначального отверстия на переднее и заднее, ибо первоначально ямка имеет у зародыша одно отверстие. Потом оно подразделяется на два: переднее и заднее. Уже у селахий мы видим, что обонятельные ямки, лежащие непосредственно впереди рта, связываются желобком с ротовой полостью и бывают прикрыты складкой кожи. Если представим, что эта складка срастется своим свободным краем с покровами, то получим обонятельную ямку, которая при помощи канала (представленного желобком у селахий) общается с ротовой полостью. Такое явление действительно имеет место у *Dipnoi*, *Amphibia* и *Amniota*, у которых обонятельный орган служит в то же время для проведения воздуха к органам дыхания. Отверстия, с помощью которых обонятельный орган общается с ротовой полостью, носят название задних носовых отверстий, или хоан (*choanae*). У *Amniota* процесс образования этого сообщения при развитии отчасти повторяет то, что мы видели у селахий.

Возникающие у зародыша обонятельные ямки имеют сначала форму углублений эктодермы, лежащих по бокам срединного выступа лобной области, или лобного отростка, углы которого вытягиваются в пару отростков, называемых внутренне-носowymi; снаружи углубления ограничены парой наружно-носowych отростков лобной области. К носовым отросткам, соответствующим срастающимся краям желобка, соединяющего у селахий обонятельную ямку с ротовой полостью, у *Amniota* с каждой стороны подходит своим верхним краем еще верхнечелюстной отросток мандибулярной дуги, ограничивающей первичноротовую полость с боков и сверху. В таком виде каждая носовая ямка желобком, лежащим между наружно-носowym и верхнечелюстным отростками, соединена с областью глаза, а желобком, лежащим между отростками внутренне-носowym и верхнечелюстным — с ротовой полостью. При сращении краев этих последних, а равно наружно-носowego отростка с внутренне-носowym, из лежащего между ними желобка образуется канал, который через носовую ямку связан с первичной

полостью рта при помощи отверстия, которое может быть названо первичной хоаной. Перегородка, отделяющая первичную полость рта от обособленных от неё пары носовых полостей, называется первичным нёбом, или первичной ротовой крышкой. У всех позвоночных выражено явственное стремление обонятельной полости к увеличению поверхности, причем у водных — путем образования складок слизистой оболочки полости.

Непарный обонятельный орган круглоротых рыб открывается не непосредственно наружу, а на верхней стенке трубчатой части гипофиза, открывающейся наружу на спинной стороне головы, а у *Muxinidae* другим концом также и в ротовую полость. В последнем случае гипофизарная трубка служит для проведения воды не только к обонятельному органу, но и к жабрам. На внутренней поверхности мешка имеются радиальные складки, на которых помещаются обонятельные клетки, находящиеся в связи с парой обонятельных нервов. У *Petromyzontidae* этот мешок разделяется на две симметричные части вертикальной складкой, спускающейся со спинной его поверхности и прирастающей к брюшной. Сам обонятельный мешок облечен носовой капсулой или хрящевым выступом черепа, а у *Muxinidae* хрящевые кольца развиваются и в стенке гипофизарной трубки.

У селажий обонятельные ямки лежат на нижней поверхности рыла впереди рта и сообщаются желобком с ротовой полостью. У акул и скатов желобок этот прикрыт сверху клапанообразной складкой кожи, отходящей от внутреннего края желобка. Таким образом, вода входит в обонятельное отверстие, а через вышеупомянутый желобок выходит под верхнюю губу. Изменения в органе обоняния у двоякодышащих представляют как бы дальнейшее развитие того, что мы видим у селажий. Первоначально у зародыша двоякодышащих носовое отверстие лежит снаружи, но потом перемещается (вследствие срастания верхней губы с верхней челюстью) внутрь ротовой полости. Потом носовое отверстие, вследствие удлинения в виде щели и срастания краев этой щели в средней её части, делится на два: переднее, служащее для входа воды, и заднее, служащее для выхода, но в то время как переднее отверстие открывается непосредственно под верхней губой, заднее оказывается смещенным назад и открывается гораздо глубже в ротовую полость. Таким образом, оба отверстия открываются в ротовую полость. Внутри органа имеется система складок, состоящая из продольных складок, соединенных между собой поперечными. При наступлении сухого времени года *Protopterus* зарывается в ил и образует вокруг себя кокон, выстланный внутри слизью, но от наружной поверхности кокона ко рту идет трубка, служащая для проведения воздуха. В таком положении *Protopterus* дышит исключительно воздухом. Носовые отверстия исключены из воздушно-го тока. Кроме того, двоякодышащие рыбы заглатывают воздух для наполнения своих легких, и орган обоняния наполняется заглатываемым воздухом. Слизистые железы смачивают поверхность обонятельных

мешков и предохраняют их стенки от высыхания. Изменение в положении носовых отверстий у двоякодышащих является результатом приспособления к некоторым особым условиям жизни.

У ганоидов и костистых рыб обонятельный орган также представлен двумя мешками, причем каждый мешок открывается наружу двумя отверстиями, лежащими на верхней стенке черепа; переднее обыкновенно помещается на щупальцевидном придатке (рис. 52).

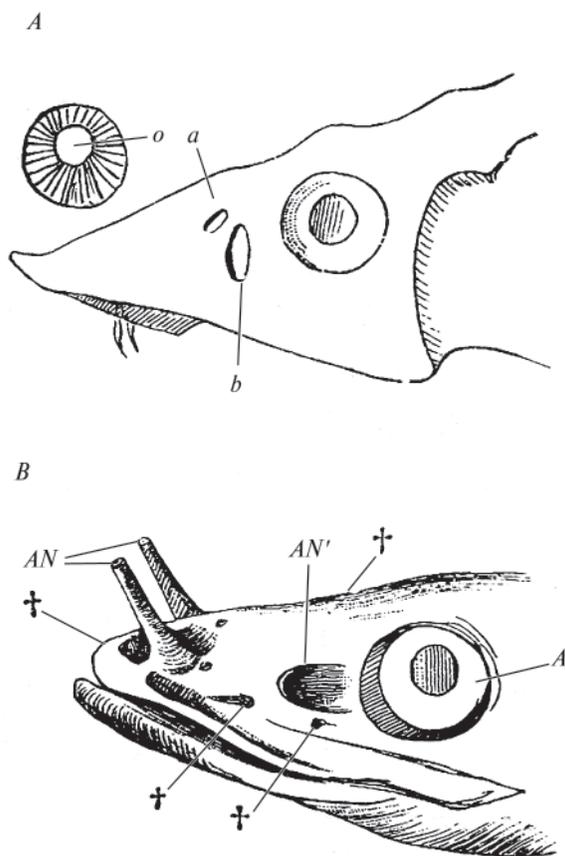


Рис. 52. Расположение обонятельных органов:

A — голова осетра; *a* и *b* — переднее и заднее носовое отверстие; *o* — изолированная розетка складок обонятельного мешка; *B* — голова *Polypterus bichir*. *A* — глаз; *AN*, *AN'* — переднее и заднее носовые отверстия; +++ — отверстия каналов боковой линии

Внутри обонятельных ямок всех рыб имеются складки, которые по отношению к некоторой продольной оси, упирающейся в переднюю стенку переднего носового отверстия, расположены чаще всего радиально. В связи с обонятельной полостью нередко стоят добавочные обонятельные мешки, различно расположенные. Своеобразное строение представляют обонятельные органы ганоида *Polypterus*, глубоко внедренные в хрящевой череп. Каждый орган состоит из преддверия и собственно обонятельной ямки. Последняя поделена радиально перегородками, сходящимися к центральному столбику, на шесть полостей. В каждой из них имеются складки, отходящие веерообразно от столбика, в котором проходит нерв, дающий веерообразно расходящиеся в складки ветви. У сротночелюстных (*Plectognathi*) наблюдается редукция органов обоняния. У некоторых видов *Tetrodon* вместо наружных носовых отверстий имеются плотные щупальца, в центре которых проходит обонятельный нерв и в различных местах которых сконцентрированы обонятельные клетки; иногда щупалец нет, и обонятельный нерв оканчивается в области маленького пигментного пятнышка кожи. Обонятельная полость в таком случае вовсе не развивается.

Низшим амфибиям (*Perennibranchiata*) свойственны некоторые особенности, напоминающие рыб, а именно в полости обонятельных мешков имеются радиальные складки, с которыми у вышестоящих форм мы более не встречаемся. Еще одна особенность, наиболее резко выраженная у *Anura* и *Gymnophiona*, — это образование выступов стенки обонятельной полости, которые приводят к обособлению отделов в обонятельной полости. Впрочем, в слабой степени это явление замечается уже и у рыб.

6.3.4. Орган зрения

В органе зрения позвоночных различаем собственно глаз, или глазное яблоко, и придаточный аппарат глаза: веки, слезный аппарат и двигающие глазом мускулы. Начнем с развития глаза. Мы видели, что глаза и зрительные нервы закладываются сначала в виде двух глазных ямок, которые при замыкании нервной трубки являются уже в виде двух первичных глазных пузырей, представляющих собой полые боковые выступы переднего мозгового пузыря. Выступы эти обособляются от последнего и принимают форму пузырей, прилегающих к эктодерме и соединенных с мозгом тонкой ножкой. Вростанием волокон в эту ножку от клеток пузыря впоследствии образуется зрительный нерв, а пузырь образует важнейшие части глаза. При этом нижняя и отчасти дистальная стенка глазного пузыря вдавливаются в верхнюю и проксимальную, так что он превращается в двустенный бокал, или вторичный глазной пузырь, внутренняя полость которого открывается

при помощи отверстия, обращенного вниз и снаружи. Нижняя часть этого отверстия носит название хориоидальной щели, а наружная, обращенная у зародыша вбок, — представляет зрачок будущего глаза. Эктодерма головы в том месте, где к ней прилежит глазной пузырь, образует утолщение, или плакоду хрусталика. Эта плакода погружается под кожу сначала в виде ямки, а потом в виде замкнутого пузырька, и, таким образом, дает зачаток хрусталика или линзы. Он прилегает к боковой части отверстия бокала. Обращенная внутрь стенка пузырьковидного зачатка хрусталика утолщается из-за сильного разрастания её клеток, принимающих форму длинных волокон, вследствие чего полость пузыря постепенно уменьшается и, наконец, исчезает, а клетки передней стенки пузыря остаются в виде невысокого однорядного слоя — эпителия хрусталика. Внутренняя стенка бокала представляет собой зачаток перципирующей и главнейшей части глаза — сетчатой оболочки, или ретины, тогда как клетки наружного слоя развивают пигмент и образуют пигментную оболочку, лежащую снаружи от ретины. Прочие части глаза образуются из окружающей мезодермы, которая отчасти проникает через хориоидальную щель и внутрь бокала, а равно облекает бокал снаружи и дает начало окружающим его оболочкам: внутренней сосудистой и наружной белковой, или склеры. Проникшие в полость бокала немногочисленные мезодермические клетки, по видимому, не принимают непосредственного участия в образовании выполняющего полость бокала стекловидного тела (*corpus Vitreum*). В состав стекловидного тела входит студенистая прозрачная масса и, кроме того, фибриллы, представляющие продукт выделения как внутренних клеток бокала, т. е. ретины, так и задней поверхности хрусталика. Стекловидное тело непарных глаз рептилий образовано протоплазматической сетью при участии отростков клеток глазного пузыря. Склера облекает не только бокал, но и хрусталик, являясь впереди его в виде прозрачной части, прилегающей к кожным покровам, или роговой оболочки (*cornea*). Хориоидальная щель зарастает. За счет трех передних миотомов головы развиваются мускулы, прикрепляющиеся к склере, и двигающие глазом. Таким образом, главнейшие части глаза являются заложенными. Впереди между роговицей и хрусталиком образуется выстланная плоскими мезодермическими клетками полость — передняя камера глаза, наполненная жидкостью, представляющей, как и роговица, хрусталик и стекловидное тело, преломляющее среду глаза. В то время как у наземных позвоночных в спокойном состоянии глаз прировнен для зрения вдаль, у водных — для зрения вблизи. При рассматривании первыми близких, а вторыми удаленных предметов изображение в глазу не было бы четким, а последнее достигается аккомодацией глаза, т. е. его способностью приспособляться к ближнему и дальнему зрению. Аккомодация достигается или перемещением хрусталика, или изменением его формы, благодаря чему изображение фиксируется на ретине и получает надлежащую четкость.

Стекловидное тело, содержащее небольшое количество волокон и клеток, одето вокруг соединительно-тканной оболочкой — *membrana hyaloiclea*. В области ресничного тела от *r. hyaloidea* отходят волокна, прикрепляющиеся к внутренней поверхности ресничных отростков, а от вершины этих последних идут к сумке хрусталика и прикрепляются к ней около экватора хрусталика, получая название Цинновой зоны (*zonula Zinnii s. ciliaris*). У низших позвоночных глаз лежит под участком прозрачной кожи, образующей наружный слой роговицы, но в большинстве случаев по краям этой кожицы возникают две складки кожи, или веки (*palpebrae*), высланные на внутренней поверхности, как и наружная поверхность роговицы, многослойным эпителием, или конъюнктивой (*conjunctiva*). Различают верхнее и нижнее веко, а кроме того, у большинства позвоночных имеется прозрачное третье веко, или мигательная перепонка (*membrana nictitans*), лежащая глубже в веке и задерживающая глаз от внутреннего угла. Первоначально глаза позвоночных лежали на поверхности и по аналогии с беспозвоночными они могли иметь форму ямковидных углублений, на поверхности которых сидели перципирующие элементы. Нервный зачаток сначала в виде желобка, потом в виде трубки погружается под кожу. Глаза вошли в состав этой трубки.

Можно думать, что первоначально предки позвоночных обладали несколькими парами глаз, и каждый из них являлся, подобно непарным глазам ныне живущих форм, в виде пузыря, на внутренней поверхности которого находились перципирующие элементы, ибо эта внутренняя поверхность как раз соответствует наружной ямковидного глаза. На наружной, прилежащей к эктодерме, стороне такого пузырьвидного глаза находилось, вероятно, утолщение, образованное стенкой самого пузыря, или внутренняя линза, которую мы находим в непарных глазах некоторых позвоночных. По одному представлению задние пары сохранили свое первоначальное положение на верхней поверхности мозга, но удержалось от каждой, по-видимому, только по одному глазу; а именно париетальный и эпифизальный. По другому воззрению, париетальный и эпифизальный глаза принадлежат одной задней паре, и положение их (одно впереди другого) является результатом смещения. Во всяком случае, они сохраняют пузырьвидную форму. Передняя же пара глаз сместилась на бока головы. Таким образом, с точки зрения первого воззрения мы должны допустить существование у предков позвоночных трех, а с точки зрения второго — двух пар глаз. Точно также по отношению к другим хордовым приходят к сходным выводам. Предки сальп имели, по-видимому, несколько пар глаз, а непарный глаз личинки асцидий оказывается глазом правой стороны, утерявшим свою пару.

Нельзя при этом не обратить внимания, что первоначальный зачаток глазных пузырей передней пары, вероятно, прежде занимал такое же положение, как занимает у зародыша ганглиозная пластинка,

дающая начало спинным ганглиям. Если у зародыша позвоночных глазные пузыри отходят обыкновенно от брюшной, а не от спинной стороны переднего мозгового пузыря, то это явление объясняется тем, что передний конец нервного зачатка позвоночных вследствие усиленного разрастания его спинной стенки подвергся смещению на брюшную сторону. У костистых рыб глазные пузыри возникают в виде плотных набуханий этого зачатка и первоначально лежат ближе к спинной стороне зачатка. Первоначальное же положение глазных пузырей передней пары было, вероятно, как и пузырей непарных глаз, на спинной стороне нервного зачатка.

Сходство глазных пузырей с зачатками ганглиев увеличивается еще тем, что для некоторых случаев имеются указания на то, что и ганглиозные зачатки иногда возникают в виде парного выпячивания спинной поверхности нервной трубки. Иначе говоря, глаза позвоночных представляют собой видоизменение передних членов целого ряда, вероятно, ямковидных органов чувств, лежавших метамерно по бокам нервного зачатка и вошедших в его состав. Возможно, что эти органы первоначально вовсе не были зрительными органами, и, войдя в состав зачатка центральной нервной системы, дали начало ганглиям, осложнившимся впоследствии присоединением клеток из плакод латерального и эпибранхиального ряда. С этой точки зрения ганглиозная пластинка и её производные — зачатки ганглиев — представляют собой видоизменение парного ряда ямковидных плакод, который называют срединным (медианным). Этим объясняется и сходство в строении ретины парных глаз с ганглиями. Скопление крупных клеток на спинной стороне нервной трубки *Amphioxus* приравнивают ганглиозной пластинке. Это сравнение позволяет установить некоторое единство между *Acrania* и *Craniota*, особенно если принять во внимание, что эти клетки, тоже светочувствительны, поэтому превращение нескольких передних метамер ганглиозной пластинки в органы зрения не представляется чем-то неожиданным. Однако клетки, описанные Догелем, на спинных и брюшных ветвях *Amphioxus* в таком случае не могут быть сравниваемы со спинномозговыми ганглиями и скорее должны быть приравнены к элементам симпатической системы. Мы видим, что зрительные аппараты *Amphioxus*, состоящие каждый из одной пигментной и одной перцепирующей клетки, расположены на всем протяжении нервной трубки *Amphioxus*. Положение глазных пузырей передней пары на брюшной стороне нервного зачатка считается первичным, что указывает на то, что зрительные аппараты *Amphioxus* сосредоточены тоже на брюшной стороне нервной трубки. Глазные пузыри возникли через выпячивание боковой стенки брюшной части нервной трубки, а потом перешли из пузыревидного глаза в бокаловидный вследствие врастания впячивающейся эктодермической линзы. Внутренняя стенка бокаловидного глаза удержала из лежащих в ней зрительных аппаратов перцепирующие элементы, а наружная — пигментные. Если

мы вспомним, что перципирующие клетки в зрительных аппаратах *Amphioxus* имели палочковидные окончания обращенными в сторону пигментного бокала, то понятно, что и во внутренней стенке бокало-видного глаза палочки и колбочки являются обращенными не к хрусталику, а в противоположную сторону. Положение перципирующих окончаний в ретине глаза позвоночных легко объясняется, если исходить из предположения о переходе ямковидного глаза в пузыревидный и потом в бокаловидный. Не трудно представить, каким образом совершился переход пузыревидной формы глаза, представленной непарными глазами, в бокаловидную, представленную парными глазами. Если передняя пара пузыревидных глаз начала съезжать со спинной поверхности на боковую, то понятно, что обращенная книзу сторона каждого пузыря, встречая препятствие со стороны окружающих тканей, начала впячиваться, а в образовавшуюся вследствие впячивания бокаловидную полость могла начать внедряться окружающая соединительная ткань. Наклонность к впячиванию наружной стенки пузыревидного глаза в его полость выражена уже в париетальном глазе некоторых ящеров.

Эмбриональное развитие строго повторяет этот процесс. Первая закладка парных глаз происходит в виде пузырей. Затем впячивается нижняя стенка пузыря, и образуется бокал, обращенный вниз отверстием. В это отверстие внедряются мезодермические клетки, хотя они и не принимают непосредственного участия в образовании заполняющего бокал стекловидного тела. Через дальнейшее разрастание краев бокала зарастает его нижнее отверстие, за исключением будущего зрачка, оказывающегося лежащим на дистальном конце бокала. Такой пузыревидный глаз, спускаясь вниз, утерял свою линзу вследствие изменения положения глаза, и эта линза была замещена новой, представляющей собой видоизмененную переднюю плакodu эпибранхиального ряда. Данное отношение глазного пузыря к этой плакodu, вероятно, представляет как бы воспоминание о более тесной связи ганглиозных зачатков с плакодами вообще.

Возникновение линзы на верхнем крае зрачка не зависит от влияния силы тяжести, как думали некоторые. Она, вероятно, представляет собой напоминание о некогда существовавшей линзе, образованной в пузыревидном глазу стенкой самого пузыря. При последующем изменении пузыревидного глаза в бокаловидный путем впячивания его нижней части эта линза должна была оказаться на верхнем крае бокала, т. е. на верхнем крае зрачка, где и происходит вышеназванная регенерация.

При переходе пузыревидного глаза, имевшего перципирующие окончания на внутренней своей поверхности, в бокаловидный, эти окончания удерживаются только на внутренней пластинке бокала и, естественно, они должны помещаться на той стороне пластинки, которая обращена к наружной пластинке, превращающейся в пигментный

слоем. Эта поверхность и есть наружная поверхность ретины и соответствует внутренней поверхности пузыря в пузырьевидном глазу или наружной ямковидного глаза. Причиной смещения глаз, первоначально лежавших на спинной поверхности, на боковую является, вероятно, смещение корней глазных нервов на нижнюю поверхность мозга. Все головные нервы (кроме нервов непарных глаз) сильно смещены книзу, а глазные нервы смещены более других. Смещение это зашло настолько далеко, что они, продолжая расти своими корешками на встречу один другому, скрестились, и левый перешел на правую сторону, а правый на левую, иначе говоря, образовали хиазму. Таким образом, хиазма есть следствие продолжения смещения глазных нервов, вызванная смещением передней пары глаз на бока. Смещение головных нервов вниз — явление общее и состоит в связи с разрастанием верхней стенки головного мозга для образования полушарий, дву- или четверохолмия и мозжечка.

Отметим, что промежуточный мозг, которому принадлежат непарные глаза, оставшиеся несмещенными, почти не образует утолщений на своей верхней поверхности, которые могли бы вызвать указанное смещение.

Глаз рыб (рис. 53), имеющий, в зависимости от условий жизни в водной среде, высокий показатель преломления, с морфологической точки зрения характеризуется хрящевой склерой, иногда даже с костными отложениями, причем у селахий около места вхождения нерва склера образует подобие сочленения, при помощи которого она соединяется с отростком черепа.

У других рыб на этом месте располагается простая волокнистая связка, прикрепляющая глаз к черепу. Снаружи от сосудистой оболочки залегает отливающая серебристым или зеленовато-золотистым цветом оболочка — *argentea*, клетки которой содержат многочисленные мелкие кристаллы. У селахий она развита только в области радужки. У них же внутри от сосудистой оболочки имеется *tapetum cellulosum*. У некоторых ганоидов и костистых в области вхождения зрительного нерва находится чудесное сплетение сосудов (*rete mirabile*), залегающее в виде подушечки в сосудистой оболочке и называемое хориоидальной железой, хотя оно вовсе не имеет характера железы. Радужка у большинства рыб не содержит мышечных волокон, и поэтому зрачок не изменяет своих размеров. Самой замечательной чертой глаза рыб является хорошо развитый и сильно выпуклый хрусталик, прикасающийся передним краем к роговице, а задней выпуклостью вдающийся в заднюю камеру и оттесняющий стекловидное тело. Хрусталик не изменяет своей формы, и ресничный мускул (*m. ciliaris*) не развит, как не развиты и ресничные отростки (имеющиеся, однако, у селахий), но аккомодация, по-видимому, вовсе несвойственная селахиям, достигается перемещением самого хрусталика. Около места вхождения нерва сосудистая оболочка вдается в заднюю камеру, вращая в нее тогда, когда хориоидальная щель еще не заросла. Этот вырост сосудистой оболочки, по положению соответствующий

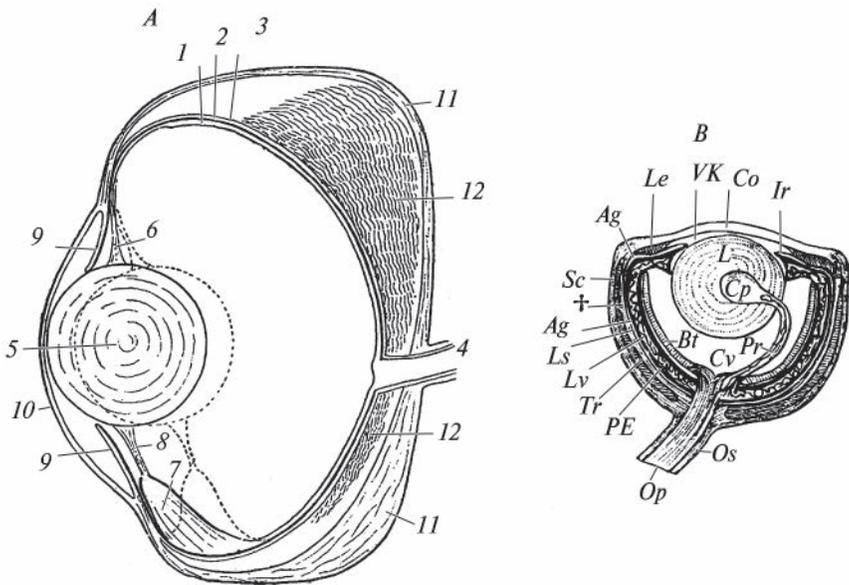


Рис. 53. Глаз рыб:

A — продольный (вертикальный) разрез глаза щуки (*Esox lucius*): 1 — сетчатка; 2 — пигментный слой; 3 — сосудистая оболочка; 4 — зрительный нерв; 5 — хрусталик; 6 — поддерживающая связка хрусталика; 7 — мышца,двигающая хрусталиком (*campanula Halleri*); 8 — сухожилие мышцы; 9 — радужка; 10 — роговица; 11 — склера; 12 — хориоидальная железа; пунктиром обозначено положение хрусталика и других органов при аккомодации; *B* — глаз костистой рыбы в продольном разрезе: *Ag* — *argenica*; *Co* — роговица; *Cp* — *campanula Halleri*; *Cv* — стекловидное тело; *Ir* — радужка; *L* — хрусталик; *Lc* — ресничная мышца; *Ls* — слой сосудистой оболочки снаружи от *argentea*; *Lv* — слой сосудистой оболочки внутри от *argentea*; *Op* — зрительный нерв; *OS* — оболочка нерва; *PE* — пигментный слой; *Pr* — серповидный отросток; *Rt* — сетчатка; *Sc* — склера с костными отложениями внутри — +; *Tr* — *tapetum*; *VK* — передняя камера

ввораченному краю хориоидальной щели, содержит сосуды, нервы и мышцы и носит название серповидного отростка (*processus falciformis*), а его расширенный внутренний конец (*campanula Halleri*) представляет собой не что иное, как ретрактор хрусталика (*retractor lentis*) и притом тоже, подобно мускулам радужины, эктодермического происхождения. Прикрепляясь к сумке хрусталика, он при сокращении тащит хрусталик по направленно книзу, вовнутрь и кзади. К верхнему краю хрусталика прикрепляется эластическая связка (*lig. suspensorium*), подтягивающая глаз вверх и отчасти являющаяся антагонистом ретрактора. Движение хрусталика вниз уничтожается противодействием этой связки, а потому

ретрактор может перемещать хрусталик главным образом кзади и отчасти вовнутрь, т. е. по направлению к срединной линии. Глаз рыбы при спокойном состоянии приспособлен к зрению на близком расстоянии, а при зрении вдаль хрусталик придвигается к ретине благодаря указанному приспособлению. Серповидный отросток, обуславливающий подвижность хрусталика, отсутствует у селажий и у некоторых других рыб, например у обладающих способностью к долговременному пребыванию на суше, как *Periophthalmus* и др., а также у всех двоякодышащих рыб. Что касается до *Periophthalmus*, то у него, а вероятно и у других рыб, остающихся подолгу вне воды, аккомодация для зрения вдаль достигается сжатием хрящевой склеры под влиянием поперечно-полосатой мышцы, ее окружающей, а это сжатие, отодвигая линзу назад, приближает ее к ретине, и вообще глаз этих рыб по многим особенностям приближается к глазу амфибий.

У некоторых глубоководных рыб глаза могут быть телескопическими. Их глазное яблоко принимает удлинненную форму (рис. 54), причем роговица очень выпукла, хрусталик громадный, радужка слабо развита, зрачок очень большого диаметра и хрусталик вдвинут в зрачок, а ретина разделена на два отдела. Зрительный нерв входит с внутренней стороны глаза, и часть ретины, лежащая позади места вхождения нерва и выстилающая дно глазного яблока, представляет собой главную ретину. Часть ретины, лежащая впереди места вхождения нерва и выстилающая внутреннюю боковую стенку глазного яблока, представляет добавочную ретину, иногда имеющую форму складки, на которую падают боковые лучи, входящие в глаз с наружной стороны.

Эти глаза снабжены аккомодационным аппаратом, нодвигающие глазное яблоко мускулы являются сильно редуцированными. У всех рыб глаза лежат на боках головы и каждый глаз имеет свое поле зрения, почему их зрение монокулярное, телескопические глаза имеют параллельные оси и могут быть направлены на одно и то же поле

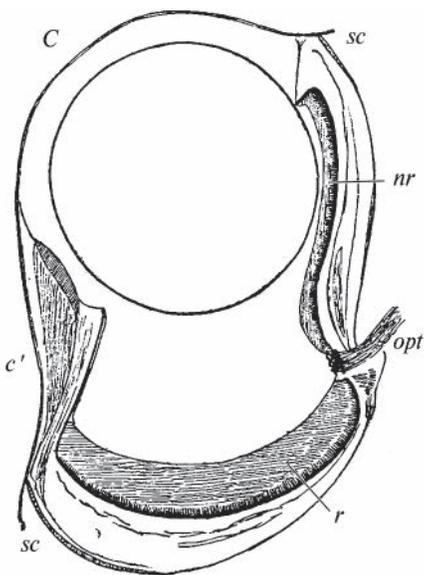


Рис. 54. Схематический разрез одной из форм телескопического глаза рыб:

C — роговица; sc — склера; nr —
придаточная ретина; opt — зрительный
нерв; r — главная ретина; c' —
поверхность глаза, обращенная вбок

зрения, следовательно, зрение рыб бинокулярное. Телескопические глаза наиболее удобны при слабом освещении морских глубин, ибо они собирают большее количество световых лучей (вследствие выпуклости роговицы, большого объема и выпуклости хрусталика, большого диаметра зрачка) и распределяют эти лучи на возможно большую часть сетчатки (вследствие того, что хрусталик в телескопическом глазу отстоит гораздо дальше от сетчатки, чем в обыкновенном). Кроме того, у глубоководных рыб наблюдается зрачок в виде поперечной щели, причем лучи, проходящие через краевые участки щели, минуют линзу и проникают внутрь глаза помимо неё. Достигаемое этим путем освещение внутренней части глаза, как и присутствие органов свечения в глазу некоторых глубоководных рыб (*Argyroleucas*) имеет тоже физиологическое значение, как и присутствие *tapetum*.

Своеобразное изменение представляет глаз *Anablebs tetraphthalmus*. У него зрачок вытянут в вертикальном направлении, а роговица разделена горизонтальной пигментной полоской на два отдела: верхний и нижний. Полоска эта является своего рода ватерлинией: при плавании рыбы на поверхности воды верхняя часть глаза служит для зрения в воздушной среде, а зрительная ось этой части сообразно этому короче, тогда как нижняя часть глаза служит для зрения в водной среде, и её ось длиннее. Хрусталик громадный и соприкасается с сетчаткой.

Редуцированные глаза есть у круглоротых рыб и некоторых пещерных, например *Typhlichtys*, *Ambliopsis*, *Stigicola*, *Lucifuga*. Между круглоротыми у *Ammocoetes* глаз лежит под кожей и лишен склеры и роговицы, так что двигающие глазом мускулы прикрепляются к слабо развитой сосудистой оболочке. Хрусталик, сохраняющий внутри эмбриональную полость и у взрослой миноги, заполняет громадную часть глазного яблока, а спереди лежит полулунное тельце, которое рассматривается как местное утолщение Десметиевой оболочки (*membrana Deseemetii*), выстилающей во вполне развитом глазу заднюю поверхность роговицы. У взрослой миноги кожа над глазом делается прозрачной и животное начинает видеть.

У *Muxinidae*, у которых глаза редуцированы, нет уже ни хрусталика, ни радужки, ни глазных мышц, и хориоидальная щель сохраняется в течение всей жизни, так что глаз представлен в сущности одним вторичным пузырем. Глаз *Bdellostoma* мало отличается от глаза *Muxine*, хотя иногда у первой наблюдается зачаточный хрусталик. У пещерных форм закладываются главнейшие части глаза, т. е. как глазной пузырь, так и хрусталик, причем оба эти зачатка подвергаются упрощению в различной степени у различных форм. У *Amblyopsis* дегенерация идет далее, чем у других, хрусталик исчезает вовсе, стекловидное тело не развивается, и глазной пузырь, совершенно утерявший связь с мозгом, сохраняется лишь в виде рудиментарного органа без полости внутри и с замкнутым зрачком. Склера и некоторые мускулы развиты.

У других форм могут отсутствовать склера и мускулы, но сохраняются иные части.

Что касается придаточных частей глаза, то у рыб наблюдается то одна круговая, то две полукружных неподвижных складки, отграничивающие глаз от соседних покровов и представляющие собой веки. Но у некоторых акул имеется уже и третье веко, или мигательная перепонка, снабженная мускулатурой и представляющая собой складку внутренней поверхности нижнего века. Мускулатура её представляет собой видоизменение мускулов, первоначально имевших отношение к брызгальцу (*spiraculum*). Кроме того, у многих костистых рыб появляются прозрачные складки кожи, лежащие под веками и прикрывающие то наружную, то внутреннюю часть глаза, или же являющиеся в виде кольцевой оторочки, как например у луны-рыбы (*Ortobagoriscus*). Эти образования представляют собой добавочные веки, из которых лежащие с внутренней стороны могут соответствовать мигательной перепонке акул.

6.3.5. Орган слуха

Орган слуха позвоночных одновременно является органом статического чувства, т. е. равновесия и ориентировки в пространстве. Рыбы обладают только внутренним ухом, которое возникает в виде эктодермического углубления (или же в виде первоначально плотного набухания, например у *Dipnoi*) в задней части головы, причем углубляющийся участок эктодермы может рассматриваться как плакода бокового ряда. Углубляясь все более и более под кожу, зачаток внутреннего уха принимает форму пузырька, первоначально сообщающегося с наружной средой посредством тонкого канала, а потом отшнуровывающегося от эктодермы. В этой стадии развития в слуховом органе можно отличить пузыревидную часть (*saccus communis*) и отходящий от него полый отросток, который называется эндолимфатическим протоком (*ductus endolymphaticus*), ибо он, как и все внутреннее ухо, наполнен эндолимфой. Замечательно, что у селахий эндолимфатический проток еще не отделился от эктодермического покрова и открывается отверстием на верхней поверхности головы, благодаря чему полость внутреннего уха в течение всей жизни остается в сообщении с наружной средой. У прочих позвоночных эндолимфатический проток заканчивается слепо, а именно небольшим расширением (*saccus endolymphaticus*), но вопреки высказанным некоторыми сомнениям, он, по-видимому, тождественен таковому у селахий и представляет собой остаток первичного сообщения слухового пузыря с наружной средой, сообщения, обусловленного самим развитием пузыря. У костистых рыб эндолимфатический проток отсутствует. Перцепирующие участки внутреннего уха являются в виде скоплений так называемых слуховых клеток,

снабженных на свободном конце волосками, тоже называемыми слуховыми и склеенными вместе в один пучок, и опорных клеток. Такие скопления получают название слуховых пятен (*maculae acusticae*) или слуховых гребней (*cristae acusticae*), если они вдаются в полость внутреннего уха в виде пластинок. Слуховой нерв, иннервирующий слуховые клетки, делится на несколько ветвей и подходит к слуховым гребням, залегающим в ампулах полукружных каналов, и слуховым пятнам, залегающим как в *utricle*, так и в *sacculus*. Одно слуховое пятно лежит в *utricle*, а в *sacculus* — первоначально у низших рыб тоже имеется лишь одно слуховое пятно (*macula acustica sacculi*), но у большинства улитка получает свой перцепирующий аппарат (*papilla acustica lagenae*), генетически произошедший, вероятно, через обособление от слухового пятна *sacculus*. У рыб, амфибий и *Sauropsida* в нижней части *utricle*, около места соединения его с *sacculus*, лежит небольшое слуховое пятно (*macula neglecta*).

Механизм восприятия статических раздражений понятен: колебания эндолимфы и отолитов, зависания от изменения положения тела животного воспринимаются перцепирующими клетками гребней и пятен. Описанные части внутреннего уха носят название внутреннего или кожного лабиринта. Они облечены извне хрящевой или костной капсулой, носящей название наружного (иначе хрящевого или костного) лабиринта и содержащей внутри себя (следовательно, между стенкой наружного и внутреннего лабиринтов) жидкость, называемую перилимфой. У всех *Amniota* и даже у амфибий полость наружного лабиринта при помощи особого перилимфатического протока (*ductus perilymphiticus s. aquaeductus cochleae*) сообщается с лимфатическими полостями головы, а именно с *cavum subarachnoidal*. Наружный лабиринт повторяет собой форму внутреннего, а его центральная часть делится на два отдела: верхний (*recessus hemiellipticus s. vestibulum*) и нижний (*recessus hemisphaericus*).

В наружном лабиринте имеются у большинства два затянутых перепонкой отверстия, или окна: верхнее — овальное (*fenestra ovalis s. vestibuli*) и нижнее — круглое (*fenestra rotunda s. cochleae*). К овальному отверстию примыкает и закрывает его одна из слуховых косточек среднего уха, а круглое затянуто только перепонкой.

Среднее ухо (*tympanium*) у рыб представлено брызгальцем, но, начиная с амфибий, оно является полостью, которая носит название барабанной (*cavum tympani*) и, подобно брызгальцу, соединяется с глоткой при помощи канала, носящего название Евстахиевой трубы (*tuba Eustachii*).

Орган слуха рыб представлен только одним внутренним ухом, причем простейшую форму находим у круглоротых. У *Myxine* внутреннее ухо имеет форму вытянутого пузыря (*sacculus communis*), от которого отходит единственный полукружный канал, но с двумя ампулами, по одной на каждом конце (рис. 55).

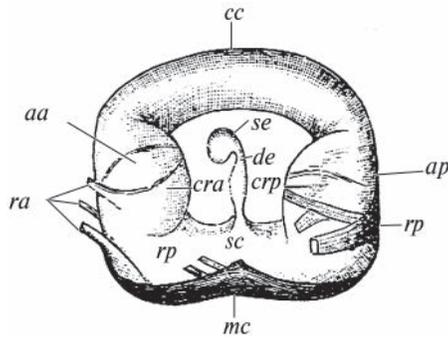


Рис 55. Кожистый лабиринт *Мухине* с внутренней стороны:

aa, ap — ампулы (передняя и задняя); *cc* — единственный полукружный канал; *cra, crp* — *cristae acusticae*; *de* — эндолимфатический канал; *mc* — *macula acustica communis*; *ra, rp* — передняя и задняя ветвь слухового нерва; *sc* — *saccus communis*; *se* — конечное расширение эндолимфатического канала

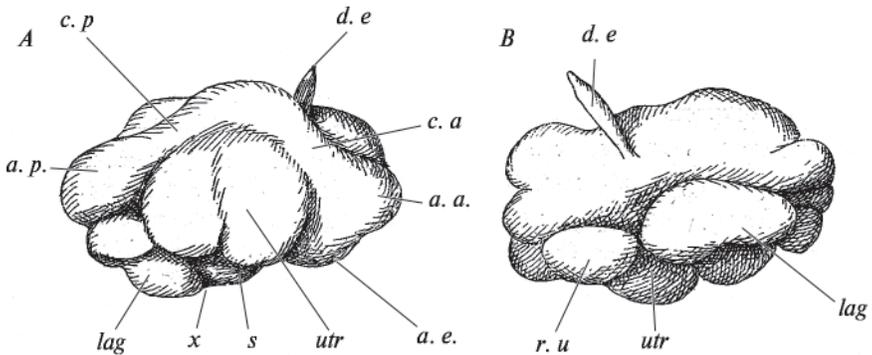


Рис. 56. Модель лабиринта миноги (*Petromyzon fluviatilis*):

A — вид сбоку, *B* — вид с внутренней стороны; *a. a., a. e., a. p.* — передняя, наружная и задняя ампулы; *c. a* и *c. p.* — передний и задний полукружные каналы; *d. e.* — *ductus endolymphaticus*; *lag* — *lagena*; *r. u.* — *recessus utriculi*; *s* — *sacculus*; *utr* — *utricleus*, разделенный бороздкой (*x*) на передний задний отделы

От *saccus communis* берет начало оканчивающийся слепым расширением эндолимфатический проток. У *Petromyzon* уже намечены главнейшие подразделения лабиринта, но обособление еще не полное (рис. 56).

В виде слабых выступов первоначально общего зачатка намечены *sacculus*, *lagena* и *recessus utriculi*, а равно намечены и два полукружные канала, но и полукружные каналы извне не вполне обособлены и на поверхности лабиринта они видны в виде двух валиков. Третий (наружный) полукружный канал не выражен, а соответствующая ему ампула, как и ампула переднего канала, слита с *recessus utriculi*, так что образуется трехлопастный выступ (*ampulla triphida*). *Utriculus* вертикальной перетяжкой и гребнем внутри поделен на передний и задний отделы. Эта необособленность полукружных каналов и других частей лабиринта весьма характерна для *Cyclostomi*. У прочих рыб, как и у всех позвоночных, имеется три полукружных канала, каждый со своей ампулой, и лабиринт делится на *sacculus*, содержащий крупный отолит, и на *utriculus*, у селахий это деление тоже только намечено. У них эндолимфатический проток открывается отверстием на голове, а у прочих заканчивается расширением — *saccus endolymphaticus*. Впрочем, небольшой выступ, имеющийся у костистых рыб, правда не у всех, и описываемый как эндолимфатический проток, по-видимому, с ним ничего общего не имеет, и у костистых рыб этот проток отсутствует. У *Protopterus* наполненный отолитами эндолимфатический проток образует длинный мешок с многочисленными выступами. Он тянется до продолговатого мозга и ложится поверх ромбоидальной ямки и даже доходит до спинного корешка первой пары спинномозговых нервов.

Уже у селахий начинает обособляться на *sacculus* небольшой полый выступ, в который *macula acustica sacculi* дает вырост. Выступ этот, еще яснее выраженный у костистых рыб и необособленный у *Holocephali*, представляет собой *lagena*, тогда как вырост слухового пятна обособляется в виде *papilla lagenae*. В то время как у круглоротых на нижней поверхности *saccus communis* имеется одно общее слуховое пятно (а равно и гребни в ампулах), у прочих рыб вышеупомянутые пятна, лежащие одно в *utriculus*, а другое в *sacculus*, обособленные.

У многих костистых рыб существует связь между лабиринтом и плавательным пузырем, позволяющая, может быть, рыбе через слуховой орган судить о степени давления газа в пузыре. Связь эта устанавливается таким образом, что от переднего конца плавательного пузыря отходят два отростка, которые внедряются в черепную стенку, и соприкасаются (через перепонку) с частями слухового аппарата, чаще всего с наполненными перилимфой окружающими его полостями, как это имеет место у сельдевых (*Clupeidae*) и других (*Box*, *Sargus* и др.), а иногда с эндолимфатическими (у *Mormyrus*), а именно с *sacculus*. У сельдевых передние отростки пузыря вдаются в две костные капсулы, лежащие позади черепа. Каждая капсула разделена тонкой эластической прослойкой на две части: нижнюю, содержащую слепой конец отростка

плавательного пузыря, и верхнюю, содержащую выступ перилимфатической полости, соединенной в основании черепа поперечным каналом с таковой же полостью другой стороны.

У группы *Ostariophysii* (обнимающей карповых, сомовых, *Gymnotus* и др.) эта связь с перилимфатическими полостями уха устанавливается при помощи ряда косточек, лежащих с каждой стороны между черепом и передним концом плавательного пузыря и представляющих собой видоизменение ребер и частей передних позвонков, а именно нижних и верхних дуг и отчасти остистых отростков. Весь этот аппарат получил название Веберова. Однако значение этого аппарата все-таки остается весьма загадочным. Утверждают, что он представляет собой два рычага, задним концом упирающиеся в плавательный пузырь, а передним — в оболочки спинного мозга, и вообще к слуховому органу никакого отношения не имеет. Раздвигание задних концов рычагов (при наполнении пузыря газом) ведет к сближению их передних концов, давящих на мозговую трубку. Но другие исследователи рассматривают Веберов аппарат как дальнейшее усложнение отношений между пузырем и органом слуха, которые мы видели у других рыб. Также было высказано предположение, что эта связь имеет значение для восприятия изменений барометрического давления, для проведения звуков, а относительно Веберова аппарата было высказано предположение, что он может служить даже для воспроизведения звуков, или точнее шумов.

Глава 7. Органы дыхания и пищеварения низших позвоночных

Органы пищеварения позвоночных представлены кишечным каналом (*tractus intestinalis*), который у взрослого животного разделяется на переднюю, среднюю и заднюю кишки. Передняя кишка тянется от рта до впадения протоков двух больших желез: печени и поджелудочной железы. Средняя кишка тянется от вышеуказанной границы до места впадения слепой кишки (соесит) и обнимает собой двенадцатиперстную кишку (*duodenum*) с её придаточными железами, печенью (*hepar*) и поджелудочной (*pancreas*), и тонкую кишку (*intestinum jejunum*). Задняя кишка тянется от вышеуказанной границы до заднего прохода, обнимает слепую (*caecum*), толстую (*colon*) и заднюю кишку. Стенка кишечника образована внутренней слизистой оболочкой (*mucosa*), состоящей из эпителиального и соединительно-тканного слоев, мышечной оболочкой (*muscularis*) и наружной серозной оболочкой (*serosa*), образующей перитонеальную выстилку полости тела и состоящей из соединительно-тканного слоя и эпителиального, или целоителя. Так как далеко не все части кишечного пути выражены у низших позвоночных, а слепая кишка часто отсутствует, то надо искать иную границу, отделяющую среднюю кишку от задней. Задняя кишка обыкновенно представляет более широкий, короткий выводной участок кишечника.

У большинства низших позвоночных в него открываются мочеточники и половые протоки, а равно и мочевого пузыря, если он имеется. Этот участок называется клоакой (*cloaca*).

Органы дыхания представлены в своей наиболее первичной форме у низших, дышащих растворенным в воде кислородом, позвоночных (рыб и низших амфибий) жаберными мешками, несущими на своей внутренней поверхности жаберные лепестки, в которых и происходит окисление крови, и открывающимися или непосредственно наружу, или под развивающуюся на гиоидной дуге складку кожи, называемую оперкулярной. Жаберные мешки отделены пластинками, называемыми кожными висцеральными дугами. У высших амфибий и у *Amniota* жаберные мешки существуют только в начальной стадии развития, а у высших рыб жаберные мешки настолько укорочены, что можно говорить лишь о жаберных щелях, разделенных друг от друга дужками.

У двоякодышащих рыб и водных амфибий вместе с жабрами имеется и аппарат для воздушного дыхания, представленный придатками передней кишки, а именно её фарингеальной частью — легкими (*pulmones*), предшественником которых у рыб является наполняемый газами придаток кишечника — плавательный пузырь. У наземных амфибий и *Amniota* легкие являются главным органом исключительно воздушного дыхания, хотя и кожное дыхание играет немалую роль, а у амфибий даже иногда преобладает над легочным.

За счет эпителия жаберной части кишечника развиваются особые железы: щитовидная (*gl. thyreoidea*) и зубная, или грудная (*gl. thymus*). Первая представляет в окончательной форме железу без выводящих протоков и, следовательно, с внутренним выделением, непосредственно поступающим в кровь, а вторая — отчасти уподобляется лимфатическим узлам и образует так называемую лимфоидную железу. Кроме неё наблюдается еще несколько лимфоидных органов, представляющие собой обособившиеся производные эпителия жаберной части кишечника.

Таким образом, рассмотрим ротовую полость с находящимися в ней органами, дыхательную часть кишечника и собственно кишечник. Мы видели раньше, что кишечный канал представляет собой полость, замкнутую и выстланную энтодермой. Снаружи зачаток кишечника окружен висцеральным или кишечно-волокнустым листком мезодермы, дающим начало соединительно-тканым и мышечным слоям кишечного канала, а также покрывающей его снаружи серозной оболочке, или перитонеальной выстилке с её целомелием. Так как вторичная полость тела образуется срастанием двух полостей боковых пластинок мезодермы — правой и левой, и при этом срастании кишечник облекается висцеральным листком мезодермы, то естественно, что первоначально эти полости являются разделенными двумя двойными продольными перегородками, или мезентериями (*mesenterium*) — спинным и брюшным. Спинной мезентерий сохраняется на всем его протяжении, служит брыжейкой для кишечника (*mesogastrium*). В толще его проходят идущие к кишечнику сосуды и нервы. Брюшной мезентерий сохраняется лишь в передней и отчасти в задней части, а на всем остальном протяжении правая и левая целомические полости сообщаются между собою (рис. 57).

В стенке брюшного мезентерия в передней части или в мезокардии (*mesocardium*) залегает сердце, а позади него, как выступы стенки кишечника, возникают весьма важные его придаточные части: печень и поджелудочная железа. Зачаток печени лежит в виде непарного выступа исключительно в брюшном мезентерии, тогда как поджелудочная железа у большинства закладывается в виде пары брюшных выступов и еще одного спинного, лежащего в спинном мезентерии (см. ниже). В брюшном мезентерии залегает слепой выступ задней части кишечника, дающий мочевого пузырь и аллантоис.

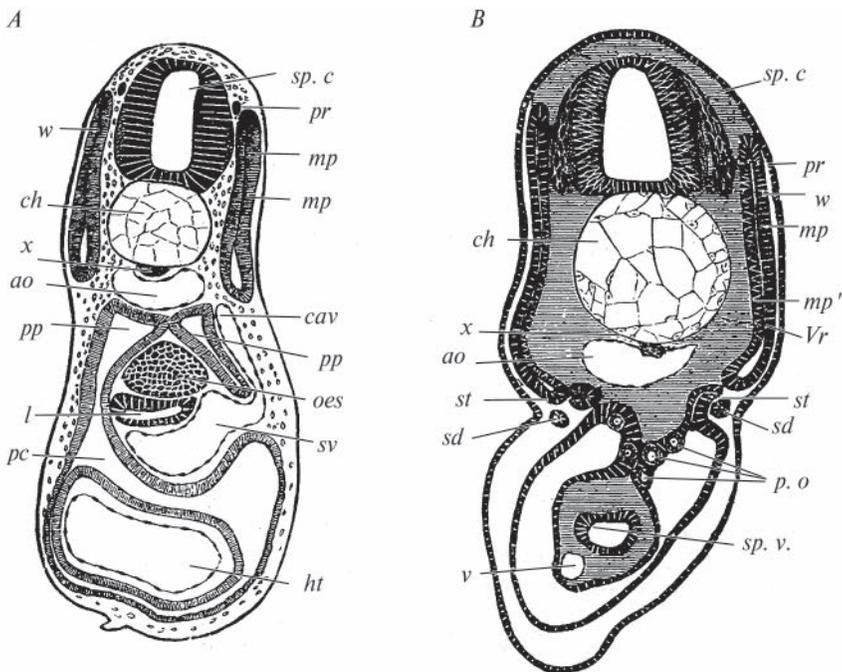


Рис. 57. Поперечные разрезы:

A — через переднюю, *B* — через заднюю часть тела зародыша акулы:
cav — кардинальная вена; *ch* — спинная струна; *ht* — сердце; *l* — печень; *mp*, *mp'* — наружный и внутренний слои миотома; *oes* — пищевод, пока еще в виде компактной группы клеток; *pc* — околосердечный участок полости тела;
pp — полость тела; *pr* на рис *A* — комиссура, соединяющая спинные корешки спинномозговых нервов — *pr* на рис. *B*; *p. o* — зачаток яичника; *sd* — Вольфов канал; *sp. c* — нервная трубка; *sp. v* — зачаток спирального клапана; *st* — нефридиальная трубка; *sv* — венозный синус; *v* — подкишечная вена; *Vr* — зачаток тела позвонка;
w — белое мозговое вещество; *x* — *hypohorda*

В передней части кишечника его эпителиальная стенка дает несколько пар полых выступов, достигающих до наружной стенки, где эктодерма образует навстречу им небольшие углубления. При установлении сообщения между теми и другими образуются жаберные мешки, лежащие между висцеральными дугами. Передняя из этих дуг или мандибулярная, ограничивает рот снизу и отделяет его от передней пары жаберных мешков, измененных или в брызгальца (*spiraculum*), или в полость среднего уха; вторая, или гиоидная, дуга — отделяет эту пару мешков от следующей, функционирующей уже как орган дыхания (рис. 58). Дуги, отделяющие настоящие жаберные щели одну от другой, называются жаберными

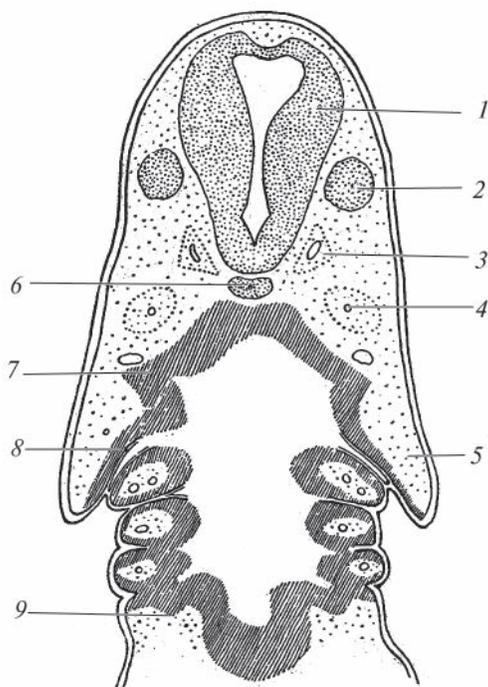


Рис. 58. Горизонтальный разрез головы зародыша *Ceratodus*:

1 — головной мозг; 2 — глазной пузырь; 3, 4 — премандибулярный и мандибулярный сомиты; 5 — жаберная крышка; 6 — гипофиз; 7, 8, 9 — 1, 2, 6 — жаберные щели, энтодерма, косо заштрихована; эктодерма оставлена светлой

или бранхиальными. У рыб плавательный пузырь (на спинной или реже на брюшной стороне) образуется в виде выступа передней части кишечника, а у прочих — в виде легких (на брюшной). Что касается ротовой полости, по крайней мере её передней части, то она образуется как углубление эктодермы, дно которого первоначально отделено от прилежащей энтодермической части кишечника прослойкой экто- и энтодермы, и только после прорыва этой прослойки, или эмбрионального мягкого нёба, устанавливается сообщение между ротовой полостью и прочим кишечником (рис. 59). На месте этой прослойки лежит у ланцетника и у *Animocoetes* кольцевая складка слизистой оболочки — *velum*.

Передний конец энтодермической части кишечника тянется на некотором протяжении вперед за ротовую полость и образует предротовую или преоральную кишку. Образование этой кишки можно объяснить двояко: можно допустить, что рот позвоночных претерпел некоторое смещение назад или предположить, что впереди нынешнего рта

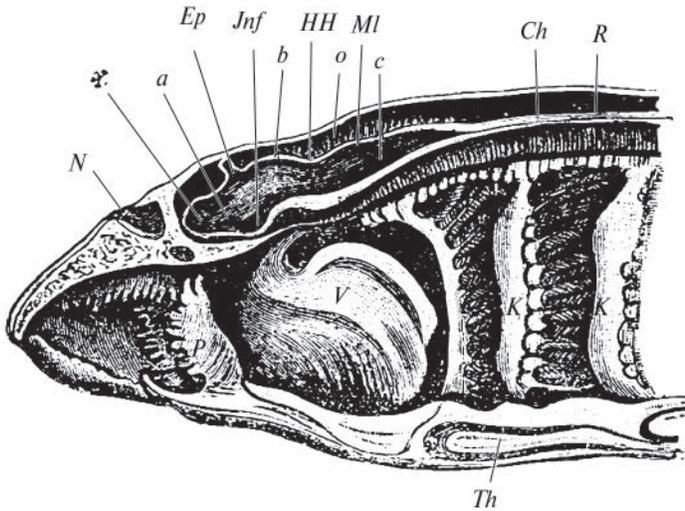


Рис. 59. Продольный разрез через голову пескоройки (*Ammocoetes*):

P — сосочки слизистой ротовой полости; *V* — *velum*; *K* — жабры; *Th* — зачаток зубной железы; *N* — носовой мешок; * — вход в обонятельную лопасть из полости переднего мозга (*a*); *Ep* — зачаток непарного глаза; *Jnf* — воронка; *HH* — задний мозг; *ML* — продолговатый мозг; *b, c* — их полости; *o* — *cavum subarachnoideale*; *Ch* — спинная струна; *R* — спинной мозг

лежал другой более древний рот (*palaeostoma*), по сравнению с которым нынешний рот является новообразованием (*neostoma*).

Мы уже видели, что некоторые исследователи высказывали предположение, что *palaeostoma* представлен гипофизом, задний конец которого у *Myxiniidae* сообщается с кишечником. Изучение развития гипофиза у представителя той же группы *Myxiniidae* — у *Bdellostoma* показало, что у неё первичная ротовая полость, в которую открывается и обонятельная ямка, сначала извне замыкается, а потом дает гипофиз в виде выроста, который прорывается наружу. Эта своеобразная форма развития гипофиза заставила отказаться сначала от взгляда на гипофиз, как на *palaeostoma*. Но можно думать, однако, что развитие гипофиза у *Bdellostoma* является сильно видоизмененным и вряд ли на нем можно основывать какие-либо выводы. Там, где развитие гипофиза является не видоизмененным, он возникает в виде поверхностного углубления эктодермы, т. е. тем же путем, как и ротовая полость.

Что касается *neostoma*, то считается, что это результат слияния пары жаберных щелей, лежавших впереди мандибулярной дуги, т. е. премандибулярных. В пользу этого предположения приводят то обстоятельство, что, по наблюдениям над костистыми рыбами, рот образуется сначала в виде

пары щелей, сообщающих полость первоначального эктодермического углубления с энтодермической частью. Другие такую закладку считают за вторичное явление. Первая закладка ротовой полости у круглоротых обозначается обособлением в эктодерме участка более высоких клеток, весьма напоминающего плакodu, образованную, может быть, слиянием пары плакод. Таким образом, весьма вероятно, что ротовая полость отчасти представляет собой видоизмененную и углубившуюся пару плакод.

При образовании заднего прохода замечается небольшое углубление эктодермы, к которому подходит брюшной выступ энтодермической части кишечника, а после образования прорыва в этом месте, если только бластопор не сохраняется, формируется задний проход. Эктодермическое углубление очень незначительно, что говорит об энтодермическом происхождении задней кишки. У зародышей всех позвоночных в нее открываются выводящие протоки эмбриональных почек, а у большинства — эмбриональный мочевой пузырь т. е. аллантоис. Таким образом, эта часть кишечника зародыша может быть названа клоакой (*cloaca*), в роли которой она и остается у большинства позвоночных, кроме некоторых рыб и живородящих млекопитающих.

У предков позвоночных хорда, нервная трубка, полость тела и кишечник тянулись, вероятно, до самого заднего конца животного, где и лежал задний проход. Таково положение заднего прохода у кишечножаберных. Но уже у бесчерепных, а потом и у рыб, полость тела является укороченной, а задний проход смещен значительно вперед. У рыб ребра, подпирающие стенку полости тела, развиваются лишь в туловищной части. Таким образом, у бесчерепных и у рыб обособляется хвост, — главный орган движения, т. е. участок тела, не содержащий ни кишечника, ни полости тела, но еще содержащий продолжение нервной трубки и мускулатуру, построенную по типу мускулатуры туловища.

В зародышевом состоянии хвост вышестоящих форм, даже и человека, точно также содержит не только хорду, но нервную трубку, постанальную кишку, и расположение мезодермы в этой части первоначально такое же, как и впереди неё. Но потом нервная трубка у большинства относительно укорачивается, и вытесняющие хорду хвостовые позвонки гораздо чаще не содержат в спинномозговом канале спинного мозга, а лишь его *filum terminate*; постанальная кишка редуцируется, мускулатура весьма упрощается и хвост является в виде придатка, состоящего из хвостовых позвонков, иногда весьма упрощенной мускулатуры и покровов.

7.1. Ротовая полость

Ротовая полость позвоночных спереди ограничена двумя губами: верхней и нижней, обычно рот является в виде простых кожистых неподвижных складок. У круглоротых рот окружен кольцевой складкой, имеющей форму и значение присоски.

Само развитие губ происходит у большинства позвоночных следующим образом: рот зародыша в известной стадии снизу ограничен мандибулярной дугой, а сверху двумя верхнечелюстными отростками той же дуги и непарным лобным отростком. Нижняя губа появляется как складка на наружном крае мандибулярной дуги, а верхняя — как складка на трех вышеназванных частях, которые при нормальном ходе развития соединяются вместе. Эпителий полости рта многослойный.

Ротовая полость *Ammocoetes* как и у бесчерепных, отделена от последующей части кишечника посредством кольцевой складки, или *velum*, исчезающей у взрослой миноги, но сохраняющейся у некоторых других круглоротых (*Bdellostoma donibeyi*). В ротовой полости помещаются зубы и туда же открываются многие железы, а в глотку сверху открываются задненосовые отверстия, а снизу — гортань и пищевод. В стенках ротовой полости и глотки залегают лимфоидные органы.

7.2. Зубы

Вполне сформированный зуб содержит те же составные части, как и плакоидная чешуя. Зубы могут рассматриваться как плакоидные чешуи, попавшие в ротовую полость при вворачивании для её образова-

ния эктодермы, и изменившая свою форму и функцию. Отметим, что плакоидные чешуи, или кожные зубы, являющиеся эктодермическими производными, сидят иногда в глуболежащих частях переднего отдела кишечника, уже выстланных энтодермой.

Теоретическое объяснение этого явления, на наш взгляд, надо искать в том, что у зародыша как из эктодермического зачатка ротовой полости, так и через жаберные щели врастает в ротовую полость эктодерма, и она-то дает, вероятно, материал для образования зубов и органов чувств в глуболежащих частях ротовой полости и глотки.

В зубе мы отличаем поверхностный слой — эмалевый (*substantia adamantina*), состоящий из призматических, вертикально к поверхности зуба стоящих волокон и покрытый тонким бесструктурным

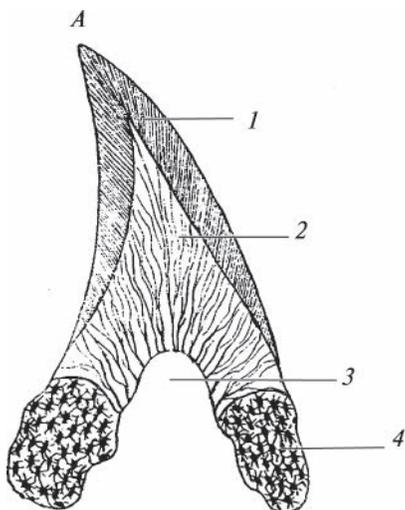


Рис. 60. Схема зуба рыбы в разрезе:

- 1 — эмаль; 2 — дентин; 3 — полость, в которой помещается мякоть зуба;
4 — цемент

слоем — зубной кутикулой (*cuticula dentis*) (рис. 60). За ним следует слой дентина (*substantia eburnea*), пронизанный ветвистыми канальцами, содержащими отростки, прилегающие к нему с внутренней стороны клеток. Основание зуба облечено слоем костной ткани — цементом (*substantia ossea*), соответствующим основной или базальной пластинке плакоидной чешуи. Внутри зуба находится его мякоть (*pulpa*), т. е. сосочек *corium*, на котором собственно зуб и формируется и который содержит сосуды и нервы. Часто под дентином находится еще слой так называемого вазодентина, т. е. дентина, содержащего каналы, в которых, как в Гаверсовых каналах кости, проходят кровеносные сосуды (рис. 61). Каналы эти по периферии переходят в канальцы дентина, а в основании зуба вазодентин может переходить в типичную костную ткань. Эмаль может быть развита очень слабо (только на вершине зуба), как у рыб и рептилий, или даже вовсе отсутствовать, что имеет место у некоторых рыб. Однако кутикула, покрывающая эмаль снаружи, первоначально все-таки закладывается, что указывает на возникновение таких зубов без эмали из зубов, снабженных первоначально эмалью.

Покрытая эмалью часть зуба носит название коронки, а глубоко сидящая часть зуба, когда она явственно обособлена и снабжена на вершине небольшим отверстием, ведущим в зубную полость, носит название корня. Развитие зубов представляет поразительное сходство с развитием плакоидных чешуй. У селажий на внутренней поверхности челюстей появляется плотное эпителиальное набухание, вдающееся в *corium* и именуемое зубной пластинкой. На нижней поверхности зубной пластинки в месте её соприкосновения с *corium* и происходит образование зубов. Из *corium* вдаются в зубную пластинку сосочки, вновь образующиеся в течение всей жизни животного в глуболежащей части зубной пластинки. Сосочки, а именно их периферические клетки, или одонтобласты, выделяют дентин, тогда как цилиндрические, прилежащие к сосочку клетки зубной пластинки на своей внутренней поверхности выделяют эмаль;

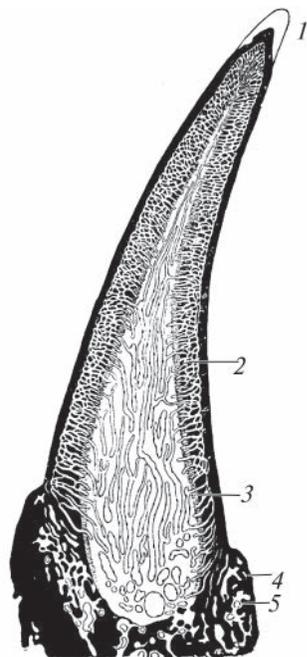


Рис. 61. Продольный разрез зуба костистой рыбы (*Merlucius vulgaris*):

- 1 — эмаль; 2 — вазодентин;
- 3 — одонтобласты; 4 — цемент;
- 5 — каналы, в которых видны многочисленные сосуды

за счет окружающей соединительной ткани образуется потом цемент, а сосочек *coriut* — дает зубную мякоть.

Постепенно формирующиеся зубы из-за условий роста зубной пластинки перемещаются кнаружи на край челюсти, где прорезываются и начинают функционировать, замещаясь по мере изнашивания новыми в течение всей жизни.

Иногда (у скатов) на наружной стороне челюсти зубы постепенно через промежуточные по форме образования переходят в кожные чешуи, обнаруживая, таким образом, свою истинную природу. За каждым функционирующим зубом селажий следует ряд его заместителей, лежащих на внутренней поверхности челюсти и находящихся в различной степени развития.

У других рыб, у которых почти все прилегающие к ротовой полости кости, а равно и жаберные дуги могут нести зубы. Развитие зубов происходит или тем же путем, что и образование плакоидных чешуй, т. е. без углубления в *corium* эктодермического зачатка, образующего эмаль, или такое углубление имеет место. При углублении и обособлении этого зачатка, или эмалевого органа (*organon adamantinum*), он отделяется от эпителия в виде плотного колпачка, прилегающего к соответствующему сосочку *coriut*. Процессы выделения эмали нижними цилиндрическими клетками органа, выделение дентина одонтобластами сосочка, а цемента — окружающей соединительной тканью и прорезывание зубов идут во всех случаях тем же путем, как и у селажий. Если происходит замещение зуба, то оно обыкновенно совершается посредством рядом с ним развивающегося другого. Таким образом, мы можем различать смену зубов многократную и совершающуюся в течение всей жизни, или *polyphyodontismus*, и смену, ограниченную лишь двумя поколениями зубов. Наконец, встречаются формы, у которых зубы вовсе не подвергаются смене, и, следовательно, у них осталось всего одно поколение зубов. Такое явление носит название *monophyodontismus*.

Обратимся к рассмотрению формы и числа зубов. Зубы большинства позвоночных, кроме млекопитающих, служат главным образом для схватывания добычи, имеют коническую форму и являются многочисленными. Можно думать, что такая форма зубов была первоначально приспособлена к водному образу жизни низших позвоночных, при котором обилие пищи, обусловленное многочисленностью водного населения, делало излишним раздробление и разжевывание пищи в целях наилучшего её использования. Что касается беззубых форм, то лишь по отношению к круглоротым может возникнуть вопрос, представляет ли беззубость явление первичное или вторичное, т. е. не приобрели они еще настоящих зубов или утеряли, но по отношению к прочим беззубым формам не может быть сомнения, что они утеряли зубы. У круглоротых рыб нет костных зубов, но имеются роговые зубы с мезодермическим сосочком внутри и эпидермическим слоем под роговым чехлом (рис. 62).

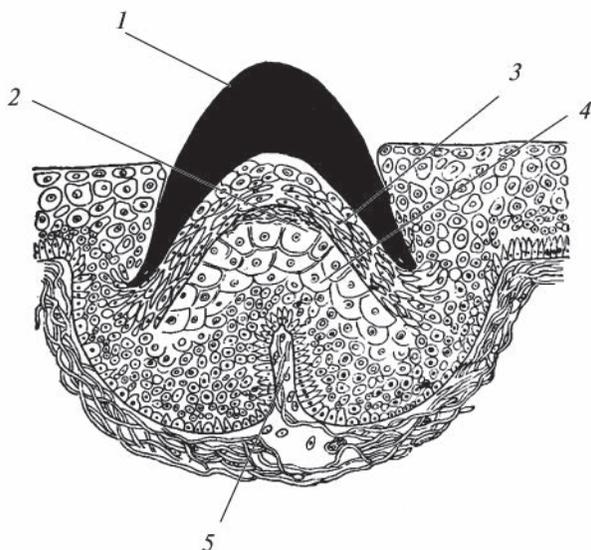


Рис. 62. Зуб морской миноги (*Petromyzon marinus*) в разрезе:

1 — роговой зуб; 2 — его заместитель; 3 — эпидермический слой сосочка 1-го зуба; 4 — такой же слой 2-го зуба; 5 — сосочек *corium*

Сравнение их с плакоидными чешуями остается сомнительным, но замещаются они вертикально под ними сидящими заместителями. Ротовая полость спереди образует у круглоротых широко открытое присоскообразное преддверие, или воронку. У *Petromyzontidae* такие зубы сидят как в ротовой воронке, так и на краях языка, лежащего в следующем отделе ротовой полости. У *Muxinidae* — имеется один зуб на верхней части ротовой воронки и два ряда зубов на языке.

Между селажиями у акул и скатов зубы сидят на челюстных хрящах (*palato-quadratum* и *mandibulare*) и каждый обладает безграничным рядом заместителей. Форма зубов различна: от ланцетовидных до напоминающих торцовую мостовую имеются все переходы. Нередко зубы мелко зазубрены по краям. Встречаются зубы с несколькими зубцами на вершине (*Heptanehus*, *Chlamidoselache*). Число зубов у *Holocephali* весьма небольшое. У химер в верхней челюсти по два, а в нижней по одному с каждой стороны. Уменьшение числа, однако, произошло не путем слияния отдельных зубов вместе, как можно было бы думать, ибо в истории развития зубов химеры не находим следов слияния. Смены зубов у *Holocephali* не происходит.

Зубы ганоидных и костистых рыб могут сидеть на многих костях: на *praetaxillare*, *maxillare*, *vomer*, *palatinum*, *pterygoideum*, *parasphenoideum*

в верхней части ротовой полости, и на *dentale* в нижней. У некоторых костистых имеются зубы на краях языка, т. е. на *basihyale*. Точно также зубы могут сидеть на верхнеглоточных и нижнеглоточных костях (*ossa pharyngea*) и даже на жаберных дужках. У некоторых костистых, как вьюновые (*Cobitidae*) и карповые (*Cyprinidae*), нет зубов в ротовой полости, но зато у них могут быть хорошо развитые глоточные зубы, а у осетровых между ганоидами зубы во рту имеются лишь в эмбриональном состоянии (рис. 63).

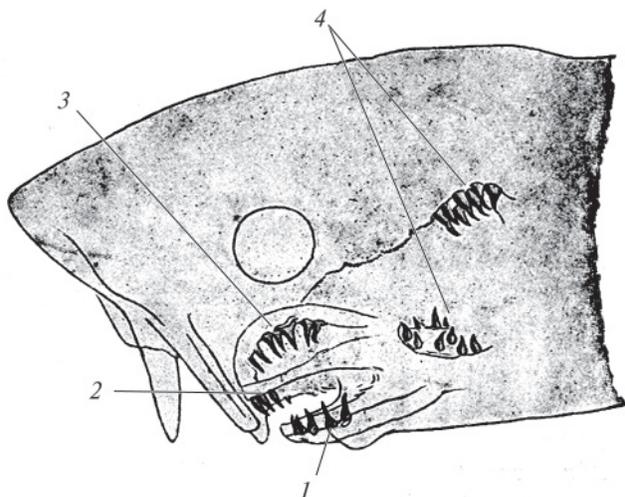


Рис. 63. Голова малька стерляди (*Acipenser ruthenus*):

1 — нижнечелюстные; 2 — верхнечелюстные; 3 — небные; 4 — глоточные зубы

Эмалевый слой часто бывает редуцирован.

Зубы ганоидных и костистых рыб могут сидеть в слизистой оболочке без всякого прикрепления к костям или могут быть прикреплены к костям подвижно связками, а еще чаще они прирастают к костям. У немногих форм (*Sparus*, *Anarrichas* и др.) имеются впереди зубы, иногда похожие на резцы млекопитающих и снабженные корнями, внедренными в челюстные кости. При смене такого зуба заместитель образуется хотя и внутри костного вещества, но не под спадающим зубом, а по соседству с ним, как это имеет место у многих ганоидов и костистых рыб вообще. Форма зубов рыб стоит в тесной связи с их функцией. Так как функция ротовых зубов преимущественно хватательная, то они являются, по большей части, конической или близкой к ней формы. Зубы, сидящие на ганоидной и жаберной дугах, часто служат для размельчения пищи и могут иметь форму цилиндрическую, а иногда плоскобугорчатую или саблевидную. Если сидящие на жаберных дугах зубы часты

и мелки (щетинообразная форма) и сидят косо, так что прикрывают собой промежутки между двумя соседними дугами, то они играют роль фильтровального аппарата, не допускающего пищевым частицам проходить в жаберные щели вместе с водой. Наконец, некоторым рыбам (*Searns* и ему родственной формы) свойственен, по-видимому, процесс слияния зубов, причем сливаются только цементные части как челюстных, так и глоточных зубов, а дентин и эмаль каждого зуба остаются обособленными. У этих форм заместители образуются тоже внутри костного вещества. Точно также костные пластинки, покрывающие челюсти скалозубовых (*Gymnodontes*), вероятно, образовались через слияние зубных зачатков. В большинстве случаев зубы ганоидов и костистых рыб замещаются зубами, развивающимися по соседству с прежним зубом, без характерного расположения заместителей рядами, как это мы видели у селахий. Внедрение же зачатков заместителей в кость может быть объяснено сильным разрастанием костного вещества, облекающего собой означенные зачатки. Однако у некоторых костистых рыб позади функционирующего зуба наблюдаются один или несколько заместителей в общей эпителиальной складке, или даже зубная пластинка, в которой сидят зубы одного и того же поколения. Так, у *Balistes* закладка и смена зубов весьма сходна с тем, что мы видим у селахий.

Зубы двоякодышащих рыб, в особенности *Ceratodus*, представляют явные следы слияния и закладываются в виде отдельных конических зубов. Само происхождение костей, несущих зубы, а именно, сошника, слитых с крыловидными нёбных костей и образующихся на нижней челюсти *splenia*, зависит от срастания основных частей зубов. Точно также образуются и существующий у одного *Ceratodus dentalia*, которые, однако, у взрослой формы зубов не несут, ибо первоначальные зачатки их исчезают. Таким образом, во рту образуется с каждой стороны одна пластинка нёбная, и другая — нижнечелюстная, на которой располагаются зубы, а равно имеется пара зубов на сошнике. Эмалевый слой не развит.

Смены зубов, по-видимому, не происходит, но во время спячки в сухое время года у *Protopterus* образуется роговой покров, предохраняющий зубы от чрезмерного высыхания. У *Ceratodus*, который в спячку не впадает, такого покрова не образуется.

7.3. Язык

На нижней поверхности ротовой полости позвоночных имеется непарный выступ, или язык, представляющий в первоначальном своем виде простую складку слизистой оболочки, подпираемую брюшными непарными частями висцерального скелета (*basihyale* и отчасти *basi-branchiqlia*). Вдающаяся в язык часть висцерального аппарата называется *os entoglossum* и у различных позвоночных может быть различного

морфологического значения в зависимости от того, какие части висцерального аппарата вошли в её состав. Язык рыб не имеет своей мускулатуры, а движется в зависимости от движения висцерального скелета, являясь скорее органом осязания. У круглоротых, у которых язык снабжен роговыми зубами, он играет роль поршня при сосательных движениях, а также служит для пробурывания покровов и даже стенки тела хозяина (у *Myxiniidae*), в которого они забираются. Настоящие зубы на краях языка имеют и некоторые костистые рыбы, например лососевые (*Salmonidae*) и др.

7.4. Железы ротовой полости

У рыб в ротовой полости железы отсутствуют, поскольку их выделения вымываются обильно поступающей в ротовую полость водой. Однако миноги, которые во время питания присасываются ртом, и вода при этом в рот не поступает, имеют пару открывающихся в ротовую полость мешковидных желез с хорошо развитым мышечным слоем. Похожий на жир секрет этих желез содержит фермент, переваривающий белки.

7.5. Жабры

Часть кишечника, следующая за ротовой полостью, у водных *Anamnia* приспособлена для водного дыхания и связывается с наружной средой попарно расположенными жаберными щелями, выраженными у позвоночных животных, дышащих воздухом, лишь в эмбриональном состоянии. Первое возникновение жаберного аппарата обозначается появлением в переднем отделе энтодермической части кишечника попарно расположенных полых выступов, или жаберных мешков. Эктодерма тоже образует на соответственных местах неглубокие щелевидные углубления, дно которых приходит в соприкосновение со слепыми концами энтодермических выступов, и путем прорыва образовавшейся двойной перегородки образуются жаберные щели, которые могут быть названы наружными, в отличие от тех отверстий, которыми жаберные мешки сообщаются с кишечником, или внутренних жаберных щелей. Такая закладка жаберных мешков имеет место у всех позвоночных, хотя у *Amniota* задняя пара щелей может не прорываться вовсе, а у человеческого зародыша, например, прорывается только одна передняя. Дальнейшая судьба жаберных мешков, однако, весьма различна у различных представителей позвоночных. У круглоротых на внутренней поверхности энтодермических мешков образуются складки — жаберные лепестки.

У круглоротых эти лепестки — эктодермического происхождения. У селажий происхождение лепестков иное. На каждой жаберной дужке,

разделяющей соседние жаберные щели, появляется по эктодермической складке. Складки эти, удлиняясь, увеличивают глубину первичных мешков и могут быть сравнены с оперкулярной складкой, появляющейся на гиоидной дуге высших рыб. У молодых экземпляров древнейшей из современных акул *Chlamydoselache anguineus* эти складки остаются свободными и между собой не срастаются (рис. 64), но у селахий они срастаются между собой своими верхними и нижними краями, и таким образом формируется наружный участок каждого жаберного мешка, на передней и задней стенке которого появляются в виде складок жаберные лепестки. Так как оперкулярные складки образуются разрастанием наружной поверхности зародыша, высланной эктодермой, то образованные ими стенки жаберных мешков селахий, а следовательно, и возникшие на этих стенках жаберные лепестки считают эктодермическими производными, а не энтодермическими, как принимали это до сих пор.

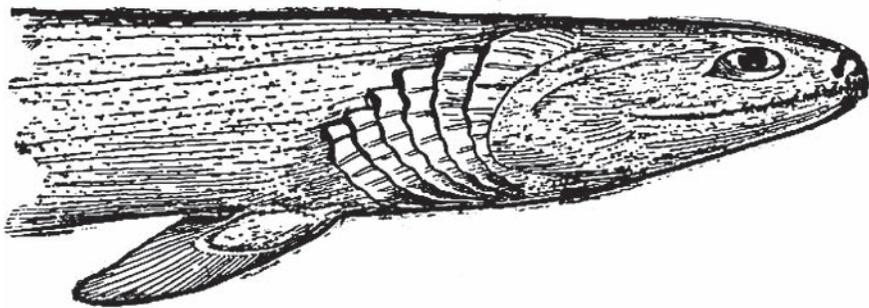


Рис. 64. Передняя часть тела *Chlamydoselache anguineus*

Передняя пара жаберных мешков, лежащая между гиоидной и мандибулярной дугами, образует пару каналов, соединяющих ротовую полость с наружной средой и носящих название брызгалец (*spiraculum*). Развивающаяся в этой щели нефункционирующая жабра называется ложной или спиракулярной. Хрящевые лучи, сидящие на дугах селахий и подпирающие стенки мешков, подпирают в сущности такие же оперкулярные складки, как и *radii hranchiostegi*, сидящие на гиоидной дуге. У всех вышестоящих форм оперкулярная складка развивается только на гиоидной дуге и превращается в постоянную или провизорную жаберную, иначе оперкулярную крышку (рис. 65, В).

У высших рыб жаберные мешки обычно укороченные, так что говорить о мешках, а равно внутренних и наружных жаберных щелях невозможно, а можно говорить только о разделенных дужками и прикрытых оперкулярной крышкой жаберных щелях вообще.

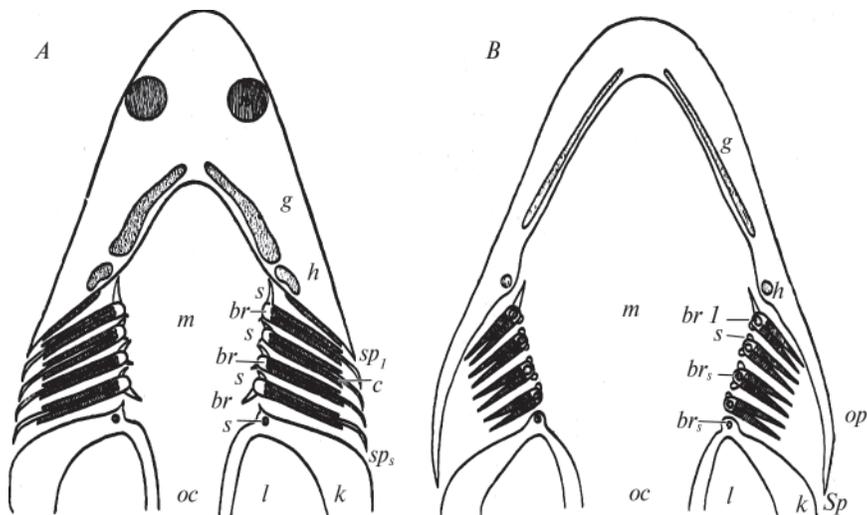


Рис. 65. Схематические горизонтальные разрезы через голову:

A — акулы; *B* — костистой рыбы; *br 1, br 3, br 5* — первая, третья и пятая жаберные дуги; *c* — перегородка между жаберными мешками; *g* — верхняя челюсть; *h* — гиоидная дуга; *k* — стенка тела; *l* — полость тела; *m* — ротовая полость; *n* — носовые ямки; *oc* — пищевод; *op* — жаберная крышка; *s* — отростки на внутреннем крае жаберных дуг, образующие цедилку; *Sp* — оперкулярная щель; *sp1—sp5* — первая—пятая жаберная щель

Жаберные лепестки образуются как у рыб, так и у амфибий эктодермической частью жаберных щелей, что ясно видно, например, у осетровых (*Acipenser*), у которых лепестки возникают ранее, чем образовался прорыв перегородки, разделяющий экто- и энтодермическую часть жаберного мешка. Эктодермические части жаберных лепестков возникают и у костистых рыб.

Жаберные лепестки могут в измененной и весьма разнообразной форме выдаваться из жаберных щелей или даже сидеть на наружной поверхности животного, иногда даже в некотором отдалении от щелей, и тогда получают название наружных жабр, являющихся то постоянными, то провизорными органами. У круглоротых жаберных мешков чаще всего семь пар, но у *Ammocoetes* на внутренней стороне кишечника, позади *velum*, имеется с каждой стороны покрытая мерцательным эпителием бороздка, которую считали рудиментом передней пары мешков, недоразвивающихся вовсе или появляющихся лишь провизорно (у *Vdeliostoma*). Они соответствуют брызгальцам других рыб, поэтому для круглоротых может быть восемь пар жаберных мешков. Это же число находим у *Heptanchus*, одной из древнейших акул, имеющей, кроме

брызгальца, семь пар жаберных щелей и им соответствующих мешков, но у *Chlamidoselache* и *Hexanchus*, из которых первая является еще более древней формой, жаберных щелей имеется шесть, а у прочих акул и рыб вообще пять или еще менее. У *Amniota* залагается пять пар (*Reptilia*) или четыре пары (*Aves*, *Mammalia*) жаберных мешков.

Однако отметим, что у одного из представителей *Myxiniidae*, а именно у *Bdeliostoma*, число жаберных щелей и мешков у различных видов достигает 10–12 и даже 14 пар. Отметим также, что у ланцетника первые 14 пар жаберных щелей закладываются метамерно, а после этого бывает перерыв или пауза в развитии жаберных щелей, число которых потом чрезвычайно возрастает и их расположение теряет метамерный характер. На основании этих соображений можно думать, что первоначальное расположение у хордовых жаберных щелей, а следовательно, и дужек, было строго метамерным, т. е. бранхиомерия совпадала с метамерией.

Весьма вероятно, что ближайшие предки позвоночных имели сначала 14 пар метамерно расположенных мешков и щелей, но потом их число постепенно уменьшалось, и вследствие некоторого смещения терялось строгое соответствие их с метамерами тела. Заметим, что у кишечно-жаберных, считаемых многими предками хордовых, многочисленные жаберные щели лежат на протяжении передней части лишь одного заднего сегмента тела, так что с этой точки зрения метамерное расположение, свойственное зародышу ланцетника с 14 парами щелей — позднейшее явление. Надо думать, что оно вызвано распадом заднего сегмента у подобного кишечно-жаберным предка хордовых на метамеры и принадлежностью каждой пары щелей и мешков к определенной метамере. Предположение это не представляется невероятным уже потому, что метамерия, вероятно, возникла из простой повторности органов, начавшейся, может быть, с гонад и постепенно распространившейся на другие системы органов и принявшей при этом закономерный характер.

У тех же кишечно-жаберных была найдена позади жаберного отдела своеобразная форма сообщения полости кишечника с наружной средой в виде двух рядов попарно расположенных пор. Встречаются формы и с одним рядом пор, но это результат редукции. Стенка кишечника подходит к наружной стенке тела и срастается с ней. В этом месте образуется пора. Тогда же было высказано предположение, что мы имеем дело с простейшей формой жаберных щелей. Первоначально весь кишечник мог играть роль дыхательного аппарата, как он служит для воздушного дыхания у некоторых рыб и теперь. Потом дыхательная функция сосредоточилась в передней части кишечника, где вновь притекающая вода богаче кислородом, а для увеличения поверхности этой части могли возникнуть кольцевые или даже боковые складки стенок кишечника. Затем произошло прирастание этих складок к покровам, и в месте срастания образовались поры. Удаление воды через поры важно было потому, что

оно избавляло кишечник от постоянного промывания водой и разжижения пищи и пищеварительных соков.

Дальнейшее осложнение в виде увеличения дыхательной поверхности привело к образованию жаберных лепестков. Лепестки у древнейших позвоночных были энтодермическими, какими они являются у круглоротых, но у прочих позвоночных они заменялись эктодермическими, причем и здесь, возможно, имели место явления меторизиса. Отметим еще одну особенность в строении жаберных мешков кишечножаберных, а именно в каждый жаберный мешок свешивается со спинной стороны складка его верхней стенки, или жаберный клапан. Если припомним, что у ланцетника разделение первичных жаберных щелей на вторичные происходит тоже через образование складки, спускающейся со спинной стороны жаберной щели, то станет ясно, что строение жаберных мешков кишечно-жаберных похоже на развитие жаберных щелей бесчерепных. Если бы нижний конец жаберного клапана кишечно-жаберных прирос к нижней стенке жаберного мешка, то произошло бы разделение каждого жаберного мешка на два. У кишечно-жаберных наблюдается и опорный жаберный скелет, отчасти напоминающий по форме скелет бесчерепных, в то время как у последних этот скелет состоит из модифицированной соединительной ткани, представляющей кутикулярное образование, или точнее утолщение основной перепонки, подстилающей эпителий кишечника. В небольшой складке покровов, находящейся на заднем крае воротника кишечно-жаберных с каждой стороны и следующей, лежащей впереди жаберного отдела, некоторые видят гомолог оперкулярной складки позвоночных. Между *Fterobranchia* у *Cephalodiscas* мы находим всего лишь одну пару жаберных щелей.

Жаберный аппарат в его наиболее первичной форме находим у круглоротых *Ammocoetes* (рис. 66) и отчасти у *Bdellostoma*.

В том и другом случае жаберные мешки открываются одним отверстием наружу, а другим — внутрь, причем у *Ammocoetes* их семь пар, у *Bdellostoma* — шесть или семь пар, но у *B. bischoffi* и *stouti* 12—12, а у *B. polytrema* доходит даже до 14.

У *Bdellostoma*, как и у *Muxine*, имеющей тоже шесть или, реже, семь пар жаберных мешков, они изменены в том отношении, что в то время как у *Ammocoetes* мешки тянутся от внутреннего отверстия до наружного, у *Bdellostoma* и *Muxine* каждый образует расширение, от которого мешок кнаружи продолжается в виде узкого и довольно длинного канала, идущего вплоть до наружного отверстия. У *Muxine* модификация жаберного аппарата идет еще далее, а именно наружные части всех каналов сливаются с каждой стороны в один общий, открывающийся наружу посредством отодвинутого назад отверстия. Как у *Muxine*, так и у *Bdellostoma* позади задней пары мешков, но только с левой стороны, замечается еще не имеющий соответствующей пары рудиментарный жаберный мешок. Он на всем своем протяжении имеет форму простого канала с гладкими

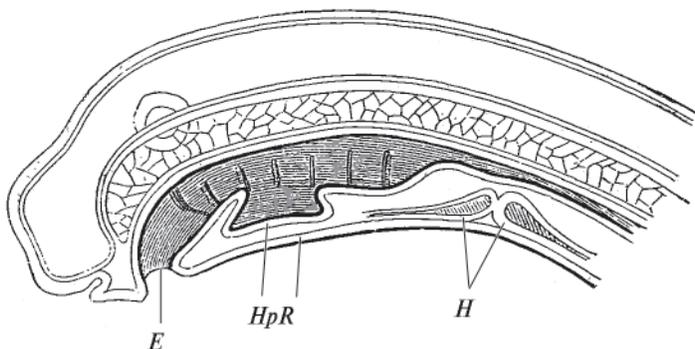


Рис. 66. Продольный разрез через голову пескоройки:

E — вход в ротовую полость, продырявленную семью жаберными щелями;
HpR — поджаберная бороздка; *H* — сердце

стенками, который соединяет полость кишечника с наружной средой, и носит название кожно-жаберного протока (*ductus oesophago-cutaneus*).

У взрослой миноги (*Petromyzon*) изменение жаберного аппарата идет в другом направлении, а именно — наружные отверстия мешков сохраняют свои первоначальные отношения. Во время превращения передняя, или жаберная, часть кишечника *Ammocoetes* отшнуровывается от задней, или зажаберной, а задняя разрастается вперед поверх этого участка и вновь открывается своим передним концом в прежний кишечник впереди жаберного аппарата. Эта вновь образовавшаяся через разрастание зажаберного отдела часть и служит для проведения пищи, тогда как жаберный отдел *Ammocoetes* является в виде лежащего под ней слепого сзади канала, принимающего внутренние отверстия жаберных мешков и сообщающегося с новообразовавшимся пищеводом на своем переднем конце. Эта часть, носящая название жаберного или дыхательного протока (*ductus branchialis s. pneumotions*), служит исключительно для проведения воды к жаберным мешкам. Число мешков у миноги такое же, как и у *Ammocoetes*.

Внутри стенок жаберных мешков имеются продольные (по отношению к длинной оси мешка) складки, или жаберные лепестки. У миног одни из них тянутся от внутреннего отверстия мешка к его верхней стенке, другие — от наружного к его нижней стенке, есть и такие, которые тянутся от внутреннего отверстия до наружного. У *Myxiniidae* лепестки развиты только в области мешковидного расширения. При акте дыхания у миноги, когда она присасывается своим ртом, вода входит в жаберные мешки и выходит из них через наружные жаберные отверстия и только при свободном рте может идти через него. У *Myxiniidae* вода входит через носовое отверстие и гипофизарный

канал, открывающийся у них нижним концом в кишечник. Для накачивания воды в жаберные мешки служит хорошо развитая мускулатура жаберной области, которая при эластичности жаберной коробки вызывает своими сокращениями дыхательные движения.

Жаберный аппарат селхий представляет собой несколько пар жаберных мешков, но отчасти иного морфологического значения, чем мешки круглоротых. Мешки эти открываются всегда внутренними отверстиями в кишечник, а наружные отверстия могут лежать непосредственно снаружи (акулы и скаты) или под оперкулярной крышкой (*Holocephali*). У акул эти отверстия, имеющие форму поперечных щелей, лежат на боках тела, а у скатов, благодаря срастанию передних плавников с боковой поверхностью головы, сдвинуты на нижнюю её сторону (рис. 67, A).

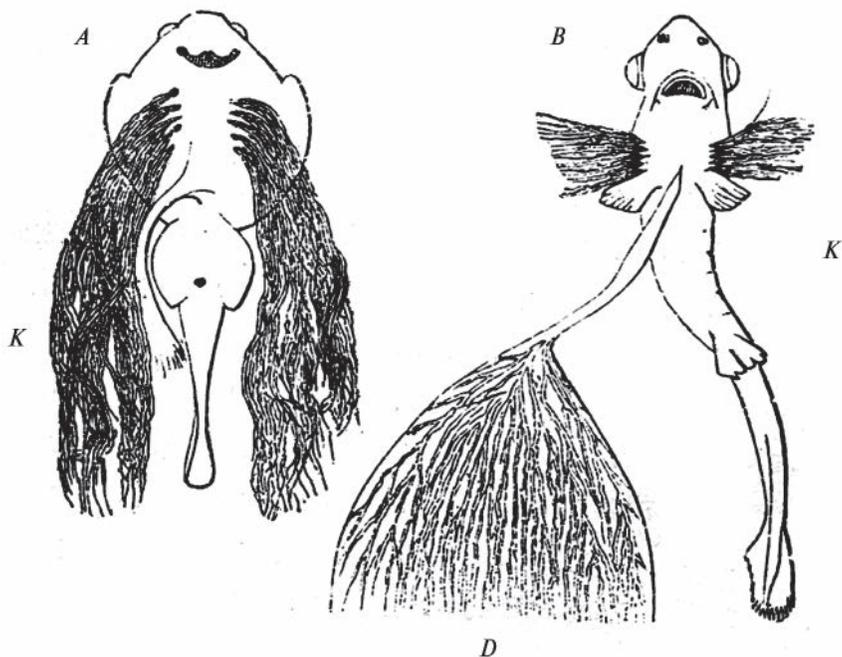


Рис. 67. Зародыш ската (A) и акулы (B) с наружными жабрами — K;
D — желточный мешок (не нарисован полностью, а на рис. A не изображен)

У *Chlamidoselache* имеется на гиоидной дуге оперкулярная складка, которая прикрывает первую жаберную щель и, сливаясь на брюшной поверхности с такой же складкой противоположной стороны, образует подобие воротника. У *Holocephali* имеется настоящая прикрывающая жаберные щели оперкулярная крышка, поддерживаемая хрящевыми

лучами гиоидной дуги. У акул и скатов подобные лучи находятся и на других дужках и подпирают стенки жаберных мешков. Находящаяся под жаберной крышкой у *Holocephali* оперкулярная полость открывается наружу щелевидным отверстием, или оперкулярной щелью.

Число жаберных мешков у акул и скатов пять пар, у *Hexanchus* и *Chlamidoselache* шесть, у *Heptanchus* семь, а у *Holocephali* всего четыре. На передней и задней стенке каждого мешка сидят продольные по отношению к длинной оси мешка складки — жаберные лепестки. Передняя пара мешков, лежащая между мандибулярной и гиоидной дугой, превращается в канал, открывающийся на спинной поверхности головы, или брызгальце (*spiraculum*), причем на его передней образующей выступы стенке имеются жаберные лепестки, но уже более не функционируют в качестве органа дыхания и образуют ложную или спиракулярную жабру. Внутри брызгальца имеется клапан, подпираемый особым хрящём, о котором мы уже упоминали ранее. У некоторых акул (например, *Carcharias*, *Lamna*) и у *Holocephali* брызгальце отсутствует во взрослом состоянии. Вообще же брызгальце служит при дыхании (как и ротовое отверстие) для введения воды в жаберную часть кишечника, причем клапан совершает ритмические движения, а выходит вода через жаберные щели, иногда — через ротовое отверстие. У акул при вхождении воды открывается рот и внутренние жаберные отверстия, тогда как наружные щели, через которые вода входит в мешки, остаются закрытыми, и при выходе воды закрывается рот и внутренние жаберные отверстия, а открываются наружные жаберные щели, через которые вода выходит из мешков. Зародыши акул и скатов имеют длинные ветвистые нити, торчащие из жаберных отверстий и из брызгальца наружу и отходящие от жаберных лепестков (рис. 67). Эти придатки и образуют провизорные наружные жабры, служащие, вероятно, для дыхания еще во время пребывания зародыша в яйцевой скорлупе.

Особенностью жаберного аппарата ганоидных и костистых рыб является постоянное присутствие прикрывающей все жаберные щели оперкулярной крышки. Она содержит в основной части особые окостенения, а в краевой части оторочена оперкулярной перепонкой (*membrana branchiostegalis*), в основании которой и залегают лучи гиоидной дуги (*radii branchiosteyi*). Для этих рыб характерно низведение жаберных мешков на степень широких просветов между узкими жаберными дужками.

Это последнее обстоятельство легко объясняется, если допустить, что перегородка между двумя соседними мешками селакхий настолько укоротила свою длинную ось (лежащую поперечно по отношению к продольной оси животного), что лепестки стали выдаваться наружу. Некоторое укорочение этой перегородки замечается уже у химер, так что у них концы жаберных лепестков выдаются из жаберной щели. Еще большее и притом постепенное укорочение наблюдается у ганоидов и костистых. У последних перегородка низводится до степени небольшого гребня

на наружной стороне жаберной дужки, а прежние продольные складки сидят на той же стороне дужки в виде двурядно расположенных и свободных на большей части своего протяжения треугольных лепестков.

Таким образом, из этих двух рядов передний принадлежит передней жаберной щели, задний — задней жаберной щели. На внутренней поверхности оперкулярной крышки у некоторых ганоидов (*Acipenser* и *Lepidosteus*) имеется ряд лепестков, или оперкулярная жабра, соответствующая лепесткам передней стенки переднего жаберного мешка селалхий. У костистых на её месте имеется рудимент ложной или оперкулярной жабры. Брызгальце удерживается у некоторых ганоидов (*Acipenser*, *Polyodon*, *Polypterus*), и его наружное отверстие лежит впереди оперкулярной крышки, а у осетровых (*Acipenser*) сохраняется в брызгальце и ложная жабра.

У других ганоидов и всех костистых исчезает брызгальце, но считают, что лежащая в нем ложная жабра не исчезает, а только смещается на внутреннюю поверхность оперкулярной крышки. Действительно, у *Lepidosteus* там лежат две группы лепестков: нижняя, представляющая собой оперкулярную жабру, и более глубоко лежащая, может быть, представляющая собой ложную жабру. У прочих ганоидов, лишенных брызгальца, имеется оперкулярная жабра, тогда как у костистых сохраняется на обращенной внутрь поверхности *hyomandibulare* ложная жабра. Иногда (*Esox*, *Gadus*) она может смещаться к основанию черепа и даже терять характер жабры, превращаясь в лопастное скопление богатой сосудами ткани. Каждый жаберный лепесток получает от лежащей с наружной стороны дужки жаберной артерии приносящую ветвь. Эта ветвь сначала идет по тому краю лепестка, которым он обращен к лепестку соседнего ряда той же дужки, давая веточки в толщу лепестка, а затем, обогнув вершину лепестка, возвращается к его основанию по противоположному краю лепестка в виде уносящего сосуда, принимая в себя веточки, несущие окисленную кровь, и впадает в жаберную вену, лежащую с внутренней стороны дужки.

Некоторые исследователи утверждают, что в толще лепестков кровь идет не по капиллярам, а по межклеточным пространствам, так что кровеносные сосуды в жабрах оказываются незамкнутыми. Каждый жаберный лепесток, имеющий форму пластинки, одет однослойным эпителием, и узкое пространство между базальными перепонками этого эпителия пронизано особыми столбчатыми клетками, соединяющими обе широкие поверхности пластинки. Между этими клетками, представляющими вероятно, видоизменение эндотелия капилляров, и циркулирует кровь. У пучкожаберных (*Lophobranchii*) жаберные лепестки малочисленны и расположены не равномерно, а пучками (рис. 68, А).

Число жаберных щелей у ганоидов и костистых пять пар и они разделены четырьмя несущими по два ряда лепестков дужками. С внутренней стороны по бокам жаберных дуг у многих рыб имеются сосочки, или

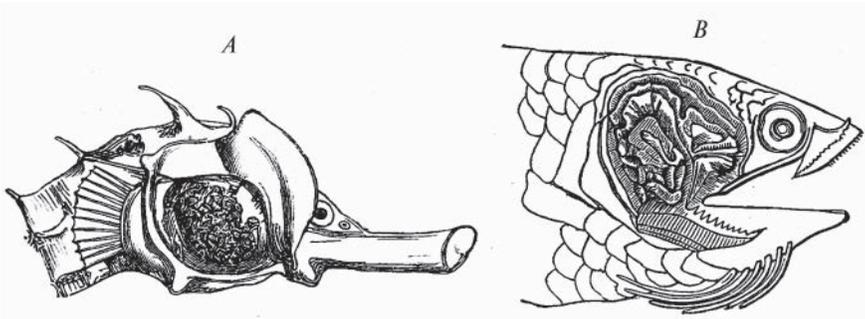


Рис. 68. Голова морского конька (*Hippocampus abdominalis*) с удаленной жаберной крышкой (А) и вскрытая жаберная полость *Anabas scandens* (В)

жаберные тычинки, иногда поддерживаемый костными выростами дуг и препятствующие проникновению пищевых частиц в жабры. Эту же функцию иногда несут и глоточные зубы.

Дуги, снабженные лепестками, часто редуцируются, причем и жаберные щели иногда уменьшаются в размерах или затягиваются вовсе. Так, часто задняя дуга несет только один ряд (*Polypterus* и многие костистые) или даже вовсе не несет лепестков, а только три дуги снабжены ими (*Lophius*, *Diodon*, *Tetrodon* и др.). У *Maithe* остаются лепестки только на 1-й, 2-й и один ряд на 3-й дуге, а у *Amphipnous cuchia* лепестки имеются лишь на второй дуге. Обе последние формы принадлежат к числу рыб, обладающих способностью дышать вне воды.

Malthe имеет очень узкую оперкулярную щель и громадную оперкулярную полость, могущую служить для сохранения воды при оставлении рыбой водоемов. Вообще многие рыбы, способные оставлять водоемы или живущие в иле, имеют в жаберном аппарате приспособления для воздушного дыхания, причем весьма вероятно, что задерживаемая в различно устроенных аппаратах вода служит лишь для смачивания дыхательной поверхности, а само дыхание совершается за счет кислорода воздуха.

У *Ophiocephalus* и *Periophthalmus* впереди передней жаберной дуги имеется с каждой стороны по углублению, эпителий которого содержит, как и в глотке безлегочных амфибий, слепые разветвления капилляров. Вообще эта форма ветвления капилляров весьма часто встречается в придаточных жаберных органах рыб (а у *Periophthalmus* в ротовой и жаберной полостях), причем в конечных разветвлениях нет эндотелия, и кровь течет, как и в жаберных лепестках, по межклеточным лакунам с характерными столбчатыми клетками. Этот придаточный орган, функционирующий, вероятно, когда эти рыбы оставляют воду, получает венозную кровь от жаберных артерий двух первых дуг, а отдает кровь в венозную систему.

У некоторых сомовых (*Siluridae*) на верхних отделах 2-й и 4-й дужек сидят ветвистые придатки, помещающиеся в мешковидном углублении слизистой оболочки оперкулярной полости, вход в которую лежит между 2-й и 3-й дугами (рис. 69), и тоже получают венозную кровь от жаберных артерий этих дуг.

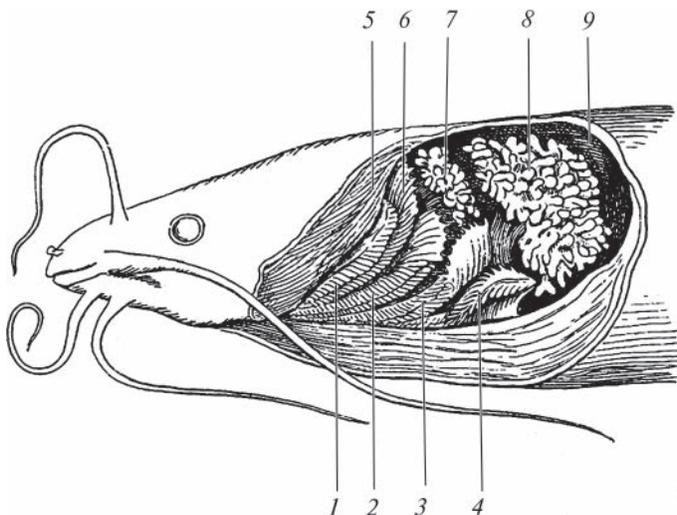


Рис. 69. Добавочные жаберные органы *Clarias*:

1—4 — четыре жаберные дужки; 5 — отрезанная жаберная крышка; 6 — жаберные лепестки; 7 — передний придаточный орган; 8 — задний орган; 9 — расширение жаберной полости

У *Saccobranchus* удлиненный мускулистый мешок тянется от жаберной полости далеко назад над ребрами, заходя в хвост. У *Amphipnous*, при весьма малых жаберных щелях, между подъязычной и первой жаберной дугой открывается богатый сосудами мешок, тянущийся до плечевого пояса. Мешок *Amphipnous*, как и мешок *Saccobranchus*, получает венозную кровь из жаберных артерий, и отдает ее аорте.

У сельдевых (*Clupeidae*) стенка кишечника на уровне последней жаберной щели образует с внутренней стороны жаберной дужки слепой выступ, иногда спирально завитой и поддерживаемый хрящевой трубкой. В этот выступ продолжается в виде полоски слизистая оболочка внутренней стороны жаберной дужки. У *Lutodeira* она несет в начале два ряда, а далее вглубь один ряд лепестковидных придатков, представляющих, вероятно, видоизменение жаберных лепестков.

У других сельдевых лепестковидные придатки отсутствуют, но все же стенка спирального завитка богата сосудами. Кровь в этот жаберный

орган поступает от приносящего сосуда (жаберной артерии) четвертой дуги, а следовательно, венозная.

Некоторые африканские рыбы семейства *Characinidae* (*Citharinus*) имеют канал, открывающийся над последней жаберной дужкой и представляющий видоизменение верхней части последней жаберной щели. Канал пронизан порами, ведущими в дихотомически ветвящиеся полые отростки, которые снабжены сильно развитой мускулатурой и в стенках которых залегают хрящевые кольца.

У других представителей (травоядных) семейства *Characinidae*, а также у *Scarus* этот мешок играет роль защечного. Захваченная и оторванная челюстными зубами пища задерживается в этих мешках, а потом перетирается глоточными зубами.

Наконец рыбы, прежде соединявшиеся в одно семейство под общим именем лабиринтовых (семейство *Labyrinthici*), на деле же принадлежащие к разным подотрядам, имеют так называемый лабиринтовый аппарат, состоящий в своем развитом виде (например, у *Anabas*, *Trichogaster*, *Osphromenus*) из ячеистой части, или лабиринта, лежащего в верхнем отделе оперкулярной полости, и сумки, которая образована стенкой этой полости и в которой помещается лабиринт. Последний имеет костную опору, образованную видоизменением первой пары жаберных дужек, а именно разрастанием третьего от верхнего конца членика, т. е. её *keratobranchialia*. Костная опора является у этих форм в виде ячеистой массы и покрыта слизистой оболочкой, богатой сосудами, образующими чудесную сеть (*rete mirabile*). В сосуды чудесной сети поступает венозная кровь от артерий первой жаберной дуги, хотя по другим сведениям они получают кровь артериальную от уносящего сосуда этой дуги. У других представителей лабиринт слабо развит, но зато разрастается сумка, иногда заходящая довольно далеко назад, изобилующая чудесными сетями и даже снабженная сосочками на внутренней поверхности, как это имеет место у макропод (*Polyacanthus*). В этих случаях воздушное дыхание совершается, вероятно, при помощи сумки. Можно считать доказанным, что так называемые лабиринтовые рыбы дышат кислородом воздуха, перидически его заглатывая, почему могут жить даже в воде, из которой кислород удален кипячением. Жаберное дыхание у них слабо развито. В связи с этими особенностями у лабиринтовых рыб замечаются значительные отклонения в расположении кровеносных сосудов жаберной области.

Наружные жабры у ганоидов наблюдались у молодых *Crossopterygii* (*Polypterus* и *Calamoichthys*), у которых жаберная крышка вытянута в утончающийся назад придаток, в молодом состоянии подпертый членистым хрящевым образованием, обособляющийся от гиоидной дуги и несущий верхний и нижний ряд нитевидных с боковыми отростками лепестков, так что в общем расположение отдельных частей жабры приближается к перистому. Костистые рыбы *Gymnarchus* и *Heterotis* имеют в молодости нитевидные жабры, напоминающие таковые у зародыша селакхий.

Дыхание высших рыб совершается, главным образом, благодаря движению оперкулярных крышек и *radii branchiostegi*, причем играют роль перепонка, оторачивающая *radii* и называемая бранхиостегальной или оперкулярной перепонкой, и клапанообразная оторочка верхней и нижней челюсти, или верхне- и нижнечелюстные клапаны. Оперкулярная крышка и бранхиостегальная перепонка при дыхании находятся в постоянном движении, то приближаясь к жаберным дугам и уменьшая объем оперкулярной полости, то удаляясь от дуг и увеличивая её объём. При расширении этой полости вода, устремляющаяся извне под крышку, прижимает бранхиостегальную перепонку к поверхности тела и закрывает оперкулярную щель, а ток, устремляющийся в ротовую полость, наоборот, растворяет оба клапана и наполняет ее. Таким образом происходит вдыхание воды через рот. При уменьшении объема оперкулярной полости вода, находящаяся в ней, отстраняет бранхиостегальную перепонку и выходит через раскрывшуюся оперкулярную щель наружу, а вода, находящаяся в ротовой полости, устремляясь к выходу изо рта, захлопывает оба клапана и не может выйти обратно. Таким образом происходит акт выдыхания воды через оперкулярные щели. Увеличению и уменьшению объема жаберной полости содействует поднятие и опускание дна ротовой полости.

Значение всех этих движений далеко не одинаково у различных рыб. У всех пелагических видов и хороших пловцов, которые проводят большую часть жизни в движении, во время которого всегда возникает встречный ток воды, направляющийся от конца морды к жабрам, значение движения бранхиостегальной перепонки ничтожно. Но у рыб, держащихся около дна или даже ползающих по дну, и вообще у плохих пловцов эти движения получают громадное значение, и вызываемый ими ток воды содействует поступательному движению рыбы. Наконец, у некоторых своеобразных представителей, таких как *Muraena*, *Syngnathus*, все *Sclerodermi*, бранхиостегальный аппарат вообще отсутствует.

Жаберный аппарат двоякодышащих рыб представлен жаберными щелями, прикрытыми оперкулярной крышкой с небольшим окостенением внутри и с рудиментарной оперкулярной жаброй на её внутренней поверхности. Часть жаберных щелей может подвергаться редукции. У *Ceratodus* пять жаберных щелей, и первые четыре дуги несут по два ряда лепестков, а задняя — пятая — лишена их вовсе. Большая часть лепестков сидит на имеющейся с наружной стороны дуги рудиментарной перегородке и только небольшая часть выдается за её край своими свободными концами. У *Protopterus* передняя жаберная щель очень мала, а у *Lepidosiren* она вовсе облитерируется. У последнего исчезает последняя (шестая) дуга и последняя жаберная щель, так что число жаберных щелей низводится до четырех пар. У *Protopterus* на четвертой и пятой дугах по два ряда лепестков, а на шестой один. Брызгальце наблюдается только у зародышей. У молодых *Lepidosiren* и *Protopterus* имеется позади

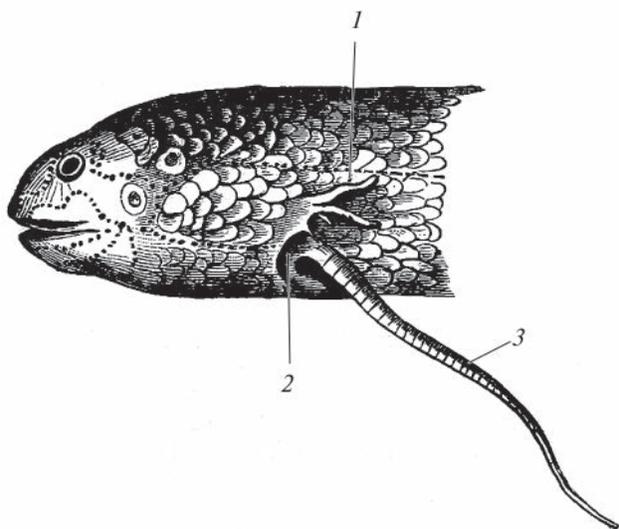


Рис. 70. Голова *Protopterus*:

1 — наружная жабра; 2 — оперкулярная щель; 3 — передняя конечность

оперкулярной крышки четыре наружные жабры в виде пластинчатых придатков с боковыми веточками. У *Protopterus* из этих жабр атрофируется только передняя, а три задних остаются на всю жизнь в виде ничтожных придатков и ложатся одна над другой, сдвигаясь к области плечевого пояса (рис. 70). У *Lepidosiren* наружные жабры совершенно атрофируются, а у *Ceratodus* они не появляются вовсе.

7.6. Воздухоносные придатки кишечника. Плавательный пузырь и легкие

У большинства рыб имеется полый выступ эктодермической части кишечного канала. Этот выступ связан с каналом узким проходом (*ductus pneumaticus*) (рис. 71). Он является совершенно замкнутым и заполнен газом. Этот орган и представляет собой плавательный пузырь. Рыбы с *ductus pneumaticus* получили название *Physostomi*, т. е. открытопузырных, а с замкнутым пузырем — *Physoclisti*, т. е. закрытопузырных, но при этом все закрытопузырные в эмбриональном состоянии являются открытопузырными, ибо плавательный пузырь возникает в виде полого выступа кишечника или в виде складки кишечной станки. Плавательный пузырь лежит на спинной стороне животного, непосредственно под почками и позвоночником, нередко прирастая к ребрам и позвонкам.

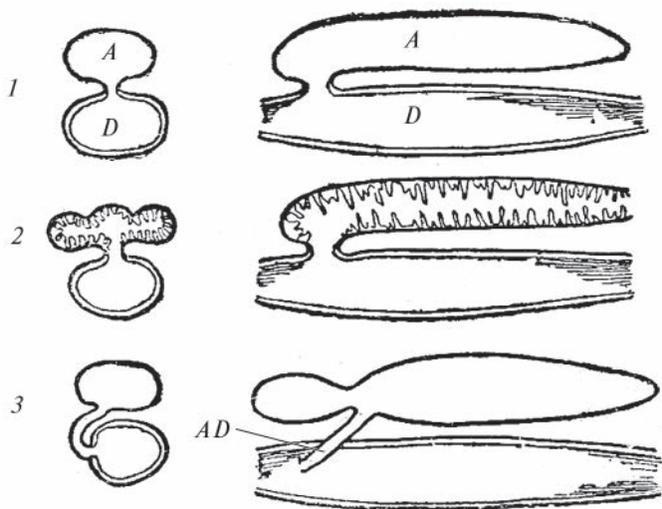


Рис. 71. Схема отношения плавательного пузыря к кишечнику.
Слева — в поперечном разрезе, справа — в профиле:

1 — у осетровых и *Physostomi*; 2 — у *Lepidosteus* и *Amia*; 3 — у *Erythrinus*;
A — плавательный пузырь; D — кишечник; AD — *ductus pneumaticus*

Иногда позади он дает один или чаще пару отростков в хвостовую часть (постцеломические отростки) и иногда пару или один, но разделяющийся на две ветви, вперед (прецеломические отростки), и эти последние служат для связи пузыря со слуховым аппаратом. Снизу пузырь прикрыт слоем перитонеальной выстилки полости тела. Стенка плавательного пузыря состоит из внутреннего эпителиального слоя (у громадного большинства из плоских клеток, у *Esox* из цилиндрических, а у *Acipenser* и *Polypterus* с мерцательными ресничками) и слоя соединительной ткани, часто со значительным количеством эластических волокон, а иногда с хрящевыми образованиями (*Clupeidae*) и даже с решетчатыми окостенениями (*Cobitis* и др.). В соединительно-тканном слое у большинства имеются гладкие мышечные волокна, а у некоторых костистых рыб (*Trigla*, *Dactylopterus*, *Zeus*) развит еще и поверхностный слой поперечнополосатой мускулатуры. Иннервируется плавательный пузырь ветвями блуждающего нерва.

Строение внутреннего эпителиального покрова плавательного пузыря представляет значительные особенности. У многих рыб имеются на внутренней поверхности пузыря так называемые красные тела. Это комплексы особых клеток, окруженные сложной чудесной сосудистой сетью (*rete mirabile*) и представляющие собой газовыделительные

железы. Они лежат преимущественно по всей брюшной поверхности пузыря, или собраны группами, или сконцентрированы в одном участке. В некоторых случаях наблюдалось разрушение красных кровяных клеток в капиллярах этих желез, вероятно, под влиянием специфического яда, выделяемого клетками железы. При разрушении красных клеток их кислород диффундирует в полость пузыря. Чаще эти газовые железы лежат у поверхности пузыря, а в других случаях они могут быть погружены в толщу стенки пузыря и от них идут протоки, иногда даже соединяющиеся и открывающиеся на внутренней поверхности пузыря (*Sciacna*). Наконец, газовых желез может и не быть, как, например, у представителей карповых — типичных жителей пресных вод, но тем не менее в эпителии плавательного пузыря имеются, по-видимому, особые клетки, выделяющиеся, как и газовые железы, кислород. Если у *Physostomi* выкачивать газ из пузыря, то его содержимое будет постепенно обогащаться кислородом, что объясняется деятельностью газовых желез, существующих лишь у немногих *Physostorni*, а главным образом деятельностью функционально их замещающих эпителиальных клеток. Удаляется газ из пузыря у *Physostorni* через *ductus pneumaticus*, а у *Physoclisti* поглощается, вероятно, при помощи сосудов пузыря, а именно особым участком его спинной поверхности, где стенка пузыря утончена. Этот участок получил за свою форму название овала. В области овала сильно развитое сосудистое сплетение лежит непосредственно под эпителием. При этом поглощается главным образом кислород. Отсюда ясно, что процент отношения содержащихся в пузыре газов при различных условиях может быть весьма различно (количество кислорода может достигать в различных случаях до 97 %, а угольной кислоты до 8 %).

Большое значение имеет, по-видимому, глубина, на которой взята рыба. У рыб, пойманных на поверхности, содержание азота достигает 80 % и даже 83 %, угольной кислоты — 2 %, хотя часто бывает и более, остальные 15–18 % приходится на долю кислорода. У глубоководных форм количество кислорода возрастает до 75–85 % и даже до 87 %, а угольная кислота встречается в количестве 1–6 %. Эта разница объясняется тем, что при внезапном поднятии глубоководных рыб на поверхность происходит диссоциация гемоглобина крови с освобождением кислорода. Но процентное отношение аргона у глубоководных рыб то же, что и в атмосфере. При введении в воду водорода он проникает в пузырь как у *Physostomi*, так и у *Physoclisti*, поступая сначала в кровь, а из крови в пузырь.

Сжатие пузыря посредством сокращения мышц тела ввиду отсутствия у него собственной поперечно-полосатой мускулатуры у большинства рыб может повлечь за собой уменьшение объема и увеличение относительного веса рыбы, а следовательно, её погружение, тогда как расширение (при наполнении пузыря газом) влечет увеличение объема и уменьшение веса, а следовательно, поднятие рыбы. Однако уже давно возникло сомнение относительно возможности такой функции

плавательного пузыря и именно в силу отсутствия у него собственной мускулатуры. Показано, что сжатие и расширение пузыря происходит пассивно под влиянием изменения давления окружающей среды. Можно считать установленным, что само изменение объема происходит не вследствие деятельности мускулатуры, а более медленным способом, из-за выделения в полость пузыря газов, главным образом кислорода, из крови рыбы и из-за всасывания газов обратно в кровь. Вес рыбы при этом изменяется и при погружении в глубину, сопровождающееся увеличением давления и уменьшением объема рыбы, последняя делается тяжелее, а при противоположных условиях — легче. Благодаря этому удельный вес рыб на всякой глубине приблизительно равен единице, и она держится на любой глубине с наименьшей затратой силы. Кроме того доказано, что при искусственном наполнении и опоражнивании пузыря, а равно и при искусственном изменении внешнего давления, рыба отвечает целесообразным рефлекторным движением вниз или вверх, т. е. в сторону, противоположную действию искусственного влияния. Вероятно, в естественных условиях, при чрезмерном изменении глубины погружения, рыба проявляет те же движения. Таким образом, плавательный пузырь представляет собой еще и гидростатический орган, который позволяет рыбе воспринимать степень испытываемого ею давления. Указанное обстоятельство говорит о том, что рыбы, живущие у дна, например сротножаберные (*Symbranchii*), камбаловые (*Pleuronectidae*) и др., лишены плавательного пузыря, а камбаловые имеют его только в молодости, покуда ведут пелагический образ жизни.

Во всяком случае, селахии, превосходные пловцы, не имеют плавательного пузыря, а следовательно, для плавания в нем нет необходимости.

Уже у *Lepidosteus* и *Amia* между ганоидами и некоторыми костистыми рыбами плавательный пузырь ячеистый, но лежит на спинной стороне, с которой и открывается в пищевод. У *Crossopterygii*, т. е. у *Polypterus* и *Calamoichtys*, он гладкостенный, двойной и открывается отверстием на брюшной стороне пищевода, причем сам пузырь задней своей частью сдвинут к спинной стороне. Наконец, у двоякодышащих рыб вместо плавательного пузыря имеются настоящие парные или непарные легкие. В то время как плавательный пузырь получает кровь от аорты, или *a. coeliaca mesenterica*, или от задней пары жаберных вен, несущих окисленную кровь из последней пары жабр в аорту, т. е. получает артериальную кровь, а отдает венозную, легкие двоякодышащих получают венозную кровь от последней пары жаберных артерий, несущих венозную кровь сердца к последней паре жабр, а отдают артериальную. Равно и легочные артерии вышестоящих форм представляют собой видоизменение эмбриональной артериальной дуги, несущей кровь в последнюю жаберную дугу. Отверстие плавательного пузыря некоторых ганоидов (*Polypterus*, *Lepidosteus* и *Amia*) снабжено мышцами, служащими для его расширения (*t. dilatatores*) и сжатия (*t. constrictores*). Сходные, хотя

и не тождественные, отношения представляет легочное отверстие двоякодышащих рыб, причем и у них до образования хрящей дело не доходит. Означенный замыкательный аппарат, несмотря на отсутствие хрящей, все-таки может быть назван гортанью (*larynx*).

Круглоротые совершенно лишены плавательного пузыря, как и селакхии. Впрочем, у некоторых акул (*Galeus*) описан непарный выступ слизистой оболочки спинной стенки пищевода, считаемый некоторыми за зачаток плавательного пузыря, но по другим данным этот выступ представляет простое углубление слизистой оболочки, и мышечный слой пищевода никакого участия в его образовании не принимает. У *Mustelus* два таких выступа на брюшной стороне пищевода. Во всяком случае значение непарного спинного выступа как рудимента плавательного пузыря сомнительно. У ганоидов плавательный пузырь имеет различную форму. У осетровых он гладкостенный и непарный и соединен с задним концом пищевода посредством *ductus pneumaticus*; у *Lepidosteus* и *Amia* плавательный пузырь тоже непарный, но ячеистый. Стенки его образуют два продольных ряда углублений или камер, на дне которых имеется сеть трабекул, образующая на дне камер многочисленные ячеи различных порядков. Открывается такой пузырь узкой щелью на верхней стенке пищевода. У *Polypterus* и *Calamoichthys* плавательный пузырь гладкостенный, но двойной и хотя лежит задней частью ближе к спинной стороне, открывается он шелевидным отверстием на брюшной стенке пищевода. Правая половина пузыря *Polypterus* гораздо длиннее левой. У *Polypterus*, *Amia* и *Lepidosteus* из соседней висцеральной мускулатуры (часто из поперечно-полосатой мускулатуры пузыря и глотки) обособляется несколько мускулов, которые могут быть названы глоточными. Между ними наиболее постоянными являются мускулы, расширяющие отверстие пузыря (*dilatatores*), а также мускулы, сжимающие охватываемую ими выводную часть пузыря (*constrictores*), но мускулатура брюшного замыкательного аппарата (у *Polypterus*) и спинного (у *Amia* и *Lepidosteus*) имеет различное происхождение и морфологическое значение.

Плавательный пузырь костистых рыб построен по типу осетровых, т. е. если соединяется с кишечником, чаще всего с пищеводом, то посредством *ductus pneumaticus*, и является непарным (рис. 71, 1). Открытый плавательный пузырь наблюдается у всех *Physostomi* (кроме семейства *Symbranchii*, у которых он отсутствует), а у всех прочих костистых рыб, его имеющих, он замкнутый (*Physoclisti s. Aphysostomi*).

У *Physostomi ductus pneumaticus* то широкий и короткий, то длинный и узкий, редко составляет непосредственное продолжение пузыря (*Gymnarchus*), а обыкновенно берет начало или от передней, или от средней, или от задней части пузыря, обыкновенно с его брюшной стороны (у *Notopterus* с левой стороны), и впадает в пищевод со спины или редко асимметрично с левой стороны пищевода, как это бывает у некоторых видов *Erythrinus* (рис. 71, 3), а иногда он впадает в слепой выступ

желудка, как это имеет место у некоторых сельдевых (*Clupea*, *Alosa*). Иногда отверстие *ductus pneumaticus* бывает снабжено сфинктером. У камбаловых, имеющих пузырь только в молодости (*Solea*, *Rhombus*), он открывается в заднюю кишку посредством длинного *ductus pneumaticus*. Наконец, у некоторых сельдевых задний конец пузыря открывается непосредственно наружу позади заднего прохода, а у *Caranx* передний конец — в правую оперкулярную полость. Сам пузырь нередко бывает снабжен двумя отростками спереди, лежащими вне полости тела (прецеломические отростки) и одним или двумя задними, лежащими тоже за границей этой полости (постцеломические отростки), и часто бывает поделен перетяжкой на две части: переднюю и заднюю (карповые и др.), иногда даже между собой не сообщающиеся, а иногда на три. У некоторых сомовых (*Siluridae*) внутренняя полость пузыря поделена продольной срединной перегородкой вдоль, не сполна разделяется отходящими от неё поперечными перегородками на вторичные отделы.

Иногда стенка пузыря является ячеистой (*Erythrinus*, *Gymnarchus*, *Chirocentrus* и др.). У некоторых представителей семейства *Sciaenidae* и *Polynemidae* плавательный пузырь снабжен боковыми, иногда разветвленными придатками. У *Collichthys* (не надо смешивать с *Callichthys* из сомовых) от пузыря отходят с каждой стороны до 25-ти вилкообразно ветвящихся придатков, а иногда спинные и брюшные ветви этих придатков сходятся и сливаются на спине и на брюхе (под кишечником) с ветвями противоположной стороны, образуя ряд спинных и брюшных анастомозов. Эти придатки хотя и сближаются с придатками противоположной стороны, но не анастомозируют.

Около переднего конца плавательного пузыря у сомовых (*Siluridae*) и у *p. Ophidium* имеется костный аппарат, служащий для сжимания передней части пузыря. У сельдевых имеются хрящи около переднего двураздельного конца. Связь прецеломических отростков плавательного пузыря с внутренним ухом описана в главе об органах чувств.

Между костистыми рыбами некоторые семейства, например камбаловые (*Pleuronectidae*), всегда держащиеся около дна, а также и другие рыбы, ведущие сходный образ жизни (все *Symbranchii*, *Zoarces*, *Cottus*, *Cyclopterus* и др.), лишены плавательного пузыря, а иногда, в зависимости от разницы в образе жизни, в одном и том же семействе (*Blenniidae*, *Scomberidae*) есть формы, лишённые пузыря и обладающие им. Не имеют плавательного пузыря и некоторые глубоководные рыбы, такие как *Somias*.

Что касается до **воздухоносного брюшного пузыря** некоторых *Plectognathi*, то он представляет собой обособившуюся часть желудка. Некоторые из них (*Monacanthus*, *Triacanthus*) не имеют пузыря, но наполняют воздухом желудок, тогда как другие (*Tetrodon*, *Diodon*, *Ostracion*) имеют обособленный пузырь (рис. 72).

Наполняется он воздухом иногда периодически — у *Tetrodon*, например, через 40 минут — частью потому, что воздух вгоняется туда действием жаберного аппарата, а частью потому, что полость тела расширяется

благодаря движению особых накладных костей, принадлежащих к элементам вторичного плечевого пояса. В связи с развитием способности раздуваться у этих рыб ребра редуцированные, а форма их тела представляет различной степени приближение к шарообразной. Наполнив пузырь воздухом, рыба плавает вверх брюхом. Но самый пузырь выработался, по-видимому, в зависимости от привычки некоторых из этих рыб жить в расщелинах скал, где при отливе запас воздуха являлся необходимым для дыхания, но в то же время с развитием шарообразной формы эта привычка стала невозможной, и прежде, вероятно, обладавшие ею роды, такие как *Tetrodon* и др., перешли к жизни в открытом море.

Между двоякодышащими легкое *Ceratodus* построено по типу плавательного пузыря *Lepidosteus* и также представляет два ряда камер с ячеистыми стенками (рис. 73). Оно лежит на спинной стороне, но *ductus pneumaticus* огибает пищевод справа и открывается в него с брюшной стороны. Легкое *Protopterus* и *Lepidosiren* разделено вдоль на две неравной величины лопасти и тоже лежит на спинной стороне, а его *ductus pneumaticus*, как и *Ceratodus*, огибает пищевод справа и открывается с брюшной стороны снизу. Стенка легкого не разделена на камеры, а является неправильно ячеистой. Возникает парное легкое *Lepidosiren* и *Protopterus* все-таки в виде

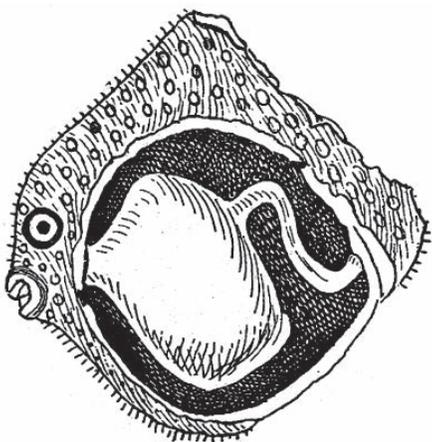


Рис. 72. *Tetrodon rubripes* со вскрытой стенкой тела для демонстрации кишечника с брюшным пузырем

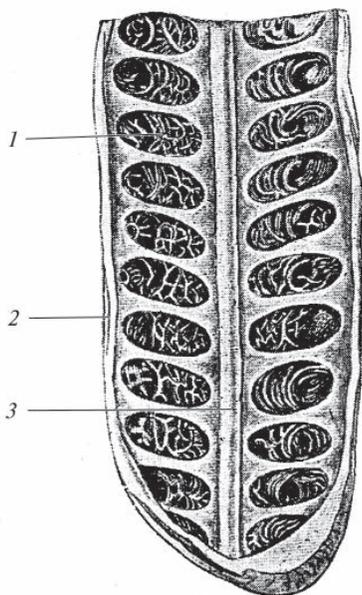


Рис. 73. Вскрытое легкое *Ceratodus forsteri*:

1 — ячеи; 2 и 3 — продольные трабекулы

непарного брюшного выроста, который потом загибается по правой стороне пищевода на спинную сторону и там разделяется на две лопасти, из которых правая меньшей величины, а потом происходит поворачивание зачатка на 180°, вследствие чего обе лопасти меняются местами и меньшей лопастью оказывается левая. Входное отверстие снабжено у двоякодышащих, как и отверстие плавательного пузыря некоторых ганоидов, мышцами, расширяющими его (*dilatatores laryngis*), а равно сжимающей мышцей (*constrictor laryngis*). Эти мышцы представляют модификацию мускулатуры жаберного аппарата, а из гладкой мускулатуры самого пузыря, т. е. легкого, развивается кольцевой сфинктер, сжимающий отверстие. Впереди отверстия имеется для прикрепления мышц пластинка из плотной соединительной ткани, принимавшаяся за зачаток гортанных хрящей. Но на деле у двоякодышащих рыб хрящей в гортани нет.

7.7. Кишечный канал

Простейшей формой кишечного канала позвоночных является такая, при которой передняя кишка без резкой границы переходит в среднюю, а желудок, представляющий конечное расширение передней кишки, отсутствует, как это наблюдается у многих рыб. Древнейшей формой эпителия кишечного пути надо считать мерцательный эпителий, который сохранился в передней и средней кишке некоторых рыб. У *Ammocoetes* и *Protopterus* он наблюдается по всему кишечнику, у миноги же и некоторых других рыб, а равно и у некоторых амфибий, сохраняется лишь в определенных частях его. Весь кишечник бесчленистый как мы видели, а также и кишечно-жаберных, тоже выстлан мерцательным эпителием.

В передней кишке, кроме рассмотренных выше отделов, мы различаем пищевод (*oesophagus*) и желудок (*stomachus s. ventriculus*). Последний отличается от пищевода тем, что его внутренняя поверхность выстлана однослойным цилиндрическим эпителием, тогда как пищевод — многослойным плоским, часто ороговевающим. В стенке желудка залегают особые железы, тогда как в пищеводе, если и имеются железы, то отличающиеся от желудочных. Иногда внутренняя стенка пищевода может нести роговые образования, которые, впрочем, могут встречаться и в самом желудке (например, у *Mauis javanica*). Если пищевод образует на своем протяжении расширение, называемое зобом (*ingluvies*), его стенки могут содержать особые железы.

Мы видели, что иногда у некоторых рыб желудок может быть вовсе не выражен, а иногда на месте желудка имеется расширение, но выстланное таким же плоским эпителием, как и пищевод, и не имеющее характерных признаков желудка, как это имеет место у яйцеродных млекопитающих. В этих случаях важнейшие процессы пищеварения

происходят в кишках. Вообще говоря, форма желудка находится в тесной связи с формой тела животного: он вытянут по продольной оси тела животного у имеющих удлинённое тело, тогда как у имеющих расширенное тело ложится своей длинной осью поперек тела животного, и стенки его образуют изгибы: передняя — малую кривизну (*curvatura minor*), а задняя — большую кривизну (*curvatura major*), так что задний конец пищевода и передний конец средней кишки сближаются. Часть желудка, ближайшая к пищеводу, называется кардиальной (*cardium*), а ближайшая к средней кишке — пилорической (*pylorus*).

У низших рыб стенка **средней кишки** образует идущую по спирали складку, причем оба листка складки срастаются и она образует вдающуюся в полость кишки пластинку, или спиральный клапан, отсутствующий уже у костистых рыб. Редко стенка этой части кишечника бывает гладкая, и характерной особенностью этой части кишечника является образование складок и сосочков на внутренней стенке ради увеличения поверхности, что весьма важно для происходящего в этой части кишечника процесса всасывания. Кишечные складки идут чаще продольно, реже — поперечно, или же пересекаясь, образуют сеть трабекул между углубленными частями кишечной стенки, или криптами, прежде ошибочно считавшимися за первообраз кишечных желез. Начиная с рыб, появляются на внутренней стенке кишки сосочки. У рыб эти сосочки могут сидеть как на краях складок, так и непосредственно на гладкой стенке кишки.

Задняя кишка у позвоночных короткая, выстланная чаще однослойным цилиндрическим эпителием. Она принимает часто одну или реже две слепых кишки (соесит), представляющих собой обособившиеся части задней кишки. Впрочем, у селухий и двоякодышащих задняя кишка выстлана плоским эпителием.

Печень (*hepar*) представляет двулопастный (правая и левая лопасть) или многолопастный массивный богатый кровью орган, секрет которого (желчь) или выносится непосредственно в кишку, или чаще сначала собирается в особом резервуаре — желчном пузыре (*vesica s. cystis fellea*). Возникает печень в виде полого продольного выступа брюшной стенки кишечника, помещающаяся между двумя стенками брюшного мезентерия и скоро разделяющаяся на две части: переднюю — зачаток печени и заднюю — зачаток желчного пузыря. Нельзя при этом не заметить, что в стадии полого выступа печень представляет явное сходство с полым печеночным отростком ланцетника. Оба зачатка обособляются от кишечника, причем оказываются соединенными с кишечником узкими протоками. Передний зачаток на самых начальных стадиях можетделиться на две лопасти, соответствующие лопастям печени. Зачаток печени путём последовательного ветвления превращается в массивную первоначально древовидно-разветвленную железу, распадающуюся на дольки, окруженные соединительной тканью и сосудами. Желчный проток, подходя к соответствующей дольке печени, разбивается на мелкие ходы, лежащие по периферии дольки, и от них по направлению

к центральной части дольки вдаются еще более тонкие ходы, желчные капилляры, окруженные выделяющими желчь печеночными клетками. Но ходы эти заканчиваются слепо, как в обычных ветвистых трубчатых железах, только у круглоротых рыб, а у всех прочих позвоночных они образуют между собой целую сеть перемычек. Таким образом, печень является не трубчатой, а сетчатой железой. У *Ammocoetes* клетки желчных ходов сохраняют мерцательные реснички и, подобно клеткам печеночного отростка ланцетника, выделяют как аммиачный кармин, так и индигокармин. Как между дольками, так и внутри их находится сложная сеть кровеносных капилляров. Хотя печень получает для питания и артериальную кровь (от *arteria hepatica*), но главную часть крови для выработки желчи она получает от особой воротной вены (*vena portarum*), капилляры которой потом постепенно соединяются в уносящую из печени кровь печеночную вену (*v. hepatica*). Весь комплекс приносящих и уносящих венозных сосудов печени с сетью капилляров носит название воротной системы печени, намек на которую имеется у ланцетника в виде сети капилляров, оплетающей печеночный отросток. Все сосуды входят в печень и выходят из неё в области отхождения её протоков (*kilns*). В расположении выводящих протоков печени и пузыря наблюдается большое разнообразие. Проток, отходящий от печени, называется *ductus hepaticus*, а отходящий от пузыря *d. cysticus*. При своем соединении они образуют впадающий в кишку *d. choledochus*. Но, кроме того, печень может соединяться с кишкой посредством *d. hepatoentericus*, а равно и с пузырем посредством *d. hepato-cysticus*.

Печень подвешена на нескольких связках. Так как зачаток печени ложится между двумя листками брюшного мезентерия, то по своему обособлению он оказывается подвешенным на этом мезентерии как к брюшной стенке тела, так и к кишечнику, а так как мезентерий продолжается вперед до заднего конца сердца, то печень у зародыша подвешена и к сердцу. Отдельные части этого мезентерия остаются в виде связок, на которых подвешена печень. Из той части мезентерия, которая связывает печень с кишечником, образуется связка, подвешивающая ее к кишечнику — *lig. hepato-entericum*, а из той части, которая соединяет печень с брюшной стенкой — связка, подвешивающая ее к этой стенке — *lig. suspensorium hepatis*.

Поджелудочная железа (*pancreas*) представляет собой орган более или менее компактный, состоящий из отдельных долек. Его выводящие протоки (*ductus pancreatici*) или впадают отдельно от печеночных, или вместе с последними. Она представляет собой трубчатую железу, обнаруживающую в строении большое сходство со слюнными железами. Развитие поджелудочной железы показывает, что она по большей части образуется из трех отдельных зачатков, представляющих собой полые выступы стенки эмбрионального кишечника. Из этих выступов один непарный спинной и два образующих пару брюшных. Все три располагаются в спинном мезентерии и образуют одну железу. У осетровых рыб

позади этих трех зачатков описывался еще четвертый спинной зачаток, хотя позднейшие исследователи его не находят, а у круглоротых и сепахий, представляющих собой наиболее низшие формы позвоночных, имеется один только спинной. Это обстоятельство заставляет думать, что тройной зачаток поджелудочной железы представляет собой вторичное явление, и возникает в результате обособления от общего печеночного зачатка. Действительно, у бесчерепных мы видим зачаток печени в виде слепого отростка кишечника, но у них нет и следа поджелудочной железы.

Кишечник круглоротых рыб тянется от переднего конца до заднего в виде почти прямой, образующей лишь незначительные изгибы трубки, и желудок не обособлен. Средняя кишка отличается лишь несколько большим калибром от передней. Стенка средней кишки образует складку, которая, начинаясь на спинной стороне, переходит на брюшную, т. е. обнаруживает слабый спиральный изгиб. Эта складка, внутри которой залегает кровеносный сосуд (*v. subintestinalis*), представляет собой зачаточный спиральный клапан. Эпителий кишечника представляет железистый характер, и местами сохраняет реснички. Многоклеточных желез стенка кишечника не содержит.

Сохраняющая характер ветвистой трубчатой железы печень у *Muxinidae* представляет передний и задний отделы, из которых каждый имеет свой *ductus hepaticus*. Оба соединяются вместе и принимают *d. Cysticus*, лежащий на границе переднего и заднего отделов желчного пузыря. *Ammocoetes* имеет хорошо развитую функционирующую печень с желчным пузырем, лежащую на протяжении передней кишки, но у взрослой миноги желчный проток облитерируется, а желчный пузырь и желчные ходы атрофируются и печень превращается в скопление наполненных жиром клеток и сосудов, охватывающее переднюю кишку. У *Muxinidae* в желчный проток впадают отдельные дольки железы, считаемой за спинную поджелудочную железу. Отдельные дольки имеются в спиральной складке и в спинной части печени миног, но протоков этих долек не обнаружено. Задний проход у круглоротых лежит впереди мочеполювого отверстия, но оба они с боков оторочены с каждой стороны небольшими складочками кожи.

Переходим к **кишечнику прочих рыб**. Как и у круглоротых, не обособлен желудок у *Holocephali*, двоякодышащих и некоторых костистых рыб, как, например, у карповых (*Cyprinidae*), бычковых (*Gobiidae*), некоторых морских игл (*Syngnathus*), вьюна (*Cobitis fossilis*) и др. У других рыб часто продольно-складчатый пищевод постепенно и без резкой границы расширяется в желудок, имеющий форму петли, состоящей из двух согнутых под острым углом ветвей: нисходящей — кардиальной и восходящей — пилорической. В месте перехода одной ветви в другую в большинстве случаев образуется слепой выступ, направленный назад, (рис. 74). У скатов, имеющих расширенную форму тела, желудок более объемистый и вытянут по поперечной оси. У ганоидов и костистых

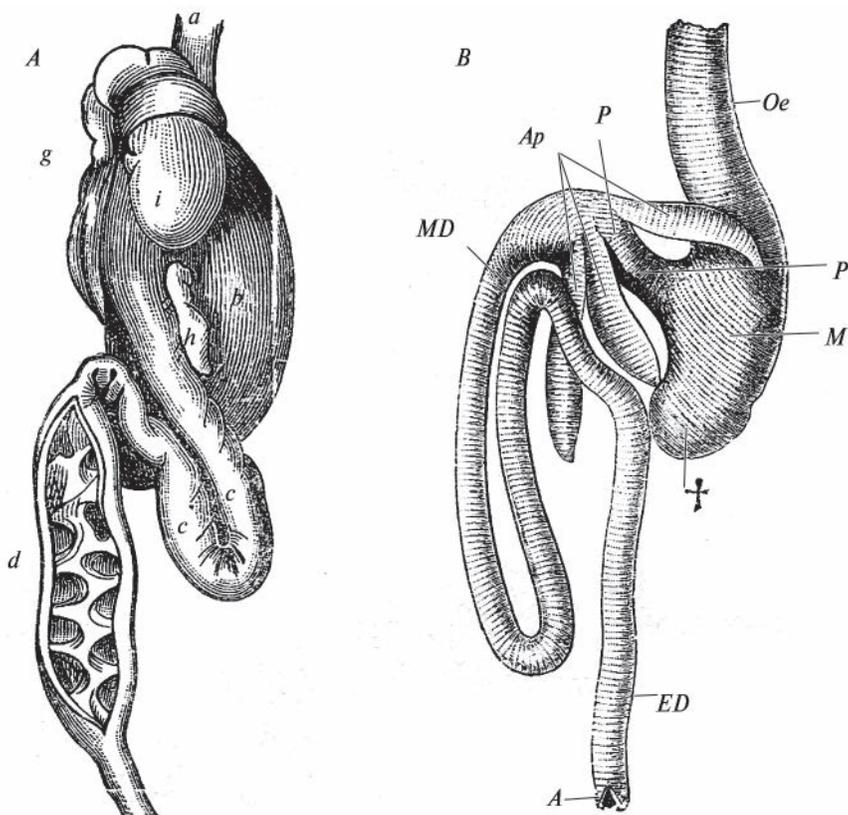


Рис. 74. Кишечники рыб:

A — кишечник осетра: *a* — пищевод; *b* — желудок; *c* и *d* — передний и задний отдел средней кишки (вскрыт для демонстрации спирального клапана); *g* — печень; *h* — селезенка; *i* — поджелудочная железа;

B — кишечник окуня: *Oe* — пищевод; *M* — желудок; + — его слепой мешок;

P — *pilorus*; *Ap* — пилорические придатки; *MD*, *ED* — средняя и задняя кишка;

A — анальное отверстие

встречаются обе формы желудка: со слепым отростком и без него. Часто от средней кишки желудок ограничен клапанообразной складкой. У тех из *Plectognathi*, у которых желудок или его брюшной выступ наполняется воздухом, желудок резко ограничен от пищевода и сильно расширен, занимает большую часть полости тела. У некоторых рыб (*Mugil*, *Mormyrus* и др.) пилорический отдел желудка имеет чрезвычайно толстые мускулистые стенки и узкий просвет, так что обособляется нечто вроде мускульного желудка (рис. 75).

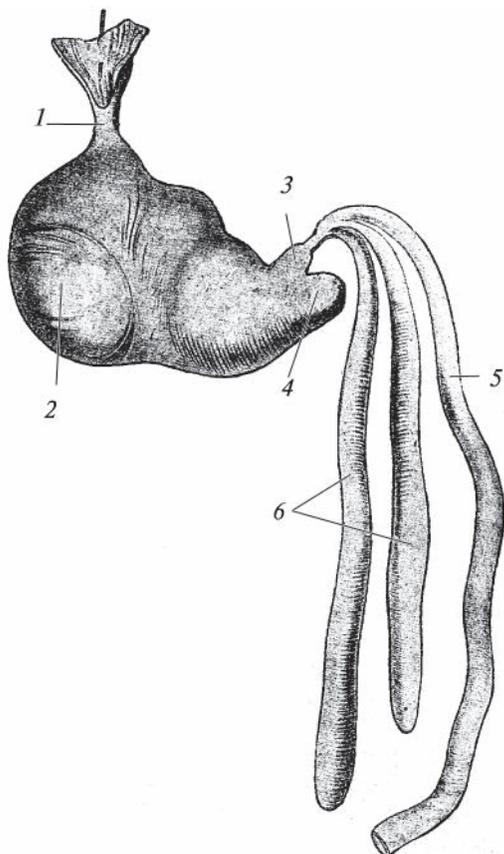


Рис. 75. Кишечник у *Mormyrus oxyrrhynchus*:

1 — пищевод; 2 — обособленная кардиальная часть желудка; 3 — пилорическая часть желудка; 4 — слепой выступ желудка; 5 — кишка; 6 — пилорические придатки

У других рыб, например у вьюна (*Cobitis fossilis*), линя (*Tinea vulgaris*) и др., желудок и средняя кишка, кроме гладких мышц, имеется еще и поверхностный слой продольных, а под ним кольцевых поперечно-полосатых мышц. У большинства рыб в стенках желудка залегают трубчатые железы, причем иногда (салахий, ганоиды) можно отличить фундальные и пилорические железы. У немногих форм, например у *Amia*, шуки (*Esox*), окуня (*Perca*) и др. в желудке местами сохраняется мерцательный эпителий. Средняя кишка, будучи почти прямой или извилистой у салахий, ганоидов и двоякодышащих, имеет на внутренней поверхности спиральный клапан, особенно сильно развитый у салахий, у которых он

сильно вдаётся в просвет средней кишки и образует многочисленные обороты. У ганоидов они слабо развиты и его обороты малочисленны, но с одной стороны у *Lepidosteus*, а с другой — у некоторых костистых (из сельдевых *Chirocentrus*) имеется лишь его рудимент. Спиральный клапан может начинаться непосредственно от пилорической части (многие селахий, *Polypterus*) или несколько отступая от неё, так что передний участок средней кишки обособляется в виде лишенной клапана пилорической сумки (*bursa pylorica s. Entiana*), а прочая часть — в виде снабженного клапаном отдела, или спиральной кишки. У ганоидов иногда клапан развит только в задней части средней кишки.

Кроме того, на внутренней стенке средней кишки рыб наблюдаются различно расположенные складки, ограничивающие крипты, а иногда и сосочки, сидящие то на краях складок, то непосредственно на стенке кишки.

В начале средней кишки в нее впадают особые слепые придатки, называемые пилорическими (*appendices pylorici*). У некоторых ганоидов на их месте имеется лишь небольшое выпячивание (*Polypterus*), а у других имеются многочисленные пучком сидящие пилорические придатки, впадающие то в один лопастной выступ (*Polyodon*), то непосредственно в кишку или тремя отверстиями (*Acipenser*), или каждый своим отверстием (*Lepidosteus*). Вообще же число пилорических придатков может варьироваться: один (у *Lophias*, *Ammodytes*, некоторых селахий), два (у *Laemargus* из акул, *Blennius*, *Zoarcis*, *Rhombus*, *Gasterosteus* из костистых), три (у окуневых), четыре (у *Sargus*, *Cottus*, *Box*), пять (у *Pleuronectes*), иногда их очень много (до 191 у *Scomber*). Эти придатки могут сидеть в начале средней кишки пучком, или в один ряд на некотором протяжении последней (например, у лососевых). У некоторых сельдевых они сидят пучками на всем протяжении средней кишки. Иногда несколько придатков имеют общее отверстие. У многих рыб, например у большинства селахий и двоякодышащих, у *Amia* из ганоидов, а также у многих костистых, а именно у карповых (*Cyprinidae*), сомовых (*Siluridae*), сротночелюстных (*Plectognathi*), пучкожаберных (*Lophobranchii*) и шук (*Esocidae*), пилорические придатки отсутствуют вовсе. Иногда они являются исключительно слизоотделительными, а иногда выделяют пищеварительные соки. У двоякодышащих, как и у круглоротых, кишечные железы отсутствуют, но у других рыб они имеются. Иногда сохраняется и мерцательный эпителий.

Печень рыб, как и всех вышестоящих форм, представляет железу сетчатого типа. У двоякодышащих, как и у круглоротых, она двулопастная, причем одна лопасть обыкновенно направляется вперед вдоль передней кишки, а другая назад вдоль средней кишки. От каждой лопасти идет свой *ductus hepaticus*. Оба *ductus hepatici* при соединении с *d. cysticus*, открываются в виде общего протока — *d. choledochus* — в начальную часть средней кишки около пилорических придатков. У акул обе лопасти печени вытянуты назад, а у скатов, в зависимости от их формы тела,

лопасти сильно развиты в поперечном направлении. Как у ганоидов, так и у костистых число лопастей печени может быть более двух, причем число печеночных протоков не соответствует числу лопастей печени, или же, наоборот, печень может вовсе не делиться на лопасти.

Поджелудочная железа у рыб небольших размеров. Всегда развит её спинной зачаток, а брюшные зачатки имеются лишь у ганоидов и костистых рыб. Железа может открываться несколькими протоками и притом иногда в пилорические придатки. У двоякодышащих дольки поджелудочной железы внедрены в стенку кишечника, а у костистых залегают в спинном мезентерии или внедрены в ткань печени.

У акул, скатов и двоякодышащих короткая задняя кишка играет роль клоаки и выстлана плоским эпителием. У прочих рыб она имеет эпителий цилиндрический. У форм, имеющих спиральный клапан в средней кишке, его нет в задней. У акул и скатов в клоаку впадает слепой пальцевидный отросток железистого характера. Между костистыми только немногие (Вох) имеют слепой выступ на задней кишке, но у двоякодышащих имеется настоящая слепая кишка, которую прежде неправильно приравнивали мочевого пузыря амфибий. В то время как последний лежит на брюшной стороне клоаки, слепой выступ двоякодышащих лежит на спине и, следовательно, скорее должен быть уподоблен слепой кишке. Иногда задняя кишка отделена от средней клапанообразной складкой. У форм, не имеющих клоаки, заднепроходное отверстие является обособленным и лежит впереди мочеполювого или полового, если последнее обособлено от мочевого, как это бывает у костистых рыб.

Глава 8. Органы кровообращения и лимфатическая система рыб

8.1. Циркуляторная система

Кровеносная система позвоночных характеризуется, в отличие от бесчерепных, присутствием мускулистого пульсирующего расширения — сердца (*cor*). Все сосуды, приносящие кровь к сердцу, называются венами, уносящие от него кровь — артериями, причем мелкие ветвления артерий соединяются с ветвями вен мелкой сетью капилляров, поэтому кровеносная система позвоночных, как и у ланцетника, замкнутая. Сердце позвоночных представляет следующий постепенно осложняющийся ряд видоизменений: у рыб оно двухкамерное и состоит из одного предсердия (*atrium*), получающего венозную кровь со всего тела, и одного желудочка (*ventriculus*), отдающего ту же венозную кровь в жабры, откуда она разносится по всему телу и по капиллярам собирается снова в венозные стволы и в сердце (рис. 76).

Вены содержат венозную кровь, но вены, несущие кровь от легких к сердцу, т. е. легочные вены (*venae pulmonales*), и жаберные вены (*v. branchiales*), приносящие кровь жабр в артериальную систему, содержат кровь артериальную. Артерии содержат артериальную кровь, кроме тех, которые несут венозную кровь к органам дыхания, т. е. в легкие (*arteriae pulmonales*) или жабры (*a. branchiales*). На самом деле строение сердца несколько сложнее. У многих рыб (салахий, ганоидов, двоякодышащих) и у амфибий впереди желудочка имеется особый мускулистый и тоже пульсирующий отдел, или артериальный конус (*conus arteriosus s. bulbos cordis*), который продолжается вперед в непарный артериальный ствол (*truncus arteriosus*), от которого и берут начало артерии. У прочих форм артериальный конус редуцируется и его стенка входит в состав стенок желудочка, но зато *truncus arteriosus* может образовать мускулистое расширение при своем основании (*bulbus arteriosus*). Затем у рыб, амфибий и рептилий пара главных венозных стволов, называемых Кювьеровыми протоками (*ductus Cuvieri*), сливаются ближайшими к сердцу частями и образуют лежащую позади предсердия и самостоятельно пульсирующую часть — венозный синус (*sinus venosus*), который принимает все венозные сосуды и отдает кровь предсердиям. Между предсердием

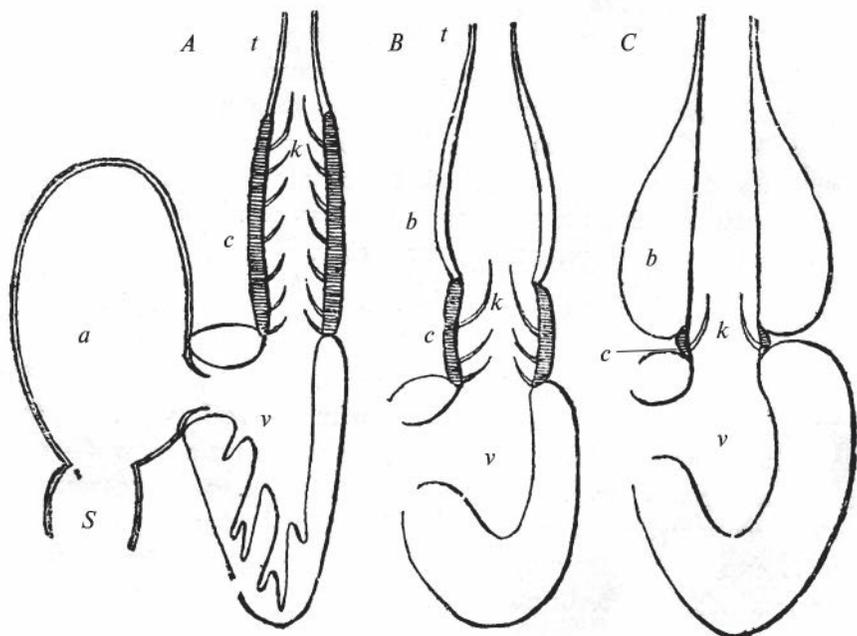


Рис. 76. Продольные схематические разрезы через сердце:

A — акулы; *B* — ганоидной рыбы (*Amia*); *C* — костистой рыбы; *S* — *sinus venosus*; *a* — предсердие; *v* — желудочек; *c* — *conus arteriosus*; *t* — *truncus arteriosus*; *b* — расширенный отдел последнего (*bulbus arteriosus*); *k* — клапаны

и желудочком всегда имеется отверстие, называемое атриовентрикулярным, и оно снабжено носящими то же наименование клапанами, позволяющими крови идти в направлении из предсердия в желудочек, но не обратно. Подобные клапаны имеются в артериальном конусе, где они расположены в несколько рядов (рис. 77), а с редукцией артериального конуса число рядов низводится до одного, соответствующего переднему ряду конуса (см. рис. 76). В основании артериального ствола имеется один ряд клапанов, пропускающих кровь из желудочка в сосуды, но не обратно. На границе венозного синуса имеется два клапана, которые не позволяют крови поступать в него обратно из сердца. Вены впадают в сердце в косом направлении. Поэтому при сокращении сердечной стенки просвет их конечной части спадается вследствие сжатия, и клапан является излишним. Извне сердце облекается двумя листками особой серозной оболочки — перикарда (*pericardium*). Внутренний из этих листков, прирастающий к сердцу, носит название висцерального, а наружный — париетального. Оба листка переходят один в другой

на спинной стороне сердца, обращенной к позвоночнику, и ограничивают собой содержащую серозную жидкость, в большинстве случаев замкнутую перикардиальную полость. Так как эта полость представляет

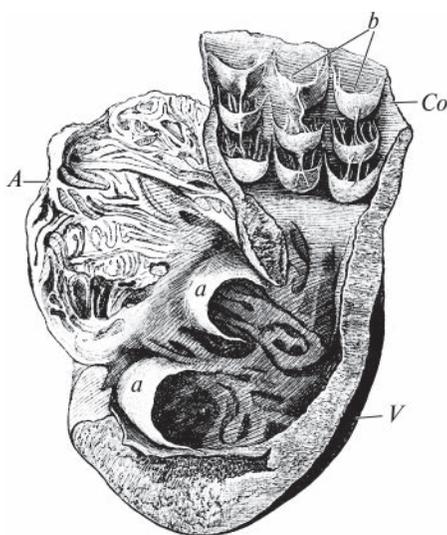


Рис. 77. Вскрытое сердце акулы:

- A* — предсердие; *V* — желудочек;
Co — артериальный конус;
a — атриовентрикулярные клапаны;
b — клапаны артериального конуса

лишь участок целома, а перикард — обособившуюся часть перитонеальной выстилки последнего, то у *Muxinidae* сохраняется первоначальное сообщение перикардиальной полости с общей полостью тела в течение всей жизни, а у *Petromyzontidae* только в личиночном состоянии. У селяхий и осетровых тоже наблюдается подобное сообщение, но по отношению к селяхиям доказано, что это сообщение не остаток эмбрионального, а возникает вторично: у зародыша от перикардиальной полости отходит полый выступ, который потом парой отверстий сообщается с общей полостью (рис. 77). Главную толщу сердечной стенки составляет его мышечный слой, или миокард, состоящий из своеобразных поперечно-полосатых мышечных клеток с центральным ядром и отростками, при помощи которых они сцепляются наподобие сети. Изнутри стенка сердца не ровная, а образует сеть мышечных перекладин, или трабекул, особенно сильно развитых в желудочке и иногда низводящих его полость до степени небольшого просвета, так как большая часть полости заполнена губчатой массой. Внутри сердечная стенка выстлана однослойным плоским эпителием (эндотелием), называемым эндокардом, а извне — соединительно-тканным слоем и таким же эпителием (целотелием) перикарда. Стенки артерий и вен также выстланы внутри эндотелием, но в артериях сильнее развиты эластические и мышечные волокна, чем в венах. На протяжении вены имеются перепончатые клапаны, препятствующие обратному оттоку крови. Эти клапаны имеют форму карманов и лежат по всей длине венозных стволов или в месте соединения вен и являются простыми выступами внутренней эндотелиальной оболочки.

Развитие сердца в наиболее простой первичной форме наблюдается у *Anamnia*. Когда боковые пластинки мезодермы сойдутся на брюшной

стенке, то между ними первоначально имеется вертикальная перегородка, или брюшной мезентерий. Затем, прежде чем этот мезентерий исчезнет, прилежащий к кишечнику висцеральный слой сросшихся боковых пластинок на брюшной стороне постепенно отойдет от кишечника и образует желобок, открытый в направлении кишечника. Далее верхние края желобка сходятся, и последний превращается в трубку, полость которой и есть полость сердца. Что касается эндокарда, то считают, что он развивается из клеток, отделяющихся от энтодермы и попадающих в полость сердца, но, кажется, вероятнее предположение, что он мезодермического происхождения и происходит или на месте (*in loco*) обособлением от сердечной стенки, или разрастанием эндотелия впадающих в сердце сосудов (*v. omphal-mesenterica*), приносящих кровь от желточного пузыря.

8.2. Артериальная система

Артериальная система представляет большое сходство с таковой бесчерепных и является исходной формой для системы вышестоящих форм, ибо при развитии артериальной системы у последних наблюдается повторение схемы, свойственной рыбам. У всех рыб от *truncus arteriosus* или от его непосредственного продолжения — брюшной или восходящей аорты (*a. ventralis s. ascendens*) берут начало боковые жаберные сосуды, расположенные попарно в промежутке между двумя соседними жаберными щелями, т. е. в жаберных дугах. Это — приносящие сосуды (*v. afferentia*) жабр, или жаберные артерии. В жабрах они распадаются на массу капилляров, которые потом собираются в каждой дуге на спинной стороне в уносящие сосуды (*v. efferentia*), или жаберные вены. Жаберные вены, из которых передние могут образовывать анастомозы с соседними жаберными венами той же стороны, сливаются с каждой стороны в один продольный ствол, который позади соединяется со стволом другой стороны и образует вместе с ним главную непарную артериоспинную или нисходящую аорту (*a. dorsalis s. Descendens*). Эти боковые стволы и называются корнями аорты (*radices aortae*), или же жаберные сосуды той и другой стороны соединяются в один непарный ствол, представляющий собой начало спинной аорты, как это имеет место у круглоротых. По сравнению с *Acrania*, это результат вторичного изменения, а именно слияния корней аорты на большей части их протяжения. Число жаберных сосудов стоит в зависимости от жаберных щелей. Жаберные артерии, соответствующие рудиментарным жабрам (спиракулярной и оперкулярной), подвергаются редукции, и эти жабры получают кровь от соответствующих жаберных вен (артериальную). Чаше передняя из жаберных вен образует сосуды, несущие кровь к голове, или сонные артерии (*a. carotides*). Они свойственны всем позвоночным и у вышестоящих форм отходят с каждой стороны

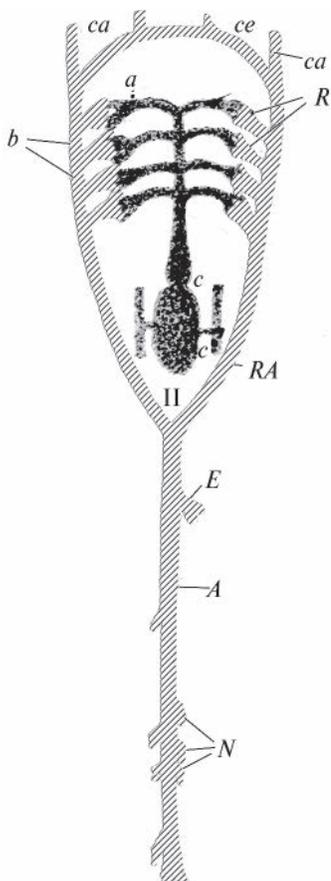


Рис. 78. Схема кровообращения рыб (обозначены сосуды, несущие артериальную и венозную кровь):

H — сердце; *c* и *c'* — передние и задние кардинальные вены; *a* — жаберные артерии; *R* — капиллярная сеть жаберных сосудов; *b* — жаберные вены; *ce* — *circulus cephalicus*; *ca* — сонные артерии; *RA* — корни аорты; *A* — спинная аорта; *E* — артерия кишечного канала (*coeliaca mesenterica*); *N* — почечные артерии

от корней аорты общим стволом (*carotis communis*), потом делящимся на две ветви: наружную сонную артерию (*carotis externa*) и внутреннюю (*c. interna*), а у рыб внутренняя сонная артерия может отходить независимо от наружной (рис. 78). Внутренняя сонная артерия снабжает кровью мозг, глаза и вообще внутренние части головы, а наружная — наружные. От жаберных вен, или корней аорты, или далее от самой аорты берут начало свойственные всем позвоночным артерии передних конечностей, именуемые подключичными (*a. subclaviae*). Впрочем, по способу и месту отхождения от аорты сонные и подключичные артерии представляют большое разнообразие, а у *Amniota* часто расположение этих сосудов на правой и левой стороне различно. В расположении корней аорты и их соотношении с брюшной аортой у позвоночных существует большое разнообразие, но у зародышей всех форм, стоящих выше рыб, мы находим артериальную систему, построенную по типу таковой рыб. Из сердца зародыша выходит один широкий сосуд, который может быть назван или *truncus arteriosus*, или брюшной аортой. Сосуд этот вскоре делится на две ветви, а от них отходят парные поперечные кровеносные сосуды, залегающие между жаберными мешками и потому называемые жаберными кровеносными или артериальными дугами.

Венозная кровь задних и передних кардинальных вен поступает в предсердие, затем следует в желудочек, оттуда через жаберные артерии направляется в жабры, где окисляется. Через сеть жаберных капилляров окисленная кровь переходит в жаберные вены, образующие правый и левый корень аорты и через последний разносится по всему телу.

8.3. Венозная система

Если для венозной системы позвоночных взять за исходную форму таковую бесчерепных (рис. 79), то в своей простейшей форме эта система будет представлена одним непарным стволом, впадающим непосредственно в сердце сзади и соответствующим *vena subintestinalis* бесчерепных. Действительно, у низших рыб, а именно у круглоротых и некоторых селухий, под кишечником залегает непарная подкишечная вена (*v. subintestinalis*), которая на некотором протяжении залегает в толще спирального клапана и которая позади продолжается в виде хвостовой вены (*v. caudalis*).

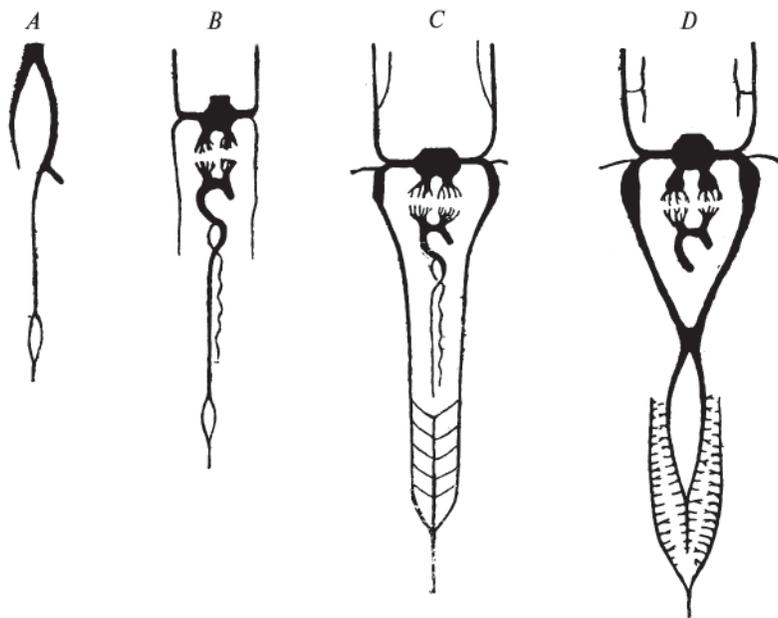


Рис. 79. Схема развития венозной системы у селухий:

A — заложена подкишечная вена (*vena subintestinalis*), раздваивающаяся там, где она огибает клоаку, принимающая справа желточную вену и впадающая в левую *omphalomesenterica*; *B* — кроме подкишечной вены, дающей ветвь в спиральный клапан, заложены передние и задние кардинальные вены (*v. cardinales anteriores et posteriores*), впадающие в Кювьеровы протоки (*ductus Cuvieri*) своей стороны; между системой подкишечной вены и Кювьеровыми протоками находится воротная система печени; *C* — непарная хвостовая вена посредством поперечных анастомозов соединяется с задними кардинальными венами; передние кардинальные вены, образуя ветви к голове, а задние дают подключичные вены; *D* — между разветвлениями хвостовой вены и задними кардинальными венами устанавливается воротная система почек

Этот непарный ствол никогда непосредственно не сообщается с сердцем. Даже в зародышевом состоянии подкишечная вена впадает в левую желточную вену (*v. omphalo-mesenterica*). Две мощные *v. omphalo-mesentericae* у зародыша приносят венозную кровь из желточного мешка и отчасти от кишечника в сердце. Эти вены появляются ранее прочих и даже раньше подкишечной. Объяснение тому факту, что подкишечная вена не достигает непосредственно сердца, мы должны видеть в особенностях кровообращения печени. Уже у бесчерепных кишечная вена огибает и оплетает своими капиллярами печеночный отросток кишечника. У позвоночных пара *v. omphalo-mesentericae*, или одна левая, или же непарный ствол, образованный слиянием этих вен, сначала пронизывает печень насквозь, но по мере образования в печени сети капилляров, которые отходят от приносящих ветвей (*v. advehentes*) дистальной части пронизывающей печень *v. omphalo-mesenterica* и собираются в уносящие ветви (*v. revehentes*), впадающие в её проксимальную часть, главный ствол или пара стволов этой вены запустевает и исчезает, так что кровь из этой вены может достигнуть сердца только по системе пронизывающих печень капилляров, т. е. по воротной системе печени (рис. 80).

Поэтому кровь кишечного пути и желточного пузыря, покуда он еще не атрофировался, идет через воротную систему печени. Та часть *v. omphalo-mesenterica*, которая приносит кровь в печень и которая у взрослой формы принимает в себя вены от других частей кишечника и его придатков, а равно получает венозную кровь задней части тела, получает название воротной вены (*v. portarum*), а приносящая кровь от кишечника *v. mesenterica* является лишь её ветвью. Затем та часть *v. omphalo-mesenterica*, которая получает кровь из печени и несет ее к сердцу, получает название печеночной вены (*v. hepatica*), которая в зависимости от способа её развития (см. выше) может быть парной или непарной. Таким образом, подкишечная вена вместе с левой *v. omphalo-mesenterica*, в которую она впадает, встречаются на своем пути воротную систему печени, вследствие чего невозможно непосредственное сообщение этих сосудов с сердцем.

Венозная система рыб представлена главным образом другими парными и симметричными боковыми сосудами, гомолог которых в настоящее время найден у бесчерепных. Из передней части тела берут начало две передних кардинальных вены (*v. cardinales anteriores*), иначе называемых яремными (*v. jugulares*), а из задней части — две задних кардинальных (*v. cardinales posteriores*), называемых просто кардинальными. Кроме того, весьма обычным является параллельный, но нижележащий по отношению к *v. jugidares* парный или непарный сосуд, именуемый *v. jugidaris inferior* и представляющий лишь ветвь настоящей *v. jugularis (superior)*.

Передняя и задняя кардинальные вены каждой стороны соединяются вместе в виде короткого поперечного ствола, или Кювьерова протока (*ductus Cuvieri*), который впадает с каждой стороны в венозный синус

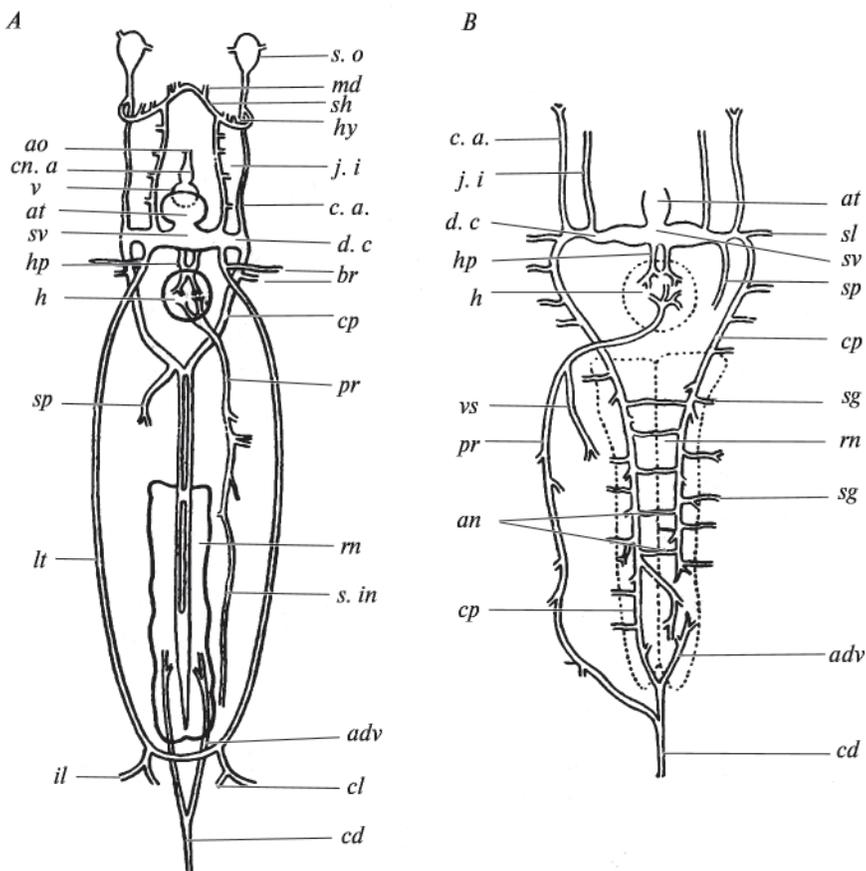


Рис. 80. Схема кровообращения у рыб:

A — акул; *B* — костистых рыб: *adv* — приносящие вены почек (*v. advehentes*); *an* — анастомозы между обеими кардинальными венами; *at* — предсердие; *ao* — аорта; *br* — *v. brachialis*; *c. a.* — *v. cardinales anteriores*; *cd* — *v. caudalis*; *cl* — *v. cloacalis*; *cn. a* — *conus arteriosus*; *cp* — *v. cardinales posteriores*; *d. c* — *ductus Cuvieri*; *il* — *v. iliaca*; *h* — печень; *hy* — *v. hyoidea*; *hp* — *v. hepatica*; *j. i* — *v. jugularis inferior*; *lt* — *v. laterales*; *md* — *v. mandibularis*; *pr* — *v. portarum*; *rn* — почки; *sh* — *sinus hyoideus*, принимающий мандибулярную и гиоидную вену; *sg* — сегментарно расположенные ветви задних кардинальных вен; *s. in* — *v. subintestinalis*; *sl* — *v. subclavia*; *s. o* — *sinus orbitalis*; *sp* — *v. spermatica*; *sv* — *sinus venosus*; *v* — желудочек; *vs* — вена плавательного пузыря

сердца. Такое же расположение имеют главные сосуды зародышей всех позвоночных и, таким образом, все они проходят эту рыбообразную стадию развития венозной системы. (рис. 81).

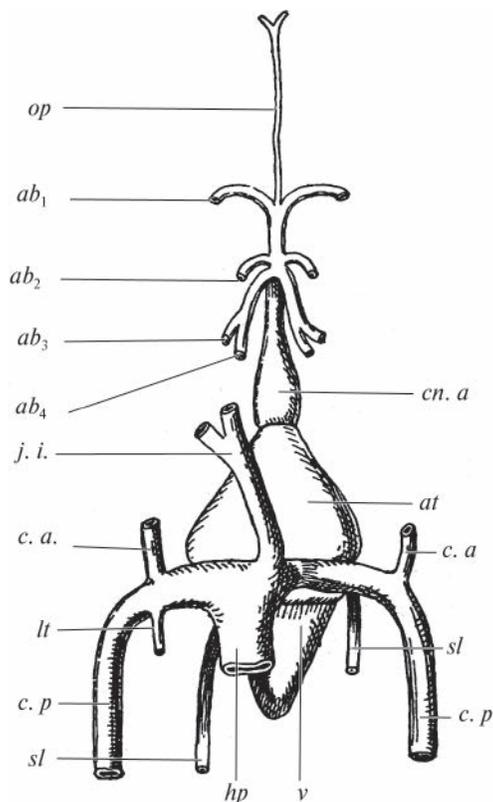


Рис. 81. Сердце *Lepidosteus huronensis* со стороны спины:

ab_1 – ab_4 — жаберные артерии; *at* — предсердие; *c. a.* — *v. cardinales anteriores*; *cn. a.* — *conus arteriosus*; *c. p.* — *v. cardinales posteriores*; *hp* — *v. hepatica*; *j. i.* — *jugularis inferior (impar)*; *lt* — *v. lateralis*; *op* — оперкулярная артерия; *sl* — *v. subclavia*; *v* — желудочек

Переходим к частному описанию органов кровообращения рыб.

8.4. Сердце

Сердце рыб обыкновенно двухкамерное, но всегда снабжено венозным синусом, у большинства рыб отделенным от предсердия двумя клапанами. Предсердие, лежащее на спинной стороне желудочка

и прикрывающее собой основание артериального конуса, часто образует боковые спускающиеся на брюшную сторону выступы, или так называемые ушки (*auriculae cordis*). В атриовентрикулярном отверстии два клапана (рис. 82), у которых лишь края свободны, а основания состоят в непосредственной связи с мышечными трабекулами, находящимися на внутренней поверхности сердца. Желудочек спереди у селажий и ганоидов продолжается в артериальный конус с несколькими рядами клапанов. Клапаны эти у *Protoselachii* имеют форму язычков, а у прочих — кармашков, и их свободные края подвешиваются к стенке конуса сухожильными тяжами. У круглоротых конус не выражен, а у костистых рыб он подвергся редукции.

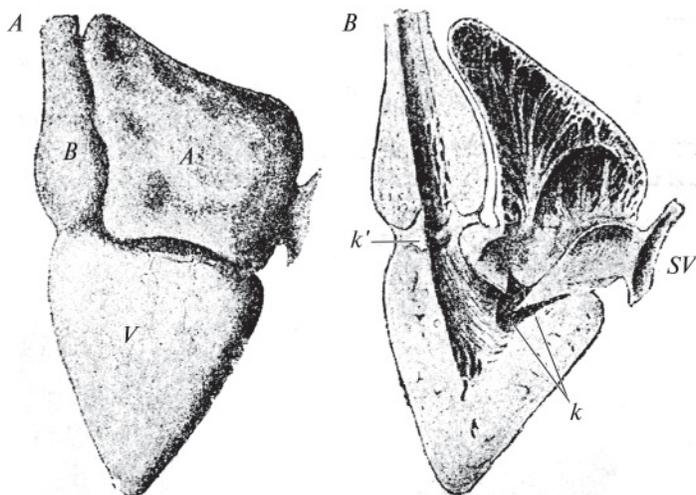


Рис. 82. Сердце лосося (*Salmo salar*):

A — слева; *B* — в сагитальном разрезе; *SV* — венозный синус; *A* — предсердие; *V* — желудочек; *B* — *bulbus arteriosus*; *k* — атриовентрикулярные клапаны; *k'* — клапаны аортальные

Уже у некоторых ганоидов (*Amia*) в нем всего три ряда клапанов, а у немногих костистых рыб (*Buthirinus*, *Osteoglossum*) их два, но обыкновенно у костистых всегда один ряд клапанов (см. рис. 76). У последних основание *truncus arteriosus* утолщается и образует эластическое вздутие, или *bulbus arteriosus*. Количество отходящих от *truncus arteriosus* жаберных артерий соответствуют количеству жаберных дуг, но артерии, соответствующие рудиментарным жабрам (спиракулярной жабре, т. е. артерии, залегающей в мандибулярной дуге, а у части ганоидов и у костистых рыб — оперкулярной, т. е. залегающая в гиоидной дуге), атрофируются, и эти органы получают кровь от соответствующих вен,

анастомозирующих с соседними жаберными венами, а следовательно, артериальную. Оба корня аорты впереди соединяются поперечной пере­мычкой, лежащей в основании черепа и называемой *circulus cephalicus*. Сонные артерии берут начало от этой пере­мычки, или от жаберных вен, или от корней аорты, а подключичные — от самой аорты или её корней. Замечательные изменения представляет артериальная система костистых рыб, способных к воздушному дыханию. Так, у *Monopterus javanensis*, подвергающемуся спячке на суше в период засухи и спо­собному, вероятно, к кишечному дыханию, задняя (IV) жаберная вена переходит непосредственно в корни или, точнее, дуги аорты, а передние жаберные вены отдают свою кровь не в корни аорты, а в передние карди­нальные вены, приносящие в сердце смешанную кровь (рис. 83). Кровь от печени, поступающая в сердце через печеночную вену, вероятно, ар­териальная, в зависимости от кишечного дыхания. Венозная система рыб построена по строго симметричному типу и состоит из передних и задних кардинальных вен с Кювьеровым протоком с каждой стороны, а у круглоротых и некоторых селахий в спиральном клапане кишки оста­ется и подкишечная вена (рис. 84).

При этом имеется не только воротная система печени, но и почек. Кровь хвостовой вены и вен задних конечностей у селахий может по­ступать в сердце не только через воротную систему почек, но и по двум боковым венам (*v. laterales*), впадающим каждая в Кювьеров проток своей стороны. Другая особенность венозной системы селахий — это образование венами, например задними кардинальными и печеноч­ной, больших расширений, или синусов (см. рис. 84). В зависимости от воздушного **дыхания двоякодышащих рыб** их кровеносная система подвергается ряду изменений. Главную особенность строения сердца двоякодышащих составляет то, что с брюшной стороны предсердия поднимается перегородка, не вполне разделяющая предсердие на пра­вую и левую части.

Впрочем, тенденция к разделению предсердия выражена уже и у не­которых костистых рыб, имеющих ячеистый плавательный пузырь, например у *Gymnarchus*. У двоякодышащих эта перегородка своим зад­ним концом разделяет отверстие, ведущее из венозного синуса, на две части, а передним вдаётся в полость желудочка. Весьма вероятно, что этот передний конец перегородки, прикрепленный к внутренней стенке желудочка мышечными трабекулами, физиологически заменяет собой отсутствующие у двоякодышащих атриовентрикулярные клапаны. Та­ким образом, отверстие венозного синуса разделено на две части: пра­вую и левую. Через правое отверстие поступает в предсердие вся веноз­ная кровь, а через левое — артериальная кровь, приносимая из легких по легочной вене, соответствующей вене плавательного пузыря рыб. Эта вена внедрена в стенку венозного синуса так, что она кажется лежащей внутри синуса, а края её отверстия вдаются в самое предсердие в виде двойного клапана. Отверстие это лежит так, что кровь из него поступает

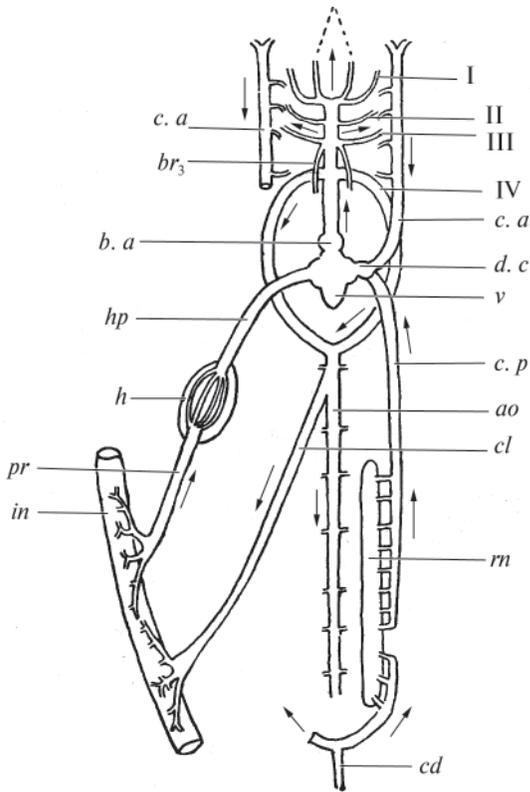


Рис. 83. Схема кровообращения *Monopterus javanensis*; направление тока крови обозначено стрелками:

I–IV — жаберные дуги; *ao* — аорта; *b. a* — *bulbus arteriosus*; *br₃* — жаберная артерия третьей дуги; *c. a* — *v. cardinales anteriores (jugulares)*; *cd* — *v. caudalis*; *cl* — *v. coeliaca*; *c. p* — *v. cardinales posteriores*; *dc* — *ductus Cuvieri*; *h* — печень; *hp* — *v. hepatica*; *in* — кишка; *pr* — *v. portarum*; *rn* — почки

через левое отверстие венозного синуса непосредственно в левую половину предсердия.

Хотя перегородка, разделяющая предсердие, не полная, но при сжатии сердца верхний край перегородки прижимается к стенке сердца, и обе части предсердия оказываются разобщенными, так что с физиологической точки зрения мы можем говорить о двух **предсердиях**. Другое приспособление для разделения кровотока имеется в хорошо развитом спирально закрученном артериальном конусе. В каждом из 8-ми поперечных рядов клапанов один из клапанов получает наибольшее развитие и сливается основанием с соответствующим ему клапанами соседних

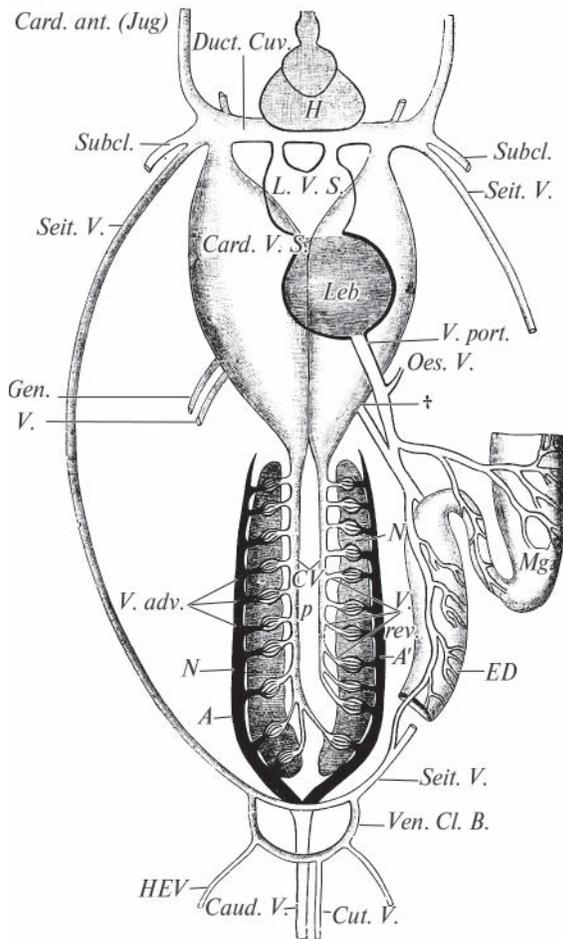


Рис. 84. Схема венозной системы акул:

H — сердце; *Duct. Cuv.* — Кюльверов проток; *Card. ant. (Jug)* — яремная (передняя кардинальная) вена; *Subcl.* — подключичная вена; *Seit. V.* — боковая вена (*v. lateralis*), берущая начало от венозного сплетения в клоакальной области — *Ven. Cl. B.*, от кожной вены — *Cut. V.* и вен плавников — *HEV*; *Card. V.* — хвостовая вена, делящаяся в области почек (*N*) на две ветви *A* и *A'*; эти ветви дают начало почечным приносящим венам (*v. abvehentes*) — *V. adv.*, переходящим в уносящие (*v. revehentes*) — *V. rev.*, которые дают начало левой и правой кардинальным венам — *CV*; *Card. V. S.* — синусы или расширения последних; *V. port.* — воротная вена печени, получающая свою кровь частью из различных отделов кишки (*ED*, *Mg*), а через сосуд *Oes. V.* — из пищевода; в области задней кишки (*ED*) она сообщается с боковой, а при + особой ветвью с синусами кардинальных вен; последние получают кровь через сосуды *Gen. V.* из половых органов; *L. V. S.* — синус печеночной вены; *Leb* — печень

рядов. Таким путём формируется продольная перегородка. В основании конуса эта перегородка отходит от брюшной стенки, а впереди переходит на правую боковую, так что левая половина спирально завитого конуса делается в его передней части брюшной, а правая — спинной.

У *Protopterus* это разделение конуса полнее, чем у *Ceratodus*, и прочие клапаны, кроме этого продольного ряда, рудиментарные. Вследствие этого артериальная кровь из легочной вены поступает в левую половину предсердия и оттуда в левую часть желудочка, тоже при сокращении сердца отделяемую от правой вдающейся в желудочек передним концом сердечной перегородки, и, наконец, в левый или брюшной отдел артериального конуса. Венозная кровь из венозного синуса поступает в правую половину предсердия, в правую часть желудочка и, наконец, в правый или спинной отдел артериального конуса. У *Ceratodus* в передней части конуса возможно смешивание артериальной и венозной крови, чего не происходит у *Protopterus*. Впереди конуса от чрезвычайно укороченного *truncus arteriosus* берут начало 4 пары жаберных сосудов, причем у *Protopterus* две передние пары сосудов являются в виде непрерывных дуг.

Две передние пары сосудов берут начало на брюшной стороне *truncus arteriosus* и, следовательно, получают артериальную кровь от брюшной (левой), т. е. артериальной части конуса. От них берут начало сонные артерии, так что голова получает артериальную кровь. Задние две пары жаберных вен берут начало на спинной стороне *truncus arteriosus* и, следовательно, получают венозную кровь от спинной (правой), т. е. венозной, части конуса. У *Ceratodus* от задней пары жаберных вен, а у других *Dipnoi* от корней аорты берут начало с каждой стороны по одной легочной артерии, которые соответствуют сосудам, идущим у других рыб от задней жаберной вены к плавательному пузырю. Эти сосуды получают таким образом у *Ceratodus* более венозную кровь, чем у прочих *Dipnoi*.

У *Gymnarchus* кровь от ячеистого плавательного пузыря идет в левую половину не разделенного предсердия. У некоторых ганоидов (*Amia*, *Polypterus*) жаберные вены третьей и четвертой дуги не доходят до корней аорты. Они несут кровь исключительно к плавательному пузырю. В результате голова получает кровь артериальную или, по крайней мере, наиболее насыщенную O_2 , а легкие — венозную или наиболее насыщенную CO_2 .

Особенностью венозной системы двоякодышащих является присутствие у них хорошо развитой нижней полой вены, гомолог которой найден и у ганоида *Polypterus*. В то время как левая задняя кардинальная вена, принимающая сосуды воротной системы левой почки, впадает в Кювьеров проток своей стороны, правая, принимающая сосуды воротной системы правой почки, продолжается впереди в ствол более широкого калибра, или нижнюю полую вену, тянущуюся по спинному краю печени и открывающуюся самостоятельно в венозный синус. Таким образом, нижняя полая вена у двоякодышащих оказывается составленной

из заднего почечного отдела, представленного задней частью правой кардинальной вены, и переднего печеночного отдела, представляющего новообразование, примкнувшее к заднему отделу, а передний отдел правой кардинальной вены оказывается или в виде небольшой ветви правого Кювьерова протока, или же вовсе утраченным. Печеночные вены (*a. hepaticae*) у *Ceratodus* впадают в Кювьеровы протоки, а у *Protopterus* уже в заднюю полую вену, как и у амфибий.

8.5. Лимфатическая система

В состав лимфатической системы входят лимфатические синусы и сосуды, лимфатические сердца, или пульсирующие расширения этих же сосудов, лимфатические железы (узлы), селезенка и тому подобные органы, в которых происходит накопление и наиболее энергичное размножение лейкоцитов. Хотя лимфатические синусы и сосуды сообщаются с кровеносными сосудами, но на лимфатическую систему вряд ли можно смотреть как на обособившуюся часть кровеносной системы: эти системы развились из одного общего источника. Лимфатическая система у зародыша закладывается ранее кровеносной, кроме, однако, млекопитающих, у которых ранее появляется кровеносная. В отличие от кровеносной системы позвоночных лимфатическая не замкнутая, её ветвления состоят в сообщении с межклеточными пространствами кожи, кишечника и других органов, а также при помощи особых отверстий в перитонеальном эпителии (*stomata*) со вторичной полостью тела. Первоначальными местами возникновения лимфатических сосудов надо считать стенку кишечника, подкожную соединительную ткань и стенки главных сосудов. В стенках сосудов, преимущественно артерий, а также в стенках сердца, главным образом желудочка, часто имеются лимфатические сосуды.

Первоначальную форму лимфатических резервуаров составляют, по-видимому, не сосуды, а более или менее обширные синусы. У рыб такие синусы частью лежат поверхностно под покровами, как, например, между грудными плавниками, на боковой линии, т. е. по линии, делящей туловищную мускулатуру на спинную и брюшную, основания спинного и заднепроходного плавников, а также в хвосте, частью же около внутренних органов. Например, они могут располагаться под позвоночником, около перикарда и т. п. У селалахий лимфатические синусы наполняются то лимфой, то кровью, и лимфатическая система у них, по-видимому, не вполне обособлена от кровеносной. Имеются указания на связь лимфатического синуса рыб с хвостовой веной (*v. caudalis*), а у амфибий — с венами задней части тела.

Стенки более крупных лимфатических сосудов состоят из тех же трех слоев, что и стенки кровеносных: внутреннего **эндотелиального**, среднего с преобладанием гладких мышц и наружного с преобладанием эластической ткани.

Лимфатическая система сердца представляет собой пульсирующие мускулистые расширения, накачивающие лимфу из лимфатических сосудов в венозную систему. У *Muxinidae* описана в хвосте пара пульсирующих расширений, но они содержат кровь, а не лимфу. Некоторые считают, что хвостовые сердца других рыб венозные, а не лимфатические. Хвостовые сердца описаны у некоторых из *Physostomi* (например, у сомовых) и лучше всего изучены у угря (*Anguilla*), у которого в сердце различают два отдела: правый, или предсердие, принимающее лимфу как сзади (из хвостового синуса), так и спереди, и левый, или желудочек, изливающий лимфу в систему хвостовой вены. Как входные, так и выходные отверстия частей снабжены клапанами.

Селезенка (*lien s. splen*) у большинства позвоночных представляет собой компактный орган, залегающий в различных местах спинного мезентерия. Она тоже должна быть отнесена к органам лимфатической системы, но, в отличие от обычных узлов, она не имеет ни приносящих, ни уносящих лимфатических сосудов, а получает большое количество кровеносных сосудов, которые, по мнению некоторых авторов, оказываются незамкнутыми внутри селезенки и сообщаются с полостями, не имеющими собственных стенок. У низших позвоночных селезенка имеет несколько иной характер. У круглоротых нет обособленной селезенки, но в окружности кишечника, как около передней, так и средней кишки, а особенно в спиральной складке, имеется скопление кавернозной ткани, связанной с сосудами и, может быть, играющее роль селезенки. Подобные же отношения наблюдаются у *Ceratodus* между двоякодышащими, тогда как у *Protopterus* селезенка является сконцентрированной и внедренной в стенку желудка. Селезенка других рыб не изучена, но, по-видимому, и у них она может быть или сконцентрированной, например у акул (*Acanthias*) и форели (*Salmo fario*), или разбивается на отдельные участки, залегающие в мезентерии. Вообще же можно принять, что первоначально селезенка представляла орган, тянувшийся вдоль всего кишечника или, по крайней мере, начиная от желудка до задней кишки, но у большинства позвоночных селезенка сформировалась путем концентрирования в той или другой части этого первоначально протяженного зачатка. Закладывается селезенка в мезентерии в виде скопления мезенхимы, тянущегося на более или менее значительном протяжении кишечника, У разных позвоночных остаются различные участки этого зачатка, что и объясняет разнообразное положение селезенки в различных группах.

8.6. Полость тела

При изложении развития кишечника мы оставили вторичную полость тела, или целом (*coeloma*), в виде полости, охватывающей кишечный канал и разделенной выше кишечного канала двойной прослойкой,

или спинным мезентерием (*mesenterium*), который и служит подвесочным аппаратом, или брыжейкой, для кишечника (*mesogastrium*). Наружная стенка целома образована париетальным или кожно-волокнистым листком мезодермы, а внутренняя — висцеральным или кишечно-волокнистым. Перитонеальная выстилка внутренней поверхности целома имеет характер серозной оболочки. Выстилающий ее эпителий, или целотелий, только у круглоротых мерцательный, а у всех прочих — плоский. Также несет мерцательные волоски целотелий бесчерепных. Далее видим, что от общей полости отделяется впереди перикардиальная

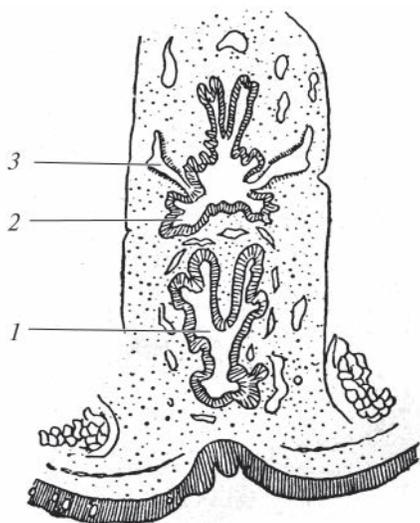


Рис. 85. Поперечный разрез брюшной стенки миноги (*Petromyzon fluviatilis*) впереди заднего прохода:

1 — кишка; 2 — мочеполовой синус;
3 — половая пора

ная полость, облекающая сердце, и стенки её получают название перикарда. У *Amniota* и амфибий полость тела непосредственного сообщения с наружной средой не имеет, но у рыб имеются особые короткие каналы в заднепроходной области, соединяющие полость тела с наружной средой, или абдоминальные поры (*pori abdominales*). У круглоротых одна пара очень коротких каналов (рис. 85) открывается или в мочеполовой синус (у *Petromyzontidae*), или наружу у *Muxinidae* одной общей порой, называемой половой (*porus genitalis*), ибо она служит для выведения половых продуктов (рис. 86).

У селажий (как у *Plagiostomi*, так у *Holocephali*) имеется одна пара абдоминальных пор. У тех селажий, у которых сохраняются почечные воронки, соединяющие полость тела с наружной средой иным путем (через почки и мочеточники), абдоминальные поры могут вовсе отсутствовать (*Cestraion*, *Squatina*) или не быть постоянными: то обе присутствуют, то одна, то ни одной (*Scyllium*). Можно предположить, что эти поры служат для удаления жидкости из полости тела, но это удаление может совершаться и через воронки почек. Выведение у круглоротых через эти поры половых продуктов есть уже вторичная функция, возникшая у этих органов позднее. Абдоминальные поры встречаются и у других рыб. Вообще абдоминальные поры могут лежать позади клоакального отверстия под оторачивающимися складками кожи, например, у акул и скатов, или по бокам отверстия,

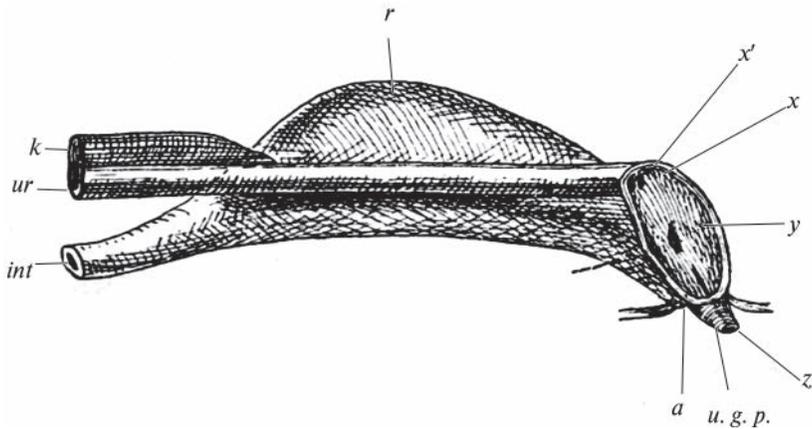


Рис. 86. Мочеполовой синус (*u. g. s.*) и задняя часть кишечника (*int*) морской миноги (*Petromyzon marinus*):

a — задний проход; *k* — левая почка; *r* — задняя кишка; *u. g. p.* — мочеполовой сосочек; *ur* — левый мочеточник; *x* и *x'* — отверстия мочеточников в мочеполовой синус; *y* — щетинка, вставленная в половую пору; *z* — щетинка, вставленная в мочеполовое отверстие

как у *Ceratodus* между двоякодышащими рыбами, или по бокам заднего прохода, как у некоторых ганоидов (*Amia* и *Spatularia*) и лососевых (*Salmonidae*) из костистых, или же позади заднего прохода (но впереди мочеполового отверстия или полового, если оно обособлено), как это имеет место у *Holocephali*, осетровых и некоторых костистых (*Mormyrus*).

У *Protopterus* позади клоакального отверстия находится слепой канал, лежащий то с правой, то с левой стороны от клоакального отверстия и открывающийся с той или другой стороны наружу. На дне его открываются абдоминальные поры (рис. 87).

У некоторых костистых (*Salmonidae*, *Muraenidae* и *Mormyridae*) женское половое отверстие носит характер половой поры, лежащей позади заднего прохода и существующий одновременно с парными абдоминальными порами. Возможно, что эта пара представляет результат видоизменения второй пары абдоминальных пор. Что непарная половая пора костистых рыб является результатом слияния двух пор, доказывается присутствием иногда двух перитонеальных воронок, к ней ведущих. Точно так же и половая пора круглоротых несет след двойственного происхождения. Таким образом, весьма вероятно, что позвоночные обладали двумя парами абдоминальных пор, из которых у костистых рыб передняя пара сохранила свой характер, а задняя образовала половую пору.

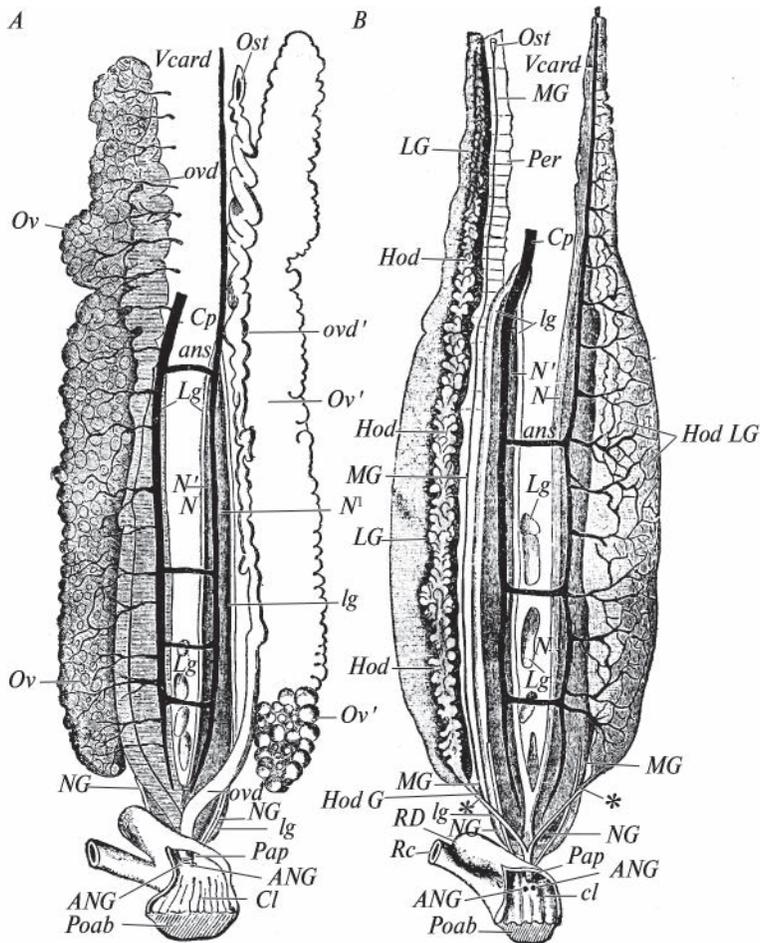


Рис. 87. Мочеполовые органы *Protopterus annet ens*:

A — самки; *B* — самца. На рис. *A* — яичник (*Ov*), яйцевод (*ovd*) и почка (*N*) правой стороны изображены *in situ*, т. е. под перитонеальной оболочкой, а те же органы левой (*Ov'*, *ovd'*, *N'*) — по удалении перитонеальной оболочки; *Ost* — отверстие яйцевода. На рис. *B* семенники с прилежащей к ним лимфоидной тканью (*Hod LG*) и почка (*N*) с левой стороны прикрыты перитонеальной оболочкой (*Per*), а те же органы правой (*Hod*, *LG* и *N'*) изображены по её удалению, в мочеточник (*NG*) при * впадает Мюллеров канал (*MG*); *Ost* — отверстие Мюллерова канала; *ANG* — отверстие мочеточника в клоаку (*cl*); *lg* — лимфоидная ткань около почек; *Lg* — она же между почками; *Pap* — сосочек в клоаке; *Poab* — отверстие канала абдоминальных пор; *Re* — задняя кишка; *RD* — слепой придаток задней кишки; *Cp* — задняя полая вена; *V. card* — задние кардинальные вены; *ans* — поперечные анастомозы, соединяющие эти сосуды

Что касается морфологического значения этих органов, то мы можем сравнить их с сегментальными органами червей, но только укороченными до отверстий в кожных покровах. В следующей главе мы увидим, что у позвоночных имеются еще нефридиальные трубки, открывающиеся не наружу, а во внутренние парные выводные каналы и функционирующие в качестве эмбриональных или дефинитивных почек. Надо думать, что целомическая полость позвоночных подверглась значительному укорочению, с одной стороны, вследствие смещения заднепроходного отверстия вперед и образования хвоста, а с другой — вследствие удлинения черепа путем присоединения к нему новых метамер. Возможно, что число абдоминальных пор, или антенефридиальных канальцев, сзади было гораздо больше и что уменьшение их числа находится в связи с укорочением общей полости тела.

Глава 9. Мочеполовые органы рыб

9.1. Развитие мочеполовой системы

Мочевые органы позвоночных представлены нефридиальными трубками (метанефридиями), которые, в отличие от таковых у беспозвоночных, открываются не наружу и, в отличие от таковых бесчерепных, не в перибранхиальную полость, а во внутренний боковой канал своей стороны, а эти каналы открываются в заднюю часть кишки или наружу. Если сравнивать почки *Anamnia* и почки *Amniota*, то на основании их эмбрионального развития приходится заключить, что первые не вполне соответствуют вторым. У всех *Amniota* ранее появление зачатков функционирующих у них во взрослом состоянии почек, называемые дефинитивными, или метанефросом (*metanephros*), появляются у зародыша впереди их лежащие провизорные почки, которые могут быть названы вторичными, или мезонефросом (*mesonephros*). Они еще носят название Вольфовых тел. Почки эти функционируют в течении эмбриональной жизни, и их выделения попадают через заднюю часть кишечника в аллантоис, представляющий, как мы видели, лишь выступ стенки этой части кишечника. У всех *Anamnia* до появления метанефроса дело не доходит, а остается на всю жизнь в виде функционирующих почек мезонефрос (рис. 88). Хотя, по своему развитию и отчасти по строению, метанефрос и мезонефрос представляют отличия, но тем не что метанефрос *Amniota* есть обособившаяся задняя часть мезонефроса. У всех позвоночных, ранее появления мезонефроса, впереди его имеется еще различное число нефридеальных канальцев, составляющих вместе первичную почку, или пронефрос (*pronephros*). Пронефрос является почти, вся нефридеальная система представляет ряд парных трубок, и атрофирующихся постепенно, начиная от переднего конца к заднему.

Впрочем представляют ли трубки пронефроса лишь наиболее ранние и слегка обособившиеся трубки мезонефроса — не ясно. Вообще говоря, трубки пронефроса и мезонефроса первоначально появляются по одной паре в каждой метамере, но потом число трубок мезонефроса возрастает, так что метамерность их расположения почти всегда теряется. Метанефрос — не обнаруживает этого расположения и во время своего развития

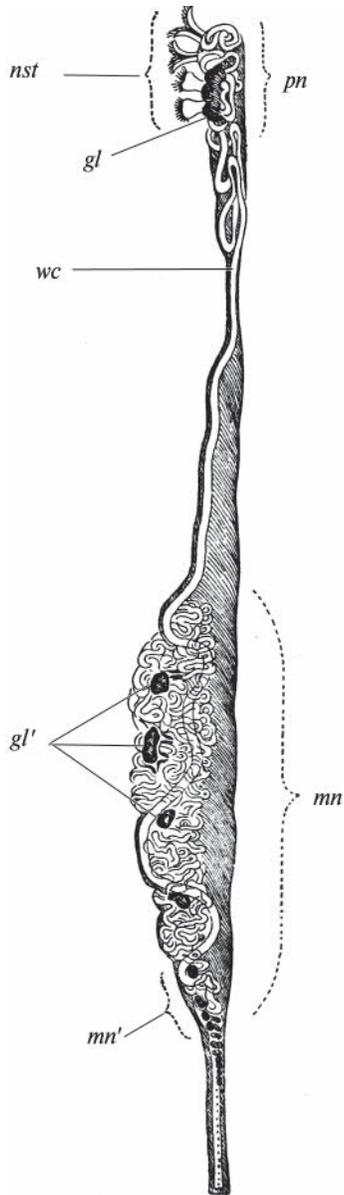


Рис. 88. Выделительная система молодой миноги (*Petmyzon fluvitilis*):

Pn — proneфрос с четырьмя воронками (*nst*) и *glomeruli* (*gl*); *mn* — мезонефрос с его *glomeruli* (*gl'*); *mn'* — вновь возникающие мезонефридиальные каналцы;
wc — Вольфов канал, образующий извилины в области мезонефроса

Мочеполовая система *Anamnia*. Мочеполовая система круглоротых очень своеобразная. Функционирующими почками (*renes*) является мезонефрос, который в виде двух удлинённых тел лежит на спинной стороне полости тела и имеет два мочеточника (*ureteres*), представляющее собой морфологически вторично-почечные или Вольфовы протоки. Они впадают позади в мочеполовой синус (*sinus urogenetalis*), открывающийся позади заднего прохода на особом сосочке. Особенность *Muxinidae* мезонефроса в том, что его канальцы коротки и не образуют сплошного органа, а лежат друг за другом на некотором расстоянии, у молодых особей даже метамерно. Но почечные канальцы ни у *Petromyzontidae*, ни у *Muxinidae* не сохраняют воронок и заканчиваются Мальпигиевыми тельцами. Пронефрос сохраняется у обеих групп круглоротых в виде нескольких воронок, открывающихся в перикардальную полость, которая у круглоротых сохраняет сообщение с общей полостью тела, но у *Muxinidae* пронефридиальные воронки лишены связи с почечным протоком и отчасти подвергаются дегенерации. Сосудистые сплетения задних воронок пронефроса образуют *glomus*. Гонады, как мужские (*testis*), так и женские (*ovarium*) у круглоротых — в виде непарного лентовидного органа, подвешенного на брыжейке к спинной стенке полости тела непосредственно над кишечником, хотя у *Muxinidae* иногда на некотором протяжении бывают развиты гонады на обеих сторонах.

В яичнике яйца развиваются без образования явственных фолликулов, а семенники сохраняют фолликулярное строение. Так как они лишены выводящих протоков, то живчики поступают прямо в полость тела. У *Muxine* самцы редки и, по-видимому, задняя часть яичника у молодых самок функционирует как семенник, т. е. *Muxine* является протандрически гермафродитной. С другой точки зрения, гермафродитизм *Muxine* рудиментарный. У самцов передняя часть гонады представляет собой рудиментарный и, следовательно, бесплодный яичник, а у самок — задняя часть — рудиментарный и бесплодный семенник. Кроме того, встречаются совершенно бесплодные особи. Некоторая тенденция к гермафродитизму выражена и у *Ammocoetes*, тогда как взрослые миноги вполне раздельнополы. Яйца и живчики выводятся через половую пору (*porus genitalis*), несущую следы парного происхождения (особенно у *Bdellostoma*). Удлиненно-овальные яйца *Bdellostoma* снабжены твердой оболочкой с несколькими крючками на каждом полюсе, которыми яйца сцепляются в виде цепочки, помещающейся сзади в студенистом чехле, выделяемом кожными железами матери, которая сидит в той же студенистой массе. Эта оболочка образуется вокруг яйца, когда оно поступает в особое углубление брыжейки, из которого попадает в полость тела. У *Petromyzontidae* половая пора открывается в мочеполовой синус, а у *Muxinidae* — между заднепроходным и мочевым отверстием, лежащим тоже на сосочке, как и выводящее отверстие синуса у *Petromyzontidae*. Заднепроходное и половое отверстия у *Muxinidae* оторочены общей складкой; у *Petromyzontidae* она выражена слабо.

Межпочечные органы, не найденные у *Muxinidae*, у *Petromyzontidae* развиты в хвостовой и головной области в виде двух рядов телец, нередко лопастных и лежащих вдоль задних кардинальных вен и других сосудов, а надпочечные (*gl. suprarenales*), развитые у круглоротых и в хвостовой области — в виде двух рядов скоплений, лежащих вдоль аорты и её некоторых ветвей. Почки селахий представлены мезонефросом. Рудиментарный пронефрос, состоящий из небольшого числа трубочек без клубочков, рано редуцируется, образуя слиянием своих воронок воронку Мюллера канала, тогда как мезонефрос у многих селахий в течение всей жизни или же только в молодости сохраняет воронки. В передней части почек эти воронки иногда расположены метамерно, но вообще число их с возрастом уменьшается и подвержено большим индивидуальным колебаниям. Почки, лежащие на спинной стороне под перитонеальным слоем и связанные с ним упомянутыми воронками, состоят у самки из двух отделов: переднего лентовидного и заднего расширенного.

Лентовидный отдел почки отдает свои канальцы в Вольфов проток, который в задней части расширяется и образует мочевой синус, который, соединившись с синусом противоположной стороны, открывается на сосочке в клоаку. В этот же синус открывается задний отдел почки одним или несколькими отдельными протоками. У самок *Holocephali*, у которых передний отдел почки с возрастом редуцируется, имеется непарный мочевой пузырь, морфологическое значение которого неизвестно. У взрослых самцов селахий передний отдел почки, тесно примыкающий к семенникам, перестает функционировать как мочеотделительный, теряет свои Мальпигиевы тельца и приобретает характер железы, открывающейся в Вольфов канал метамерно расположенными канальцами (рис. 89). При этом Вольфов канал становится семяпроводом (*vas deferens*), извитая часть которого, ближайшая к лентовидному отделу почки, образует одетый общей оболочкой клубок, или эпидидимис (*epididymis*), а лентовидная часть почки, выделяющая беловатую жидкость, примешивающуюся к семени, представляет собой железы (железа Лейдига). Семяпроводы открываются в особый отдел клоаки — мочеполовой синус, в который открываются мочевые протоки заднего отдела почки, нередко первоначально соединяющиеся в один общий мочеточник. У самцов *Holocephali*, у которых задние части почек могут сливаться в непарный орган (у химеры), мочевые протоки задней части почки остаются друг от друга обособленными и лишь впадают общим с каждой стороны отверстием в мочеполовой синус.

9.2. Женские половые органы

У селахий женские половые органы представлены двумя подвешенными на брыжейках яичниками и двумя яйцеводами, т. е. Мюллеровыми каналами, впадающими вместе или порознь в клоаку. Иногда развивается

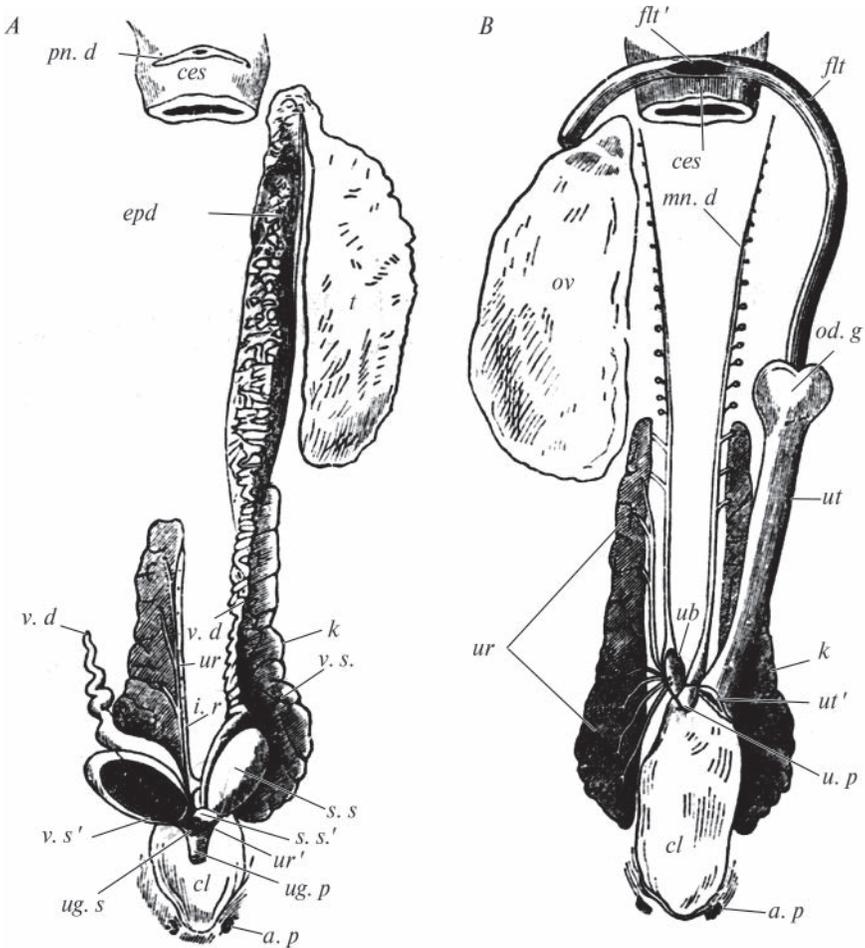


Рис. 89. Половые органы пластиножаберных:

A — мужские мочеполовые органы ската (*Raja batis*), семенник, эпидидимис и часть семяпровода правой стороны удалены и правый семенной пузырь вскрыт: *a. p.* — абдоминальные поры; *cl* — клоака; *epd* — эпидидимис; *k* — почка; *ces* — пищевод, *pn. d* — рудимент Мюллерова канала; *ss* — семенной мешок; *s. s.* — его отверстие в мочеполовой синус — *ug. s*; *t* — семенник; *ug. p* — мочеполовой сосочек; *ur* — мочеточник; *ur'* — его отверстие в мочеполовой синус; *v. d* — семяпровод; *v. s* — семенной пузырь; *v. s'* — его отверстие в семенной мешок; *B* — женские органы того же ската: левый яичник и часть правого яйцевода удалены, клоака и левая половина мочевого синуса вскрыты: *flt* — яйцеводы; *flt'* — общее для обоих яйцеводов отверстие в полости тела, *mn. d* — Вольфов канал; *od. g* — скорлуповая железа; *ov* — яичник; *ut* — маточный отдел яйцевода; *ut'* — его отверстие в клоаку; *ub* — мочевого синус; *u. p* — сосочек, которым он открывается наружу

только один левый яичник (у скатов семейство *Trygonidae* и *Mylobatidae*). Происходит это, вероятно, в зависимости от сильного развития у этих форм участка кишки, содержащего спиральный клапан и вытесняющего правый яичник. Яйцеводы остаются лишь в редких случаях разделенными своими передними концами (у *p. Echinorhinus* из акул, а равно при неравномерном развитии яйцеводов правой и левой стороны у скатов), обыкновенно же их воронки соединены поперечной перитонеальной складкой и образуют одно общее отверстие. Задний отдел яйцеводов образует расширение, в котором у живородящих акул развивается зародыш и которое не совсем правильно называют маткой. Во время беременности матка замкнута как со стороны полости тела, так и со стороны клоака (с этой последней стороны сфинктером). Впереди этого расширения в стенках яйцевода залегает кольцевидная или реже двулопастная скорлуповая железа, состоящая из многочисленных слепых трубок и выделяющая скорлупу яйца. Эта последняя слабо развита у живородящих форм и даже вовсе исчезает у большинства из них к концу развития, но она отличается чрезвычайной плотностью и состоит из рогового вещества у яйцеродных. В большинстве случаев яйцевая скорлупа, внутри которой лежит окруженное слоем белка яйцо, имеет форму четырёхугольной пластинки, углы которой вытянуты в длинные нити (рис. 90).

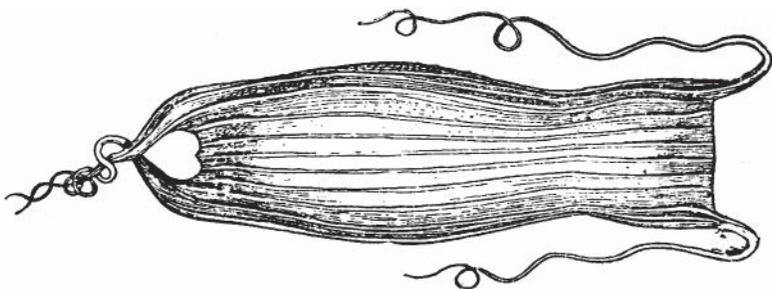


Рис. 90. Яйцо акулы. *Scyllum* служат для прикрепления яйца

Белок выделяется стенками переднего отдела яйцевода, где происходит оплодотворение. У очень юных самок просвет яйцевода в его заднем конце замкнут и, вероятно, прорывается при первом оплодотворении.

9.3. Мужские половые органы

У селажий мужские половые органы представлены двумя подвешенными на брыжейках семенниками, сохраняющими фолликулярное строение, двумя эпидидимисами и семяпроводами, впадающими в мочеполовой

синус. Выводящие пути семенников образованы передними мезонефридиальными трубками и Вольфовым каналом. Расположение этих путей таково, что позволяет отличить поперечные суженные протоки, соединяющие семенные фолликулы с продольным собирающим каналом, идущим по краю семенника параллельно с семяпроводом (Вольфовым каналом) и соединенным с ним поперечными семенными протоками, образованными мезонефридиальными трубками. Перед впадением в мочеполовой синус каждый семяпровод образует небольшое расширение — семенной пузырь (*vesicula seminalis*), в тот же синус впадают у некоторых селахий с каждой стороны по слепому мешку, тоже называемому семенным и служащему, вероятно, для хранения семени (рис. 91).

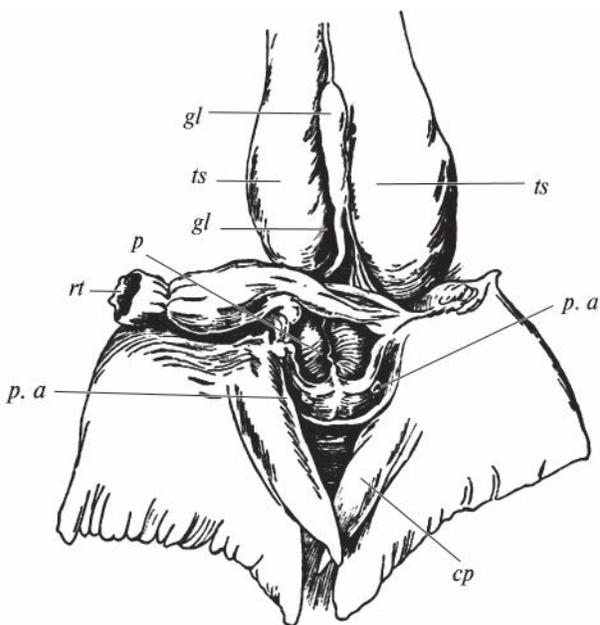


Рис. 91. Совокупительный аппарат самца молот-рыбы (*Zygaena maleus*):

cp — совокупительный орган; *gl* — пальцевидная железа и её проток;
p — мочеполовой сосочек; *p. a* — абдоминальные поры; *rt* — задняя кишка;
ts — семенники

У *Holocephali* собирающий канал семенника сообщается с мочеточником всего одним протоком, находящимся на переднем конце и непосредственно продолжающимся в семяпровод (Вольфов канал). Кроме того, у них эпидидимис, образованный извилинами последнего, достигает громадной величины, а семяпровод принимает метамерно

расположенные протоки Лейдиговой железы. Сперматозоиды *Holocephali* собираются в сперматофоры, т. е. капсулы, одетые плотной оболочкой и наполненные студенистым веществом, а нижние концы семяпроводов образуют каждый большой семенной пузырь, поделенный на камеры вследствие образования складок на его внутренней стенке. У самцов селажий имеются рудименты (наиболее развитые у *Holocephali*) Мюллеровых каналов. Чаще всего отщепляется от Вольфова протока лишь передний участок Мюллерова канала, который и сохраняется в виде рудиментарного участка с воронкой (рис. 92).

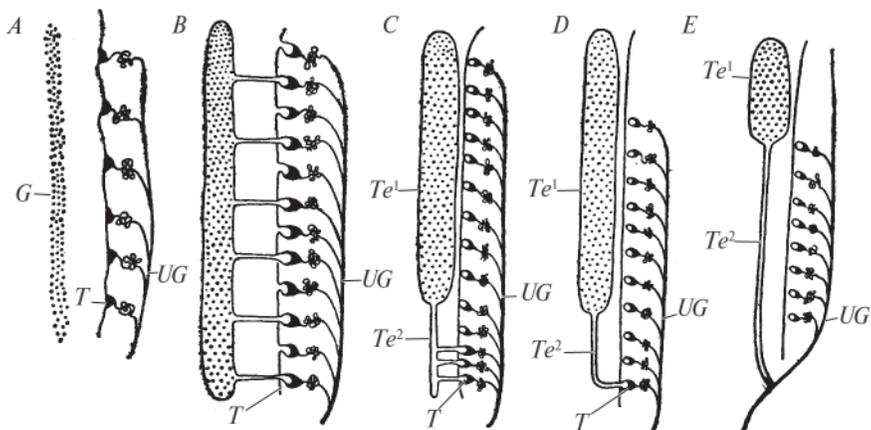


Рис. 92. Схематическое изображение взаимоотношения семенников и мезонефроса у рыб:

A — гипотетическая исходная стадия, когда для выведения семени служили воронки мезонефроса, *B* — следующая гипотетическая стадия, когда семенник при помощи поперечных канальцев (сначала, вероятно, возникших в виде желобков перитонеальной выстилки) соединяется с Мальпигиевыми тельцами почки (ганоиды *Acipenser* и *epidosteus*), *C* — следующая стадия, когда выведение семени происходит через трубчатую заднюю часть семенника и несколько мезонефридиальных канальцев (*Lepidosiren*), *D* — следующая стадия, когда для той же цели служит один мезонефридиальный канал (*Protopterus*), *E* — конечная стадия, когда этот канал видоизменяется в конечную часть трубчатого отдела семенника (*Holocephali*, *Crosspterygii Teleostei*): *G* — гонада, *T* — воронки и Мальпигиевы тельца мезонефроса, *Te*¹ — семенник, *Te*² — его трубчатая часть, *Ug* — Вольфов канал

Межпочечные органы селажий в виде парного (у скатов) или непарного (у акул и *Holocephali*) тела или непрерывного ряда телец, лежащих между задними отделами почек. Из-за присутствия жира межпочечные органы желтого цвета.

Надпочечные органы представлены на значительном протяжении расположенными (у акул метамерно, а у скатов без метамерии) капсулами и состоят в тесной связи с симпатической системой. В задней части они внедрены в массу почек. Внутреннее оплодотворение селажий связано с присутствием **совокупительных органов**, роль которых у самца играют части плавников задней пары, иначе птеригоподии (*pterygopodia*). На внутреннем крае каждого плавника имеется особый придаток, у *Holocephali* более обособленный от плавника, чем у других селажий. Придаток этот подпирается несколькими хрящами, сидящими на *metapherygium*. На внутренней поверхности этого придатка имеется желобок, а находящиеся в дистальной части придатка хрящи могут при помощи мышц раздвигаться наподобие акушерских щипцов и расширять таким образом женское клоакальное отверстие, в которое они вставляются. На конце совокупительного органа имеются особые органы чувств, иногда подвижные шипы, а также открывается железа, у акул имеющая вид мешковидного углубления покровов, а у скатов — ветвисто-трубчатая.

У *Holocephali* впереди каждого плавника имеется по ямке, из которой может выставляться различно устроенная пластинка с зубовидными чешуями на краях. Эта пластинка, подпираемая хрящем, причленяемым к заднему поясу, и иногда тоже снабженная железой (*Callorhynchus*), также имеет, по-видимому, отношение к совокуплению и, может быть, является органом для раздражения самки.

Мочеполовой аппарат двоякодышащих рыб построен, по-видимому, по тому же типу, что и у селажий. Почки представлены мезонефросом, но воронки отсутствуют, а мочеточники представлены Вольфовыми каналами. Пронефрос из немногих канальцев существует лишь у зародыша. Число его трубок не велико и *glomus* не образуется, хотя имеется склонность к образованию общей камеры. Почки представляют собой длинные тела, лежащие на стороне спины, и прикрыты у самцов снизу вместе с семенниками скоплением богатой лимфатическими элементами и жиром тканью. Мочеточники открываются в клоаку, куда и её слепой проток. Яичники парные. Между яичником и почкой тянутся два извилистых яйцевода, представленные Мюллеровыми каналами, каждый со своей воронкой, лежащей впереди сердца. Яйцеводы впадают в непарный отдел, вероятно образованный слиянием концов Мюллеровых каналов и открывающихся сосочком в клоаку. Яйца в яйцеводе облекаются слоем студенистого вещества. Семенники тянутся по нижней поверхности почек в виде удлинённого многолопастного органа. Связь семенников с Вольфовым каналом устанавливается несколько своеобразно. У *Lepidosien* каждый семенник 5—6 поперечными косо идущими мезонефридиальными канальцами связан с Мальпигиевыми тельцами заднего отдела почки, но связана не деятельная передняя часть семенника, а вовсе не развивающая живчиков задняя, имеющая характер канала то с гладкими стенками,

то заполненного губчатой массой трабекул. Эта часть семенника ошибочно принималась за самостоятельный семяпровод, значение которого казалось загадочным. У *Protopterus* эта трубчатая часть семенников получает еще большее сходство с самостоятельными протоками, так как связана только с одной парой мезонефридиальных канальцев, утратившей свои Мальпигиевы тельца и составляющей как бы непосредственное продолжение трубчатой части семенников.

У самцов *Dipnoi* имеются рудиментарные остатки переднего и заднего участка Мюллеровых каналов.

9.4. Мочеполовой аппарат ганоидных и костистых рыб

У ганоидных и костистых рыб мочеполовой аппарат имеет отличия, отчасти аналогичные тем, что мы видели у двоякодышащих, а отчасти совершенно своеобразные.

Почки представлены мезонефросом, лишь в редких случаях (у осетровых и *Amia*) сохраняющих воронки. Пронефрос, имеющийся у зародыша в числе 1–6 пар канальцев, с тенденцией к образованию общей камеры и *glomus*, атрофируется, но у немногих форм сохраняется во взрослом состоянии. Последнее обстоятельство находится в зависимости от отсутствия Мальпигиевых телец в почках этих рыб. Почки имеют у разных представителей различную степень протяжения и соединяются вместе в задней части тела, а также нередко и в передней. Реже наблюдается соединительная перемычка между обеими почками в средней части тела. Передний участок почек, прилежащий к черепу, по занимаемому положению соответствует пронефросу, а также и ближайшая к нему часть почки мезонефридиального происхождения превращаются в богатую лимфатическими клетками ткань и носит неправильное название головных почек. Эта ткань развивается не за счет самих почек, а за счет стенок прилежащих к почечному протоку кардинальных вен. Эта недействительная часть почки может иногда подразделяться на отдельно лежащие участки или может лежать совсем обособленной от функционирующей части (рис. 93).

Почечные протоки собираются в два мочеточника, у костистых рыб внедренных в толщу почки и образующих в конечной части парное или непарное расширение — мочевой синус. Непарный синус, иногда именуемый мочевым пузырем, образуется частью слиянием выводных участков мочеточников, частью отшнуровыванием спинного участка задней кишки. Таким образом, открываются мочеточники или в выше-названный мочеполовой синус, или совершенно самостоятельно позади полового отверстия на сосочке. Однако у пучкожаберных мочеполовой сосочек помещается в анальном отверстии, напоминая структуры, существующие при наличии клоаки. Во всяком случае мочеточники ганоидов

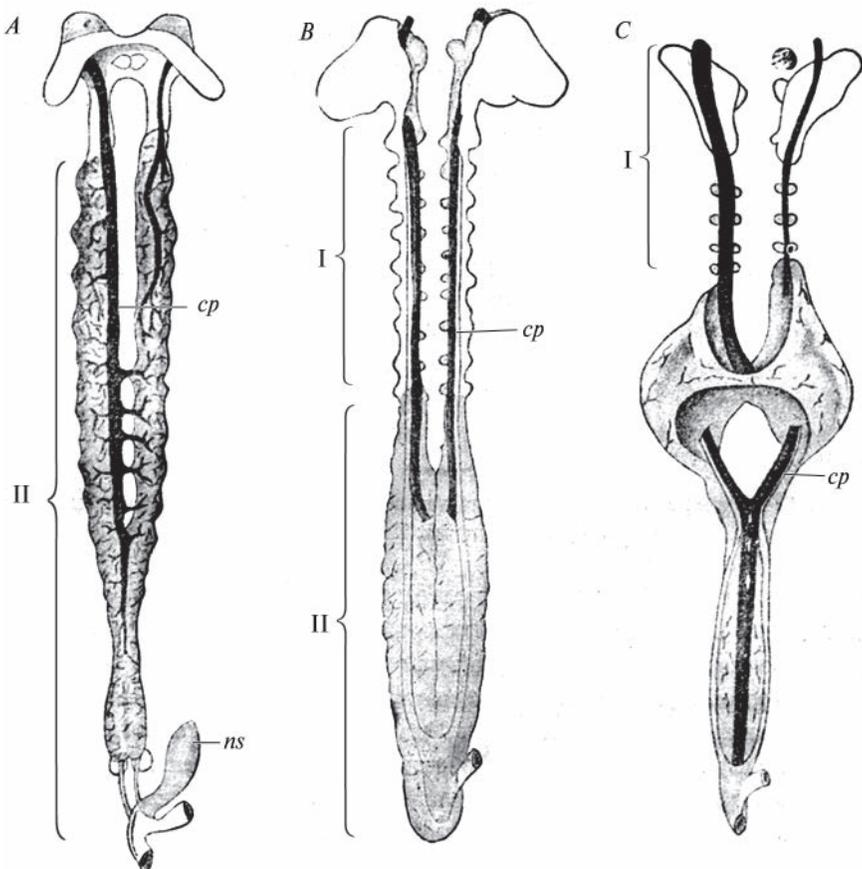


Рис. 93. Почки костистых рыб:

A — окуня (*Perca eluviatilis*); *B* — судака (*Lucioperca sandrrra*); *C* — карпа (*Cyprins auratus*); I и II — недействительная и действительная часть почек; *c. p — v. Cardinales posteriores*; *ns* — мочевого синус

и костистых представляют собой Вольфовы каналы. По отношению к строению женского полового аппарата мы имеем следующие типичные формы между ганоидами и костистыми. Яичники могут иметь форму парных пластинчатых, иногда складчатых лент, подвешенных по бокам позвоночника на мезовариях, а развивающиеся на их наружной складчатой поверхности яйца попадают в полость тела, откуда могут выводиться различными путями. У ганоидов для выведения яиц служат два иногда весьма коротких яйцевода, каждый из которых открывается воронкой в полость тела, а другим концом — вместе с мочеточниками наружу.

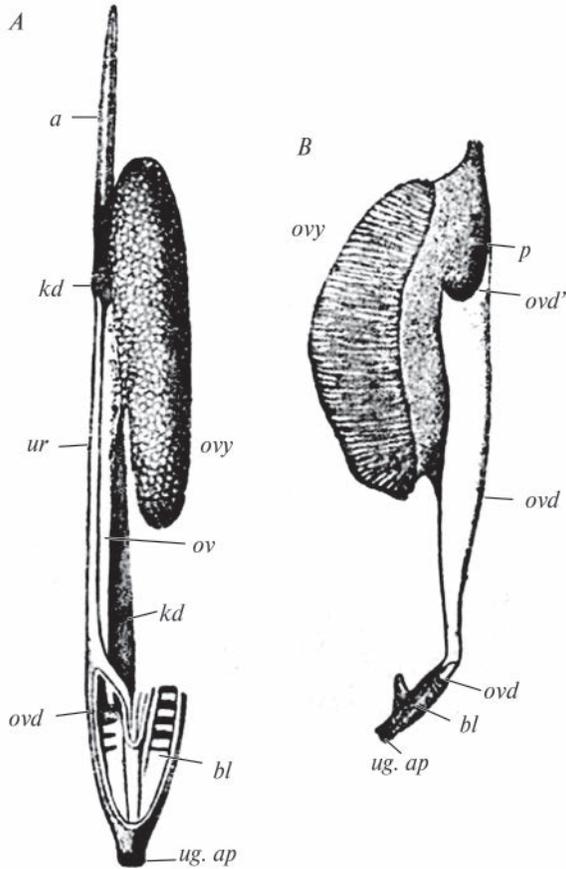


Рис. 94. Женские половые органы ганоидов:

A — *Lepidosteus*; *B* — *Amia* и *kd* — почка; *ur* — мочеточник; *bl* — мочеполовой синус; *ovy* — яичник; *ovd* — яйцевод; *ug. ap* — мочеполовое отверстие; *p* — перитонеальная выстилка

Это последнее обстоятельство заставляет предполагать, что эти яйцеводы представляют собой Мюллеровы каналы, укорочение которых произошло в зависимости от разрастания и удлинения яичника назад, что связано с увеличением численности развивающихся яиц, тем более что Мюллеровы каналы наблюдаются и у самцов ганоидов. У *Lepidosteus* между всеми ганоидами находим особенность, с которой встретимся еще только у костистых, а именно яйцеводы составляют

непосредственно продолжение самого яичника, являющегося в форме содержащего внутри полость мешковидного органа (рис. 94, А). Строение женских половых органов костистых рыб является еще более разнообразным и сложным. У некоторых лососевых (*Mallotus*, *Argentina*) яичники сохраняют первоначальную лентовидную форму, у других лососевых на их наружном свободном крае замечается желобок, а у большинства костистых края этого желобка срастаются и он превращается в полость яичника, причем яичник своим свободным краем прирастает к стенке полости тела, отделяя таким образом её верхний участок от прочих частей. Яйца при этом созревают только на внутренней поверхности мешковидного яичника, и притом чаще только на определенном участке, например только на брюшной стороне внутренней поверхности яичника. Увеличение происходит за счет складок как поперечных, так и продольных, на которых и развиваются яйца. Выводные пути костистых представляют наибольшее затруднение для понимания их значения. В одном случае, а именно у *Muraenidae*, *Mormyridae* и большинства лососевых (*Salmonidae*), яйца удаляются из полости тела через непарную лежащую позади заднего прохода половую пору, которую мы рассматриваем как видоизменение абдоминальных пор. К половой поре могут вести два коротких воронковидных углубления перитонеальной выстилки. В другом случае, а именно у некоторых лососевых (*Osmerus*, *Mallotus*), к этой поре примыкают два коротких яйцевода, открывающиеся воронками в полость тела. Яйцеводы хотя и напоминают собой Мюллеровы каналы, но представляют лишь дальнейшее развитие вышеупомянутых перитонеальных углублений, которые, вероятно, сначала удлинились вперед в виде двух желобков, помогавших прохождению яиц, а потом замкнулись в каналы с открытыми в виде воронок передними концами, служащими для поступления яиц. Во всяком случае, яичник не имеет непосредственной связи с яйцеводом (что замечается у всех прочих костистых) как и у *Lepidosteus*. У большинства костистых полость яичника продолжается назад в короткий яйцевод, вместе с яйцеводом другой стороны открывающийся наружу позади заднего прохода. Иногда оба яичника могут сливаться, но их полости разделены перегородкой (*Ammodytes*, *Anables*), а иногда слияние является полным, например у окуня (*Perca*), бельдюги (*Zoarces*), *Ophidium* и др. Яйцеводы можно рассматривать как перитонеальные выводные каналы предыдущего типа, приросшие к яичнику, хотя задняя часть яичника, не развивающая яиц, принимает участие в их образовании. Возможно, что и у *Lepidosteus* связь воронкообразных концов яйцеводов, т. е. Мюллеровых каналов, с полостью яичников устанавливается при помощи перитонеальных складок, обеспечивающих непрерывность сообщения яйцеводов и яичников. Таким образом, у этой группы возникают отношения, которых мы не встретим нигде более между позвоночными. У живородящих форм полость мешкообразного яичника или его фолликулы служат местом развития зародышей. У них, а равно

у некоторых других, оплодотворение является внутренним, но у большинства оно происходит вне тела матери. У ганоидов яйца бывают окружены слизистым слоем, иногда (у стерляди) образующимся за счет перерождения остающихся на яйце фолликулярных клеток, а иногда, вероятно, выделяемых яйцеводом.

Мужские половые органы ганоидных и костистых рыб представляют тоже не меньшее затруднение для сравнения как между собой, так и с таковыми других рыб. Семенники в виде двух лентовидных, иногда лопастных или складчатых тел, состоят из радиально расположенных семенных канальцев, иногда сохраняют фолликулярное строение. У большинства ганоидов семенные протоки в виде поперечных канальцев впадают в продольный собирающий проток, идущий вдоль мочеточника. Этот проток при помощи семенных протоков открывается в мочевые каналы почек или даже прямо в Вольфов проток, как это наблюдается у *Amia*. Следовательно, сперма идет через мезонефрос так же, как у селахий и сходно с тем, что мы увидим ниже у амфибий. У *Crossopterygii* из ганоидов и у костистых, даже у тех, у которых яйца удаляются через половую пору, у самцов имеются обособленные семяпроводы, причем с семенными канальцами они связаны сетью анастомозирующих промежуточных канальцев (*rete testis*). Открываются семяпроводы на непарном сосочке или вместе с мочеточниками, или отдельно впереди их. Морфологическое значение этих семяпроводов, по-видимому, такое же, как и двоякодышащих рыб, т. е. они представляют собой трубчатую часть самих семенников, а их конечная часть может представлять собой видоизменение последней пары мезонефридиальных канальцев. Между костистыми рыбами встречаются гермафродиты. К их числу принадлежат *Serranus* (морской окунь) и *Chrysophys*. Случайный гермафродитизм наблюдался у трески (*Gadus morrhua*), скумбрии (*Scomber scomber*), селетки (*Clupea harengus*) и др. У *Serranus* в одной и той же перитонеальной складке развиваются с каждой стороны снабженные полостью яичник и семенник, так что последний кажется как бы развившимся в толще стенки первого. Точно так же рядом с яйцеводом тянется иногда семяпровод, состоящий из ряда лакун, как бы залегающий в толще стенки яйцевода. У ганоидов и костистых рыб имеются межпочечные органы, рассеянные около почек то со спинной, то с брюшной стороны или даже внедренные в толщу почек (так называемые тельца Станниуса). У них также имеются в стенке кардинальных, вен (особенно правой стороны) надпочечные органы.

Совокупительный аппарат есть у немногих костистых рыб, у громадного же большинства оплодотворение наружное. Этот аппарат может быть устроен двояко. В одном случае совокупительный аппарат представляет собой видоизменение мочеполового сосочка, являясь в виде трубчатого органа, пронизанного мочеполовым каналом и содержащим вокруг последнего скопление фиброзной ткани, в другом случае — видоизменение заднепроходного плавника (*gonopodium*). Такой аппарат

свойствен бразильской пресноводной живородящей рыбке *Girardinus* и другим представителям семейства *Cyprinodontidae*. Иногда он бывает снабжен на конце крючками для захватывания полового сосочка самки. Для прикрепления мускулатуры аппарата служат видоизмененные нижние дуги, вдающиеся в основание органа. Возможно, что и аппарат первого типа представляет видоизменение части заднепроходного плавника, так как мочеполовой сосочек у *Blennius* лежит позади первого короткого луча этого плавника и, вероятно, тоже представляет видоизмененную часть этого плавника. Развитие гоноподия сопровождается перемещением мочеполовой и анального отверстия вперед, что влечет за собой укорочение полости тела, и вообще ряд изменений. Сперматозоиды, склеенные в пакеты, переносятся гоноподием и прикрепляются к половому отверстию самки. Имеется набухающий железистый придаток позади заднего прохода у одного представителя сомовых (*Siluridae*), а именно *Plotosus angullaris*. Возможно, что и этот орган имеет отношение к совокуплению.

Глоссарий

Артериальный конус (*conus arteriosus s. bilbus cordis*) — особый мускулистый и пульсирующий отдел, расположенный у рыб впереди желудочка. Он продолжается вперед в непарный артериальный ствол (*truncus arteriosus*), от которого и берут начало артерии.

Артериальная система рыб начинается у всех рыб от *truncus arteriosus* или от его непосредственного продолжения — брюшной или восходящей аорты (*a. ventralis s. ascendens*), от которой берут начало боковые жаберные сосуды, расположенные попарно в промежутке между двумя соседними жаберными щелями, т. е. в жаберных дугах. Это — приносящие сосуды (*v. affrentia*) жабр, или жаберные артерии.

Атриовентрикулярное отверстие соединяет предсердие и желудочек. В атриовентрикулярном отверстии у рыб обыкновенно два клапана, у которых лишь края свободны, а основания состоят в непосредственной связи с мышечными трабекулами, находящимися на внутренней поверхности сердца.

Бесчерепные, или узкосердечные (*Acrania, s. Leptocardii*), класс головохордовых. Головной отдел не обособлен, череп отсутствует, все тело сегментировано, включая внутренние органы.

Блоковый нерв — IV пара черепно-мозговых нервов.

Блуждающий нерв — X пара черепно-мозговых нервов. Важнейший коллектор информации, поступающей к жизненно важным центрам ствола мозга.

Брызгальце — рудиментарная жаберная щель у некоторых рыб. Расположено между подчелюстной и подъязычной дугами. Его наружное отверстие находится на голове, позади глаз. Из современных рыб Б. есть у пластиножаберных (особенно велико у скатов), осетровых, лопатоносов.

Варолиев мост — мост головного мозга, входящий в состав заднего мозга, расположен между продолговатым и средним мозгом, по бокам переходит в ножки мозжечка.

Веберов аппарат — система четырех пар подвижно сочлененных косточек, соединяющих плавательный пузырь с внутренним ухом у некоторых костистых рыб.

Венозная система рыб — из передней части тела берут начало две передние кардинальные вены (*v. cardinales anteriores*), иначе называемые яремными (*v. jugulares*), а из задней части — две задние кардинальные (*v. cardinales poster lores*), называемые также просто кардинальными. Кроме того, обычным является параллельный (ниже лежащий) по отношению к *venae jugidares*, парный или непарный

сосуд, именуемый *v. jugularis inferior* и представляющий ветвь настоящей *v. jugularis (superior)*.

Венчик щупалец — у круглоротых окружают ротовое отверстие расположенные с каждой стороны по четыре поддерживаемых изнутри хрящами щупальца, причем хрящи трех передних пар тоже соединены хрящевым или соединительно-тканым тяжем.

Воздухоносные придатки кишечника. (Плавательный пузырь и легкие). Большинство рыб имеет полый выступ эктодермической части кишечного канала: сообщается с последним посредством узкого прохода (*ductus pneumaticus*) или является совершенно замкнутым, но во всяком случае заполненный газом и представляет собой плавательный пузырь. Между двоякодышащими легкое *Ceratodus* построено по типу плавательного пузыря *Lepidosteus* и представляет собой два ряда камер с ячеистыми стенками. Оно лежит на спинной стороне, но *ductus pneumaticus* огибает пищевод справа и открывается в него с брюшной стороны. Легкое *Protopterus* и *Lepidosiren* разделено вдоль на две неравной величины лопасти и тоже лежит на спинной стороне, а его *ductus pneumaticus*, как и *Ceratodus*, огибает пищевод справа и открывается с брюшной стороны снизу.

Воздухоносный брюшной пузырь некоторых *Plectognathi* представляет собой обособившуюся часть желудка. Некоторые из них (*Monacanthus*, *Triacanthus*) не имеют пузыря, но наполняют воздухом желудок, тогда как другие (*Tetrodon*, *Diodon*, *Ostracion*) имеют обособленный пузырь. Наполняется он воздухом иногда периодически — у *Tetrodon*, например, через 40 минут — частью потому, что воздух вгоняется туда действием жаберного аппарата, а частью потому, что полость тела расширяется благодаря движению особых накладных костей, принадлежащих к элементам вторичного плечевого пояса. В связи с развитием способности раздуваться у этих рыб ребра являются редуцированными, а форма их тела приближается к шарообразной. Наполнив пузырь воздухом, рыба плавает.

Вольфов канал (проток) — выводной проток первичной почки (мезонефроса) у позвоночных. Впервые появляется у хрящевых рыб из зачатка первичнопочечного протока, у костных рыб является мочеточником.

Вольфовы тела — зачатки функционирующих во взрослом состоянии почек, которые могут быть названы дефинитивными, или метанефросом (*metanephros*); появляются у зародыша впереди их лежащие провизорные почки, которые могут быть названы вторичными, или мезонефросом (*mesonephros*).

Ганоидные рыбы — (*Ganoidei*) инфракласс (надотряд) лучеперых рыб. Имеется два надотряда: хрящевые ганоиды и костные ганоиды.

Гастрюляция — процесс обособления зародышевых листков (наружного — эктодермы и внутреннего — энтодермы) у зародышей всех многоклеточных животных.

Гетероцеркия — когда хорда, отклоняясь вверх, делит плавник таким образом, что нижняя часть значительно больше верхней.

Гиоидная дуга (от лат. *hyoideus* — подъязычный) — у более древних акул *Protoselachii hyomandibulare* лежит над *hyoideum* и оба хряща составляют как бы одну дужку, несущую, подобно жаберным дужкам, хрящевые лучи (*radii branchiostegi*). На жаберных дужках эти лучи подпирают жаберные мешки. У других акул уже начинается постепенное смещение нижней части дуги, т. е. *hyoideum*, назад, а у некоторых скатов (*Rajidae*) она ложится позади *hyomandibulare*. Это последнее соединено с мандибулярной дугой связкой и у *Rajidae* является исключительно в виде подвесочного аппарата для мандибулярной дуги, ибо *hyoideum* подвешивается к черепу самостоятельно. У *Holocephali hyomandibulare* сливается с черепом.

Гипофиз — нижний мозговой придаток — железа внутренней секреции позвоночных, расположенная у основания мозга.

Глаз рыб имеет в условиях жизни в водной среде высокий показатель преломления с морфологической точки зрения, характеризуется хрящевой склерой, иногда даже с костными отложениями.

Глаза редуцированные представлены у круглоротых и некоторых пещерных (*Typhlichthys*, *Ambliopsis*, *Stigicola*, *Lucifuga*). Между круглоротыми у *Ammocoetes* глаз лежит под кожей и лишен склеры и роговицы, так что двигающие глазом мускулы прикрепляются к слабо развитой сосудистой оболочке.

Глаза телескопические имеются у некоторых глубоководных рыб. Глазное яблоко принимает в этом случае удлинненную форму, причем роговица очень выпукла, хрусталик громадный, радужка слабо развита, зрачок очень большого диаметра и хрусталик вдвинут в зрачок, а ретина представляет деление на два отдела.

Глазодвигательный нерв — III пара черепно-мозговых нервов.

Головной мозг — передний отдел центральной нервной системы, расположенный в полости черепа.

Гонотомы — боковые пластинки сомитов, дающие начало половым органам и эпителию полости тела.

Грудина у рыб имеется только в зачатке в виде одного или двух друг за другом лежащих хрящей, залегающих между брюшными концами переднего пояса (акулы). У некоторых ганоидных рыб позади нижней челюсти можно отличить одно (*Amnia*) или два (*Crossopterygii*) кожных окостенения. Точно также у *Stegocephala* имеется непарное окостенение, к которому примыкают ключицы. Это окостенение и представляет собой надгрудинник (*episternum*)

Дентин — разновидность костной ткани, входящая в состав плакоидной чешуи рыб и составляющая основную массу зуба млекопитающих. В Д. костистых рыб могут находиться тела одонтобластов — клеточный Д.

Дифицеркия — хорда, проходя по середине плавника, разделяет его так, что верхняя и нижняя части хвостового плавника почти равной величины.

Добавочный нерв, или Виллизиев — XI пара черепно-мозговых нервов. Двигательный нерв.

Дыхание высших рыб совершается главным образом благодаря движению оперкулярных крышек и *radii branchiostegi*, причем играют роль перепонка, оторачивающая *radii* и называемая бранхиостегальной или оперкулярной перепонкой, и клапанообразная оторочка верхней и нижней челюсти, или верхне- и нижнечелюстные клапаны. Оперкулярная крышка и бранхиостегальная перепонка при дыхании находятся в постоянном движении, то приближаясь к жаберным дугам и уменьшая объем оперкулярной полости, то удаляясь от дуг и увеличивая её объём. При расширении этой полости вода, устремляющаяся извне под крышку, прижимает бранхиостегальную перепонку к поверхности тела и закрывает оперкулярную щель, а ток, устремляющийся в ротовую полость, наоборот, растворяет оба клапана и наполняет ее. Таким образом происходит вдыхание воды через рот. При уменьшении объема оперкулярной полости вода, находящаяся в ней, отстраняет бранхиостегальную перепонку и выходит через раскрывшуюся оперкулярную щель наружу, а вода, находящаяся в ротовой полости, устремляясь к выходу изо рта, захлопывает оба клапана и не может выйти обратно.

Жаберные дуги — часть висцерального черепа позвоночных, хрящевые или костные образования, развивающиеся в стенке глотки между глоточными карманами. У круглоротых Ж. д. цельные, соединяются продольными перекладинами в жаберную корзинку, расположенную кнаружи от жаберных мешков. У рыб может быть от трех до семи Ж. д., каждая из которых первично разделена на четыре подвижно соединяющихся отдела и помещается между жаберными щелями, на её наружной стороне развиваются жабры.

Жаберные лепестки образуются как у рыб, так и у амфибий эктодермической частью жаберных щелей, что ясно видно, например, у осетровых (*Acipenser*), у которых лепестки эти возникают ранее, чем образовался прорыв перегородки, разделяющий экто- и энтодермическую часть жаберного мешка. За счет эктодермической части жаберных лепестков возникают жаберные лепестки и у костистых рыб.

Жаберные щели у ланцетника — сосуд, в который открывается своя пара нефридиальных канальцев. Ж. щ. может быть названа наджаберной или эпибранхиальной. Боковые жаберные сосуды образуют около каждой нефридиальной трубки сеть лакун, или почечный клубочек (*glomerulus*).

Жаберный аппарат в его наиболее первичной форме находим у круглоротых *Ammocoetes* и отчасти у *Bdellostoma*. В том и другом случае жаберные мешки открываются каждый одним отверстием наружу, а другим — внутрь, причем у *Ammocoetes* их 7 пар, у *Bdellostoma* — 6 или 7 пар, но у *B. bischoffi* и *stouti* по 12–12, а у *B. polytrema* доходит даже до 14.

Жаберный аппарат двоякодышащих рыб — представлен жаберными щелями, прикрытыми оперкулярной крышкой с небольшим

окаменением внутри и с рудиментарной оперкулярной жаброй на её внутренней поверхности. Часть жаберных щелей может подвергаться редукции. У *Ceratodus* пять жаберных щелей и первые четыре дуги несут по два ряда лепестков, а задняя — пятая — лишена их вовсе. Лепестки большей своей частью сидят на имеющейся с наружной стороны дуги рудиментарной перегородке и только немного выдаются за край её своими свободными концами. У *Protopterus* передняя жаберная щель очень мала, а у *Lepidosiren* она облитерируется вовсе. У последнего исчезает также и последняя (шестая) дуга и последняя жаберная щель, так что число жаберных щелей низводится до четырех пар. У *Protopterus* на четвертой и пятой дугах по два ряда лепестков, а на шестой один. Брызгальце наблюдается только у зародышей. У молодых *Lepidosiren* и *Protopterus* имеется позади оперкулярной крышки четыре наружные жабры в виде пластинчатых придатков с боковыми веточками. У *Protopterus* из этих жабр атрофируется только передняя, а три задних остаются на всю жизнь в виде ничтожных придатков и ложатся одна над другой, сдвигаясь к области плечевого пояса. У *Lepidosiren* наружные жабры совершенно атрофируются, а у *Ceratodus* они не появляются вовсе.

Жабры — органы газообмена водных животных.

Жабры наружные у ганоидов наблюдались у молодых *Crossopterygii* (*Polypterus* и *Calamoichthys*). Жаберная крышка вытянута в утончающийся назад придаток, в молодом состоянии подпертый членистым хрящевым образованием, обособляющийся от гиоидной дуги и несущий верхний и нижний ряд нитевидных с боковыми отростками лепестков; таким образом, расположение отдельных частей жабры приближается к перистому. Между костистыми *Gymnarchus* и *Heterotis* в молодости имеют нитевидные жабры, напоминающие таковые зародыша селажий.

В ротовой полости рыб железы отсутствуют, поскольку выделения желез вымывались бы водой, обильно поступающей в ротовую полость. Однако миноги, которые во время питания присасываются ртом, и вода при этом в рот не поступает, имеют пару открывающихся в ротовую полость мешковидных желез с хорошо развитым мышечным слоем. Секрет этих желез, похожий на жир, содержит переваривающий белки фермент.

Желточный мешок — орган питания, дыхания и кроветворения у зародышей хрящевых и костистых рыб.

Желудок — следующее за пищеводом переднее расширение кишечной трубки, в котором осуществляется механическая и химическая переработка пищи. Ланцетник, круглоротые и некоторые рыбы не имеют обособленного Ж. У акулых рыб Ж. подковообразно изгибается, в нем различают кардиальную и пилорическую части. У костистых рыб от кишки вблизи Ж. отходят слепые пилорические выросты.

Женские половые органы пластиножаберных представлены двумя подвешенными на брыжейках яичниками и двумя яйцеводами, т. е. Мюллеровыми каналами, впадающими вместе или порознь в клоаку. Иногда

развивается только один левый яичник (у скатов семейства *Trygonidae* и *Mylobatidae*).

Задняя кишка — у позвоночных толстый отдел кишечника — короткая гладкостенно выстланная чаще однослойным цилиндрическим эпителием. Она принимает часто одну или реже две слепых кишки (*coecum*), представляющих собой обособившиеся части задней кишки.

Зародыш — у животных или эмбрион в ранний период развития — от оплодотворения до выхода из оболочек или рождения.

Зрительный нерв — у позвоночных II пара черепно-мозговых нервов.

Зубы — костные образования, расположенные в ротовой полости у большинства позвоночных животных (у некоторых рыб также в глотке) и служащие для захватывания и перетирания пищи.

Кишечно-жаберные, кишечнодышащие (*Enteropneusta*), класс полухордовых. Примитивные вторичноротые.

Кишечный канал — простейшей формой кишечного канала позвоночных является такая, при которой передняя кишка без резкой границы переходит в среднюю, а желудок, представляющий конечное расширение передней кишки, отсутствует, как это наблюдается у многих рыб. Древнейшей формой эпителия кишечного пути надо считать мерцательный эпителий, который и сохранился в передней и средней кишке некоторых рыб.

Кожа, кожные покровы позвоночных животных, ограничивают тело от внешней среды.

Костистые рыбы — (*Teleostei*) инфракласс лучеперых рыб.

Кювьеровы протоки — кровеносные сосуды ланцетника и позвоночных животных, образованные слиянием передних и задних кардинальных вен. Впадают в венозный синус или непосредственно в правое предсердие. Есть у эмбрионов всех позвоночных, во взрослом состоянии сохраняются у круглоротых (один) рыб и хвостатых земноводных.

Ланцетники, *Amphioxus* (*s. Branchiostoma lanceolatus*) — род животных класса бесчерепных.

Лимфатические сердца представляют собой пульсирующие мускулистые расширения, накачивающие лимфу из лимфатических сосудов в венозную систему.

Лимфатическая система рыб содержит лимфатические синусы и сосуды, лимфатические сердца, или пульсирующие расширения этих же сосудов, лимфатические железы (узлы), селезенка и тому подобные органы, в которых происходит накопление и наиболее энергичное размножение лейкоцитов.

Лицевой нерв — VII пара черепно-мозговых нервов.

Мандибулярная (верхнечелюстная) дуга у пластиножаберных рыб состоит из небно-квадратного хряща, слитого с таковым противоположной стороны и играющего роль верхней челюсти, и мандибулярного (*mandibulare*), играющего роль нижней челюсти. Небно-квадратный хрящ причленяется к черепу связками, но у *Holocephali*, т. е.

сростноголовых, он срастается неподвижно с черепом, откуда и произошло название этой группы.

Мезодерма — (мезобласт) средний зародышевый листок у многоклеточных животных, располагающийся между эктодермой и энтодермой.

Мерцательный эпителий — реснитчатый эпителий, клетки которого на апикальном полюсе имеют подвижные реснички длиной до 10 мкм, совершающие до 30 колебаний в 1 с. Располагаясь рядом, работают синхронно, в результате на поверхности пласта возникают волны, распространяющиеся со скоростью 10^2 – 10^3 мкм/с.

Метамера — сходные (или сходно закладывающиеся) участки тела, расположенные вдоль продольной оси или плоскости симметрии.

Метаморфоз (превращение) — глубокое преобразование строения организма, в процессе которого личинка превращается во взрослую особь.

Миоцель образуется в процессе формирования мезодермических сегментов. Каждый сегмент тела в ходе развития делится на две части: верхнюю и нижнюю. Верхняя носит название миотома, а его полость — миоцеля.

Мозговые оболочки — соединительно-тканые мембраны, окружающие мозг у позвоночных и защищающие его от механических повреждений. Однослойная первичная мембрана М. о. характерна для большинства рыб.

Мозжечок — отдел головного мозга, расположенный над продолговатым мозгом и варолиевым мозгом: у круглоротых в виде пластинки, связанной с вестибулярным аппаратом и боковой линией; у рыб достигает значительных размеров, участвует в координации движений, регуляции мышечного тонуса, сохранении позы.

Мужские половые органы пластиножаберных представлены двумя подвешенными на брыжейках семенниками, сохраняющими фолликулярное строение, двумя эпидидимисами и семяпроводами, впадающими в мочеполовый синус. Выводящие пути семенников образованы передними мезонефридиальными трубками и Вольфовым каналом.

Мужские половые органы ганоидных и костистых рыб представлены семенниками в виде двух лентовидных, иногда лопастных или складчатых тел, состоящих из радиально расположенных семенных канальцев, иногда сохраняющих фолликулярное строение. У большинства ганоидов семенные протоки в виде поперечных канальцев впадают в продольный собирающий проток, идущий вдоль мочеточника.

Мускулатура, мускульная система, мышечная система — совокупность сократительных элементов мышечной ткани, объединенных обычно в мышцы и связанных между собою соединительной тканью.

Мюллеров канал — проток, соединяющий воронку и каналец предпочки (пронефроса) с полостью клоаки у зародышей позвоночных.

Надпочечные органы у рыб представлены капсулами, расположенными на значительном протяжении (у акул метамерно, а у скатов без

метамерии) и стоят в тесной связи с симпатической системой. В задней части они внедрены в массу почек.

Наружный лабиринт — часть внутреннего уха, повторяющая собой форму внутреннего, а его центральная часть делится на два отдела: верхний — *recessus hemiellipticus s. vestibidum* и нижний — *recessus hemisphaericus*.

Невропора — в эмбриональном развитии ланцетника со спинной стороны образуется переднее расширение, свободно открытое наружу. Н. позже открывается на дне небольшой ресничной ямки, которая у взрослого сдвинута на левую сторону, и к которой подходит нерв (ямка Келликера).

Нефридиальные трубки (нефридии) — выделительные органы у низших позвоночных. Представлены ветвящимися эпителиальными каналами, которые одним концом открываются в перибранхиальную полость, а другие при помощи нескольких воронкообразных отверстий, окруженных особыми булавовидными клетками — соленицитами, в субхордальный целом своей стороны.

Оболочки (*Tunicata*) туникаты, урочордовые — подтип хордовых. Вероятно, О. — потомки плавающих первичных хордовых.

Обонятельный нерв — первая пара черепно-мозговых нервов, чувствительный нерв.

Орган зрения — орган получения животными организмами информации о внешнем мире посредством улавливаемых отражаемых или излучаемых объектами электромагнитных излучений в диапазоне волн от 300 до 800 нм.

Орган обоняния — воспринимает химические раздражители, присутствующие в окружающей среде. У круглоротых непарный О. о. открывается наружу непарной ноздрей. У рыб О. о. представлены парными носовыми ямками или мешками на передней части головы, которые включают соединительно-тканые пластинки, покрытые обонятельным эпителием.

Орган слуха воспринимает и анализирует звуковые колебания. У костистых рыб одним из приемников звука является плавательный пузырь, колебания которого передаются на веберов аппарат и далее на внутреннее ухо.

Органы вкуса — вкусовые луковички, воспринимающие химические (вкусовые) раздражения. У круглоротых О. в. находятся на боковой поверхности шупалец. Для позвоночных характерна корреляция между способом питания и числом и распределением О. в. (у рыб в полости рта ок. 20 тыс. вкусовых лукович).

Органы дыхания — обеспечение одной из основных функций — обеспечение поступления в организм O_2 , использование его в окислительных-восстановительных процессах.

Органы кожного чувства — нервные бугорки и нервные или концевые почки имеют простейшую форму органов кожного чувства. Те и другие представляют собой комплексы перцепирующих и опорных клеток, причем в нервных почках те и другие одинаковой длины, а в бугорках

перципирующие клетки значительно короче и не заходят своими внутренними концами в глубоколежащие части органа.

Органы кровообращения — система органов и сосудов, обеспечивающая циркуляцию крови. Кровеносная система позвоночных характеризуется, в отличие от таковой бесчерепных, присутствием мускулистого пульсирующего расширения, — сердца (*cor*). Все сосуды, приносящие кровь к сердцу, называются венами, а уносящие от него кровь — артериями, причем мелкие ветвления артерий соединяются с ветвями вен мелкой сеткой капилляров; следовательно, кровеносная система позвоночных, как и у ланцетника, — замкнутая.

Отводящий нерв — VI пара черепно-мозговых нервов.

Перилимфатический проток — часть наружного, иначе хрящевого или костного, лабиринта, которым он сообщается с лимфатическими полостями головы и содержит внутри себя (следовательно, между стенкой наружного и внутреннего лабиринтов) жидкость, называемую перилимфой.

Периферическая нервная система — часть нервной системы, представленная нервами, соединяющими ЦНС с сенсорными органами, рецепторами и эффекторами (мышцами и железами).

Печень — пищеварительная железа всех позвоночных животных. Представляет полый вырост средней кишки, просветы которой открываются в просвет средней кишки или желудка. П. рыб двулопастная (правая и левая лопасть) или многолопастная — массивный богатый кровью орган, секрет которого (желчь) или выносится непосредственно в кишку, или чаще сначала собирается в особом резервуаре — желчном пузыре (*vesica s. cystis fellea*).

Пищевод — отдел пищеварительной системы, соединяющий ротовую полость с желудком или средней кишкой.

Плавательный пузырь — непарный или парный орган рыб, развивающийся как вырост передней части кишечника. Выполняет гидростатическую, у некоторых рыб — дыхательную и звукоиздающую функции, а также роль преобразователя резонатора и преобразователя звуковых волн.

Плакоды (от греч. *pláx* — плоскость) — зачатки некоторых органов чувств и части ганглиев, закладывающихся в виде утолщений эктодермального эпителия. У позвоночных из П. формируются органы обоняния, хрусталик глаза, внутреннее ухо, слуховой ганглий, ганглии лицевого, языко-глоточного и блуждающего нервов. У круглоротых и рыб — органы боковой линии и жаберный аппарат.

Плакоидная чешуя, или кожные зубы (от греч. *pláx* — плоскость, пластинка и *éidos* — вид, форма), характерна для хрящевых рыб. Закладывается в мезодерме на границе с эктодермой. Развиваясь, прорывает эктодерму и в виде шипа выходит наружу. Состоит из базальной пластинки, шейки и коронки, или шипа, направленного назад. Внутри каждой чешуи имеется полость, заполненная пульпой, богатой кровеносными сосудами и нервами, или несколько пульповых каналов.

П. ч. образована дентином в его различных модификациях, её вершина (шип) покрыта более твердым эмалеобразным витродентином. В течение жизни животного П. ч. периодически сменяется. В эволюции позвоночных предшествует ганоидной и костной чешуям. Зубы позвоночных — производные П. ч.

Поджелудочная железа — орган экзокринной и эндокринной секреции позвоночных. У низших позвоночных (круглоротых) экзокринные и эндокринные отделы пространственно обособлены, их объединение происходит у рыб. Ацинозные клетки П. ж. вырабатывают ферменты, обеспечивающие переваривание белков, жиров и углеводов.

Подъязычный нерв — XII пара черепно-мозговых нервов. Образуется у амниот в результате слияния спинномозговых нервов.

Позвоночник рыб позволяет отличить только две части: туловищную, часто несущую ребра, и хвостовую, без ребер, хотя граница между этими частями далеко не резко выражена, они постепенно переходят одна в другую. У акул, химер, а равно некоторых ганоидных и костистых рыб передние позвонки могут срастаться в одну хрящевую или костную массу, а иногда срастаются и с черепом. Число позвонков у рыб может достигать до 400 (у акул и ганоидов), но у костистых рыб, кроме угрей (*Conger*, *Anguilla*), число их не превышает 70, а иногда низводится до 15, как у сростночелюстных (*Plectognathi*).

Позвоночные (*Vertebrata*, s. *Craniota*, s. *Pachycardii*) — подтип животных типа хордовых.

Половые органы ланцетника, являющегося раздельнополым, представляют собой метамерно расположенные на протяжении перибранхиальной полости (снаружи от её наружной стенки) пузыревидные гонады, т. е. семенники (*testes*) или яичники (*ovaria*).

Почки у рыб представлены мезонефросом, лишь в редких случаях (у осетровых и *Amia*) сохраняющих воронки. Пронефрос, имеющийся у зародыша в количестве 1–6 пар канальцев, с тенденцией к образованию общей камеры и *glomus*, обыкновенно атрофируется, но сохраняется у немногих форм во взрослом состоянии. Это последнее обстоятельство находится в зависимости от отсутствия Мальпигиевых телец в почках этих рыб.

Предсердие — отдел сердца, который собирает и перекачивает кровь в желудочек

Продолговатый мозг — луковица мозга, часть ствола головного мозга позвоночных, переходящая кзади в спинной мозг, а кпереди в варолиев мост. П. м. содержит жизненно важные центры, регулирующие дыхание, кровообращение, обмен веществ.

Развитие ланцетника происходит вне тела матери. Отложенные через жаберную пору яйца одеты снаружи оболочкой, выделяемой облекающими яйцо в яичнике клетками, или хорионом. После выделения редуцированных телец и оплодотворения, яйцо проходит полное и почти равномерное дробление. Клетки нижнего или вегетативного полюса все-таки немного крупнее клеток верхнего или анимального полюса. В результате

получается полая сфера, или бластула, которой более крупные клетки вегетативного полюса начинают вворачиваться внутрь.

Рострум (*rostrum*) — клювообразный выступ, часть черепа пластиножаберных, снабженная подобно черепу всех вышестоящих форм челюстным аппаратом (*Gnathostomi*), представляет собой спереди вытянутую хрящевую коробку.

Ротовая полость — передний отдел пищеварительного тракта, начинающийся ротовым отверстием и переходящий в глотку.

Селахии (*Selachii*) — пластиножаберные рыбы.

Селезенка (*lien s. splen*) представляет собой у большинства позвоночных компактный орган, залегающий в различных местах спинного мезентерия. У круглоротых и двоякодышащих рыб селезенка диффузная, в виде ретикулярной кроветворной ткани, расположенной в стенке кишечника (круглоротые) или желудка (двоякодышащие).

Сердце — центральный орган кровообращения, сокращениями которого осуществляется циркуляция крови по сосудам. У рыб оно двухкамерное и состоит из одного предсердия (*atrium*), получающего венозную кровь со всего тела, и одного желудочка (*ventriculus*), отдающего ту же венозную кровь в жабры, откуда она разносится по всему телу и по капиллярам собирается снова в венозные стволы и в сердце.

Сетчатая оболочка, или сетчатка (ретины) — внутренняя светочувствительная оболочка глаза, выстилающая глазное дно; преобразует световое излучение в нервное возбуждение и осуществляет первичную обработку сигнала.

Сильвиев водопровод (*aquaeductus Sylvii*) — просвет среднего мозга суженный до размера узкого канала, соединяющего полости 3-го и 4-го мозговых желудочков.

Симпатическая нервная система (от греч. *simpathes* — чувствительный, восприимчивый к влиянию) — часть нервной системы позвоночных, ганглии которой расположены на значительном расстоянии от иннервируемых органов. С. н. с. возникает у рыб и в основном состоит из центров, находящихся в боковых рогах грудного и поясничного сегментов спинного мозга, поясничных стволах, объединяющих паравертебральные ганглии.

Скелет — совокупность твердых тканей в животном организме, служащих опорой тела или отдельных его частей и защищающих его от механических повреждений.

Склера или наружная белковая оболочка — наружная, плотная соединительно-тканная непрозрачная оболочка, покрывающая заднюю часть глазного яблока позвоночных. а впереди (перед зрачком) переходящая в прозрачную роговицу.

Склеро-нефроном у пластиножаберных рыб в ходе развития является двойственным по назначению. От этого участка отделяется масса клеток, направляющихся внутрь к хорде и нервной трубке и дающих впоследствии начало скелету и соединительно-тканным производным,

а с другой стороны, из этого же участка образуется впоследствии зачаток нефридиев, т. е. мочеотделительных органов.

Слуховой нерв — преддверно-улитковый нерв, VIII пара черепно-мозговых нервов, чувствительный нерв.

Совокупительные органы пластиножаберных находятся в соответствии с внутренним оплодотворением. Их роль у самца играют части плавников задней пары, иначе птеригоподии (*pterygopodia*). На внутреннем крае каждого плавника имеется особый придаток, у *Holocephali* более обособленный от плавника, чем у других пластиножаберных. Придаток этот подпирается несколькими хрящами, сидящими на *metapherygium*. На внутренней поверхности этого придатка имеется желобок, а находящиеся в дистальной части придатка хрящи могут при помощи мышц раздвигаться наподобие акушерских щипцов и расширять таким образом женское клоакальное отверстие, в которое они вставляются. На конце совокупительного органа имеются особые органы чувств, иногда подвижные шипы, а также открывается железа, у акул имеющая вид мешковидного углубления покровов, а у скатов ветвисто-трубчатая.

Сосудистая оболочка (*chorioidea*) — внутренняя, соединительно-тканная пигментированная оболочка глаза у позвоночных, расположенная между пигментным эпителием сетчатки и склерой. Обильно пронизана кровеносными сосудами, снабжающими сетчатку кислородом и питательными веществами.

Спинальный мозг — филогенетически древняя часть ЦНС позвоночных, расположенная в позвоночном канале. Впервые появляется у бесчерепных, эволюционирует в связи с совершенствованием моторики.

Спланхнотом — результат развития мезодермических сегментов. Каждый сегмент с той и другой стороны делится на две части: верхнюю и нижнюю. Верхняя носит название миотома. Спланхнотомы состоят из двух лепестков: наружного — париетального, или кожно-волокнистого, и внутреннего висцерального, или кишечно-волокнистого, и образуют впоследствии кишечник справа и слева, а их полости, сливаясь как в поперечном, так и в продольном направлениях, образуют вторичную полость тела, или целом.

Спланхноцель — полость, образующаяся при развитии мезодермических сегментов.

Среднее ухо (*tympanum*) у рыб представлено брызгальцем.

Средний мозг — мезэнцефалон, отдел ствола головного мозга, расположенный между промежуточным мозгом (кпереди), варолиевым мостом и мозжечком (кзади). Образуется из среднего мозгового пузыря.

Средняя кишка у позвоночных становится тонким отделом кишки. У круглоротых и акул увеличение поверхности достигается сильно развитым спиральным клапаном.

Тапетум (*tapetum*) у животных (зеркальце) — блестящий слой позади сетчатки глаза (в пигментном слое или в сосудистой оболочке). Отражает на фоторецепторы сетчатки непоглощенные световые лучи,

поддерживая тем самым её в состоянии возбуждения и повышая чувствительность при слабой освещенности.

Тройничный нерв — V пара черепно-мозговых нервов.

Тропибазальный череп (от греч. *trópis* — киль и базальный) череп с узким основанием и сближенными глазницами, разделенными межглазничной перегородкой, позади которой расположен головной мозг. Т. ч. свойственен большинству костистых рыб, из ископаемых — кистеперым рыбам стегоцефалам.

Хорда (от греч. *chordē* — струна) спинная струна — эластичная несегментированная скелетная ось у хордовых животных.

Хордовые (*Chordata*) — тип вторичноротых животных. Характерен осевой скелет в виде лежащей над кишкой хорды.

Хрусталик — прозрачное бессосудистое тело (линза), расположенное позади радужной оболочки, против зрачка, часть диоптрической системы глаза, преломляет проходящие через него лучи света, фокусируя изображение на сетчатке.

Целом — вторичная полость тела у хордовых, пространство между стенкой тела и внутренними органами. Оно ограничено эпителиальными стенками мезодермального происхождения, содержит целомическую жидкость, обычно открывается наружу специальными протоками — целомодуктами.

Центральная нервная система (ЦНС) — основной отдел нервной системы животных, представленный у позвоночных спинным и головным мозгом.

Череп — скелет головы позвоночных, образованный хрящем и (или) костью.

Череп ганоидов тропибазального типа является замкнутым и перепончатого пространства не наблюдается; спереди он вытянут в *rostrum*, а сзади срастается с позвоночником. К этому первичному черепу примыкает ряд накладных костей, кожный характер которых сохраняется у осетровых рыб (*Acipenseridae*).

Череп костистых рыб построен по тому же типу, как и у ганоидов, т. е. тропибазального типа. Редукция хрящевого черепа у костистых рыб идет далее, чем у какого-либо другого отряда, и только в виде исключения (у глубоководных (*Argyropelecus*, *Cyclothone*)), краниальная часть черепа (как и позвоночник) может оставаться хрящевой.

Череп круглоротых рыб наиболее примитивно построен и отличается от черепа всех прочих позвоночных отсутствием челюстей (откуда и название этой группы — *Agnatha*).

Чешуя — (*squama*), жесткие метамерные пластинки кожного скелета позвоночных, в том числе рыб.

Чешуя ктеноидная — Ч. костных рыб с гребенчато-зазубренным краем.

Чешуя циклоидная — Ч. костных рыб, имеющая округлую форму.

Электрические органы — парные образования у рыб, способные генерировать электрические разряды. Каждый электрический орган состоит

из многочисленных, собранных в столбики электрических пластинок, видоизменённых мышечных, нервных или железистых клеток, в мембране которых осуществляется разделение электрических зарядов.

Эмаль — зубная эпителиальная ткань, покрывающая коронку зуба.

Эндолимфатический проток (*ductus endolymphaticus*) — часть внутреннего уха, наполненная жидким содержимым — эндолимфой, передающей звуковые колебания.

Эпендима — форма микроглии. Клетки Э. — эпендимоциты выстилают стенки спинномозгового канала и желудочков головного мозга, выполняют разграничительную, опорную и секреторную функции.

Эпиволия — обрастание — один из способов гастрюляции, а также распространение клеточных пластов в зародыше в ходе онтогенеза.

Эпидермис — у животных наружный эпителиальный слой кожи, развивающийся из эктодермы.

Эпифиз или **пинеальный орган** — конусовидный вырост крыши промежуточного мозга. У современных круглоротых сохранил до известной степени строение глаза и осуществляет фоторецепцию.

Язык — вырост дна ротовой полости — у позвоночных животных выполняет функции транспортировки и вкусового анализа пищи.

Языкоглоточный нерв — VIII пара черепно-мозговых нервов.

Яичники — женские половые железы смешанной секреции, в которых образуются и созревают половые клетки — яйца. У круглоротых и рыб в процессе индивидуального развития два Я. сливаются в один.

Яйцеклетка — женская половая клетка, из которой в результате оплодотворения развивается новый организм. Я. высокоспециализированная клетка, содержащая питательные вещества, необходимые для развития зародыша.

Список литературы

Берг Л. С. Семга, ее биология и промысел. Изв. Всесоюзн. научно-иссл. ин-та озерного и речного рыбн. хоз. Т. XX, 1935.

Васнецов В. В. Этапы развития костистых рыб. — В кн. : Очерки по общим вопросам ихтиологии / В. В. Васнецов. — М. : Наука, 1953. — С. 207–217.

Зайцев А. В. Строение гипофиза костистых рыб и связь сезонных изменений микроструктуры гипофиза и гонад с условиями размножения. — В кн. : Проблемы современной эмбриологии / А. В. Зайцев, 1964. — С. 304–308.

Иванова Н. Т. Атлас клеток крови рыб (сравнительная морфология и классификация форменных элементов крови рыб / Н. Т. Иванова. — М. : Легкая и пищевая промышленность, 1982. — 184 с.

Иоганзен Б. Г. Морфобиологические особенности круглоротых Сибири / Б. Г. Иоганзен // Зоол. журн, 1935. — Т. XIV. — Вып. 2 и 3.

Карташев Н. Н. Практикум по зоологии позвоночных / Н. Н. Карташев, В. Е. Соколов, И. А. Шилов. — М., 2004.

Moу Thomas J. A. — The early evolution and Relationships of the Elasmobranchs. Biol. Rev. Vol. 14. — 1939.

Никольский Г. В. Биология рыб / Г. В. Никольский. — М., 1944. — 436 с.

Протасов В. Р. Зрение и ближняя ориентация рыб / В. Р. Протасов. — М. : Изд-во ГосНИИ ОРХ, 1968.

Смирнова Е. Н. Развитие культурного карпа в зародышевый период. — В сб. : Эколого-морфологические и эколого-физиологические исследования развития рыб / Е. Н. Смирнова. — М. : Изд-во Агропромиздат, 1978. — С. 111–127.

Bridge T. W., Boulenger G. A. — Fishes. The Cambridge Nat. Hist., 1922.

Clemens W. A., Wilby G. V. — Fishes of the Pacific coast of Canada. Fish Res. Board Canada, Bull. N. LXVIII, 1946.

Eddy S. and Surber T. — Northern Fishes. Minneapolis, 1943.

Godsil H. C. and Byers R. D. — A systematic study of the Pacific Tunas. Fish Bulletin № 60, 1944.

Goodrich E. S. — Studies on the Structure and Development of Vertebrates, 1330.

Gregory W. K. and Raven H. C. — Notes on the Anatomy and Relationships of the Ocean Sunfish (*Mola mola*). «Copeia», № 4, 1934.

Gross W. — Die phylogenetische Bedeutung der alipalaeozoischen Agnathen und Fische. Palaont. Zeitschr. B. 15. 1933.

Regan C. T. — The anatomy and classification of the Teleostean fishes of the order Lyomeri. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 8, vol. X, 1912.

ISBN: 978-5-903090-72-3



Учебное издание

Скопичев Валерий Григорьевич

СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ РЫБ

Учебное пособие

Верстка *М. Н. Куреновой*

Редактор *О. Д. Камнева*

Дизайн обложки *Д. Г. Бачерикова*

Издательство

ООО «Проспект Науки»

www.prospektnauki.ru

E-mail: info@prospektnauki.ru

Подписано в печать 17.04.2012. Формат 60×90/16. Объем 14 печ. л.

Печать офсетная. Тираж 1000 экз. Заказ 4014

Отпечатано в типографии

ОАО «Издательско-полиграфическое предприятие «Искусство России»».

198099, Санкт-Петербург, ул. Промышленная, д. 38/2