

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ –
МСХА имени К.А. ТИМИРЯЗЕВА

**В.П. Панов, А.Э. Семак, А.В. Золотова,
Е.В. Панина, Н.Г. Черепанова**

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ
АППАРАТ ДВИЖЕНИЯ**

Учебное пособие

Москва
РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева
2022

УДК 591.4(075)
ББК 28.66:28.693.3я73
С75

Рецензенты:

Рожнов В.В., д.б.н., академик РАН, заведующий лабораторией поведения и поведенческой экологии млекопитающих ИПЭЭ РАН

Кидов А.А., к.б.н., доцент, заведующий кафедрой зоологии РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева

Сравнительная анатомия позвоночных. Аппарат движения: учебное пособие/ В.П. Панов, А.Э. Семак, А.В. Золотова, Е.В. Панина, Н.Г. Черепанова; Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева. – Москва: РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, 2022. – 131 с.- Текст: электронный. ISBN 978-5-9675-1958-1 DOI 10.26897/978-5-9675-1958-1-2022-131

Учебное пособие охватывает вопросы строения скелета и мускулатуры разных систематических групп позвоночных животных. В пособии представлены методические указания к курсу и особенности методов изготовления анатомических препаратов. Предлагаемое пособие призвано восполнить дефицит специальной литературы в области сравнительной анатомии позвоночных животных.

Учебное пособие составлено в соответствии с программой и учебным планом дисциплины «Сравнительная анатомия позвоночных животных» для студентов, обучающихся по направлению «Биология». Включает в себя материалы по системам органов, составляющих аппарат движения (разделы «Скелет» и «Мускулатура»). Предназначено для самостоятельной аудиторной и внеаудиторной работы студентов.

Рекомендовано к изданию учебно-методической комиссией института зоотехнии и биологии РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, протокол № 1 от 09.09. 2022 г.

Comparative anatomy of vertebrates. Musculoskeletal system: textbook / V.P. Panov, A.E. Semak, A.V. Zolotova, E.V. Panina, N.G. Cherepanova; Russian State Agrarian University - Moscow state Agricultural Academy named after K.A. Timiryazev. - Moscow: RSAU-MTAA named after K.A. Timiryazev, 2022. - 131 p. - Text: electronic.

The textbook covers the structure of the skeleton and muscles different systematic groups of vertebrates. The manual presents the features of methods for manufacturing anatomical preparations. The proposed manual is designed to fill the deficit of special literature in the field comparative anatomy vertebrates.

The textbook is compiled in accordance with the program and curriculum of the discipline "Comparative anatomy of vertebrates" for students studying in the direction "Biology". Includes materials on the systems of organs that make up the apparatus of movement (sections "Skeleton" and "Musculature"). Designed for independent classroom and extracurricular work of students.

© Панов В.П., Семак А.Э., Золотова А.В., Панина Е.В., Черепанова Н.Г, 2022

© ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, 2022

Материалы и методические указания
к изучению практического курса
«Сравнительная анатомия позвоночных»

Предмет и методы сравнительной анатомии

Предметом сравнительной анатомии является исследование преобразований сходных органов у различных животных. Для этого сравнительная анатомия использует данные других морфологических дисциплин: описательной и функциональной анатомии, эмбриологии и гистологии. История сравнительной анатомии начинается исследованиями древнегреческих философов: Аристотель (382-322 г. до н.э.) указывал на «единство плана строения» различных животных. Современная сравнительная анатомия насчитывает более трёхсот лет. В настоящее время сравнительная анатомия переросла в эволюционную морфологию - науку, ставящую перед собой более широкие и глубокие задачи. Одной из новых целей науки стала реконструкция филогенетических преобразований систем органов (филогенез – историческое развитие вида).

Основным методом сравнительной анатомии является метод сравнения, позволяющий установить большее или меньшее сходство между органами различных животных (в том числе и по палеонтологическим данным) и дающий возможность проследить постепенные их преобразования. Таким образом, устанавливается «степень родства» животных разных групп, что, в свою очередь, является средством изучения истории рода, то есть филогении. Истинное морфологическое сходство органов, основанное на общности происхождения, обозначают термином «гомология», а сходство случайное, не связанное с общностью происхождения, а вызванное совпадением функций – «аналогия».

Введение в практический курс

Изучение сравнительной анатомии предполагает наличие у студента определённых знаний в области описательной анатомии. Так как настоящий

курс рассчитан на студентов I – II курсов, данное пособие содержит довольно подробные сведения по анатомическому строению систем органов животных различных классов типа хордовых. При изучении практического курса студент, осваивая первичную информацию (которая была доступна и древним анатомам), имеет возможность самостоятельно устанавливать гомологию органов различных животных, видеть единство плана строения животного организма. Теоретический материал сравнительной анатомии излагается в основном в лекционной части курса. В практическом курсе упоминаются только основополагающие, важнейшие теоретические моменты, в первую очередь – типологии, классификации, которые, по нашему мнению, упрощают освоение курса.

Разделы курса посвящены различным системам органов. В каждом разделе даются простейшие методики изготовления анатомических препаратов, так как анатомия вообще и сравнительная анатомия в частности, является, пожалуй, самой наглядной из всех предметных дисциплин. Изучение анатомии невозможно без анатомических препаратов. Никакая картинка не заменит трёхмерный предмет в руках. Самостоятельное изготовление препарата, зарисовывание его, обеспечивает не только лучшее запоминание, но и достижение качественно нового уровня понимания предмета.

В настоящем пособии по отношению к каждой рассматриваемой группе животных приводится её зоологическая классификация. В связи с существованием в настоящее время нескольких различных классификаций (фактически, каждая крупная биологическая школа стремится создать свою), возможно несовпадение приводимой нами классификации с известной студентам. В большинстве случаев такое различие не будет принципиально важным. Там, где, по нашему мнению, классификация помогает понять или запомнить основные анатомические особенности, мы приводили иногда по два наименования таксономической единицы: например, устаревшее и современное.

Для рассмотрения классов позвоночных как модельные выбраны наиболее типичные представители (либо наиболее близкие к исходному плану строения для этой группы, либо наиболее распространённые и многочисленные). Группы, имеющие значительные отклонения от «основной линии филогенеза» (имеющие признаки вторичного упрощения или примитивности или сильно специализированные) в настоящем пособии не рассматривались. Например, в классе Костные рыбы как модельные приняты представители надотряда Костистые.

Раздел I. Скелет

Скелет является опорной частью аппарата движения. В эмбриогенезе первичный скелетный элемент хордовых – хорда – развивается из специального хордомезодермального зачатка, затем основную роль в формировании скелета играет материал склеротомов сомитов мезодермы. Кроме того, вклад в образование скелетных тканей вносит так называемая эктомезенхима, происходящая из нервного гребня, и материал дерматомов сомитов мезодермы.

В онто- и филогенезе скелет проходит последовательно соединительнотканную, хрящевую и, у большинства позвоночных, костную стадии. По признаку (типу) развития кости принято классифицировать на *замещающие (первичные)* – они развиваются на месте хрящевых закладок (моделей), и *покровные (вторичные)*, развивающиеся из соединительной ткани, минуя хрящевую стадию.

В скелете позвоночных различают несколько отделов: **осевой скелет**, включающий в себя *стволовой скелет* (скелет ствола тела – позвоночник, рёбра, грудина) и скелет головы – *череп*. Череп, в свою очередь, делится на *осевой* (мозговой) и *висцеральный* (связан с головной кишкой). **Скелет конечностей** включает *скелет непарных плавников* и *скелет парных конечностей*. Последний делится на *скелет поясов конечностей* и *скелет свободных конечностей*.

Методы изготовления анатомических препаратов скелета.

Простейшими методами обработки костных скелетов следует признать вываривание материала в кипящей воде и мацерацию (размягчение и распад мягких тканей) – естественную (бактериальную) или в едких растворах. Естественная мацерация даёт хорошие результаты, но занимает много времени и требует отдельного помещения. Для изготовления костных препаратов почти всегда лучше использовать свежий (нефиксированный) материал, совершенно непригодны для этого препараты после длительной фиксации в формалине.

Скелет костистой рыбы удобно выделять из свежего, нефиксированного материала. Для этого нужно удалить внутренние органы из полости тела, а также осторожно отделить наиболее массивные части мускулатуры. Затем следует поместить рыбу в горячую воду (60-80°C) на 5-10 минут. После этого можно легко отделить и очистить пояса конечностей. При очистке стлового скелета важно не потерять рёбра, которые слабо прикрепляются к позвонкам. При очистке черепа срезают мускулатуру, вынимают глаза, окружённые кольцом мелких косточек, затем отделяют элементы висцерального черепа от осевого и заканчивают очистку. Отбеливать черепа рыб обычно не требуется.

Скелет амфибий сохраняет в своём составе много хряща, поэтому обработка его должна проводиться особенно осторожно. После удаления кожи, внутренностей и мышц можно опускать скелет в горячую воду, удалять остатки мышц, снова погружать в воду и т.д. до получения желаемого результата. Важно не кипятить препарат, чтобы хрящевые части не потеряли форму. Оптимальными следует признать естественные способы очистки скелета амфибий: осторожную естественную мацерацию и очистку скелетов плотоядными насекомыми.

Первичную обработку скелетов рептилий и птиц можно проводить на свежем материале. Удаляются кожа, внутренности, глаза и большая часть мускулатуры. (Головной мозг удаляют следующим образом: в большое

затылочное отверстие вводят иглу, которой разбивают мозг и затем вымывают его водой.) Обработанные начерно скелеты могут, подсохнув, храниться длительное время. Отдельные элементы мускулатуры может быть удобнее снять именно в сухом виде. Для дополнительной обработки скелет короткое время кипятят, можно с добавлением около 1 % пищевой соды, или подвергают естественной мацерации в воде. В обоих случаях скелет надо часто вынимать и проверять его готовность к обработке, чтобы он не распался на составные части (если это не является целью).

Скелет млекопитающих, кроме немногочисленных хрящевых элементов, может обрабатываться практически любым способом. Наиболее простым и доступным является (после черновой обработки) метод вываривания в кипящей воде. Осторожность надо соблюдать при вываривании скелетов молодых животных (могут отпасть апофизы костей и распасться череп) и частей, которые планируется сохранить в «собранном» виде (лапы, грудная клетка мелких животных). Естественная мацерация занимает много времени и требует, опять-таки, постоянного контроля, когда требуется сохранить связки. Возможна мацерация с использованием специальных растворов в термостате. После получения чистых костей рептилий, птиц и, особенно, млекопитающих, имеет смысл обезжирить и отбелить их помещением в раствор хлорной извести.

Глава 1. Области, плоскости и направления в теле животных.

Для более точного описания взаимного расположения частей тела животного принята своя терминология. В анатомии вводят три взаимоперпендикулярные плоскости (рис. 1). Одна из них горизонтальная (*фронтальная*) и две вертикальных (*сагиттальная*, *сегментальная*). Срединная *сагиттальная плоскость* (*sagitta* — *стрела*) проводится вертикально вдоль середины тела животного от рта до кончика хвоста и рассекает его на две симметричные половины. Направление в теле животного к срединной плоскости называется *медиальным* (*лат. medius* — *средний*), а от неё — *латеральным* (*lateralis* — *боковой*). *Сегментальную плоскость* проводят вертикально поперек тела животного. Направление от нее в сторону головы называется *краниальным* (*cranium* — *череп*), к хвосту — *каудальным* (*cauda* — *хвост*).

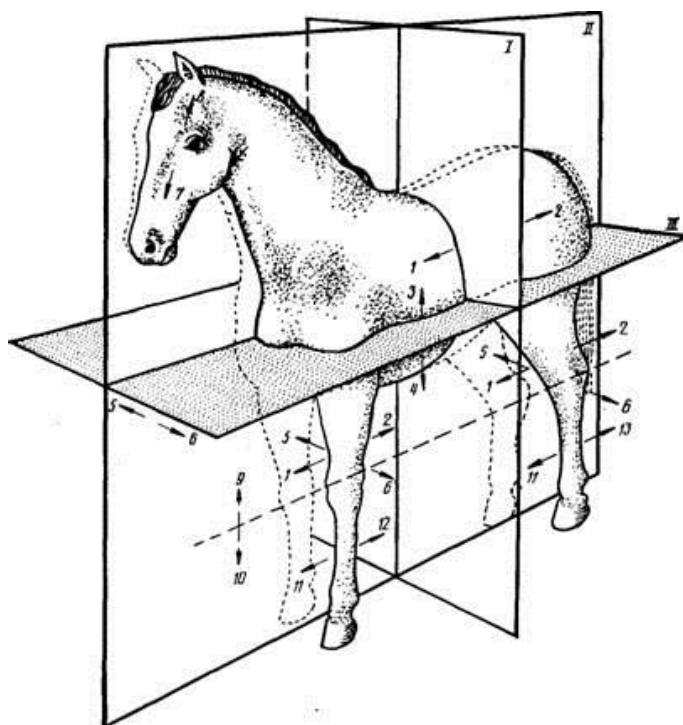


Рис.1. Плоскости и направления в теле животного. Плоскости: I — сегментальная; II — сагиттальная; III — фронтальная. Направления: 1 — краниальное; 2 — каудальное; 3 — дорсальное; 4 — вентральное; 5 — медиальное; 6 — латеральное; 7 — ростральное (оральное); 8 — аборальное; 9 — проксимальное; 10 — дистальное; 11 — дорсальное (спинковое, тыльное); 12 — пальмарное; 13 — плантарное.

На голове, где всё краниальное, различают направление к носу — *назальное* или хоботку — *ростральное* и противоположное ему — *каудальное*, либо направление ко рту — *оральное* (*oralis* — *ротовой*) и от рта — *аборальное*. *Фронтальную плоскость* (*frons* — *лоб*) проводят горизонтально вдоль тела

животного (при горизонтально вытянутой голове), то есть параллельно лбу. Направление от этой плоскости в сторону спины называется *дорсальным* (dorsum – спина), к животу – *вентральным* (venter – живот).

Для определения положения участков конечностей существуют термины *проксимальный* (proximus – ближайший) – более близкое положение к осевой части тела и *дистальный* (distalus – удаленный) – более отдаленное положение от осевой части тела. Для обозначения передней поверхности конечностей приняты термины *краниальный* или *дорсальный* (для лапы), а для задней поверхности – *каудальный*, а также *пальмарный* или *волярный* (palma, vola – ладонь) – для кисти и *плантарный* (planta – подошва) – для стопы.

Для косо расположенного органа или части тела используют составные термины, например: краниовентрально – вперед и вниз; латеродорсально – наружу и вверх на осевой части тела или наружу и вперед – на конечности.

Отделы и области тела животного и их костная основа

Тело позвоночных животных делят на осевую часть и конечности. У рыб осевая часть состоит из головы, туловища и хвоста. Начиная с амфибий, у животных осевую часть тела делят на голову, шею, туловище и хвост. Шея, туловище и хвост в совокупности составляют *ствол тела*. Каждая из частей тела, в свою очередь, разделена на отделы и области (regio) (рис. 2). Основой их в большинстве случаев являются кости скелета, имеющие те же названия, что и области.

Голова (лат. *caput*, греч. *cephale*) делится на череп (мозговой отдел) и лицо (лицевой отдел). Ее задней границей является сегментальная плоскость, проведенная по касательной к затылочному гребню и углу нижней челюсти.

Череп (cranium) включает области: *затылочную* (затылок – occiput) – сзади, при переходе к шее, *теменную* (темя – vertex) – впереди затылочной, *височные* (висок – tempora) – по бокам от теменной, *лобную* (лоб – frons) – впереди теменной, область *уха* (auris) с ушной раковиной.

На лице (*facies*) различают области: *глазничную* (глаз – *oculus*) с верхним и нижним веками (*palpebra*); *подглазничную* – впереди нижнего века; *скуловую* (скула – *zygomata*) – латероventральнее глаза; *височно-челюстного сустава* – позади скуловой; *большой жевательной мышцы* (*m. masseter*) (у лошади – ганаши) – под областями височно-челюстного сустава и скуловой, *ротовую* (рот – *os*) с верхней, нижней губами (губа – *labium*) и щекой (*bucca*) – впереди большой жевательной мышцы; *подбородочную* (под нижней губой), которая каудально переходит в *межчелюстную*; *носовую* (нос – *nasus*) с областями ноздрей (*nares*), спинки и бока носа. В области ноздрей у многих млекопитающих кожа без волос – носовое зеркальце. У крупных жвачных оно распространяется на область верхней губы и становится носогубным зеркальцем. У свиньи нос вытянут в хоботок (*rostrum*), область ноздрей которого называется пяточком.

Шея (*cervix, collum*) в основе имеет шейные позвонки, начинаясь от затылочной кости до входа в грудную клетку. Снаружи (кутанотопически) начало шеи (атлант) входит в область затылка. Вентральнее затылочной области различают *околоушную область* (околоушной железы), а под ней – *глоточную область*. Конец шеи снаружи намечен краниальным краем лопатки. Шея делится на верхнюю, боковую и нижнюю шейные области. Дорсально *верхняя (выйная) шейная область* образует выйный край, по которому у лошади отрастает грива (*juba*). Нижняя граница выйной области проходит по верхнему краю плечеголовной мышцы. Сама же мышца дала название боковой шейной области, являясь ее мышечной основой, под которой залегают шейные позвонки. По нижнему краю *области плечеголовной мышцы* проходит яремный желоб, отделяя ее от области грудинноголовной мышцы. В нем залегают яремные вены. Из поверхностной яремной вены берут кровь. В составе *нижней шейной области* кроме грудинноголовной выделяют расположенную вентрально *трахеальную область*.

Туловище (truncus) состоит из спинно-грудного, пояснично-брюшного и крестцово-ягодичного отделов.

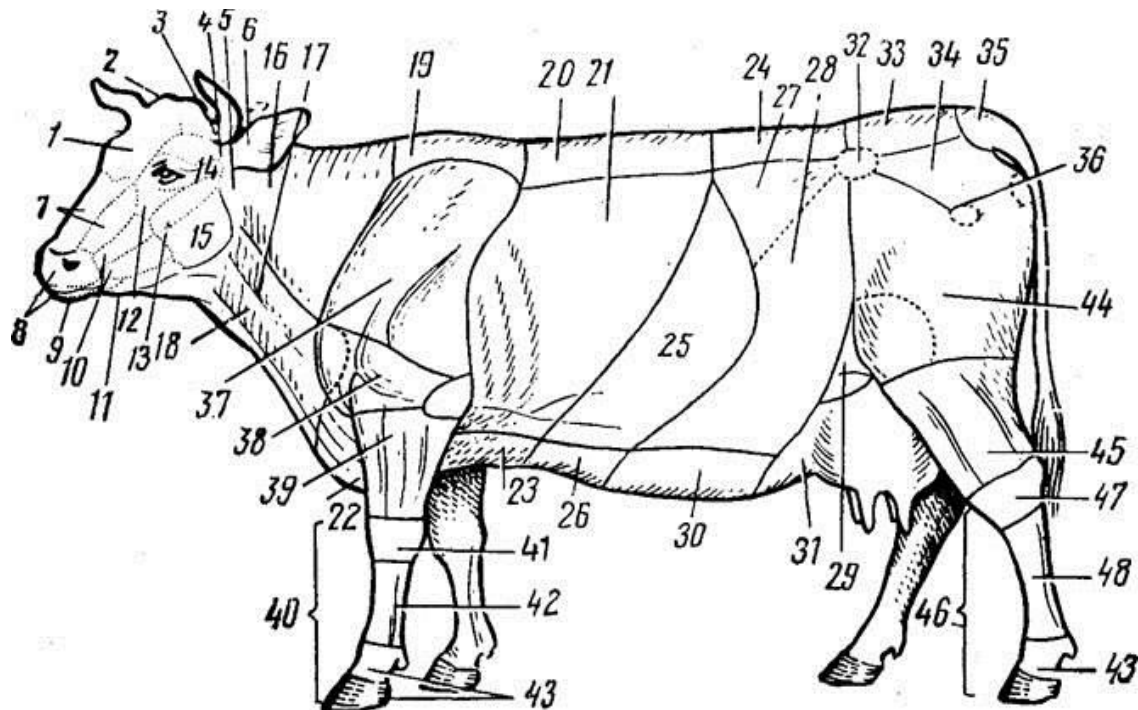


Рис. 2. Области тела животного. 1 – лобная; 2 – затылочная; 3 – теменная; 4 – височная; 5 – околушная; 6 – ушной раковины; 7 – носовая; 8 – области верхней и нижней губ; 9 – подбородочная; 10 – щечная; 11 – межчелюстная; 12 – подглазничная; 13 – скуловая; 14 – область глаза; 15 – большой жевательной мышцы; 16 – верхняя шейная; 17 – боковая шейная; 18 – нижняя шейная; 19 – глоточно-гортанная; 20 – яремный желоб; 21 – холки; 22 – предгрудинная; 23 – грудинная; 24 – спины; 25 – реберная; 26 – поясничная; 27 – околопоясничная (голодная) ямка; 28 – боковая область; 29 – предпупочная; 30 – позадипупочная; 31 – паховая; 32 – подвыменная (мошоночная); 33 – крестцовая; 34 – маклок; 35 – корень хвоста; 36 – седалищная область; 37 – плечевой пояс (лопатка); 38 – плечо; 39 – предплечье; 40 – кисть; 41 – запястье; 42 – пясть; 43 – пальцы; 44 – ягодичная; 45 – бедро; 46 – голень; 47 – стопа; 48 – заплюсна; 49 – плюсна.

В спинно-грудном отделе различают спину (dorsum) и грудь (pectus). *Спину* разделяют на область *холки* – передняя часть спины (как продолжение выйной области шеи) и *спинную область*. Их костной основой являются грудные позвонки. В области холки у них наиболее высокие остистые отростки. Каудальная граница спины проходит между последним грудным и первым поясничным позвонками.

Грудь заключает в себе грудную полость. Ее стенки именуются грудной клеткой (thorax). По бокам грудной клетки – обширные *боковые грудные области*, задние части которых, не закрытые плечевым поясом, называются *реберными областями*. Каудальная граница реберной области проходит по *реберной дуге* – контуру, образованному последними ребрами и их хрящами. В вентральной стенке грудной клетки различают *предгрудинную область*, расположенную впереди грудных конечностей, отграниченную медианным и латеральным грудными желобами и граничащую спереди с трахеальной областью шеи, и *грудинную область*, каудальной границей которой является место прикрепления к грудице последнего истинного ребра.

В пояснично-брюшном отделе различают поясницу (lumbus) и брюхо (venter), или живот (abdomen).

Поясница – продолжение спины до крестцовой области с костной основой в виде поясничных позвонков. *Живот* имеет мягкие стенки и содержит брюшную полость. В стенке живота выделяют парную *боковую брюшную область* с областью *голодной* (околопоясничной) *ямки* в ее каудодорсальной части (до границы с маклоком), *предпупочную* и *позадипупочную* области, расположенные на вентральной стороне брюшной стенки соответственно впереди пупка (umbilicus) до мечевидного хряща и позади пупка до паховой складки, после чего брюшная стенка образует область *пахы с паховой складкой*.

В дорсальной части крестцово-ягодичного отдела выделяют *крестцовую область*, которая является продолжением поясничной области. В ее основе лежит крестцовая кость. Ниже расположена *ягодичная область*, относящаяся не только к стволу тела, но и к тазовой конечности, так как ее костной основой являются кости таза. На ней заметны выступы маклока, большого вертела и седалищного бугра.

Между двумя ягодичными областями позади крестца выделяется область *корня хвоста*, под ней – анальная область. От ануса начинается *промежность* (perineum), которая у самок идет до половых губ, у самцов –

до мошонки. Области крестцовая, две ягодичных и корень хвоста у лошади образуют *круп* (сroup).

В хвосте (cauda) различают корень, тело и кончик.

Конечности (membra) подразделяются на грудные (передние) и тазовые (задние). Состоят они из поясов, которыми соединяются со стволовой частью тела, и свободных конечностей.

Грудная конечность состоит из плечевого пояса, плеча, предплечья и кисти. Области плечевого пояса и плеча примыкают к боковой грудной области. Костной основой *плечевого пояса* у копытных является лопатка, поэтому ее часто называют областью лопатки.

Плечо (brachium) расположено ниже плечевого пояса, имеет форму треугольника. Костной основой является плечевая кость.

При выходе конечности из общего со стволом тела кожного мешка между нею и грудинной областью образуется *подмышечная ямка* с подмышечной складкой. Спереди от подмышечной области видна область плечевого сустава, а позади и ниже – область локтевого сустава с локтевым бугром.

Предплечье (antebrachium) находится вне кожного туловищного мешка. Его костная основа – лучевая и локтевая кости.

Кисть (manus) состоит из запястья (carpus), пясти (metacarpus) и пальцев (digiti). Последние называются порядковыми номерами, счет их ведут с внутренней стороны. У животных разных видов их бывает от 1 до 5. Каждый палец (кроме первого) состоит из трех фаланг: проксимальной, средней и дистальной, которые у копытных называются соответственно *путовой* (у лошади – бабка), *венечной* и *копытцевой* (у лошади – копытной).

Тазовая конечность состоит из тазового пояса, бедра, голени и стопы.

Область тазового пояса (таз – pelvis) входит в состав осевой части тела в качестве ягодичной области. Костная основа – тазовая или безымянная кость.

Область бедра (femur) расположена под тазом и так же, как плечо, в своей значительной части покрыта вместе с туловищем общим пластом кожи. Костная основа – бедренная кость. Область тазобедренного сустава можно определить по выступающему большому вертелу.

Область голени (crus) находится вне кожного туловищного мешка. Костная основа – большая и малая берцовые кости.

На границе с бедром выделяется коленный сустав, а на стопе – заплюсневый или скакательный сустав с пяточным бугром.

Стопа (pes) состоит из заплюсны (tarsus), плюсны (metatarsus) и пальцев (digiti). Количество их, строение и названия у копытных такие же, как на кисти.

Контрольные вопросы: 1. Перечислите основные плоскости и направления, выделяемые на теле животного. 2. Назовите области, расположенные на голове и шее животного и их основу. 3. Назовите области, расположенные на туловище животного и их основу. 4. Назовите области, расположенные на голове животного и их основу. 5. Назовите области, расположенные на грудной конечности животного и их костную основу. 6. Назовите области, расположенные на тазовой конечности животного и их основу.

Глава 2. Стволовой скелет

2.1 Стволовой скелет первичноводных хордовых

Функцию стволового скелета **ланцетника** (подтип ACRANIA – Бесчерепные, класс Cephalochordata – Головохордовые) выполняет **хорда** (chorda dorsalis). Хорда – это гибкий упругий тяж, идущий от головного до хвостового конца тела под нервной трубкой (рис. 3).

Хорда состоит из плотной соединительнотканной эластической оболочки (наружная эластическая оболочка и собственно волокнистая

оболочка) и студнеобразного симпластического сильно вакуолизированного содержимого.

В оболочке волокна расположены кольцеобразно, что не препятствует гибкости хорды, но придаёт ей продольную несжимаемость. В состав хорды ланцетника (но не других хордовых) входит большое количество мышечных элементов. К соединительнотканной оболочке хорды прикрепляются сегментально и фронтально расположенные пластинки соединительной ткани – *миосепты*. Они делят мускулатуру тела на сегменты – миомеры и служат ей опорой.

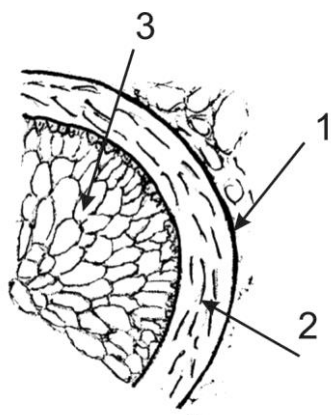


Рис. 3. Строение хорды

1 – наружная эластическая оболочка; 2 – волокнистая соединительнотканная оболочка; 3 – вакуолизированный синцитий хорды.

У **миног** и **миксин** (подтип VERTEBRATA – Позвоночные, класс Cyclostomata – Круглоротые) на всём протяжении хорды над ней по сторонам от спинного мозга появляются парные хрящи – зачатки *невральной дуги* (arcus neuralis, s.dorsalis) позвонка. Они располагаются по две пары на сегмент тела, границы сегментов обозначают миосепты. Других элементов позвоночника у круглоротых нет, функцию опорного скелета выполняет полноразвитая хорда (рис. 4). Хорда не доходит до головного конца тела.

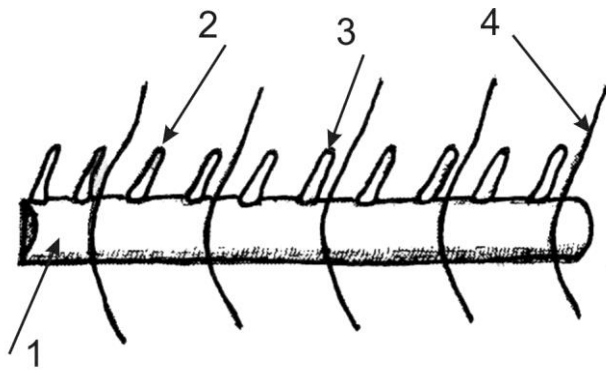


Рис. 4. Схема стлового скелета миноги

1 – хорда; 2 – передняя дуга сегмента; 3 – задняя дуга сегмента; 4 – миосепта.

Функцию опорного скелета большинства **рыб** (подтип VERTEBRATA – Позвоночные, надкласс Pisces – Рыбы) вместо хорды выполняет полноразвитый **позвоночник** (columna vertebralis), в котором различают **туловищный** (pars thoracalis) и **хвостовой отделы** (pars caudalis). Вокруг хорды формируются **тела позвонков** (corpus vertebrae), в миосептах – **рёбра** (costa).

Скелет **акул, скатов и химер** (класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы) состоит из хряща, часто обызвествлённого.

Тела позвонков хрящевых рыб короткие **амфицельные** (двояковогнутые). В центре тела позвонка сохраняется отверстие. Хорда непрерывна, но приобретает чёткообразный вид – она сильно сужена внутри тела позвонка и расширяется между позвонками. Верхние (невральные) дуги закреплены на теле позвонка, они смыкаются над спинным мозгом, формируя очень маленький **верхний остистый отросток**. В пространствах между дугами располагаются дополнительные элементы – **интерневралии**. В стороны и вниз от тела позвонка отходят короткие **боковые отростки**. В туловищном отделе тела к ним суставами прикрепляются короткие **рёбра** (рис. 5).

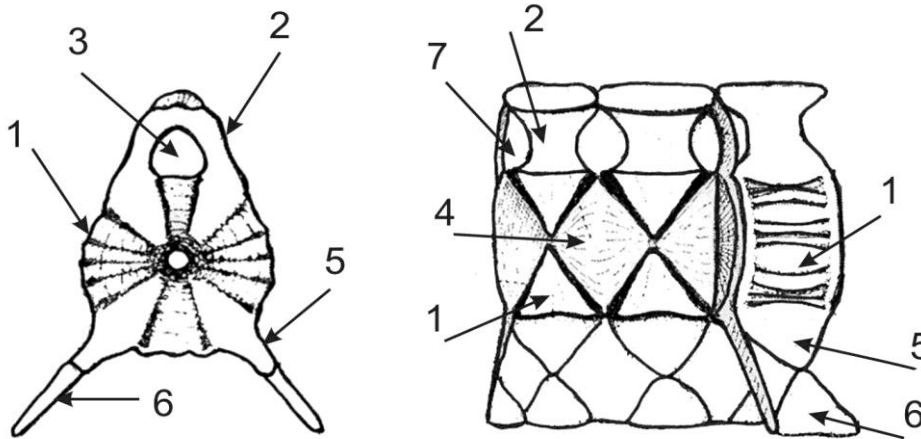


Рис. 5. Позвонки акулы

1 – тело позвонка; 2 – невральная дуга; 3 – позвоночный канал; 4 – хорда; 5 – боковой отросток; 6 – ребро; 7 – интерневрاليا.

В хвостовом отделе позвоночника боковые отростки направлены вниз и срастаются под хвостовой артерией – образуются гемальные дуги (arcus haemalis) с нижними остистыми отростками. Между гемальными дугами также имеются дополнительные хрящевые элементы – интергемалии, сходные с интерневрالياми.

Позвонки **костистых рыб** (класс Osteichthyes – Костные рыбы, надотряд Teleostei – костистые) построены из костной ткани. Они **амфицельные**, в центре тел позвонков проходит узкий канал. Хорда, таким образом, непрерывна, но имеет форму чётков – сильно сужена в телах позвонков и расширяется между позвонками. Позвоночник делится на **туловищный** и **хвостовой отделы**. С черепом позвоночник большинства рыб соединяется неподвижно.

В туловищном отделе позвонки имеют невральные (верхние) дуги с высокими остистыми отростками. Между собой позвонки костистых рыб соединяются слабо развитыми краниальными и каудальными суставными (сочленовными) отростками, препятствующими скручиванию позвоночника. Они находятся на невральной дуге в основании остистого отростка. От

нижнебоковых поверхностей тел позвонков отходят короткие боковые отростки.

У большинства костных рыб к позвонку присоединены по две пары **рёбер** – верхние и нижние. **Верхние рёбра** формируются в горизонтальной миосепте, **нижние рёбра** – в сегментальных миосептах, поддерживая стенки полости тела. Нижние рёбра прикрепляются к боковым отросткам позвонков. Кроме того, у многих костистых рыб в миосептах образуются межмышечные косточки (рис. 6. А, В).

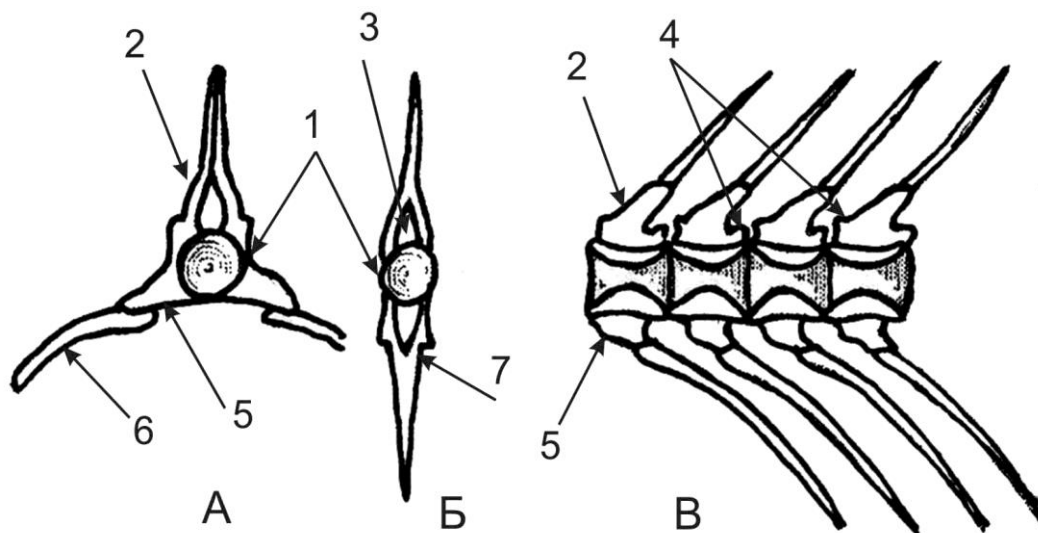


Рис. 6. Позвонки костистой рыбы. А – позвонок туловищного отдела, Б – хвостовой позвонок, В – позвонки в продольном разрезе.

1 – тело позвонка; 2 – невральная дуга; 3 – позвоночный канал; 4 – суставные отростки; 5 – боковые отростки; 6 – рёбра; 7 – гемальная дуга.

В хвостовом отделе позвонки несут и невральную и гемальную (нижнюю) дуги, причём последняя тоже формирует длинный остистый отросток (рис. 6, Б).

2.2 Скелет непарных плавников

Большая часть периметра тела ланцетника окружена единой невысокой плавниковой складкой. По дорсальной стороне тела ланцетника идёт спинной плавник, в хвостовом отделе он переходит в более широкий заострённый хвостовой плавник. Хвостовой плавник практически

симметричен, его вентральный край доходит до анального отверстия. Между анальным отверстием и атриопором (атриопор – выход из околожаберной полости) лежит подхвостовой плавник. Опорными элементами плавниковой складки являются мягкие лучи (плавниковые камеры), построенные из ткани, близкой к студенистой соединительной ткани или хрящу.

Круглоротые имеют, как и ланцетник, непрерывную плавниковую складку. Она поддерживается длинными тонкими хрящевыми лучами. У миксин плавник низкий и имеет практически одинаковую ширину на всём протяжении. Плавниковая складка миног заметно разделена на два спинных и хвостовой плавники, хотя это деление только внешнее: ряд хрящевых лучей не прерывается, просто в промежутках между плавниками они значительно короче.

Хвостовой плавник круглоротых практически симметричен. В настоящее время его относят ко вторично равнолопастным – дифицеркальным (рис. 7).

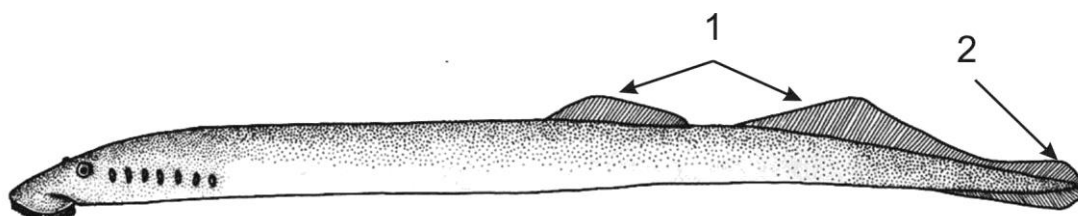


Рис. 7. Минога

1 – спинные плавники; 2 – хвостовой плавник.

Основой непарных плавников **хрящевых рыб** являются заключённые в мускулатуру *радиальные хрящи* (radialia). В хвостовом плавнике они прикрепляются к остистым отросткам позвонков. Хвостовой плавник акул *гетероцеркальный*, в его верхнюю лопасть далеко заходит конец позвоночника (рис. 8).

Основная часть площади лопасти всех плавников поддерживается эластоидиновыми нитями кожного происхождения – *эластотрихиями* (elastotrichia).

Спинные и анальный плавники **костистых рыб** поддерживаются костными элементами, укрепленными в толще мускулатуры – *птеригофорами* (pterigofora, syn. radialia), лопасти плавников укрепляются костными лучами кожного происхождения – *лепидотрихиями* (lepidotrichia).

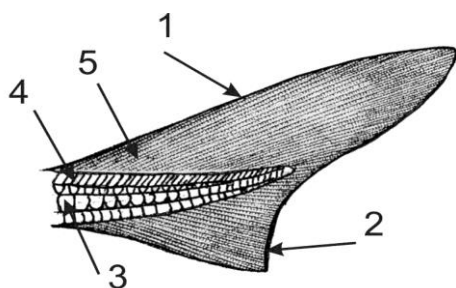


Рис. 8. Хвостовой плавник акулы
1 – верхняя лопасть; 2 – нижняя лопасть; 3 – позвоночник; 4 – радиалии; 5 – эластотрихии

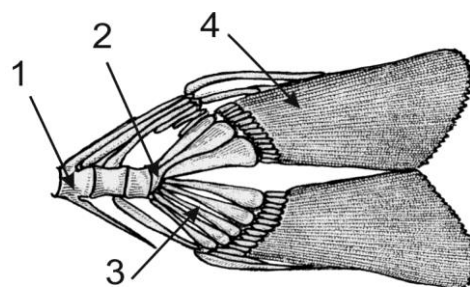


Рис. 9. Хвост судака

1 – хвостовые позвонки; 2 – конец позвоночного столба (уростиль); 3 – гипуралии; 4 – лепидотрихии.

Большинству костистых рыб свойственно наличие *гомоцеркального* хвостового плавника: внешне плавник выглядит симметричным, но при рассмотрении скелета видно, что конец позвоночного столба (окостеневший кончик хорды и редуцированный последний позвонок – *уростиль*) загибается вверх и формирует опору верхней лопасти. Опорными элементами нижней лопасти являются *гипуралии* (гипоуралии) – расширенные остистые отростки гемальных дуг. Скелет лопасти хвостового плавника формируют лепидотрихии (рис. 9).

2.3 Стволовой скелет амфибий

Позвоночный столб **амфибий** (Класс Amphibia – Земноводные) включает, кроме *туловищного* и *хвостового*, *шейный* и *крестцовый отделы*.

У некоторых примитивных хвостатых и безногих амфибий (Отряды Urodela (Caudata) и Apoda) хорда остаётся непрерывной (цельной) на протяжении всей жизни. У бесхвостых амфибий (Отряд Anura (Ecaudata)) хорда в личиночном состоянии непрерывна, но позднее вытесняется развивающимися межпозвоночными дисками в межпозвоночных пространствах, и остатки её нередко сохраняются только внутри тел позвонков.

Шейный отдел (pars cervicalis) позвоночника амфибий состоит из одного позвонка, соединяющегося подвижно с парными затылочными мышечками черепа, для чего на его краниальной поверхности имеются парные суставные ямки. Каудальная поверхность тела шейного позвонка бесхвостых амфибий выпуклая. Отростки у шейного позвонка редуцированы.

Тела позвонков *туловищного отдела* (pars thoracalis) бесхвостых амфибий (у лягушки их 7) являются **процельными** (то есть передневогнутыми и задневыпуклыми). Только последний туловищный позвонок амфицелен. Над телами позвонков имеются полноразвитые невральные дуги с небольшими остистыми отростками. От верхнебоковых поверхностей дуг позвонков отходят развитые краниальные и каудальные суставные отростки и поперечные отростки. Тела позвонков соединяются **симфизом**, через межпозвоночный хрящ, суставные отростки соседних позвонков соединяются суставами. **Рёбер** (costa) у бесхвостых амфибий нет (рис. 10).

У амфибий впервые появляется **грудина** (sternum) – хрящевая пластинка (у бесхвостых – частично окостеневающая), состоящая из одной или двух частей. Она расположена вентрально, спереди и сзади (или только сзади) от элементов плечевого пояса и связана с ними (рис. 51).

С выходом позвоночных на сушу и приобретением тазовыми конечностями опорной функции, возникла необходимость в их прочной связи со стволовым скелетом. Пояс тазовой конечности сочленяется со специализированным для такой связи **крестцовым отделом** (pars sacralis) позвоночника. В последнем у амфибий имеется один позвонок с утолщёнными, направленными назад поперечнорёберными отростками (поперечные отростки и приросшие к ним рудиментарные рёбра), к которым причленяются подвздошные кости таза.

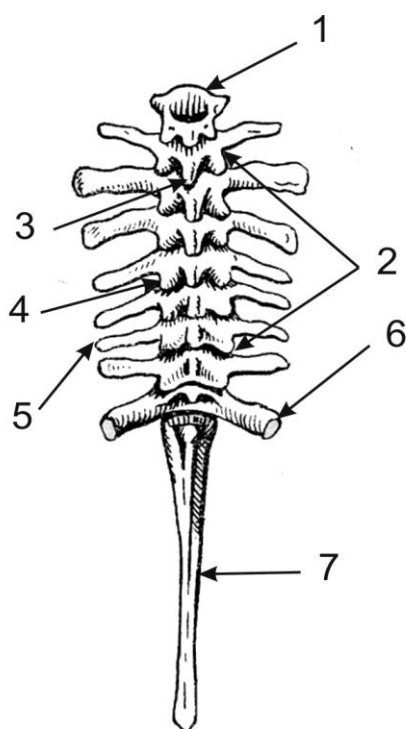


Рис. 10. Стволовой скелет бесхвостой амфибии

1 – шейный позвонок; 2 – туловищные позвонки; 3 – остистый отросток; 4 – суставной отросток; 5 – поперечный отросток; 6 – крестцовый позвонок; 7 – уростиль.

У хвостатых амфибий тела позвонков **опистоцельные**, то есть передневыпуклые и задневогнутые (у низших хвостатых – амфицельные со слабо развитыми межпозвоночными хрящами, остатки хорды при этом сохраняются между позвонками). На теле позвонка имеются расположенные вентролатерально боковые отростки. У основания невральной дуги находятся поперечные отростки. У хвостатых и безногих амфибий имеются короткие **рёбра**. Они причленяются суставами к боковым и поперечным отросткам туловищных позвонков. Рёбра амфибий имеют двойное прикрепление, свойственное рёбрам наземных позвоночных: вертебральный

конец ребра образует развилку, одна ветвь которой прикрепляется к боковому отростку, другая – к поперечному отростку. Рёбра современных амфибий укорочены и не имеют связи с грудиной.

В *хвостовом отделе* (pars caudalis) позвоночника бесхвостых амфибий позвонки слились в одну удлинённую кость – *уростиль* (urostil). Между крестцовым позвонком и уростилем имеется сустав.

Хвостовой отдел позвоночника хвостатых амфибий содержит более двадцати позвонков. В каудальном направлении происходит редукция невральная дуги и отростков. Боковые отростки хвостовых позвонков формируют гемальные (нижние) дуги (arcus haemalis). У *безногих амфибий* хвостовой отдел позвоночника отсутствует.

2.4 Стволовой скелет амниот

В составе позвоночника **амниот** (кроме безногих рептилий) имеется пять отделов: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой. В целом, строение стволового скелета рептилий, птиц и млекопитающих имеет много общего.

Первые два позвонка *шейного отдела* (pars cervicalis) у всех амниот имеют общие схемы строения. Обычно говорят о *комплексе* двух первых шейных позвонков – *атланта* (atlas) и *эпистрофея* (*осевого позвонка*, epistropheus, s.axis), так как друг без друга эти два позвонка не существуют. Это связано с тем, что атлант утратил тело, которое приросло к краниальной части эпистрофея. В результате этого атлант приобрёл кольцевидную форму, он образует сустав с черепом, «надеваясь» на затылочный мыщелок черепа. Тело атланта прирастает к эпистрофею, превратившись в его зубовидный отросток (зуб, dens). Он, в свою очередь, входит сзади в нижнюю часть кольца атланта, формируя сустав вращения. Комплекс атланта с эпистрофеем обеспечивает высокую подвижность позвоночника в том месте, где она особенно нужна – в месте прикрепления черепа.

Остальные шейные позвонки (*vertebra cervicalis*) принято называть «**типичными**». Их характерная особенность – наличие продольно ориентированных межпоперечных отверстий между телом позвонка и поперечнорёберными отростками (приросшими рёбрами). Происхождение этих отверстий легко обнаруживается в случае, когда шейные рёбра остаются подвижны (рептилии). В результате их двойного прикрепления (головкой ребра – к телу позвонка, бугорком – к поперечному отростку), между шейкой ребра и телом позвонка остаётся просвет. Он и становится при прирастании ребра межпоперечным отверстием.

В грудном отделе у амниот имеется замкнутое костное образование – **грудная клетка** (у древних амфибий появлялась, но вторично исчезла в филогенезе). Её крышей служат **грудные позвонки** (*vertebra thoracalis*), боковыми стенками – **рёбра** (*costa*), а дном – **грудина** (*sternum*). Грудная клетка обеспечивает возможность дыхания по механизму «всасывающего насоса», когда лёгкие растягиваются вслед за расширяемой с помощью мышц грудной клеткой и засасывают воздух.

Вертебральные (прикреплённые к позвоночнику) концы рёбер амниот несут развилку. Двойное (описанное ранее) прикрепление рёбер даёт возможность их колебательного движения, препятствуя, в то же время, «складыванию» грудной клетки при лежании животного. Типичное грудное ребро амниот состоит из двух частей: верхней - вертебральной и нижней, прикрепляющейся к грудины, – стернальной.

Отдел позвоночника (следом за грудным), в котором рёбра или прирастают к позвонкам, или не доходят до грудины, называют **поясничным** (*pars lumbalis*).

В **крестцовом отделе** (*pars sacralis*) позвоночника амниот различное количество позвонков может срастаться в одну кость, но всегда можно выделить два собственно крестцовых позвонка (*vertebra sacralis*).

В *хвостовом отделе* (pars caudalis) позвоночника амниот появляются гемальные дуги (arcus haemalis), которые могут располагаться как на телах позвонков, так и интервертебрально.

Особенности соединения тел позвонков амниот. Тела позвонков рептилий (кроме крокодилов и гаттерии) и птиц соединяются суставами (то есть, сочленение имеет две суставные поверхности с щелью между ними и суставной сумкой). Позвонки крокодилов, гаттерии и млекопитающих соединяются с помощью непрерывного хрящевого соединения – синхондроза (симфиза).

2.4.1 Стволовой скелет рептилий

Позвонки **рептилий** (Класс Reptilia – Пресмыкающиеся) в большинстве случаев **процельные**.

Шейный отдел (pars cervicalis) позвоночника рептилий, как правило, длинный. В его составе может быть различное количество позвонков (в среднем – 9), при этом первые два имеют особенности, общие для первых шейных позвонков амниот. Первый шейный позвонок – **атлант** (atlas) – короткий, он лишен тела и имеет форму кольца с горизонтальной перемычкой (её роль играет поперечная связка) (рис. 11).

Над перемычкой проходит спинной мозг. Краниоventрально на атланте имеется вогнутая суставная поверхность которой он сочленяется с единственным мыщелком затылочной кости черепа, а каудально в кольцо атланта входит зубовидный отросток второго шейного позвонка.

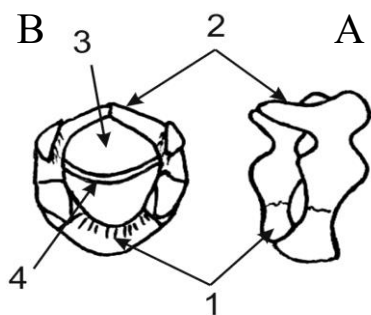


Рис.11. Атлант рептилии. А – сбоку, В – сзади.

1 – суставная впадина; 2 – невральная дуга; 3 – позвоночное отверстие, 4 – поперечная связка.

Второй шейный позвонок - *эпистрофей* (epistropheus, s. axis) на краниальном конце тела имеет зубовидный отросток и суставную поверхность для сочленения с атлантом (рис. 12). Строение краниальной части эпистрофея и способ его сочленения с атлантом позволяет совершать вращательные движения в этом суставе. Каудальная поверхность тела второго шейного позвонка выпуклая.

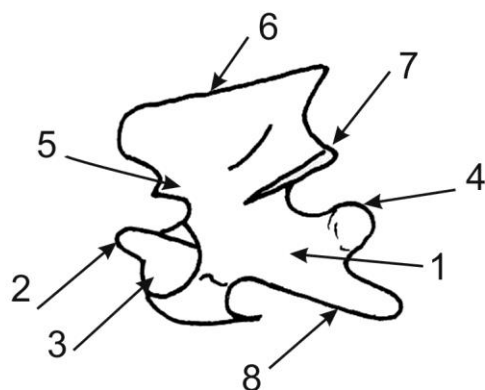


Рис.12. Эпистрофей рептилии

1 – тело позвонка; 2 – зубовидный отросток; 3 – суставная поверхность; 4 – каудальный конец тела позвонка; 5 – невральная дуга; 6 – гребень (остистый отросток); 7 – каудальный суставной отросток; 8 – поперечнорёберный отросток.

Остальные шейные позвонки (vertebra cervicalis) *процельные* (рис.13). В связи с наибольшей подвижностью *шейного отдела* (pars cervicalis) из всех отделов позвоночного столба, на шейных позвонках сильнее всего развиты суставные отростки. Они, не мешая продольному и поперечному сгибанию шеи, в то же время эффективно препятствуют скручиванию, опасному для нежной ткани спинного мозга. Латерально от шейных позвонков отходят поперечнорёберные отростки (поперечные отростки и приросшие к ним редуцированные рёбра). Следствием изначально двойного прикрепления рёбер к позвоночнику является наличие продольного канала между отростком и телом позвонка – межпоперечного отверстия. В шейном отделе позвоночника рептилий укороченные рёбра часто не прирастают к позвонкам, а остаются соединёнными суставами с их поперечными отростками.

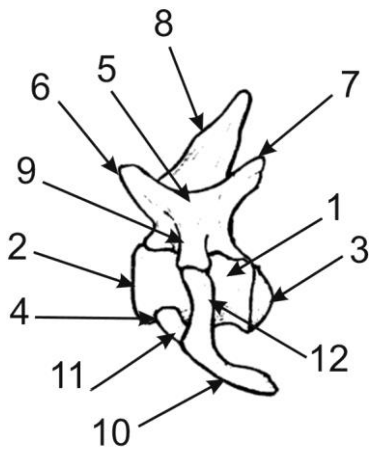


Рис.13. Типичный шейный позвонок крокодила

1 – тело позвонка; 2 – краниальный конец тела позвонка; 3 – каудальный конец тела позвонка; 4 – рёберная ямка; 5 – невральная дуга; 6 – краниальный суставной отросток; 7 – каудальный суставной отросток; 8 – остистый отросток; 9 – поперечный отросток; 10 – ребро; 11 – головка ребра; 12 – бугорок ребра.

Позвонки *грудного* (pars thoracalis) и *поясничного отделов* (pars lumbalis) практически не отличаются друг от друга и имеют типичное строение. Остистый отросток хорошо развит. От дуг отходят суставные отростки, с помощью которых позвонки сочленяются друг с другом, и поперечные отростки, к которым причленяются бугорки рёбер. На телах позвонков у основания дуг имеются выросты (боковые отростки) или образовавшиеся на их месте ямки для прикрепления головки ребра. Из всех предкрестцовых позвонков только два первых шейных обычно лишены рёбер (и то не всегда), остальные позвонки несут рёбра (рис.14).

У рептилий впервые появляется *грудная клетка* – замкнутое костное образование, крышей которого является позвоночник, дном – грудина, а боковыми стенками – рёбра. Элементы грудной клетки соединяются подвижно, что позволяет осуществлять дыхание по типу «всасывающего насоса», когда расширение грудной клетки при помощи мышц-вдыхателей влечёт за собой расширение лёгких, то есть акт вдоха

Рёбра (costa) рептилий состоят из двух частей – verteбральной (прикреплённой к позвоночнику) и стернальной – нижней, которая может прикрепляться к грудине. Стернальная часть ребра рептилий, как правило, остаётся хрящевой. Проксимальный конец verteбральной части ребра несёт головку и бугорок с суставными поверхностями для причленения к позвонку (рис. 14).

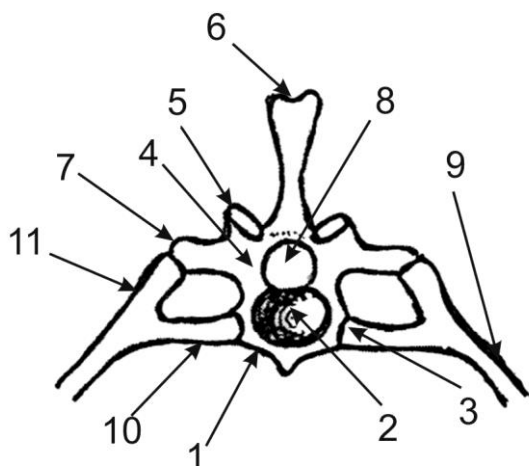


Рис.14. Грудной позвонок и прикрепление рёбер рептилии (крокодила)

1 – тело позвонка; 2 – краниальный конец тела позвонка; 3 – рёберная ямка; 4 – невральная дуга; 5 – краниальный суставной отросток, 6 – остистый отросток; 7 – поперечный отросток; 8 – отверстие позвонка; 9 – ребро; 10 – головка ребра; 11 – бугорок ребра.

Таким образом, у большинства рептилий рёбра имеют типичное для амниот двойное прикрепление, когда головка ребра прикрепляется к телу позвонка краниальнее и ниже места прикрепления бугорка ребра к поперечному отростку позвонка. Такое причленение, в сочетании с прикреплением ребра к грудины, предохраняет грудную клетку от «складывания» под весом тела при лежании животного и позволяет поддерживать внутренности при достаточной подвижности грудной клетки. С грудиной рептилий связано небольшое число рёбер, как правило, 3 пары. Задние рёбра не прикрепляются к телу позвонка и соединяются только с поперечным отростком.

Грудина (sternum) рептилий представляет собой плоскую пластинку ромбовидной формы. С ней подвижно связаны немногочисленные грудные рёбра (у хамелеонов – 1 пара), и прочно прикреплён комплекс сросшихся коракоида и прокоракоида из пояса грудной конечности. У большинства рептилий имеется Т-образная покровная кость – **надгрудинник**, непарная часть которой налегает на грудину вентрально, а парные боковые связаны с ключицами (рис. 52).

Поясничными у рептилий считают позвонки, рёбра которых или не прикрепляются к грудины, или неподвижно прирастают к поперечным отросткам (кроме, конечно, шейных позвонков).

Крестцовых позвонков (vertebra sacralis) у рептилий два.

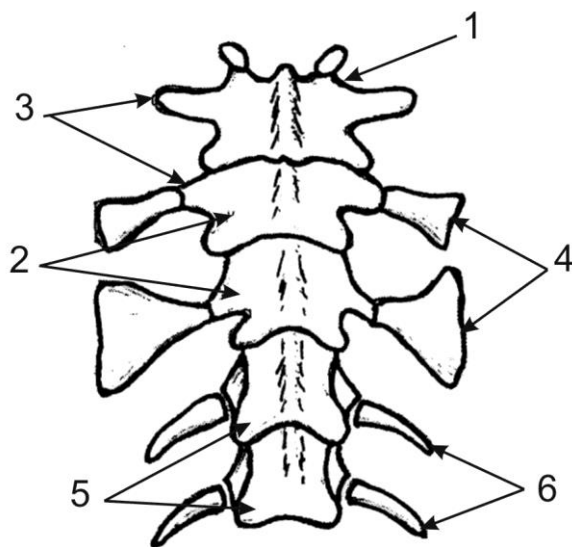


Рис.15. Крестец рептилии (крокодила)

1 – последний поясничный позвонок; 2 – крестцовые позвонки; 3 – поперечные отростки; 4 – поперечно-реберные отростки; 5 – хвостовые позвонки; 6 – хвостовые рёбра.

Они несут сильно развитые широкие поперечнорёберные отростки, к которым причленяются подвздошные кости таза (рис. 15).

В хвостовом отделе (pars caudalis) появляются нижние (гемальные) дуги (arcus haemalis), расположенные, как правило, интервертебрально (между позвонками).

Строение стлового скелета у представителей разных отрядов рептилий имеет некоторые особенности.

В стловом скелете змей отсутствует грудина, шейные позвонки неотличимы от грудных и поясничных, крестцовые позвонки только у отдельных видов сохраняют свои характерные признаки. Таким образом, у змей различимы только туловищный и хвостовой отделы позвоночника. У змей (также и у игуан) от излишнего изгибания и скручивания (которое, при большой длине тела, опасно для спинного мозга) позвоночник предохраняется наличием дополнительных образований: зигосфена – трёхгранного отростка на краниальной поверхности дужки и зигантра - соответствующей формы углубления на каудальной поверхности. Грудина у змей отсутствует, и подвижные рёбра туловищного отдела используются змеями как опора при движении.

У *черепах* остистые отростки позвонков – расширенные и уплощённые – формируют центральный ряд костных пластин, составляющих внутренний слой карапакса, а рёбра образуют боковые ряды. В шейном – подвижном – отделе позвоночника передние позвонки опистоцельны, задние – процельны, а между ними имеется один двояковыпуклый позвонок. Грудина черепах входит в состав пластрона.

У *гамтерий* и *гекконов* позвонки амфицельные с остатком продольного канала внутри тела позвонка, между телами позвонков могут сохраняться остатки хорды. Головки рёбер у них же могут причленяться к дополнительным костным элементам, вклинивающимся между телами соседних позвонков.

Позади грудины у некоторых рептилий (*гамтерий* и *крокодилов*) имеются длинные парные кости покровного происхождения – брюшные рёбра или гастралии. Вертебральные рёбра этих рептилий несут крючковидный отросток.

Поясничные рёбра *хамелеонов* и *гекконов* вентральными концами сливаются с соответствующими рёбрами другой стороны по средней брюшной линии, а у *летающего дракона (Draco volans)* заходят в боковые летательные складки кожи и поддерживают их.

2.4.2 Стволовой скелет птиц

Позвоночник всех **птиц** (Класс Aves – Птицы) состоит из пяти хорошо различающихся отделов. Позвонки птиц *гетероцельные*, т.е. имеют седловидные сочленяющиеся поверхности, допускающие в каждом сочленении движения вверх-вниз и из стороны в сторону.

В *шейном отделе* (pars cervicalis) количество позвонков велико и сильно варьирует (12-22). Первые два позвонка – *атлант* (atlas) и *эпистрофей* (epistropheus) – похожи на соответствующие позвонки рептилий и имеют типичные для них особенности строения (рис. 16, 17).

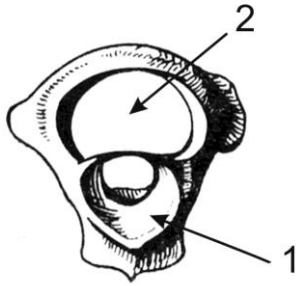


Рис. 16. Атлант птицы (спереди)

1 – краниальная суставная ямка; 2 – позвоночное отверстие.

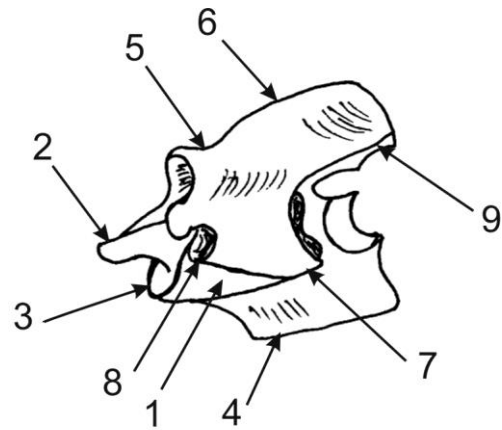


Рис. 17. Эпистрофей птицы

1 – тело позвонка; 2 – зубовидный отросток; 3 – суставная поверхность; 4 – вентральный гребень; 5 – невральная дуга; 6 – гребень; 7 – поперечнорёберный отросток; 8 – межпоперечное отверстие; 9 – каудальный суставной отросток.

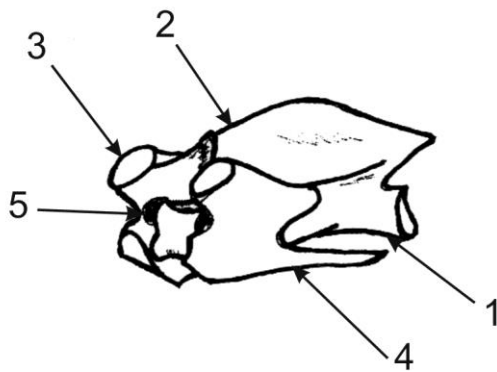


Рис. 18. Типичный шейный позвонок птицы

1 – тело позвонка; 2 – невральная дуга; 3 – краниальные суставные отростки; 4 – поперечнорёберный отросток; 5 – межпоперечное отверстие.

Атлант птиц имеет направленные назад плоские суставные отростки, сочленяющиеся с соответствующими отростками эпистрофея. Остальные шейные позвонки удлинённые, имеют небольшой остистый отросток, и хорошо развитые суставные отростки. Сочленяются позвонки через мениски. Шейные рёбра редуцированы и приросли к позвонку в обоих местах прикрепления (к телу и поперечному отростку), сформировав поперечнорёберные отростки. Просвет между телом позвонка и шейкой ребра стал межпоперечным отверстием (рис. 18).

В силу длины отдела и гетероцельности позвонков шейный отдел позвоночника птиц обладает чрезвычайно большой подвижностью и разнообразием движений.

Грудной отдел (pars thoracales) позвоночника птиц малоподвижен.

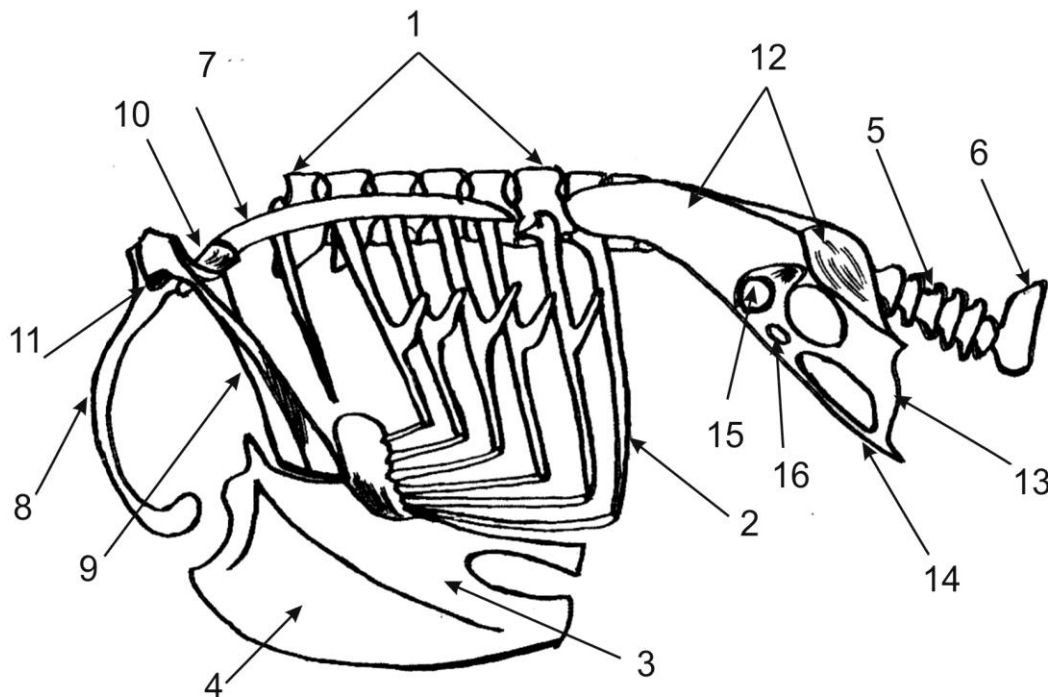


Рис.19. Часть стлового скелета и скелет поясов конечностей птицы

Стлового скелет: 1 – грудные позвонки; 2 – рёбра; 3 – грудина; 4 – киль; 5 – хвостовые позвонки; 6 – пигостиль. **Пояс грудных конечностей:** 7 – лопатка; 8 – ключица; 9 – коракоид; 10 – суставная поверхность для головки плечевой кости; 11 – трёхкостный канал. **Пояс тазовой конечности:** 12 – подвздошная кость; 13 – седалищная кость; 14 – лонная кость; 15 – суставная впадина и отверстие; 16 – запертое отверстие.

Короткие *грудные позвонки* (в среднем 7-9) или остаются свободными, или какое-то количество позвонков совершенно срастаются друг с другом в одну кость (срастаться могут от трёх позвонков и более, максимально – все, кроме первого и последнего грудного позвонка). К грудным позвонкам

(сегментам спинной кости) двумя суставами – головкой и бугорком – причленяются рёбра. Головка ребра образует сустав с телом позвонка, бугорок – с поперечным отростком (рис. 19).

Ребро состоит из двух костных частей – verteбральной и стернальной. Вертебральная несёт крючковидный отросток (кроме паламедей и гоацинов), который налегает на следующее ребро и, таким образом, дополнительно укрепляет грудную клетку. Стернальная часть (костная) причленяется к груди.

Грудина всех птиц хорошо развита, у взрослых всегда окостеневаает и не имеет следов сегментации. У большинства видов на ней имеется крупный вентральный гребневидный отросток – киль, обеспечивающий широкую поверхность для прикрепления грудных мышц. (Килия не имеют страусы, нанду, казуары, эму и киви.) На краниолатеральных краях грудины имеются суставные ямки (рёберные вырезки) для прикрепления рёбер, каудальнее от тела грудины отходят длинные отростки (у кур, например, две пары – боковые и задние). Спереди к грудине суставами причленяются коракоиды.

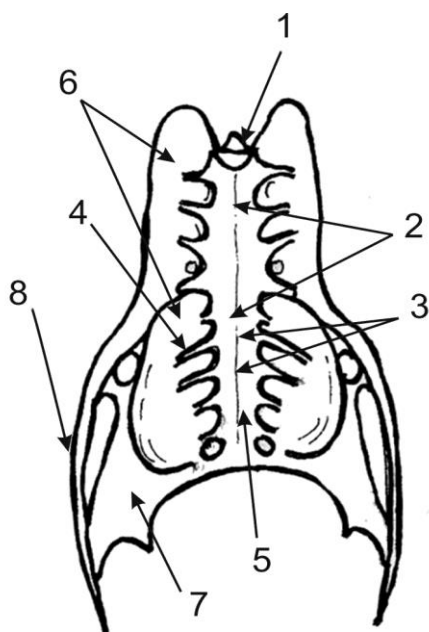


Рис. 20. Сложный крестец и тазовый пояс птицы (снизу)

1 – последний грудной позвонок; 2 – поясничные позвонки; 3 – крестцовые позвонки; 4 – рёберные отростки; 5 – хвостовые позвонки; 6 – подвздошная кость; 7 – седалищная кость; 8 – лонная кость.

Все *поясничные* (vertebrae lumbales) (часто и последний грудной), оба *крестцовых* (vertebrae sacrales) и несколько *хвостовых* (vertebrae caudales) позвонков срастаются воедино, формируя так называемый «*сложный крестец*» (synsacrum) – в нём может быть до 23 позвонков.

На всём протяжении на него сверху, прирастая к остистым и поперечным отросткам, опираются подвздошные кости таза. Собственно *крестцовые позвонки* различимы при взгляде с вентральной стороны по шейкам приросших рёбер (рис. 20).

Средние *хвостовые позвонки* (от пяти до девяти) остаются свободными, а последние 4-8 срастаются в одну косточку, уплощённую в сагиттальной плоскости – *пигостиль* (pigostylus), или копчиковую кость. К плоскостям пигостиля прикрепляются рулевые перья хвоста (при редукции рулевых перьев отсутствует и пигостиль – у бескилевых птиц, кроме страуса).

2.4.3 Стволовой скелет млекопитающих

Пять отделов позвоночника *млекопитающих* (класс Mammalia – млекопитающие) очень хорошо различимы. Позвонки млекопитающих, как правило, *ацельные (латицельные)*, то есть имеют относительно плоскую краниальную и каудальную поверхности. В более подвижных отделах – в первую очередь, в шейном – у многих млекопитающих позвонки выражено *опистоцельные* (передневыпуклые, задневогнутые).

В *шейном отделе* (pars cervicalis) позвоночника подавляющего большинства млекопитающих имеется 7 позвонков. Первый шейный позвонок – *атлант* – уплощён дорсовентрально, краниально имеет глубокую *суставную ямку* для парных затылочных мышцелков.

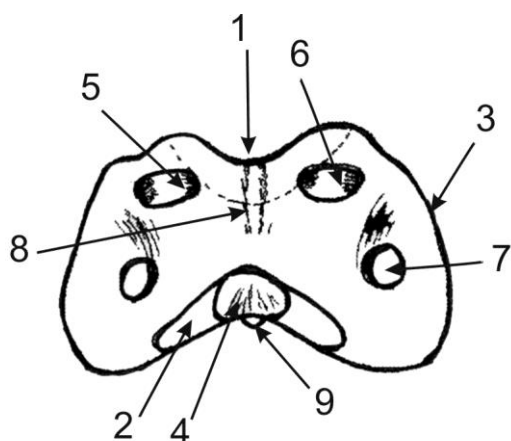


Рис.21. Атлант млекопитающего (сверху)
 1 – краниальная суставная впадина; 2 – каудальная суставная поверхность; 3 – крылья атланта; 4 – отверстие позвонка; 5 – межпозвоночное отверстие; 6 – крыловое отверстие; 7 – поперечное отверстие; 8 – дорсальный бугорок; 9 – вентральный бугорок.

Каудально на атланте расположена плоская суставная поверхность для сочленения с эпистрофеем. Латерально атлант образует обширные крылья, служащие местом прикрепления мышц (рис. 21). Второй шейный позвонок – эпистрофей – имеет вполне стандартное строение с развитым зубовидным отростком, окружённым суставной поверхностью, которая по форме соответствует каудальной поверхности атланта (рис. 22).

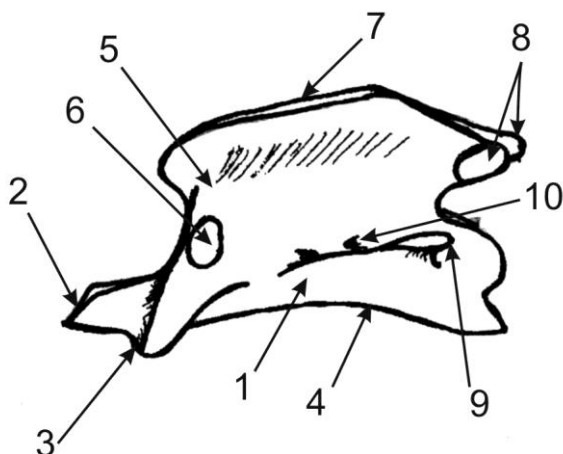


Рис.22. Эпистрофей млекопитающего

1 – тело позвонка; 2 – зубовидный отросток; 3 – краниальная суставная поверхность; 4 - вентральный гребень; 5 – невральная дуга; 6 – межпозвоночное отверстие; 7 – гребень; 8 – каудальные суставные отростки; 9 – поперечнорёберный отросток; 10 – межпоперечное отверстие.

оследний шейный позвонок похож уже на грудные позвонки: формой отростков и наличием рёберной ямки на каудальном конце тела. Остальные шейные позвонки – «типичные» - имеют межпоперечные отверстия и хорошо развитые суставные отростки (рис. 23).

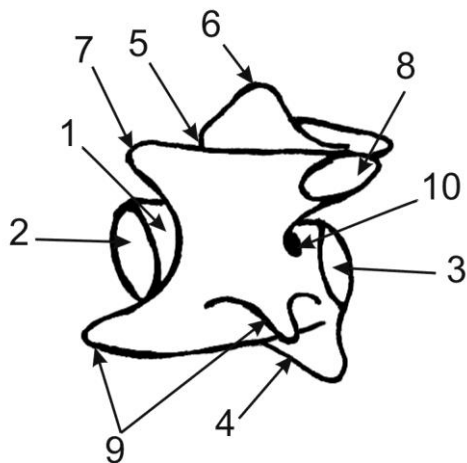


Рис.23. Типичный шейный позвонок млекопитающего

1 – тело позвонка; 2 – головка; 3 – ямка; 4 – вентральный гребень; 5 – невральная дуга; 6 – остистый отросток; 7 – краниальный суставной отросток; 8 – каудальный суставной отросток; 9 – поперечнорёберный отросток; 10 – межпоперечное отверстие.

У представителей некоторых видов млекопитающих количество шейных позвонков может отличаться от семи: *ламантин* (сиреновые) – имеет 6 или 7 шейных позвонков, *ленивцы*: двупалый – 6, трёхпалый – 8 или 9, *панголин* имеет 8 шейных позвонков.

Вследствие равного количества позвонков длина и подвижность шеи определяется длиной и особенностями строения и взаимосвязи отдельных позвонков. В большой степени подвижность шеи определяется формой контактирующих поверхностей тел позвонков и толщиной волокнистого кольца (межпозвоночного хряща).

У *китов* (кроме белух и речных дельфинов) все шейные позвонки крайне укорочены (скорее даже, уплощены) и сращены между собой. Сохраняется подвижность только между атлантом и затылочными

мышцелками. Вследствие особенностей способа передвижения – рикошетирующего прыжка – укорачиваются и срастаются шейные позвонки у *тушканчиков* (в зависимости от вида срастаться могут со второго по седьмой или все 7 позвонков. Подвижность сочленения с головой и первым грудным позвонком сохраняется.

Позвонки *грудного отдела* (pars thoracales) снабжены, как правило, развитыми остистыми отростками. Головки рёбер прикреплены интервертебрально, в глубокую рёберную ямку, которая образуется при соединении каудальной рёберной ямки одного позвонка с краниальной рёберной ямкой следующего. Бугорок ребра причленяется к поперечному отростку.

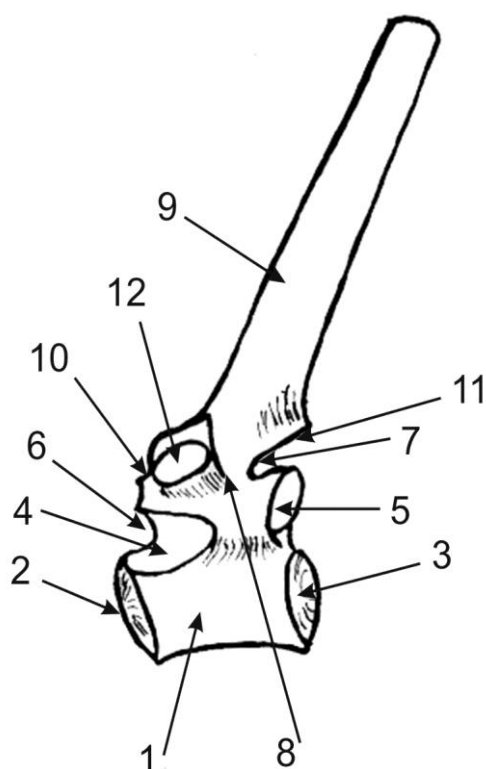


Рис. 24. Грудной позвонок млекопитающего

1 – тело позвонка; 2 – головка; 3 – ямка; 4 – краниальная рёберная ямка; 5 – каудальная рёберная ямка; 6 – краниальная позвоночная вырезка; 7 – каудальная позвоночная вырезка; 8 – невральная дуга; 9 – остистый отросток; 10 – краниальные суставные отростки; 11 – каудальные суставные отростки; 12 – поперечный отросток с суставной рёберной поверхностью

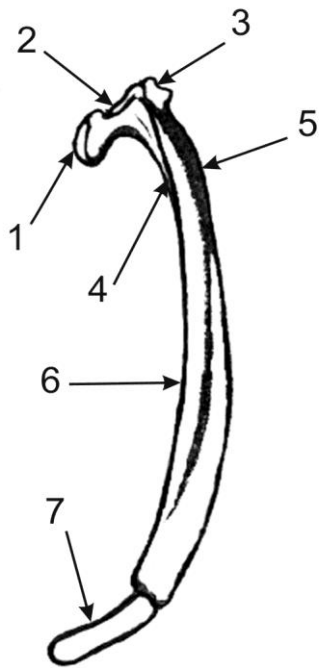


Рис. 25. Ребро млекопитающего
 1 – головка; 2 – шейка; 3 – бугорок; 4 – мышечный желоб; 5 – угол ребра; 6 – тело рёберной кости; 7 – рёберный хрящ.

А

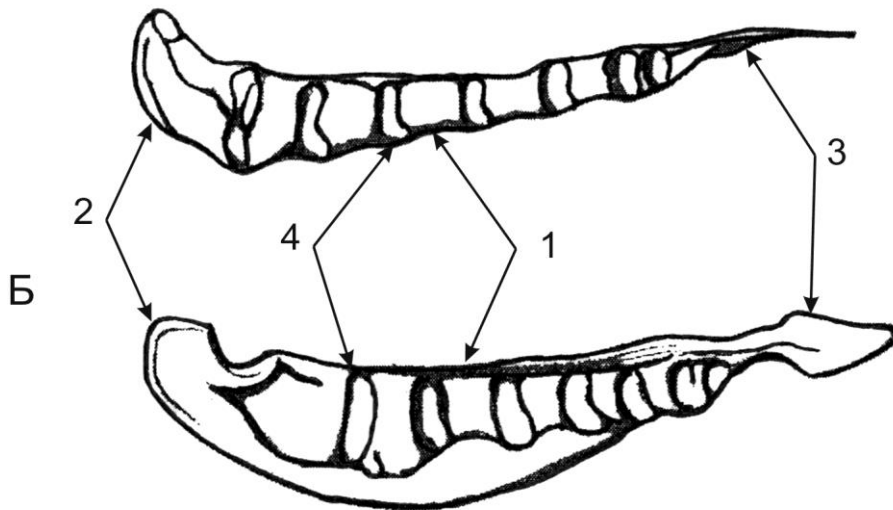


Рис. 26. Грудины млекопитающих: А – коровы, В – лошади

1 – тело грудины; 2 – рукоятка; 3 – мечевидный отросток с мечевидным хрящом; 4 – рёберные вырезки.

У млекопитающих бугорок ребра имеет небольшие размеры, выглядит действительно как «бугорок», а не как развилка на вертебральном конце ребра (рис. 24, 25).

Стернальные части рёбер обычно не окостеневают и называются рёберными хрящами.

Грудина (sternum) млекопитающих и у взрослых животных заметно сегментирована. У некоторых летучих мышей на грудице имеется костный гребень, сходный с килем птиц, но сегментированный, а, например, у лошадей – сагиттальный хрящевой добавок (сокол), увеличивающий площадь прикрепления грудных мышц (рис. 26).

С грудицей у млекопитающих соединяются до 6-9 пар рёбер. Это так называемые **стернальные** или **истинные рёбра**. Рёбра, хрящи которых соединяются не с грудицей, а с хрящами впередилежащих рёбер, именуются **астернальными** или **ложными**. Их обычно несколько пар, меньше или больше, чем стернальных. Сросшиеся рёберные хрящи формируют **рёберную дугу** – каудовентральную границу грудной клетки. Рёбра, не имеющие вентрального прикрепления, называют свободными.

У **неполнозубых** грудные и поясничные позвонки имеют дополнительные суставные отростки, увеличивающие прочность позвоночника. У **китов** из 14-15 пар рёбер только первые (иногда только 1 пара) доходят до грудицы. Задние рёбра теряют связь с телом позвонка, а затем и вовсе не прикрепляются к позвоночнику. У **китообразных, неполнозубых**, а также **однопроходных** рёберные хрящи окостеневают.

В **поясничном отделе** (pars lumbalis) позвоночника млекопитающих от 2 до 9 позвонков. Для позвонков поясничного отдела характерны длинные поперечнорёберные отростки – результат приращения рёбер к поперечному

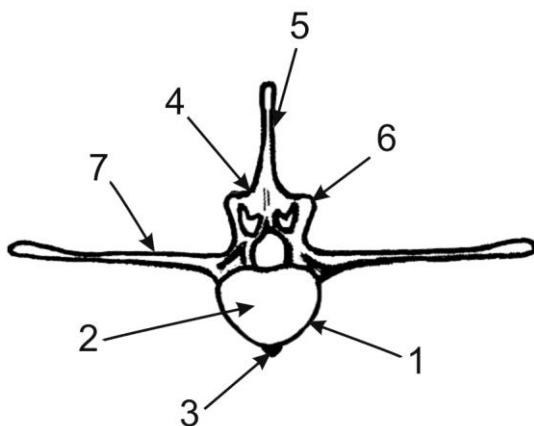


Рис.27. Поясничный позвонок млекопитающего

1 – тело позвонка; 2 – головка; 3 – вентральный гребень; 4 – невральная дуга; 5 – остистый отросток; 6 – краниальный суставной отросток; 7 – поперечнорёберный отросток.

отростку с потерей головки и шейки ребра (рис. 27).

В составе *крестца* (sacrum) от 2 (*утконос*, некоторые *сумчатые*) до 10 позвонков (*неполнозубые*), которые срастаются в одну *крестцовую кость*. При полном сращении остистые отростки формируют *гребень крестца*, поперечнорёберные отростки – *боковые части крестца*. При любом количестве позвонков в крестцовой кости таз опирается только на два первых – истинных крестцовых позвонка. Их поперечнорёберные отростки формируют *крылья крестца*, с которыми и соединяются подвздошные кости таза. Остальные сегменты крестцовой кости являются приросшими хвостовыми позвонками (рис. 28).

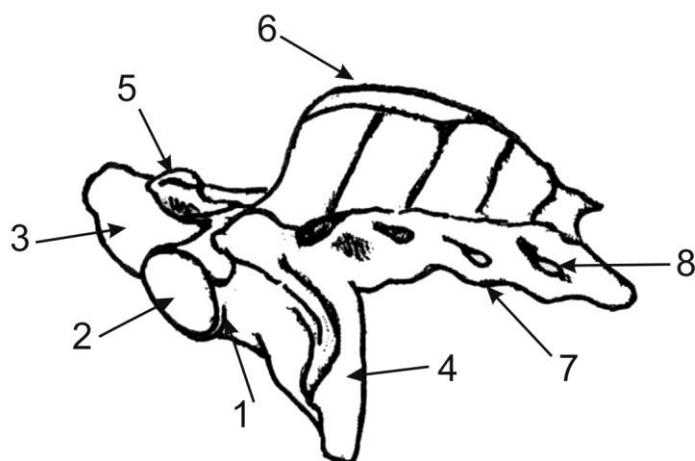


Рис. 28. Крестец млекопитающего

1 – тело крестцовой кости; 2 – головка; 3 – крыло; 4 – ушковидная поверхность; 5 – краниальный суставной отросток; 6 – гребень; 7 – боковые части; 8 – дорсальные крестцовые отверстия.

В *хвостовом отделе* (pars caudalis) позвоночника млекопитающих 3-46 позвонков, *гемальные дуги* (arcus haemalis) которых располагаются интервертебрально.

Контрольные вопросы: 1. Охарактеризуйте ствол скелет хрящевых рыб. 2. Охарактеризуйте ствол скелет костистых рыб. 3. Опишите позвонки, входящие в состав шейного отдела амниот. 4 Опишите кости, входящие в состав грудного отдела амниот. 5. Дайте характеристику позвонкам поясничного и крестцового отдела амниот.

Глава 3. Скелет головы - череп.

Череп (cranium) – прочная хрящевая или/и костная структура, возникающая в головном конце тела вокруг переднего конца нервной трубки, органов чувств и головных отделов пищеварительной и дыхательной систем. **Мозговой** или **осевой череп (нейрокраниум)** служит защитой для головного мозга и расположенных на голове органов чувств. **Висцеральный череп (спланхнокраниум)** возникает как опора для жаберных щелей и глотки, а позднее формируется в приспособление для захвата, удержания и обработки пищи. Как самостоятельная структура иногда рассматривается и **дерматокраниум** – часть черепа, образованная покровными (вторичными, кожными) костями. Однако, элементы дерматокраниума топографически можно отнести к одной из функциональных частей – нейро- или спланхнокраниуму. Поэтому в настоящем пособии покровные кости будут рассматриваться как составные части мозгового и висцерального черепа.

3.1 Первичноводные хордовые

Ланцетник не имеет каких-либо подобных черепу структур, о чём говорит и его зоологическая классификация: Тип Acrania - Бесчерепные.

Череп круглоротых (подтип VERTEBRATA – Позвоночные, класс Cyclostomata - Круглоротые или класс Agnatha - Бесчелюстные).

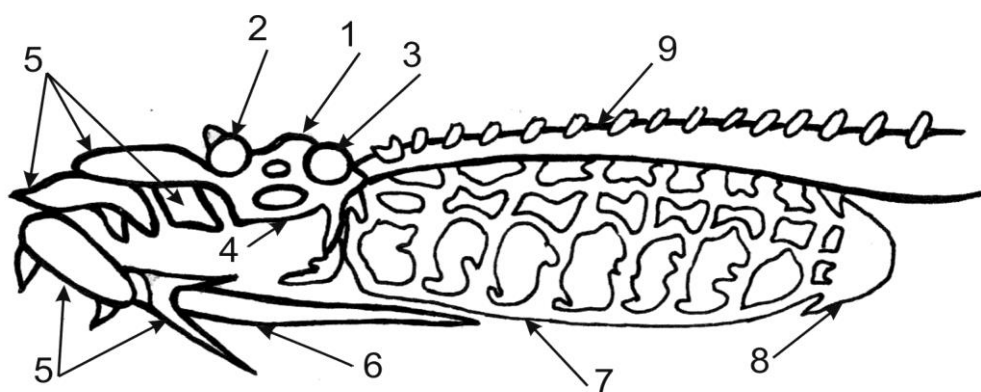


Рис.29. Скелет миноги

1 – черепная коробка; 2 – обонятельная капсула; 3 – слуховая капсула; 4 – подглазничная дуга; 5 – хрящи ротовой воронки; 6 – подъязычный хрящ; 7 – околожаберная решётка; 8 – околосердечный хрящ; 9 – хорда.

Осевой череп хрящевой, прикрывает головной мозг снизу и с боков. Спереди к нему примыкает обонятельная капсула, с боков - слуховые капсулы. Боковые стенки между капсулами имеют углубления – глазницы. Таким образом, череп формирует защиту для мозга и основных органов чувств (рис. 29).

Строение **висцерального черепа** обусловлено способом питания **миног** и **миксин**. Он включает хрящи, поддерживающие ротовую воронку (кольцевой, передний и задний верхние, боковые, палочковидные) и поддерживающий язык – подъязычный хрящ.

В области *жаберных мешков* имеется гибкая хрящевая решётка, сзади к ней примыкает околосоудный хрящ. Элементы висцерального черепа миног и миксин не гомологичны спланхнокраниуму других позвоночных.

Череп хрящевых рыб (класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы)

Осевой череп представляет собой цельную хрящевую коробку, прикрывающую мозг со всех сторон. В крыше черепа имеется отверстие – фонтанель. Вытянутые хрящи, расположенные перед мозговой коробкой, составляют рострум (rostrum). В составе осевого черепа имеются структуры для размещения органов чувств: у основания рострума лежат обонятельные капсулы, в боковых стенках черепа есть углубления – глазницы, а позади, в стенках слухового отдела черепа – слуховые капсулы (рис. 30).

Задняя часть черепа – **затылочный отдел** – имеет большое затылочное отверстие (foramen occipitale magnum). К затылочному отделу черепа прирастает первый позвонок.

Основание черепа широкое, мозг расположен между глазницами – череп **латибазального** типа.

Висцеральный череп хрящевых рыб – это серия подвижных расчленённых хрящевых висцеральных дуг, часть из которых претерпевает преобразования. Неизменённые висцеральные дуги получили название жаберных дуг. Всего в составе висцерального черепа хрящевых рыб остаются неизменёнными 5-6 задних висцеральных дуг - жаберные дуги

(arcus branchiales), а 4 передние висцеральные дуги подвергаются значительным преобразованиям.

Неизменённая жаберная дуга состоит из пяти соединённых друг с другом элементов (двух парных и одного непарного). Верхние элементы соединяются с позвоночником, нижние – с аналогичными элементами другой стороны через непарный элемент – копулу (copula). Копулы всех дуг соединяются друг с другом, образуя цепочку.

Две передние висцеральные дуги (их иногда нумеруют как «-1» и «-2») превращаются у акул в так называемые губные хрящи, располагающиеся перед челюстями.

В следующей – челюстной дуге – верхние парные элементы, так называемые нёбно-квадратные хрящи (cartilago palato-quadratum), срастаются передними концами и формируют верхнюю челюсть. Нижние парные элементы – Меккелевы хрящи (cartilago Meckeli) с утратой копулы срастаются нижними концами, образуя нижнюю челюсть. Все элементы челюстной дуги

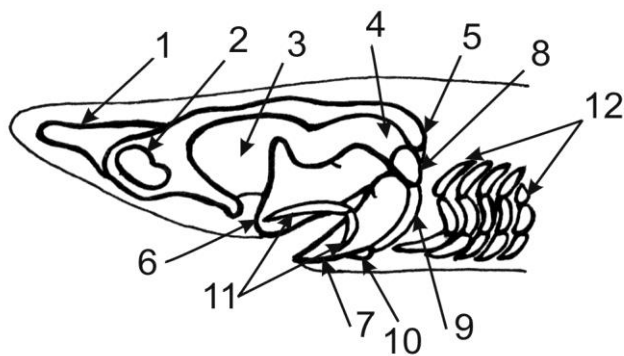


Рис.30. Череп акулы

1 – рострум; 2 – обонятельная капсула; 3 – глазница; 4 – слуховой отдел; 5 – затылочный отдел; 6 – нёбно-квадратный хрящ; 7 – Меккелев хрящ; 8 – гиомандибуляре (подвесок); 9 – гиоид; 10 – копула подъязычной дуги; 11 – губные хрящи; 12 – жаберные дуги.

несут зубы. С обеих сторон каудальные концы верхнего и нижнего элементов (то есть верхней и нижней челюсти) подвижно соединены (суставами) друг с другом.

Расположенная за челюстной **подъязычная дуга** составлена двумя парными и непарным хрящом: верхний парный элемент – гиомандибуляре (подвесок, hyomandibulare) – верхней частью подвижно крепится к слуховому

отделу осевого черепа. К нижнему концу каждого подвеска подвижно прикрепляются: а) челюстная дуга, б) нижний парный элемент подъязычной дуги – *гиоид* (hyoideum).

Правый и левый гиоиды соединяются через непарный элемент – *копулу* (copula), которая поддерживает язык.

У огромного большинства рыб (и хрящевых и костных) верхний отдел челюстной дуги передним концом связан с осевым черепом только мягкими тканями, задний же конец нёбно-квадратного хряща подвешивается к осевому черепу посредством сильно развитого верхнего отдела подъязычной дуги – гиомандибуляре, служащего «подвеском» для челюстей. Такой способ прикрепления челюстного аппарата называется *гиостилией* (рис.31, А). Гиостилия обеспечивает высокую степень подвижности челюстного аппарата относительно мозгового черепа. Реже (некоторые акулы) встречается тройная связь челюстной дуги с черепом: нёбно-квадратный хрящ прикрепляется впереди посредством одного отростка к дну черепа и позади посредством другого отростка к его слуховой области, и кроме этих непосредственных связей задний угол челюстей связан с мозговым черепом через гиомандибуляре. Такой тип прикрепления челюстей носит название *амфистилии* (рис. 31, Б). У некоторых рыб (химеры, двоякодышащие) и всех наземных позвоночных верхний элемент челюстной дуги на всём протяжении связан и даже срастается с осевым черепом. В этом случае гиомандибуляре теряет функцию подвешивания челюстей. Такой тип висцерального черепа называется *аутостилией* (автостилией) (рис. 31, В). Амфистилия и, особенно, аутостилия, обеспечивают высокую прочность челюстного аппарата.

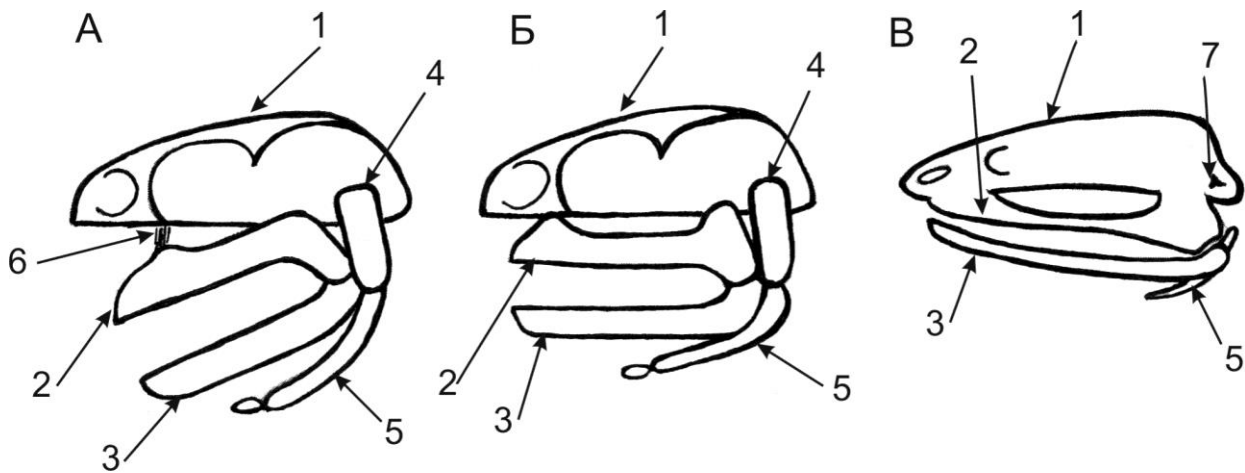


Рис.31. Прикрепление челюстной дуги к осевому черепу (схема)

А – гиостилия, Б – амфистилия, В – аутостилия.

1 – осевой череп; 2 – нёбно-квадратный хрящ; 3 – Меккелев хрящ; 4 – подвесок; 5 – гиоид; 6 – связка; 7 – столбик (стремечко).

Череп костистых рыб (класс Osteichthyes – Костные рыбы, надотряд Teleostei – костистые).

У костистых рыб все ранее существовавшие (в филогенезе) отделы черепа подвергаются окостенению – появляются *замещающие* или *первичные кости*, к тому же образуется много *вторичных (покровных) костей* кожного происхождения (элементы дерматокраниума).

Осевой череп содержит ряд *первичных костей*, находящихся в основном в задней, нижней стенках черепно-мозговой полости и местах расположения органов чувств (рис. 32, 33).

Затылочный отдел состоит из основной (нижней) затылочной кости (os basioccipitale), двух боковых затылочных (os occipitale laterale) и верхней затылочной (os supraoccipitale).

Слуховой отдел черепа содержит пять ушных костей (oticum).

Глазничный отдел образован парными крылоклиновидными (os alisphenoideum) и парными глазоклиновидными костями (os orbitosphenoideum), расположенными на тонкой межглазничной перегородке.

Таким образом, мозг не располагается между глазницами, череп костистых рыб относится к *тропибазальному* типу.

В обонятельном отделе находятся парные боковые обонятельные кости (os ectoetmoideum) и непарная средняя обонятельная (os mesetmoideum).

Сверху и частично снизу череп прикрывают **вторичные (покровные) кости**: крышу черепа составляют парные лобные кости (os frontale), позади них – парные теменные (os parietale), а спереди – парные носовые (os nasale), разделённые средней обонятельной костью. Дно черепа формируют непарные: парасфеноид (os parasphenoideum) и, перед ним – сошник (vomer), на котором могут располагаться зубы.

Вокруг глазницы располагается полукольцо из мелких косточек, из которых передняя, наиболее крупная – слёзная кость (os lacrimale).

Висцеральный череп костистых рыб также содержит как первичные кости, замещающие хрящи висцеральных дуг, так и вторичные кости (так называемые «вторичные челюсти»).

Верхняя челюсть содержит **первичные кости**: спереди – нёбную кость (os palatinum) и сзади – квадратную кость (os quadratum), производные нёбно-квадратного хряща. Квадратная кость образует сустав с нижней челюстью. В составе верхней челюсти между нёбной и квадратной костями располагаются три крыловидные кости (os pterigoideum), из них только задняя – первичная. **Вторичная** верхняя челюсть образована предчелюстной (межчелюстной) (os praemaxillare, s. intermaxillare) и верхнечелюстной костями (os maxillare), которые накладываются латерально на первичные челюсти.

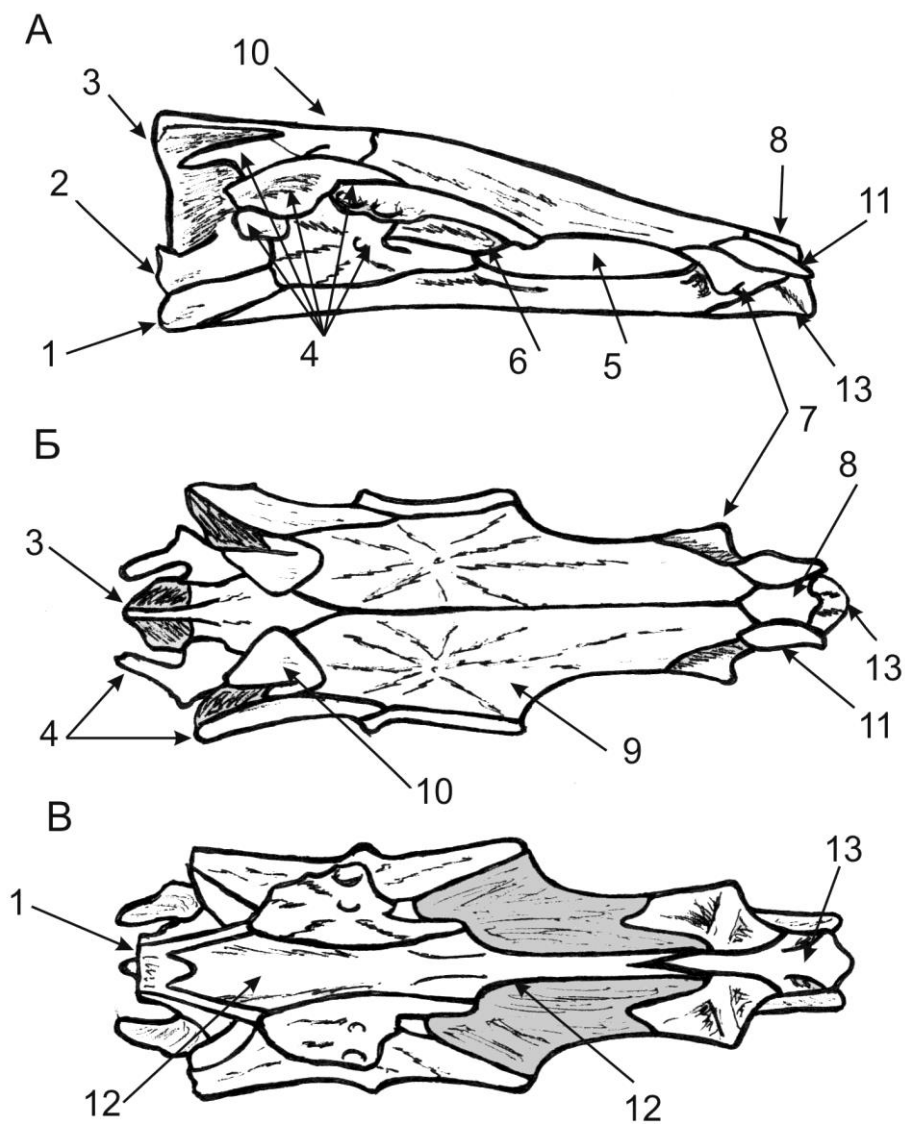


Рис.32. Осевой череп костистой рыбы (судака).

А – сбоку, Б – сверху, В – снизу.

1 – основная затылочная кость; 2 – боковая затылочная кость; 3 – верхняя затылочная кость; 4 – ушные кости; 5 – глазница; 6 – крылоклиновидная кость; 7 – боковая обонятельная кость; 8 – средняя обонятельная кость; 9 – лобная кость; 10 – теменная кость; 11 – носовая кость; 12 – парасфеноид; 13 – сошник.

Зубы размещаются на нёбной и межчелюстной костях (рис. 29). В *нижней челюсти первична* только сочленовная кость (os articulare), замещающая Меккелев хрящ, соединённая суставом с квадратной костью верхней челюсти. К каудовентральному краю сочленовной кости прирастает вторичная угловая кость (os angulare), а передняя часть челюсти образована крупной, несущей зубы зубной костью (os dentale).

Подъязычная дуга вся состоит из *первичных костей*, замещающих

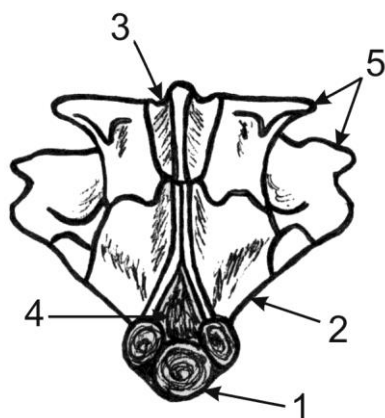


Рис.33. Затылочный отдел осевого черепа костистой рыбы (судака)

1 – основная затылочная кость; 2 – боковая затылочная кость; 3 – верхняя затылочная кость; 4 – большое затылочное отверстие; 5 – ушные кости.

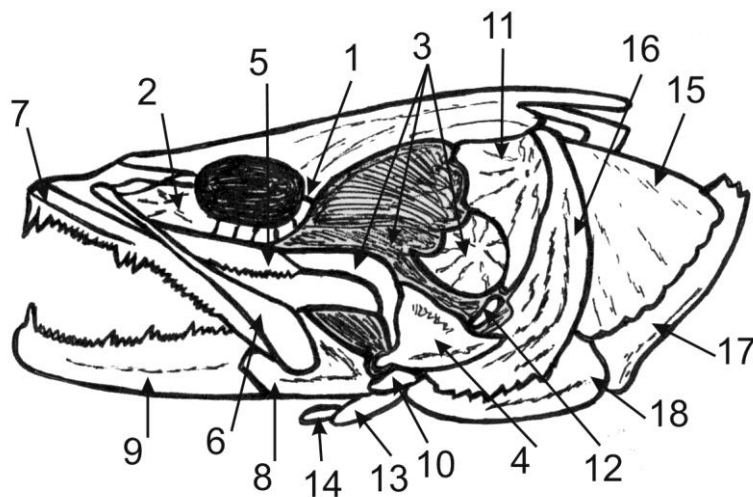


Рис.34. Череп костистой рыбы (судака) сбоку

1 – окологлазничное костное кольцо; 2 – слёзная кость; 3 – крыловидные кости; 4 – квадратная кость; 5 – нёбная кость; 6 – верхнечелюстная кость; 7 – межчелюстная кость; 8 – сочленовная кость; 9 – зубная кость; 10 – угловая кость; 11 – подвесок; 12 – симплектикум; 13 – гиоид; 14 – копула подъязычной дуги; 15 – крышка; 16 – предкрышка; 17 – подкрышка; 18 – межкрышка.

соответствующие хрящи. Подвесок (hyomandibulare) верхним концом подвижно крепится к слуховому отделу осевого черепа, а нижним – к квадратной кости через маленькую дополнительную косточку – симплектикум (os symplecticum). Костистым рыбам свойственна гиостилия, т.е. прикрепление челюстного аппарата к осевому черепу только через подвесок (гиомандибуляре).

К задневерхнему углу подвеска прикрепляется жаберная крышка.

Нижняя часть подъязычной дуги представлена несколькими окостенениями, из которых самое крупное – гиоид (os hyoideum). Правый и левый гиоиды соединяются через копулу гиоида (copula), поддерживающую язык. Жаберные дуги такие же, как у хрящевых рыб, в пятой (последней) жаберной дуге отсутствуют верхние элементы, а нижние у некоторых рыб (карповые) несут на себе так называемые глоточные зубы.

У костистых рыб имеются **вторичные окостенения**, составляющие жаберную крышку: крышка (os operculum), предкрышка (os praeoperculum), подкрышка (os suboperculum) и межкрышка (os interoperculum). Крышка подвижно причленяется к каудодорсальному углу подвеска.

В других группах костных рыб (костнохрящевые, двоякодышащие, кистепёрые и т. д.) череп подвергается определённым изменениям, которые, однако, не затрагивают принципиальной схемы строения.

3.2 Амфибии (класс Amphibia – Земноводные)

Череп современных земноводных и у взрослых особей сохраняет очень много хряща (личиночная черта строения). Фактически, он представляет собой хрящевую форму, а костей, как первичных, так и вторичных, у современных амфибий значительно меньше, чем у костистых рыб или предковых земноводных, известных по окаменелым останкам.

В **осевом черепе** земноводных имеется ряд первичных костей: в затылочном отделе – парные боковые затылочные кости (os occipitale laterale), несущие каждая по мышцелку для сочленения с шейным позвонком.

В слуховом отделе осевого черепа – парные переднеушные кости (os prooticum), а в переднем отделе – непарная клиновидно-обонятельная кость (os sphenethmoideum), имеющая вид пояска (рис. 35).

Череп земноводных платибазального типа, т.е. мозг располагается между глазницами.

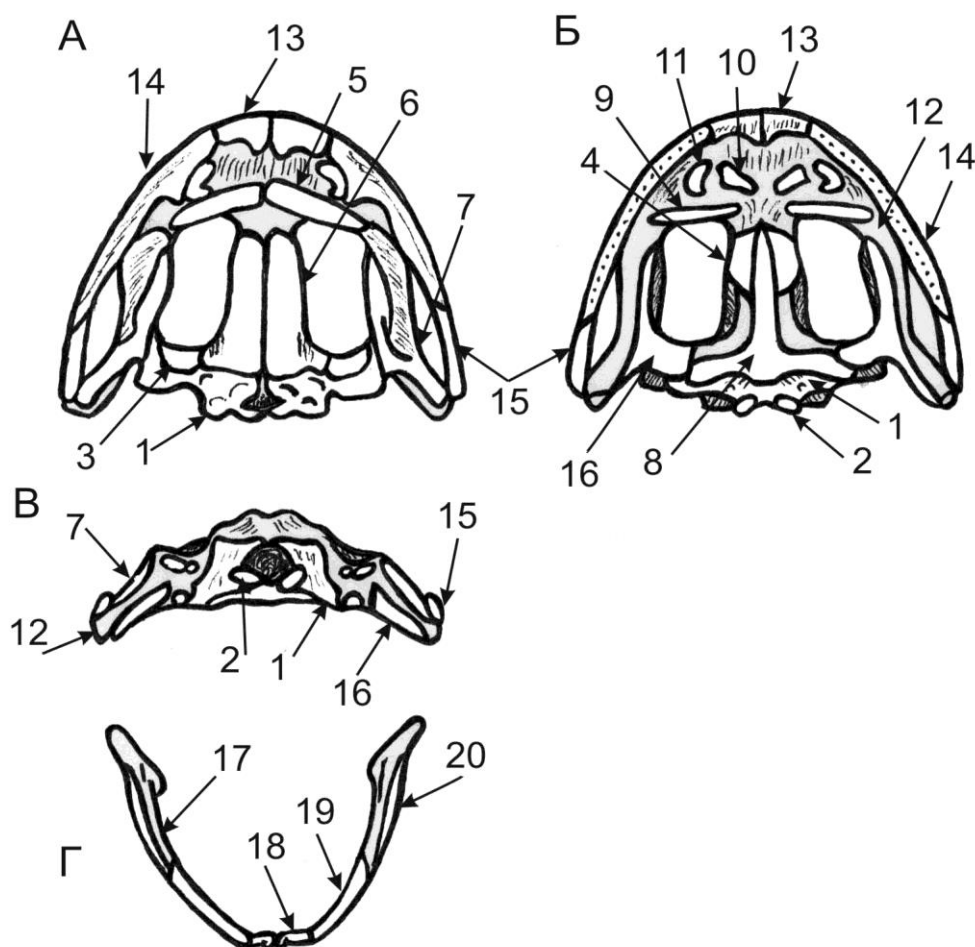


Рис.35. Череп лягушки

А – сверху, Б – снизу, В – снизу, Г – сзади, Д – нижняя челюсть сверху. Серым цветом показаны хрящевые части черепа

1 – боковая затылочная кость; 2 – затылочный мыщелок; 3 – переднеушная кость; 4 – клиновидно-обонятельная кость; 5 – носовая кость; 6 – лобно-теменная кость; 7 – чешуйчатая кость; 8 – парасфеноид; 9 – нёбная кость; 10 – сошник; 11 – хоана; 12 – нёбно-квадратный хрящ; 13 – межчелюстная кость; 14 – верхнечелюстная кость; 15 – квадратно-скуловая кость; 16 – крыловидная кость; 17 – Меккелев хрящ; 18 - подбородочно-челюстная кость; 19 – зубная кость; 20 – угловая кость.

Остальные части мозгового черепа хрящевые, частично прикрытые **вторичными (покровными) костями**: сверху в передней части лежат небольшие парные носовые кости (os nasale), за ними – парные удлинённые лобно-теменные (os frontoparietale). Латеральнее ушных костей находятся парные чешуйчатые кости (os squamosum). Дно черепа подстилает крупный непарный, имеющий крестовидную форму парасфеноид (os parasphenoideum), перед ним вытянуты медио-латерально вторичные нёбные кости (os palatinum). (Нёбные кости амфибий не являются гомологами нёбных костей рыб – они имеют иное происхождение). Хоаны (выходы из носовой полости в ротовую) у амфибий передние – располагаются в самой передней части нёба, перед нёбными костями. Каудомедиальнее хоан лежат парные сошники (vomer), на которых могут располагаться зубы.

В **висцеральном черепе** земноводных также сохраняется много хряща.

Элементы **челюстной дуги**: нёбно-квадратный хрящ (cartilago palato-quadratum) не окостеневаает, остаётся полноразвитым на всём протяжении жизни и является основой верхней челюсти (таким образом, **первичные** (замещающие) **кости** в ней отсутствуют). Нёбно-квадратный хрящ своим передним концом **прирастает** к обонятельной области осевого черепа, а задним – к основанию черепа перед слуховой капсулой. Такой способ прикрепления челюстной дуги (самостоятельный, без участия подвеска) называется **аутостилией**. На хрящ налегают **вторичные кости**: краниально – парные межчелюстные (os intermaxillare, s. praemaxillare), латерально – парные верхнечелюстные (os maxillare, эти кости могут нести зубы), дорсокаудально – парные квадратно-скуловые кости (os quadrato-jugale) и вентрально – парные крыловидные (os pterygoideum).

Меккелев хрящ (cartilago Meckeli) также не окостеневаает за исключением переднего конца, где формируется первичная парная подбородочно-челюстная кость (os mento-mandibulare). На хрящ налегают несколько **вторичных костей**, из которых крупными являются зубные кости (os dentale), не несущие зубов, и угловые кости (os angulare). Присоединение

нижней челюсти к верхней происходит без участия костей: суставной отросток Меккелева хряща соединяется с задней частью нёбно-квадратного хряща.

Подъязычная дуга подверглась у земноводных значительной редукции. Подвесок (*гиомандибуляре, hyomandibulare*) в связи с аутоотильным прикреплением челюстного аппарата теряет свою функцию собственно «подвеска». С появлением среднего уха гиомандибуляре становится первой слуховой косточкой – стремечком (stapes, или столбиком, columella). Полость среднего уха образуется на основе *брызгальца* рыб – редуцированной жаберной щели между 1-й (челюстной) и 2-й (подъязычной) жаберными дугами. У современных бесхвостых амфибий стремечко имеет вид тонкой палочки, лежащей перпендикулярно мозговому черепу под чешуйчатой и квадратно-скуловой костями. Одним концом оно упирается в центр барабанной перепонки, другим – в овальное окно слуховой капсулы. (У современных земноводных слуховой аппарат в разной степени редуцирован, в восприятии звука участвует скелет передних конечностей, нижняя челюсть, а также кровеносные сосуды.)

Гиоид (hyoideum) превращается в передние (длинные) рожки подъязычного аппарата, которые направляются назад и крепятся к стенкам слуховых капсул. Кроме того, в составе подъязычного аппарата есть хрящевая пластинка (тело) и пара задних рожек, которые, вместе с хрящами гортани, образуются из других жаберных дуг (имеющихся в личиночной стадии развития).

3.3 Рептилии (класс Reptilia – Пресмыкающиеся)

Черепу пресмыкающихся свойственна высокая степень окостенения. Хрящ остаётся только в составе обонятельной капсулы и в слуховой области (рис. 36).

В составе **осевого черепа** присутствует типичный набор первичных костей: в затылочном отделе – непарные верхняя и нижняя и парные боковые

затылочные кости (os supraoccipitale, os basioccipitale, os occipitale laterale), причём обе боковые и нижняя затылочная формируют единственный затылочный мышцелок, служащий для сочленения с атлантом. Слуховой отдел сформирован парными переднеушными костями (os prooticum). Глазницы разделены тонкой перепончатой межглазничной перегородкой (череп рептилий **тропибазального** типа), в которой у крокодилов и некоторых ящериц имеются небольшие окостенения.

Основание черепа образовано основной клиновидной костью (os basisphenoideum), заострённый передний конец которой – это редуцированный первичный парасфеноид. Спереди, под обонятельным отделом, лежит парный сошник (vomer).

Большинство костей осевого черепа по происхождению **вторичны**. Крыша черепа образована вторичной теменной костью (os parietale, у рептилий она непарная, кроме черепах), парными лобными (os frontale). Орولاتеральнее лобных лежат также парные предлобные (os praefrontale) и предглазничные кости (os praeorbitale). Перед лобными костями находятся парные носовые (os nasale, у варана – непарная носовая кость). Каудолатерально от лобных костей отходят заднелобные кости (postfrontale), которые, в свою очередь, каудально соединяются с чешуйчатymi (os squamosum). В передней стенке глазницы залегают слёзные кости (os lacrimale). Нижнюю границу глазницы формирует скуловая кость (os jugale), каудально она соединяется с квадратно-скуловой (os quadrato-iugale). Последняя, в свою очередь, опирается на квадратную кость.

В заглазничной части осевого черепа рептилий (и других амниот) формируются крупные отверстия – **височные ямы**, ограниченные костными перемычками – **височными дугами**. По количеству и составу височных дуг различают несколько типов черепа: **диапсидный** (с двумя дугами), **анапсидный** (не имеющий дуг) и **синапсидный** (со «слившимися» дугами).

Височные дуги в черепе рептилий:

Диансидный тип (двудужный тип, крокодил): в крыше черепа латеральнее теменной кости находится **верхняя височная яма**, ограниченная заднелобной и чешуйчатой костями, которые и формируют **верхнюю височную дугу**. В боковой поверхности черепа каудальнее глазницы – **боковая височная яма**, ограниченная **нижней височной дугой**, которая образуется сращением скуловой и квадратно-скуловой костей. Нижняя височная дуга орально срастается с верхнечелюстной костью.

Диансидный тип с разной степенью редукции дуг: у ящериц (кроме хамелеонов) отсутствует квадратно-скуловая кость, таким образом, нижняя дуга остаётся незамкнутой. У некоторых ящериц и всех змей, кроме того, не срастаются заднелобная и чешуйчатая кости, открытыми оказываются обе височные ямы.

Анансидный тип (бездужный тип, черепахи): отсутствуют обе височные ямы (соответственно, и дуги), так как заднелобная, чешуйчатая, квадратная и квадратно-скуловая кости срастаются между собой. Между массивом сросшихся костей и стенкой мозговой коробки формируется **ложная височная яма**.

Синапсидный тип (со слившимися дугами) у современных рептилий не встречается. Синапсидные черепа имели древние рептилии, ставшие предками млекопитающих. При синапсидном типе черепа заднелобная (в верхней дуге) и квадратно-скуловая (в нижней дуге) кости отсутствуют. Скуловая кость нижней дуги срастается с чешуйчатой костью верхней дуги. (Подробнее см. «Череп млекопитающих».)

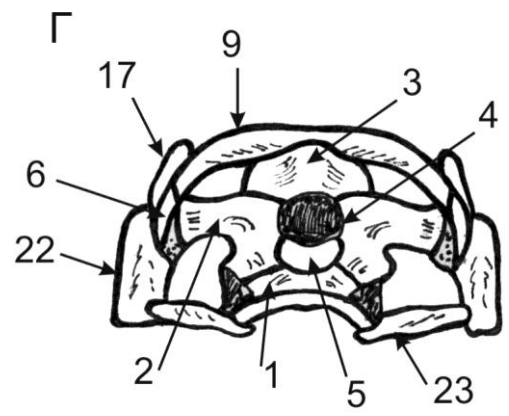
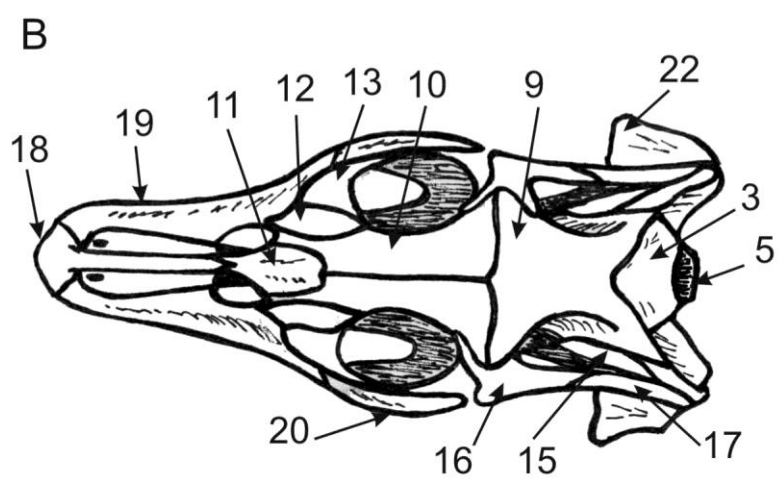
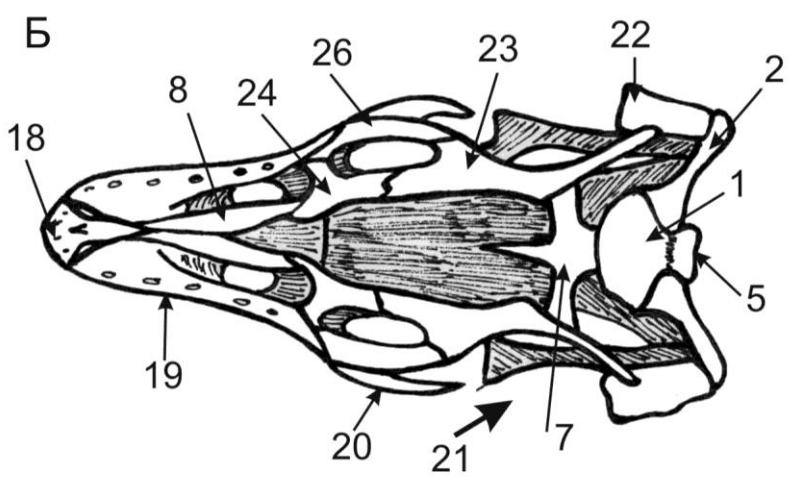
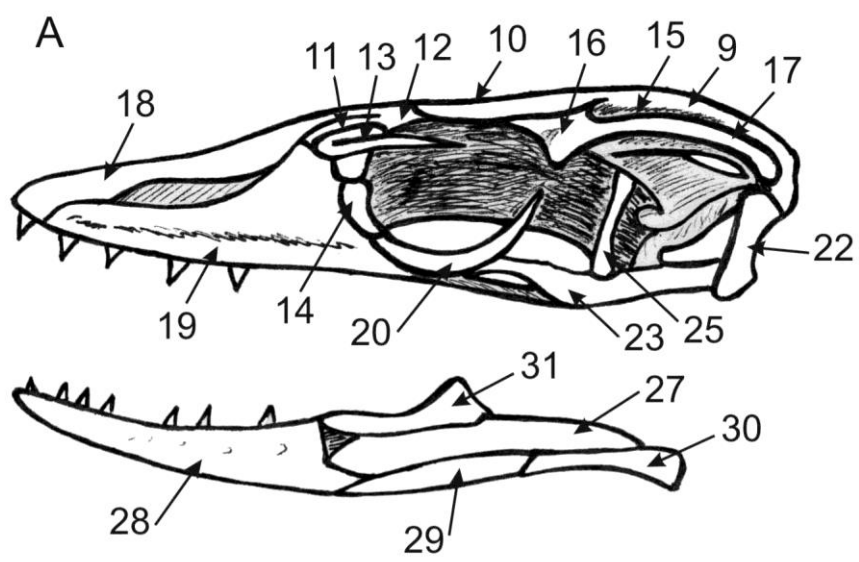


Рис.36. Череп варана

А – сбоку, Б – снизу, В – сверху, Г – сзади.

1 – основная затылочная кость; 2 – боковая затылочная кость; 3 – верхняя затылочная кость; 4 – большое затылочное отверстие; 5 – затылочная кость; 6 – переднеушная кость; 7 – основная клиновидная кость; 8 – сошник; 9 – теменная кость; 10 – лобная кость; 11 – носовая кость; 12 – предлобная кость; 13 – предглазничная кость; 14 – слёзная кость; 15 – верхняя височная яма; 16 – заднелобная кость; 17 – чешуйчатая кость; 18 – предчелюстная кость; 19 – верхнечелюстная кость; 20 – скуловая кость; 21 – разрыв нижней височной дуги вследствие редукции квадратно-скуловой кости; 22 – квадратная кость; 23 – крыловидная кость; 24 – нёбная кость; 25 – столбчатая кость; 26 – поперечная кость; 27 – сочленовная кость; 28 – зубная кость; 29 – угловая кость; 30 – надугловая кость; 31 – венечная кость.

Висцеральный череп.

В составе верхней челюсти рептилий есть только одна **первичная кость** – квадратная кость (os quadratum, окостенение задней части нёбно-квадратного хряща). Своим верхним концом она подвижно соединена с осевым черепом (с чешуйчатой костью), её нижний конец формирует сустав с нижней челюстью. Краниомедиальнее квадратных на нижней поверхности черепа лежат крыловидные кости (os pterygoideum), а перед ними – нёбные кости (os palatinum), соединяющиеся с верхнечелюстными костями (os maxillare) и сошником (vomer). Сошник, нёбная и крыловидная кости, **не срастаясь** с одноимёнными костями другой стороны (кроме передней части сошника), формируют широкую **нёбную щель**. Таким образом, хоаны (отверстия выходов из носовой полости в ротовую) большинства рептилий, размещаясь в нёбной щели, открываются в переднюю часть ротовой полости. Вверх от крыловидной кости отходит парная столбчатая кость (os epipterygoideum), соединяющая крыловидные кости с теменными. Также от крыловидных отходят поперечные кости (os transversum), которые своей передней частью крепятся к верхнечелюстным костям.

У **крокодилов** нёбные пластинки верхнечелюстных костей, нёбные и крыловидные кости обеих сторон срастаются по средней линии, так что

формируется *вторичное твёрдое нёбо*. Хоаны сдвинуты каудально и располагаются в крыловидных костях (рис. 37).

Челюстной аппарат у рептилий, как у всех наземных позвоночных, прикрепляется по типу **аутостилии**, однако он часто остаётся весьма гибким и подвижным, в первую очередь за счёт наличия широкой нёбной щели. Высокая гибкость и подвижность черепа – кинетизм – не присуща черепам крокодилов и черепах, а у змей достигает максимума (рис. 38, 39).

Вторичная верхняя челюсть представлена межчелюстными костями (или предчелюстными, os intermaxillare os. praemaxillare) и

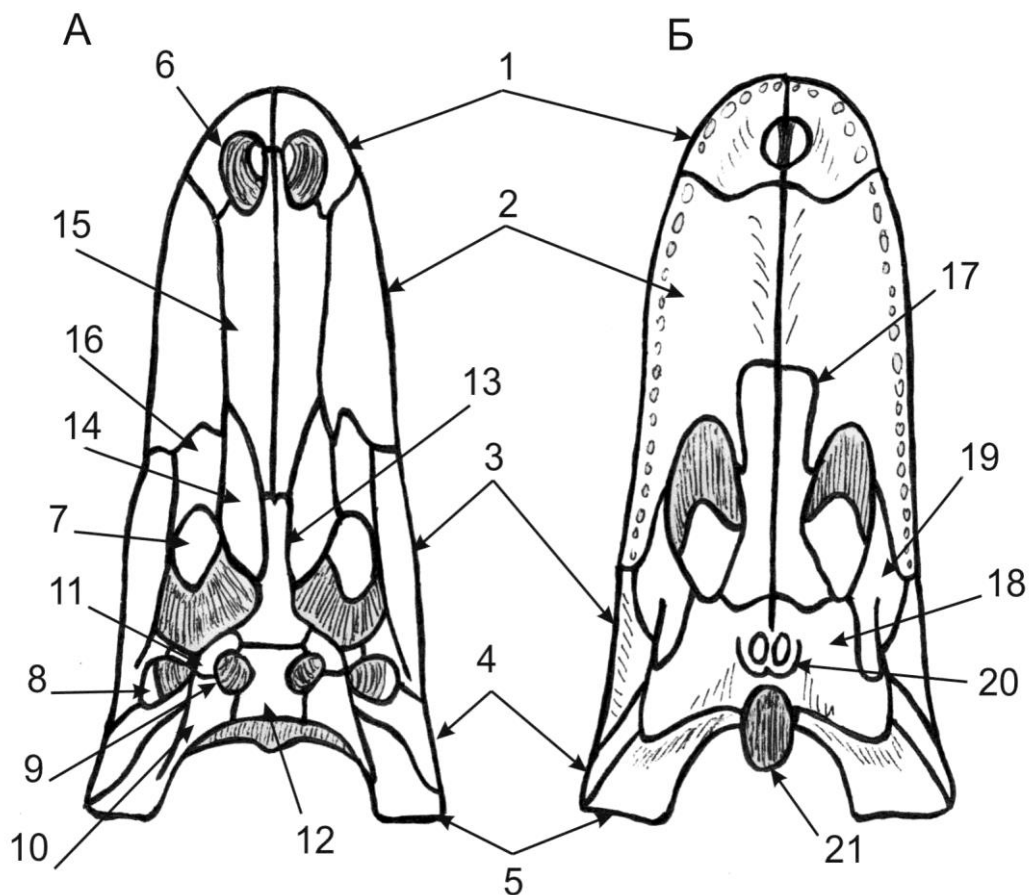


Рис.37. Череп крокодила

А – сверху, Б – снизу.

1 – предчелюстная кость; 2 – верхнечелюстная кость; 3 – скуловая кость; 4 – квадратно-скуловая кость; 5 – квадратная кость; 6 – ноздря; 7 – глазница; 8 – боковая височная яма; 9 – верхняя височная яма; 10 – чешуйчатая кость; 11 – заднелобная кость; 12 – теменная кость; 13 – лобная кость; 14 – предлобная кость; 15 – носовая кость; 16 – слёзная кость; 17 – нёбная кость; 18 – крыловидная кость; 19 – поперечная кость; 20 – хоаны; 21 – затылочный мышцелок.

верхнечелюстными костями (os maxillare), несущими зубы (за исключением черепах).

Нижняя челюсть состоит из **первичной сочленовной кости** (os articulare), соединяющейся суставом с **квадратной костью** верхней челюсти, и **вторичными: зубной** (os dentale, несёт зубы у всех, кроме черепах), **угловой** (os angulare), **надугловой** (os supraangulare), **венечной** (os coronare) **костями**.

Подъязычная дуга рептилий преобразована принципиально так же, как у земноводных: гиомандибуляре в виде **столбика** (columella) помещается в среднем ухе, остальные части вместе с другими жаберными дугами формируют **подъязычный аппарат**.

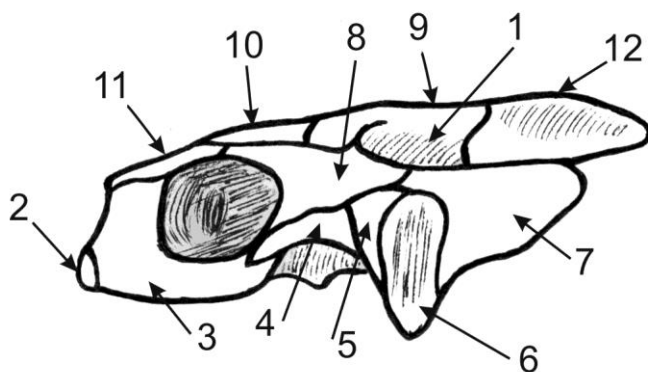


Рис.38. Череп черепахи

1 – ложная височная яма; 2 – предчелюстная кость; 3 – верхнечелюстная кость; 4 – скуловая кость; 5 – квадратно-скуловая кость; 6 – квадратная кость; 7 – чешуйчатая кость; 8 – заднелобная кость; 9 – теменная кость; 10 – лобная кость; 11 – предлобная кость; 12 – верхняя затылочная кость.

Особенности строения черепа в различных отрядах рептилий.

Как уже говорилось, у **крокодилов** по средней линии срастаются нёбные пластинки верхнечелюстных костей, нёбные и крыловидные кости, так что формируется вторичное твёрдое нёбо (рис. 37). Хоаны сдвинуты каудально и располагаются в крыловидных костях над гортанью. Такое строение, кроме прочего, делает череп менее гибким и более прочным. Череп диапсидный с полноразвитыми дугами.

У змей, по сравнению с другими рептилиями, значительно большее число сочленений костей остаются подвижными: кроме квадратных костей, подвижны сочленения между чешуйчатыми, крыловидными и нёбными костями (две последние кости несут зубы). Поперечные кости служат рычагами, передающими движение крыловидных костей также очень подвижным верхнечелюстным костям, на которых крепятся ядовитые зубы (рис. 39).

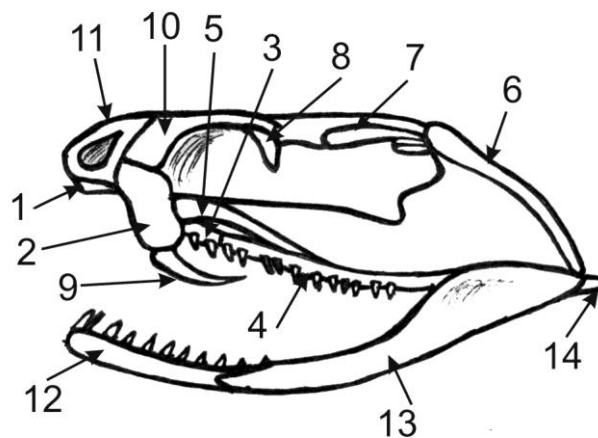


Рис.39. Череп ядовитой змеи

1 – предчелюстная кость; 2 – верхнечелюстная кость; 3 – нёбная кость; 4 – крыловидная кость; 5 – поперечная кость; 6 – квадратная кость; 7 – чешуйчатая кость; 8 – заднелобная кость; 9 – ядовитый зуб; 10 – лобная кость; 11 – носовая кость; 12 – зубная кость; 13 – угловая кость; 14 – сочленовная кость.

Зубные кости не срастаются передними концами, а соединены довольно длинной связкой, поэтому могут двигаться независимо. Всё это даёт возможность открывания ротового отверстия очень широко как в высоту, так и в ширину. Межчелюстная кость змей маленькая, непарная и не несёт зубов, а часто и вовсе отсутствует. Дополнительную гибкость черепу змей придаёт наличие подвижности между носовыми и лобными костями.

У черепах череп анапсидного типа, и, вследствие этого, весьма прочный. Носовая кость утрачена. Зубы отсутствуют.

3.4 Птицы (класс Aves – Птицы)

По принципу строения и набору костей череп птиц близок к черепу рептилий. Характерной особенностью является раннее и очень прочное сращение костей, особенно в крыше и боковых стенках черепа, что обеспечивает высокую прочность черепа при очень тонких костях. Затылочный мыщелок смещён вентрально. Кости висцерального черепа формируют не имеющий зубов **клюв** (рис. 40).

Осевой череп.

В затылочной области черепа лежат четыре первичные затылочные кости: верхняя (os supraoccipitale) и формирующие затылочный мыщелок основная (os basioccipitale) и две боковые затылочные (os occipitale laterale). Оральной верхней затылочной располагаются парные вторичные теменные (os parietale), перед ними последовательно – лобные (os frontale) и носовые кости (os nasale).

Боковая часть мозговой коробки образована вторичной чешуйчатой костью (os squamosum), прикрывающей две первичные ушные кости (os oticum), которые, срастаясь, формируют костные стенки среднего и внутреннего уха. На поверхности черепа они не видны. В центре полости среднего уха располагается столбик (columella) – окостенение подвеска (hyomandibulare), ставшее первой слуховой косточкой.

Переднюю стенку мозговой коробки образуют парные первичные крыло-клиновидные кости (alisphenoideum), видимые на задних стенках глазниц. Тонкая межглазничная перегородка (череп птиц ***тропибазального типа***) образована непарной первичной средней обонятельной костью (mesethmoideum). Её боковые отростки образуют медиальную часть передней стенки глазниц. Латеральнее располагаются вторичные слёзные кости (os lacrimale).

Надклювье образовано вторичными парными костями: носовыми (os nasale), межчелюстными (os intermaxillare), формирующими большую часть надклювья, и верхнечелюстными (os maxillare), лежащими каудовентрально.

От заднего края верхнечелюстной кости назад отходит тонкая перекладина из двух сросшихся костей – скуловой (os jugale) и квадратно-скуловой (os quadrato-jugale). Каудально квадратно-скуловая кость соединяется с квадратной (os quadratum), замыкая, таким образом, **нижнюю височную дугу**. Верхняя височная дуга не сформирована (отсутствует заднелобная кость), поэтому черепа птиц относятся к **диапсидному типу с редуцированной верхней дугой**.

Первичная квадратная кость верхним удлинённым концом подвижно прикрепляется к чешуйчатой и ушным костям, а к её вентральной оконечности суставами причленяются квадратно-скуловая кость, крыловидные кости и сочленовные кости нижней челюсти.

В основании черепа (спереди от основной затылочной кости) лежат первичные непарные основная и передняя клиновидные кости (os basisphenoideum, os praeshenoideum). Они прикрыты широкой основной височной костью (basitemporale), производным парасфеноида. Передняя часть парасфеноида представляет собой острый клювовидный отросток – рострум (rostrum), у переднего конца которого лежит сошник. По бокам сошника располагаются хоаны.

Нёбные отростки межчелюстных костей (os intermaxillare) сливаются с парными нёбными костями (os palatinum), а задние концы последних налегают на рострум. Здесь к нёбным костям причленяются парные крыловидные кости (os pterygoideum), задние концы которых суставами соединяются с квадратными костями (os quadratum).

Такое «ажурное» строение основания черепа с большим количеством подвижно сочленяющихся костей придаёт большую степень подвижности (**кинетизма**) черепу птицы. При повороте квадратной кости нижним концом вперёд она толкает крыловидные и нёбные кости, скользящие по клювовидному отростку парасфеноида, а также толкает вперёд и кости нижней височной дуги. Давление по этим двум костным перемычкам передаётся на основание надклювья, вершина которого поднимается вверх.

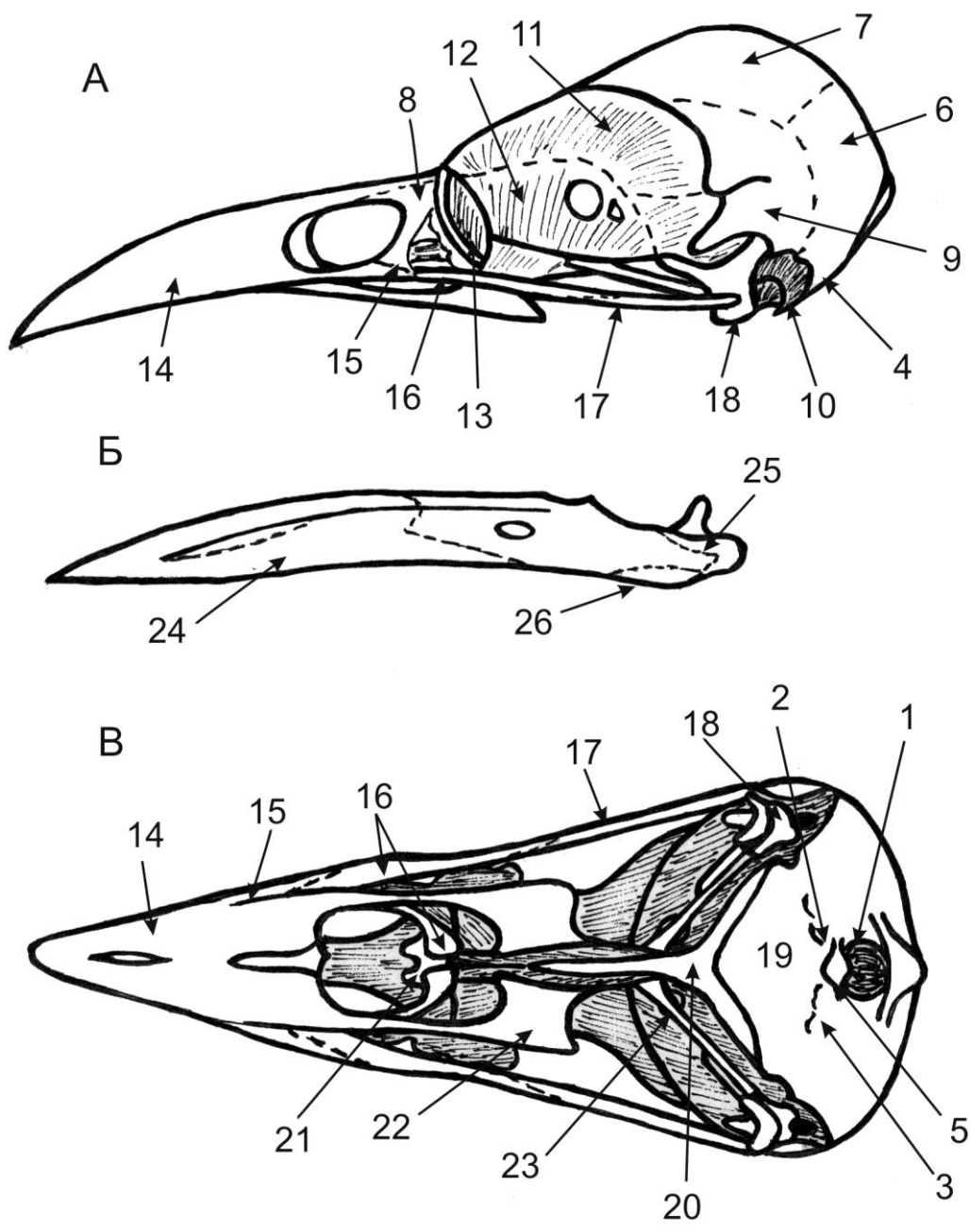


Рис. 40

Рис. 40. Череп птицы (вороны)

А – сбоку, Б – нижняя челюсть сбоку, В – череп снизу.

1 – большое затылочное отверстие; 2 – основная затылочная кость; 3 – боковая затылочная кость; 4 – верхняя затылочная кость; 5 – затылочный мыщелок; 6 – теменная кость; 7 – лобная кость; 8 – носовая кость; 9 – чешуйчатая кость; 10 – наружный слуховой проход; 11 – крылоклиновидная кость; 12 – средняя обонятельная кость; 13 – слёзная кость; 14 – межчелюстная кость; 15 – верхнечелюстная кость; 16 – скуловая кость; 17 – квадратно-скуловая кость; 18 – квадратная кость; 19 – основная височная кость; 20 – рострум (клювовидный отросток парасфеноида); 21 – сошник; 22 – нёбная кость; 23 – крыловидная кость; 24 – зубная кость; 25 – сочленовная кость; 26 – угловая кость.

Для осуществления такого движения у основания надклювья носовые кости сильно истончаются, иногда остаётся хрящевая перемычка или даже формируется сустав (попугаеобразные), а между носовой и межглазничной перегородками формируется так называемая **черепнолицевая щель**. При сокращении мышц, соединяющих череп с нижней челюстью, вершина клюва сдвигается книзу. Возможность сгибания носовых костей у основания надклювья носит название **прокинетизм** и присуща большинству птиц. Подвижное приращение квадратных костей позволяет также раздвигать (отводить) их вентральные концы, расширяя ротовое отверстие латерально.

Подклювье птиц образовано несколькими костями, самые крупные из которых – сочленовная (os articulare), зубная (os dentale) и угловая (os angulare). Челюстной сустав формируется между квадратной и сочленовной костями.

Остатки гиоида и жаберных дуг формируют подъязычный аппарат. Он состоит из тела, направленного вперёд отростка (поддерживающего язык) и длинных загнутых рожек, прикрепляющихся к слуховому отделу осевого черепа.

Выше описано строение черепа, присущее большинству птиц – так называемым **неогнатам**. Другой вариант встречается у значительно меньшего числа видов **палеогнат**: страусов, киви, тинаму (рис. 41). Главное

отличие в строении черепа палеогнат обусловлено связями крыловидной кости, которая неподвижно соединена с нёбной костью и почти неподвижно – с квадратной и с базиптеригоидными отростками роострума (у большинства неогнат последнее соединение вторично утеряно). В результате, нёбо и скуловые дуги вместе формируют весьма жёсткую решётку, сильно снижающую возможный кинетизм черепа. Квадратная кость, соответственно, также слабоподвижна относительно осевого черепа. Небольшие движения надклювья возможны только в его передней части, где носовая перегородка прерывается. Такой вариант кинетизма черепа - подвижность кончика клюва - называется **ринхокинетизм**.

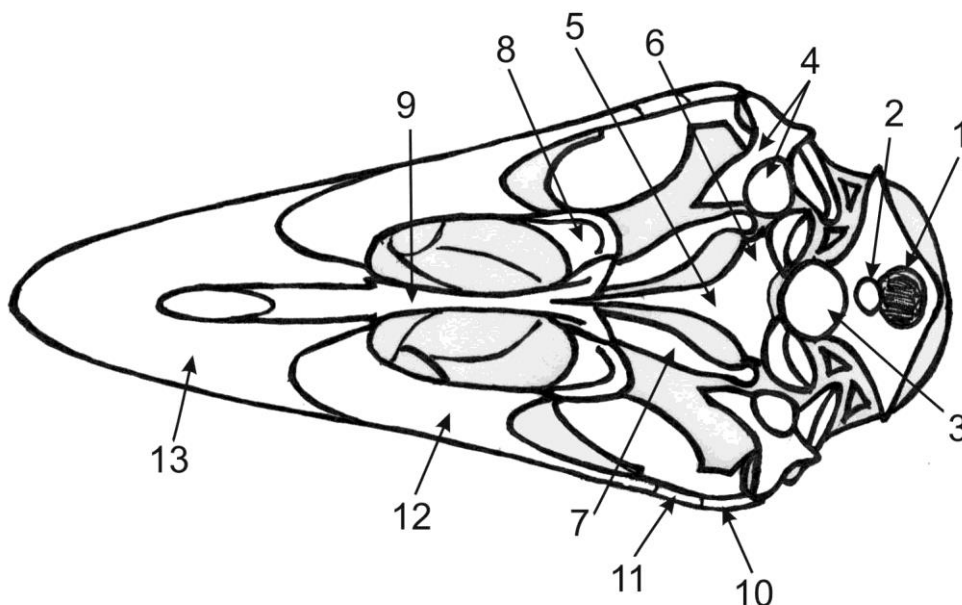


Рис.41. Палеогнатный череп птицы (эму) снизу

1 – большое затылочное отверстие; 2 - затылочный мыщелок; 3 – основная височная кость; 4 – квадратная кость; 5 – роострум; 6 – базиптеригоидный отросток парасфеноида; 7 – крыловидная кость; 8 – нёбная кость; 9 – сошник; 10 – квадратно-скуловая кость; 11 – скуловая кость; 12 – верхнечелюстная кость; 13 – межчелюстная кость.

Ринхокинетизм свойственен не только палеогнатам, но и представителям архаичных отрядов неогнат: ржанкообразным, журавлеобразным, голубеобразным и др.

3.5 Млекопитающие (класс Mammalia – млекопитающие)

Череп млекопитающих имеет высокую степень окостенения. Количество самостоятельных костей в черепе млекопитающих уменьшено относительно других амниот, в частности, за счёт раннего сращения костей. Кости млекопитающих довольно толстые, некоторые из них (лобные, верхнечелюстные, клиновидная) имеют значительные внутренние полости, связанные с носовой полостью – *синусы* или *пазухи*. Кости черепа несут хорошо развитые выросты для прикрепления мышц (рис. 42).

В *мозговом* (осевом) черепе млекопитающих имеется обычный набор *первичных* (замещающих) костей. Это *затылочная кость* (os occipitale), в онтогенезе формирующаяся из четырёх частей – основной, верхней и двух боковых затылочных. Затылочная кость несёт два *мышцелка* по бокам от *большого затылочного отверстия*, формирует заднюю стенку и часть дна черепномозговой полости. Перед затылочной костью дно мозговой полости и часть стенки глазницы формирует *клиновидная кость* (os sphenoides), в её образовании участвуют передняя и основная клиновидные, а также глазоклиновидные и крылоклиновидные кости. Передняя стенка черепномозговой полости (и задняя стенка носовой полости) сформирована *решётчатой (обонятельной) костью* (os ethmoides). Решётчатая кость образуется при слиянии средней обонятельной (перпендикулярная пластинка) и боковых обонятельных костей (продырявленные пластинки, лабиринт). Череп большинства млекопитающих относится к *платибазальному* типу, он сформировался из тропибазального черепа предковых рептилий при развитии головного мозга, который, разрастаясь вперёд (в сторону обонятельных капсул), «раздвинул» глазницы. У некоторых млекопитающих череп остался тропибазальным (кролик).

Боковые стенки черепно мозговой полости в большой степени образует височная кость (os temporale), имеющая сложное эмбриональное происхождение. В её состав входят первичная каменистая (os petrosum) или каменистососцевидная кость (продукт слияния ушных костей), а также вторичная барабанная кость (os tympanicum), являющаяся преобразованием угловой кости висцерального черепа (см. ниже), и вторичная чешуйчатая кость (os squamosum). У млекопитающих, за исключением приматов, части височной кости полностью не срастаются. Чешуйчатая кость (чешуя височной кости) несёт крупный скуловой отросток, участвующий в формировании скуловой дуги.

Вторичные кости мозгового черепа формируют крышу черепа: спереди от затылочной лежат парные теменные (os parietale) и непарная межтеменная (os interparietale) кости. Оральной располагаются парные лобные кости (os frontale), они формируют и часть стенки глазницы. На уровне заднего края глазницы у многих млекопитающих лобная кость формирует скуловой отросток. У отдельных групп млекопитающих он дорастает до скуловой дуги, замыкая глазницу (жвачные, лошадиные). Передние части лобных костей оказываются уже перед решётчатой костью и участвуют в образовании крыши носовой полости. В основном крышу носовой полости формируют парные носовые кости (os nasale). Передняя стенка глазницы образована слёзной костью (os lacrimale). Снизу к ней прилежит скуловая кость (os zygomaticum, s. jugale), её длинный височный отросток, соединяясь со скуловым отростком височной (чешуйчатой) кости, формирует единственную у млекопитающих скуловую дугу. Таким образом, в единственной височной (скуловой) дуге млекопитающих участвуют: сзади – кость из верхней дуги диапсидного черепа (чешуйчатая), а спереди – кость из нижней дуги (скуловая). Такой тип черепа называется синапсидным.

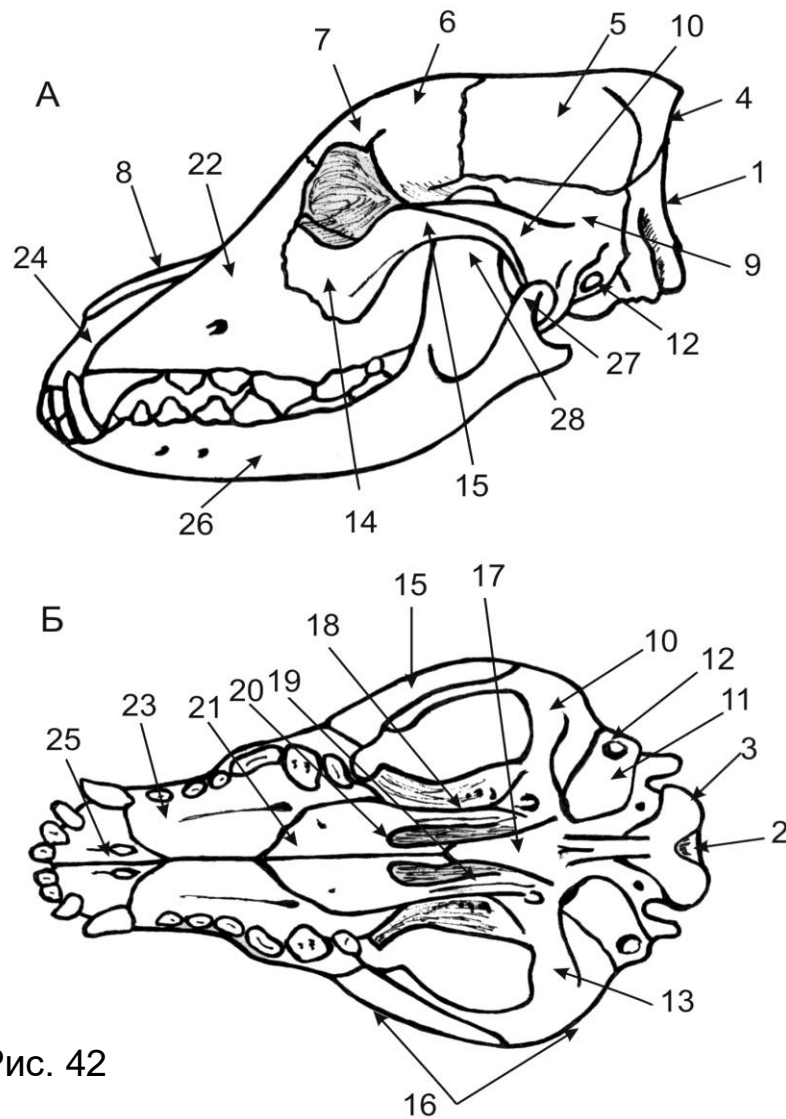


Рис. 42

Рис. 42. Череп млекопитающего (собаки)

А – сбоку, Б – снизу.

1 – затылочная кость; 2 – большое затылочное отверстие; 3 – затылочные мыщелки; 4 – межтеменная кость; 5 – теменная кость; 6 – лобная кость; 7 – скуловой (надглазничный) отросток лобной кости; 8 – носовая кость; 9 – височная кость; 10 – скуловой отросток височной кости; 11 – барабанная кость; 12 – наружный слуховой проход; 13 – нижнечелюстная ямка; 14 –скуловая кость; 15 – височный отросток скуловой кости; 16 - скуловая дуга; 17 – клиновидная кость; 18 – крыловидные отростки клиновидной кости; 19 – крыловидная кость; 20 – хоаны; 21 – нёбная кость; 22 – верхнечелюстная кость; 23 – нёбная пластинка верхнечелюстной кости; 24 – резцовая (межчелюстная) кость; 25 – нёбные отростки резцовой кости; 26 – нижнечелюстная (зубная) кость; 27 – суставной (мышцелковый) отросток нижнечелюстной кости; 28 – мышечный (венечный) отросток нижнечелюстной кости.

Строение *висцерального черепа* млекопитающих значительно отличается от ранее рассмотренных схем. Висцеральный череп становится проще и прочнее за счёт уменьшения числа костей и более основательного сращения их между собой. Развитие *лицевого отдела черепа* млекопитающих связано с наличием крупного и сложного обонятельного рецептора и дифференцированной зубной системы. В связи с присущей млекопитающим механической обработкой пищи в ротовой полости, формируется вторичное *твёрдое нёбо*. Оно отодвигает *хоаны* к глотке, то есть полностью разделяет носовую и ротовую полости.

Верхняя челюсть млекопитающих (имеющая аутостильное прикрепление) состоит из вторичных парных *верхнечелюстной* (os maxillare) и *резцовой* (или межчелюстной, os incisivum, s. intermaxillare) *костей*. *Медиальные (нёбные) отростки* и резцовых и верхнечелюстных костей срастаются по средней линии, а сзади с ними соединяются в одну пластинку вторичные *нёбные кости* (os palatinum) – так формируется *вторичное твёрдое нёбо*. За нёбной костью находятся *хоаны*, в латеральных стенках которых, рядом с нёбными костями, лежат тонкие пластинчатые *крыловидные кости* (os pterygoideum).

Нижняя челюсть млекопитающих состоит только из одной вторичной *нижнечелюстной (зубной) кости* (os mandibulare, s. dentale). Каудодорсально кость несёт *суставной отросток*, которым причленяется к скуловому отростку височной кости (задней части скуловой дуги). Все три челюстные кости (резцовая, верхнечелюстная и нижнечелюстная) у большинства млекопитающих имеют альвеолы для зубов.

Угловая кость нижней челюсти, которую мы наблюдали от рыб до птиц, у млекопитающих переходит в состав височной кости мозгового черепа в качестве барабанной кости (os tympanicum). В образованной ею полости – полости среднего уха – присутствует первичная кость *стремечко* (stapes или столбик, columella), являющаяся окостенением подвеска (hyomandibulare). И только у млекопитающих к стремечку в полости среднего уха добавляются

ещё два первичных окостенения челюстной дуги, высвобождённых из состава челюстного аппарата: изменённая квадратная кость – наковальня (incus) и сочленовная кость – молоточек (malleus). Соединение трёх слуховых косточек соответствует их соединению при гиостильном типе прикрепления челюстного аппарата: молоточек связан с наковальней, наковальня со стремечком, а стремечко с ушными костями (вправлено в овальное окно внутреннего уха).

Подъязычная кость (os hyoideum) млекопитающих сходна с подъязычным аппаратом других тетрапод. Материалом для неё служит окостенение гиоида, его копулы и жаберных дуг. Ветви подъязычной кости причленяются к отросткам барабанной части височной кости.

Контрольные вопросы: 1. Опишите строение черепа рыб. 2. Классификация черепов по типу прикрепления челюстей к осевому черепу. 3. Дайте характеристику черепа амфибий. 4. Виды черепов по количеству височных дуг. 5. Охарактеризуйте череп рептилий. 6. Опишите строение черепа птиц. 7. Особенности строения черепа млекопитающих.

Глава 4. Скелет парных конечностей

В составе скелета конечности различают две части: *скелет пояса конечности* и *скелет свободной конечности*. Поясом называют те элементы скелета конечности, которые прикрепляют конечность к ствовавому скелету. Пояс грудной конечности называют плечевым поясом, тазовой – тазовым поясом.

Парные конечности впервые появляются у рыб – это грудные (pinna thoracica) и брюшные плавники (pinna abdominalis). У эволюционно более ранних хордовых парные плавники отсутствуют.

4.1 Скелет парных плавников

4.1.1 Хрящевые рыбы (класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы)

Опорой для грудных плавников (рис. 46) служит *плечевой пояс*, представляющий собой хрящевое дорсально незамкнутое кольцо. На боковых поверхностях ниже середины имеются *сочленовные выросты*, служащие для подвижного прикрепления скелета свободной конечности. Часть пояса конечности, расположенная выше сочленовного выроста, именуется *лопаточным отделом* (pars scapularis), а лежащая ниже – *коракоидным отделом* (pars coracoidea).

В основании скелета *свободной конечности* (лопасти грудного

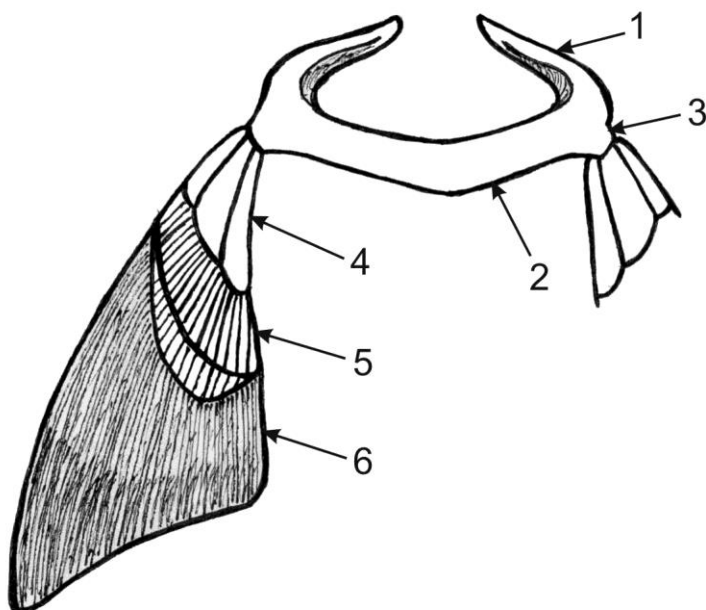


Рис. 46. Плечевой пояс и скелет грудного плавника акулы

1 – лопаточный отдел плечевого пояса; 2 – коракоидный отдел плечевого пояса; 3 – сочленовный вырост; 4 – базальные хрящи скелета грудного плавника; 5 – ряды радиальных хрящей; 6 – эластотрихии.

плавника) лежит один ряд из трёх плоских базальных хрящей (basalia), прикреплённых к сочленовному выросту. Дистальнее в три ряда расположены палочковидные радиальные хрящи (radialia). Базальные и радиальные хрящи являются опорой для так называемой мясистой лопасти плавника. Кожная лопасть плавника поддерживается опорными структурами кожного происхождения – эластоидиновыми нитями или эластотрихиями (elastotrichia). У скатов, в связи с переразвитием грудных плавников, их скелет значительно увеличен и усложнён. Лопаточные отделы плечевого пояса дорсально прикрепляются к позвоночнику.

Скелет тазовой конечности (рис. 47) включает в себя скелет **тазового пояса** (pelvis) и **скелет лопасти** брюшного плавника. Тазовый пояс представлен непарной уплощённой хрящевой пластинкой, лежащей поперечно в толще брюшной мускулатуры перед клоакой. В онтогенезе тазовый пояс формируется из двух рано срастающихся половин, а у химер он остаётся парным. **Скелет лопастей** брюшных плавников, причленяющихся к расположенным латероventрально сочленовным площадкам на каудальном краю тазового пояса, представлен парой базальных хрящей в проксимальном ряду, одним рядом радиальных хрящей и эластотрихиями. У самцов один из медиально расположенных базальных элементов (или оба) удлинён и значительно выступает за пределы лопасти плавника. Он формирует

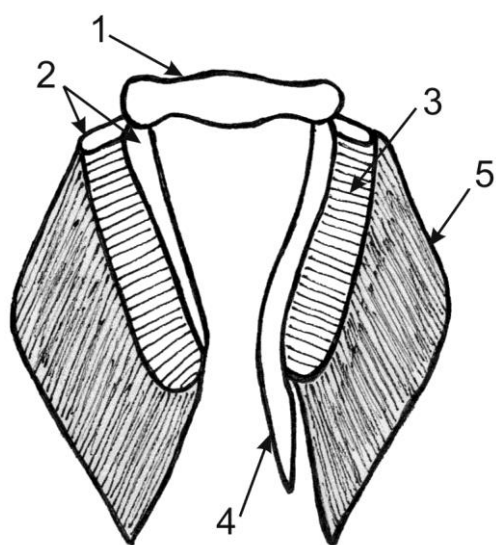


Рис. 47. Тазовый пояс и скелет брюшных плавников акулы (самец)

1 – тазовая пластинка; 2 – базальные хрящи брюшного плавника; 3 – радиальные хрящи; 4 – птеригоподий (копулятивный вырост брюшного плавника самца); 5 – эластотрихии.

копулятивный орган – *птеригоподий* – предназначенный для введения половых продуктов самца в половые пути самки.

4.1.2 Костистые рыбы (класс Osteichthyes – Костные рыбы, надотряд Teleostei – костистые).

В состав *плечевого пояса* костистых рыб входят несколько костей (рис. 48). Две небольшие кости, к которым непосредственно прикрепляется скелет свободной конечности, являются *первичными* (замещающими): краниоventрально расположен изогнутый *коракоид* (coracoideum), позади него лежит *лопатка* (scapula). Остальные кости *вторичные* (покровные), расположены одна над другой.

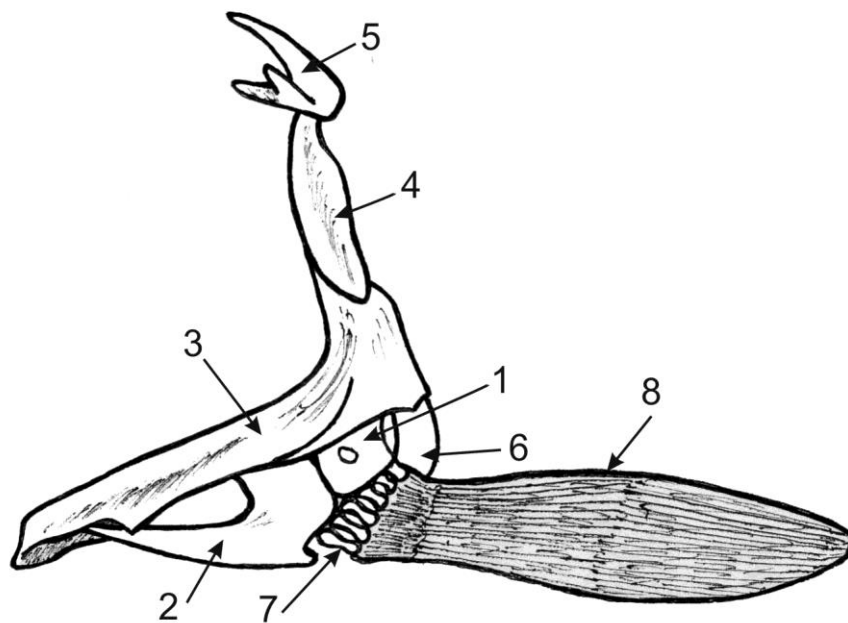


Рис. 48. Плечевой пояс и грудной плавник костистой рыбы (судака)

1 – лопатка; 2 – коракоид; 3 – клейтрум; 4 – надклейтрум; 5 – задневисочная кость; 6 – заднеключичная кость (постклейтрум); 7 – радиалии; 8 – лепидотрихии.

Основную массу плечевого пояса образует крупный *клеитрум* (cleithrum), к которому снизу неподвижно прикрепляются лопатка и коракоид. Позади первичных костей к клеитруму прикрепляется небольшая *заднеключичная кость* (postcleithrum). Дорсально к клеитруму

последовательно причленяются маленький плоский надклеитрум (supracleithrum) и задневисочная кость (posttemporale). Последняя имеет два направленных вперёд отростка, которые причленяются к осевому черепу, обеспечивая прочную опору грудных плавников на осевой скелет. **Скелет свободной грудной конечности** (грудного плавника) в своём основании имеет один ряд мелких косточек – радиалий или птеригиофор (radialia), прикреплённых к лопатке и коракоиду. Опорой лопасти грудного плавника служат членистые лучи кожного происхождения – лепидотрихии (lepidotrichia).

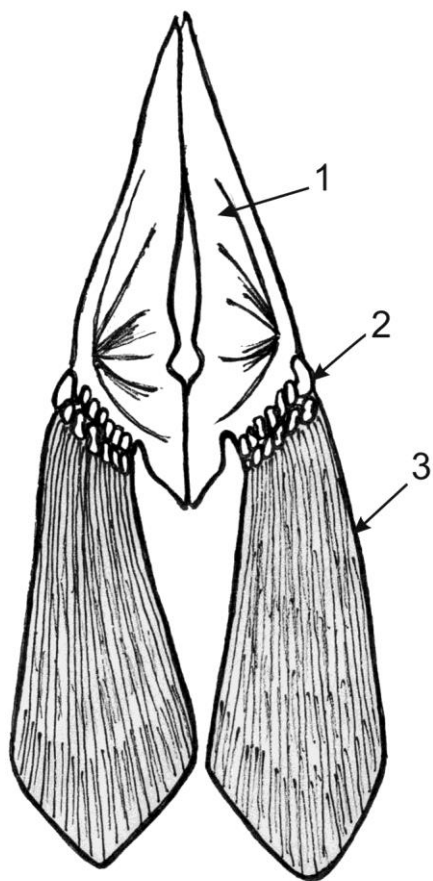


Рис. 49. Тазовый пояс и брюшной плавник костистой рыбы (судака)
1 – тазовые кости; 2 – радиалии; 3 – лепидотрихии.

Тазовый пояс (pelvis) костистых рыб, как и хрящевых, не имеет связи с осевым скелетом, он залегает в толще брюшных мышц (рис. 49). Он представлен парными плоскими треугольными костями, к каудолатеральным расширенным краям которых причленяется скелет лопасти плавника.

Опорный *скелет лопасти* образован одним рядом радиальных костей (radialia) и кожными лучами (lepidotrichia).

4.2 Скелет конечностей тетрапод

Современным *тетраподам* свойственна единая принципиальная схема строения конечностей и их поясов, которая прослеживается у всех классов, несмотря на их морфологические отличия (рис. 49).

В *поясе грудной конечности*, согласно этой схеме, имеются три составляющие: лопатка, налегающая дорсолатерально на грудную клетку, ключица и коракоидная кость, соединённые медиально с грудиной. Опора костей плечевого пояса на грудину функционально даёт и опору одной грудной конечности на другую (что особенно важно при одновременном движении) и, в случае с ключицей, может заменяться непосредственным соединением правой и левой костей. В месте соединения костей пояса (в основном, коракоида и лопатки) формируется суставная ямка для присоединения плечевой кости.

Пояс тазовой конечности представлен тремя костями: подвздошной, направленной вверх и формирующей опору на крестец, лонной, направленной вниз и вперёд, и седалищной, занимающей каудовентральное положение. Седалищные и лонные кости срастаются с одноимёнными костями другой стороны, обеспечивая тазу (вместе с крестцом) наиболее прочную форму замкнутого кольца. В местах соединения всех трёх костей тазового пояса образуются суставные впадины для сочленения с бедренной костью.

Скелет свободных конечностей представляет собой систему рычагов, подвижно соединённых друг с другом, причём схемы строения грудной и тазовой конечности однотипны (рис. 50). Скелет свободной конечности состоит из трёх отделов. Проксимальный отдел – *стилоподий* – и в передней и в задней конечности представлен одной костью (соответственно плечевой и бедренной). На проксимальном эпифизе эти кости несут круглую головку для

причленения к поясу конечности. На дистальном эпифизе они имеют цилиндрические блоки для соединения с костями следующего отдела.

Средний отдел – *зейгоподий* – всегда включает две лежащие параллельно кости: лучевую и локтевую в грудной конечности и большую и малую берцовые – в тазовой. Причём локтевая и малоберцовая кости расположены каудолатеральнее, чем, соответственно, лучевая и большеберцовая.

Дистальный отдел – *аутоподий* – это кисть и стопа. Они состоят из большого числа мелких косточек и делятся ещё на три части. Проксимальная часть – *базиподий* – в грудной конечности называется запястьем, а в тазовой – заплюсна (предплюсна). Они состоят из трёх рядов мелких косточек.

Кости, лежащие в проксимальном ряду под костями зейгоподия, так и будут называться: лучевая и локтевая кости запястья и больше- и малоберцовая кости заплюсны (последние, правда, чаще именуют по-другому в связи, в частности, со срастанием костей в комплексы). Между названными костями в проксимальном ряду присутствует, обычно, промежуточная кость. Средний ряд костей базиподия включает одну или больше центральных костей. Дистальный ряд базиподия включает пять костей, которые называются запястными (заплюсневыми) дистальными и нумеруются с первой по пятую, начиная с медиальной стороны, и дают опору соответствующим костям пясти.

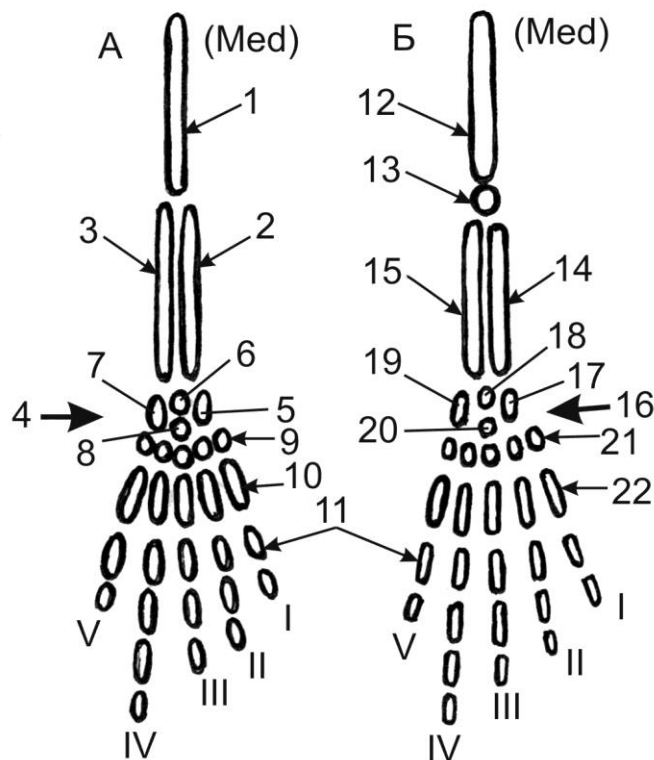


Рис. 50. Схема строения скелета свободных конечностей тетрапод

А – грудная конечность, Б – тазовая конечность. (Med) – медиальная сторона
 1 – плечевая кость; 2 – лучевая кость; 3 – локтевая кость; 4 – запястье; 5 –
 лучевая кость запястья; 6 – промежуточная кость запястья; 7 – локтевая кость
 запястья; 8 – центральная кость запястья; 9 – дистальные запястные кости; 10 –
 пястные кости; 11 – пальцы I – V; 12 – бедренная кость; 13 – коленная чашка; 14 –
 большеберцовая кость; 15 – малоберцовая кость; 16 – заплюсна; 17 –
 большеберцовая кость заплюсны; 18 – промежуточная кость заплюсны; 19 –
 малоберцовая кость заплюсны; 20 – центральная кость заплюсны; 21 –
 дистальные заплюсневые кости; 22 – плюсневые кости.

Кости дистального ряда могут сливаться в той или иной степени у разных тетрапод. Следующая часть (средний отдел) автоподия называется *метаподий* – пясть и плюсна. Они состоят из пяти удлинённых костей. Наиболее дистальный отдел – *акроподий* – представлен пятью пальцами,

имеющими от 2 до 5 фаланг. Количество фаланг в пальцах с первого по пятый (с медиальной стороны на латеральную) выражается *фаланговой формулой*.

Элементы автоподия сильно варьируются у тетрапод разных таксономических групп. Срастание и редукция костей этого отдела конечностей имеют межвидовые отличия и могут неодинаково интерпретироваться разными анатомами.

4.2.1 Скелет грудной конечности

4.2.1.1 Амфибии (класс Amphibia – Земноводные)

Строение скелета конечностей амфибий будет рассматриваться на примере бесхвостых.

Скелет конечностей амфибий (рис. 52), как и другие отделы скелета, сохраняет много хряща. В плечевом поясе костная *лопатка* (scapula) лежит дорсально, над ней располагается широкий *надлопаточный хрящ*. Вентральный угол лопатки участвует в образовании *суставной ямки* для плечевой кости. Вентромедиальная часть плечевого пояса формируется, в наибольшей степени, крупным *коракоидом* (os coracoideum). Коракоид – кость треугольной формы, которая узким (латеральным) концом вместе с лопаткой формирует суставную ямку, а широким (медиальным) срастается с коракоидом другой стороны, оттесняя, таким образом, грудину каудально. Спереди от коракоида, поперечно, от предгрудинника к лопатке, лежит тонкий хрящевой *прокоракоид* (procoracoideum). Краниально на него налегает узкая костная *ключица* (clavicula). Так как грудина бесхвостых амфибий не соединена с позвоночником (вследствие отсутствия рёбер), весь плечевой пояс вместе с грудinou прикрепляется к стволу тела только мышцами.

Плечевая кость (os brachii, humerus) длинная трубчатая. Эпифизы трубчатых костей у современных амфибий остаются хрящевыми. На проксимальном эпифизе плечо имеет круглую *головку*, входящую в

суставную ямку плечевого пояса. На диафизе плечевой кости заметны гребни и шероховатости для прикрепления мышц. Дистальный эпифиз несёт двойную выпуклую *суставную поверхность* для сочленения с предплечьем.

В составе *предплечья* (antebrachium) бесхвостых амфибий две кости – лежащая медиально *лучевая* (radius) и латерально расположенная *локтевая* (ulna) – полностью срастаются между собой. Место сращения обозначено продольной линией. При срастании костей прочность увеличивается без увеличения массы, что важно для прыгающих животных. Проксимальные эпифизы обеих костей формируют *суставную ямку* полулунной формы для сочленения с плечом.

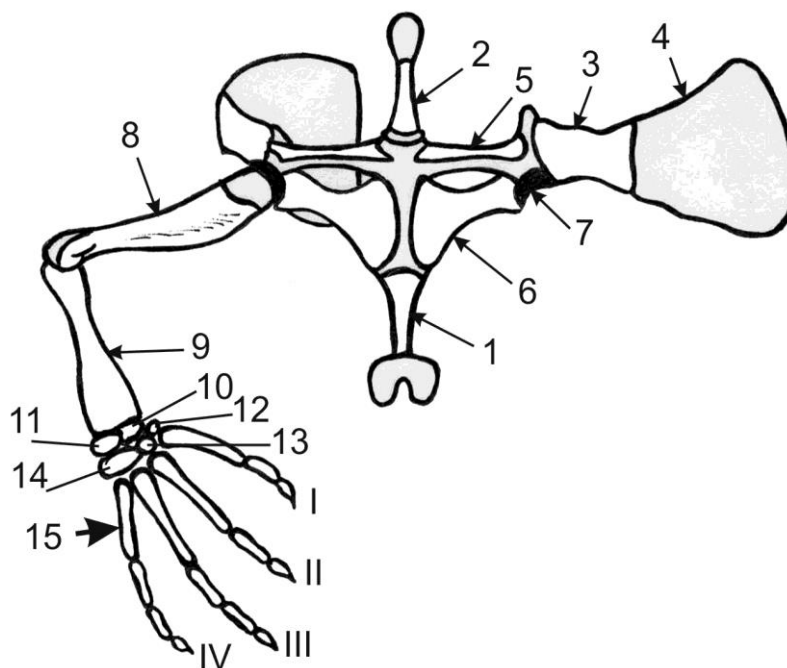


Рис. 51. Плечевой пояс и скелет свободной грудной конечности бесхвостой амфибии

1 – грудина; 2 – предгрудинник; 3 – лопатка; 4 – надлопаточный хрящ; 5 – ключица; 6 – кораконд; 7 – суставная ямка для плечевой кости; 8 – плечевая кость; 9 – сросшиеся кости предплечья; 10 – лучевая кость запястья; 11 – локтевая кость запястья; 12 – центральная кость запястья; 13 – первая запястная кость; 14 - 2+3+4 запястные дистальные кости; 15 – пястные кости; I-IV – пальцы.

На локтевой кости имеется маленький *локтевой отросток*, препятствующий переразгибанию в локтевом суставе. Локтевой сустав амфибий многоосный. На дистальном эпифизе имеются две выпуклые *суставные поверхности* для соединения с запястьем.

В составе *запястья* (carpus) у амфибий находятся два ряда маленьких косточек (ossa carpi). В проксимальном ряду имеются две косточки: медиально расположена *лучевая кость запястья* (os carpi radiale), латерально – *локтевая кость запястья* (os carpi ulnare). В дистальном ряду *первая запястная кость* остаётся свободной (os carpale primum), а *вторая, третья и четвертая* сливаются (ossa carpalia secundum et tertium et quartum). *Центральная кость запястья* (os carpi centrale) располагается медиальнее первой запястной кости, оказываясь, фактически, в дистальном ряду. К костям запястья присоединяются четыре длинные *пястные кости* (ossa metacarpalia primum, secundum, tertium, quartum). Перед первой пястной костью имеется рудиментарная пястная кость предпервого пальца. К дистальным концам пястных костей причленяются *пальцы* (digiti). Пятый палец у амфибий не развит, первый и второй пальцы имеют по две *фаланги*, третий и четвёртый – по три (phalanges digitorum).

В скелете конечностей **хвостатых амфибий** сохраняется больше хряща. Коракоид и лопатка представляют собой единую структуру, суставом соединённую с грудиной, ключицы отсутствуют. Подвздошная кость таза короткая. Кости зейгоподия не срастаются.

4.2.1.2 Рептилии (класс Reptilia – Пресмыкающиеся)

Строение скелета конечностей рептилий будет рассматриваться на примере ящериц (варана). В составе *плечевого пояса* рептилий (рис. 52) имеются три кости. Дорсально располагается *лопатка* (scapula) с надлопаточным хрящом. *Коракоид* (coracoideum) направлен вентромедиально и подвижно соединяется с грудиной.

Лопатка и коракоид вместе формируют суставную ямку для плечевой кости. Перед коракоидом лежит широкий хрящевой прокоракоид (procoracoideum). Перед Т-образным надгрудинником, соединяясь с ним

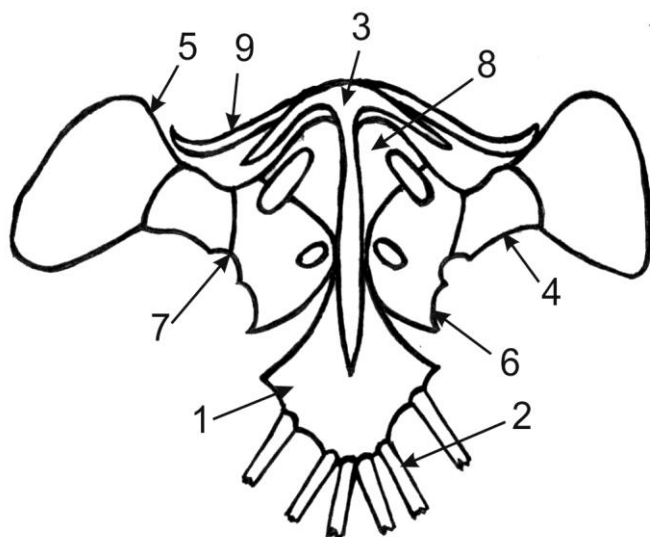


Рис. 52. Плечевой пояс рептилии (варана)

1 – грудина; 2 – рёбра; 3 – надгрудинник; 4 – лопатка; 5 – надлопаточный хрящ; 6 – коракоид; 7 – суставная ямка для плечевой кости; 8 – прокоракоид; 9 – ключица.

медиальным концом, располагается тонкая ключица (clavicula), которая латерально причленяется к лопатке. Так как у рептилий уже сформирована грудная клетка (несколько пар рёбер вентральными концами доходят до грудины), присоединение плечевого пояса к стволу скелета оказывается весьма прочным.

Скелет свободных конечностей рептилий (рис. 53) построен по типичной для тетрапод схеме. Проксимальный отдел грудной конечности представлен плечевой костью (os brachii, s. humerus). На проксимальном эпифизе она несет круглую головку, на дистальном – цилиндрический суставной блок. В составе предплечья имеются две самостоятельные кости: медиально лежит лучевая (radius), латерально – локтевая кость (ulna). Локтевая кость на проксимальном эпифизе несёт заметный локтевой отросток.

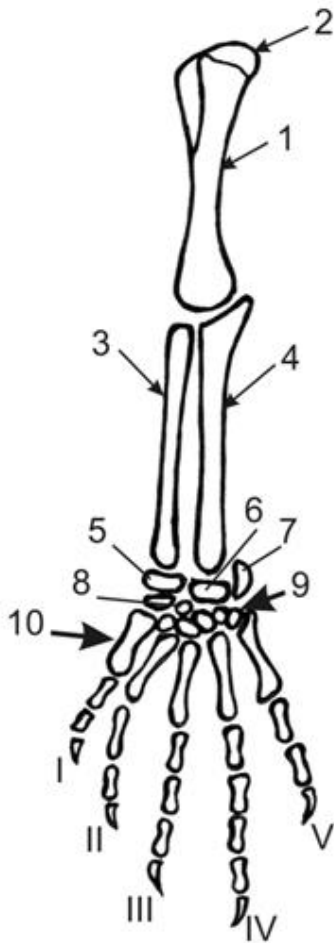


Рис. 53. Скелет грудной свободной конечности рептилии (варана)

1 – плечевая кость; 2 – головка плечевой кости; 3 – лучевая кость; 4 – локтевая кость; 5 – лучевая + промежуточная кости запястья; 6 – локтевая кость запястья; 7 – гороховидная (добавочная) кости запястья; 8 – центральная кость запястья; 9 – запястные дистальные кости; 10 – пястные кости

В проксимальном ряду запястья (carpus) варана лучевая и промежуточная кости запястья срастаются (os carpi radiale et intermedium), давая опору лучевой кости предплечья. Локтевая кость запястья (os carpi ulnare) свободна, каудально к ней прилежит добавочная (гороховидная) кость (os pisiforme, s. accessorium), наличие которой характерно для амниот. Считается, что гороховидная кость является сесамовидной (формируется внутри сухожилия мышцы). В среднем ряду запястья сохраняется центральная кость (os carpi centrale), в дистальном ряду присутствуют все пять костей (os carpal primum, secundum, tertium, quartum, quintum). Между рядами костей запястья находится одноосный сустав, обеспечивающий большую подвижность кисти. При таком расположении сустав называется интеркарпальным.

Пясть (metacarpus) образована пятью длинными паястными костями (ossa metacarpalia), к ним причленяются фаланги пальцев (phalanges digitorum). Фаланговая формула грудной конечности варана: 2, 3, 4, 5, 3. Такое распределение длины пальцев позволяет рептилии во все фазы отталкивания эффективно опираться на все пальцы. Последние фаланги несут когти.

Плечевой пояс **змей** редуцирован полностью.

Ключицы и надгрудинник **черепах** вошли в состав пластрона. Лопатка у них имеет следующую форму: «>» (острие – вентральный угол лопатки – направлено латерально (там находится суставная ямка для головки плеча), дорсально к карапаксу (верхней части панциря) прикрепляется дорсальный край лопатки, вентромедиально, прикрепляясь к пластрону (нижней части панциря, точнее, к вошедшей в его состав ключице) лежит чрезвычайно вытянутый акромиальный отросток. Таким образом, вентральный угол лопатки может качаться вперёд и назад, смещая плечевой сустав и удлиняя шаг.

У **крокодилов** ключица отсутствует, в запястье лучевая и промежуточная кости вытянуты в длину.

4.2.1.3 Птицы (класс Aves – Птицы)

Строение скелета конечностей в классе птиц менее разнообразно, чем у рептилий.

Приспособление к полёту привело к появлению определённых изменений в строении скелета грудной конечности птиц, хотя сохранилось и много рептилийных черт. В плечевом поясе птиц (рис. 19, 54) имеются три кости: лопатка (scapula), ключица (clavicula) и коракоид (coracoideum). Лопатка имеет саблевидную форму, длинная, лежит практически горизонтально спереди назад на дорсолатеральной поверхности грудной клетки. Её краниальный конец относительно подвижно соединён с ключицей (синдесмозом) и коракоидом (синхондрозом). Коракоид птицы – мощная

длинная кость с расширенным вентральным концом, подвижно (суставом) соединённым с грудиной. От грудины коракоид направлен круто вверх и вперёд, так, что точка его сочленения с лопаткой (соответственно, и плечевой сустав) оказывается поднята почти до уровня позвоночника. Следствием высокого положения плечевого сустава является продольное (вдоль оси тела) расположение лопатки птиц (у большинства млекопитающих лопатка лежит поперечно). В месте соединения коракоида и лопатки находится суставная ямка для сочленения с плечевой костью. На дорсальном конце коракоид имеет загнутый акрокоракоидный отросток, к которому присоединяется латеральная поверхность дорсальной оконечности ключицы. Здесь формируется отверстие – так называемый трёхкостный канал, через который проходит сухожилие одной из мышц–поднимателей крыла. Ключицы

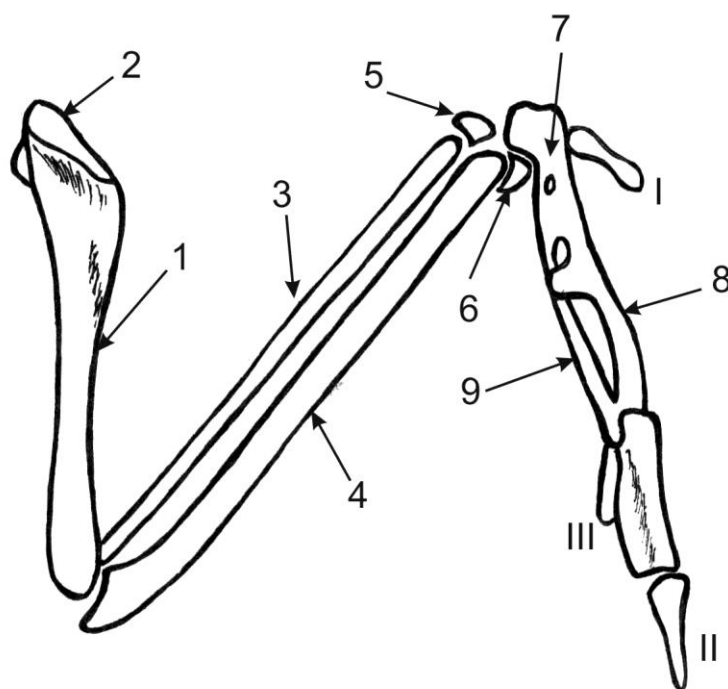


Рис. 54. Скелет свободной грудной конечности птицы (вороны)

1 – плечевая кость; 2 – головка плечевой кости; 3 – лучевая кость; 4 – локтевая кость; 5 – лучевая кость запястья; 6 – локтевая кость запястья; 7 – пястнозапястная кость или пряжка (carpometacarpus); 8 – вторая пястная кость; 9 – третья пястная кость; I – III – пальцы.

большинства птиц, расположенные вертикально, вентрально срослись между

собой, сформировав т.н. вилочку (furcula). Верхушка вилочки обычно соединяется связкой с килем грудины.

Плечевая кость (os brachii, humerus) птиц на проксимальном, расширенном и уплощённом эпифизе несёт суставную головку. Рядом в глубокой ямке находится пневматическое отверстие, ведущее во внутреннюю полость кости. На дистальном эпифизе имеется блок для сочленения с костями предплечья.

Лучевая кость (radius) предплечья птиц тоньше, чем локтевая (ulna), и имеет вид палочки. Локтевая кость крупная, слегка изогнутая, на проксимальном эпифизе несёт выраженный локтевой бугор. Обе кости на проксимальных эпифизах несут суставные поверхности для сочленения с плечом, на дистальных – поверхности для сочленения с костями запястья.

В запястье (carpus) кости проксимального ряда попарно срастаются, из четырёх образуются две свободные косточки. Одна, прямоугольной формы, называется лучевой костью запястья (os carpi radiale, сросшиеся лучевая и промежуточная запястные кости), другая имеет V-образную форму – локтевая кость запястья (os carpi ulnare, сросшиеся локтевая и добавочная кости).

Кости дистального ряда запястья и сохранившиеся кости пясти (ossa metacaralia) срастаются вместе, образуя единую пястнозапястную кость или пряжку (carpometacarpus). Из пястных костей у птицы четвёртая и пятая редуцированы, в состав пряжки входят маленькая первая (os metacarpi primum), длинные вторая (os metacarpi secundum) и третья (os metacarpi tertium). Между 2 и 3 пястными костями имеется межкостное пространство. Первый палец, состоящий всего из одной фаланги, причленяется к рудименту первой пястной кости, находящемуся проксимально на пряжке. Второй и третий палец соединены с дистальным концом пряжки, второй состоит из двух, третий – из одной фаланги. (По другому существующему мнению, сохраняются 2, 3 и 4 пястные кости и, соответственно, такие же пальцы.)

4.2.1.4 Млекопитающие (класс Mammalia – Млекопитающие)

Скелет конечностей млекопитающих построен по типичной для тетрапод схеме. Отклонения от примитивной схемы связаны со специализацией в том или ином типе движения (быстрый бег, брахиация и т.д.).

У **однопроходных** *пояс грудной конечности* костный и сходен с рептилийным. В его состав входят лопатка, ключица, связанная с надгрудинником, и два коракоида (коракоид и прокоракоид). У **сумчатых** и **плацентарных** коракоид отсутствует, в плечевом поясе остаются только направленная дорсально лопатка (scapula) и соединённая с грудиной ключица (clavicula). У млекопитающих, не имеющих, в связи с образом жизни, необходимости в приведении и отведении грудной конечности (копытные, большинство хищных и др.), а, соответственно, и в поперечной опоре грудных конечностей, ключица редуцирована (рис. 55). Она уменьшается, остаётся как внутримышечная косточка (внутри плечеголовной мышцы) или как сухожильная поперечная прослойка в мышцах. У кошачьих, например, сохраняется связь ключицы с акромионом лопатки с помощью связки, а у кроликов медиальный конец маленькой ключичной пластинки соединён связкой с рукояткой грудины. Сохраняется полноразвитая ключица у приматов, рукокрылых, роющих.

Суставная ямка для плечевой кости формируется только лопаткой, а рудимент коракоида прирастает к лопатке около суставной ямки как коракоидный отросток. Суставная ямка обращена вентрально. В связи с переходом свободной конечности млекопитающих из сегментальной (как у рептилий) в парасагиттальную плоскость, появилась необходимость замены мышц-аддукторов (приводящих) на разгибатели. Лопатка млекопитающих приобрела дополнительную поверхность для разгибателей плечевого сустава – предостную ямку. Она сформировалась как «полочка» перед передним краем лопатки, а сам бывший передний край лопатки стал её остью.

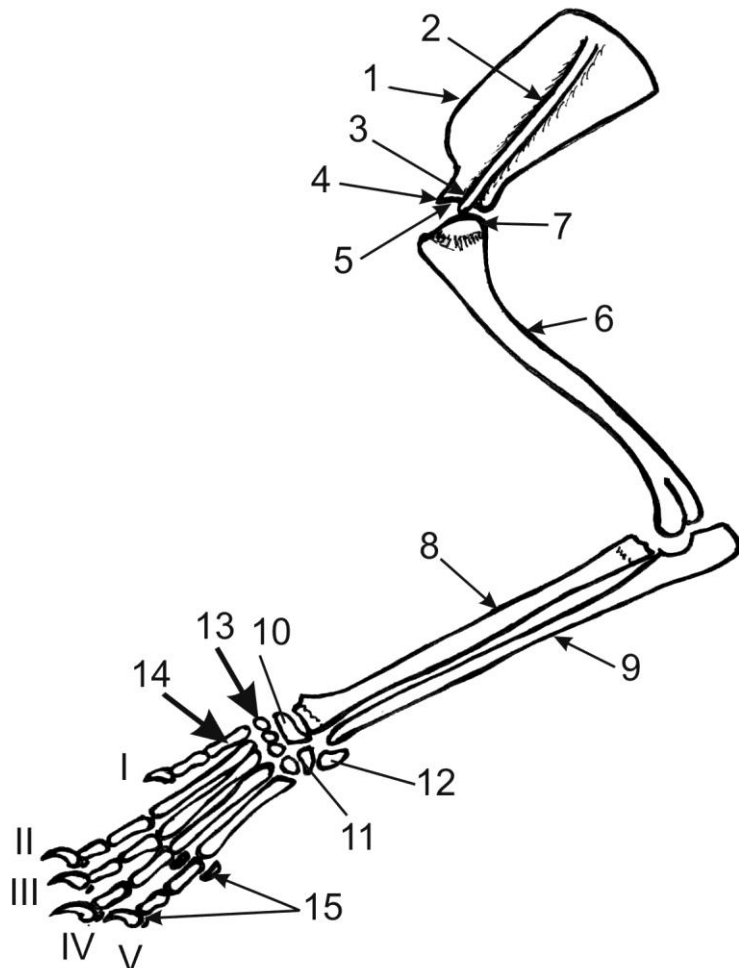


Рис. 55. Плечевой пояс и скелет свободной грудной конечности млекопитающего (собаки)

1 – лопатка; 2 – ость лопатки; 3 – акромион; 4 – коракоидный отросток; 5 – суставная ямка для плечевой кости; 6 – плечевая кость; 7 – головка плеча; 8 – лучевая кость; 9 – локтевая кость; 10 – лучевая + промежуточная кости запястья; 11 – локтевая кость запястья; 12 – добавочная кость запястья; 13 – запястные дистальные кости; 14 – пястные кости; 15 – сесамовидные кости; I – V – пальцы.

Вентральный конец ости лопатки – место прикрепления латерального конца ключицы – стал акромионом или клювовидным отростком (выражен не у всех млекопитающих).

Плечевая кость (os brachii, s. humerus) на проксимальном эпифизе несёт круглую головку и бугры для прикрепления мышц. Диафиз кости имеет гребень и различные шероховатости (места прикрепления мышц). На дистальном эпифизе имеется цилиндрический блок.

В составе предплечья млекопитающих лучевая (radius) и локтевая (ulna) кости могут оставаться свободными и взаимно подвижными, позволяя «скручивание» предплечья и разворот кисти (супинацию). У млекопитающих, специализированных к быстрому бегу, то есть к движению конечности исключительно в парасагиттальной плоскости, сохранение двух подвижных относительно друг друга костей в предплечье было бы бесполезно. Поэтому кости теряют взаимную подвижность, а затем и срастаются. При сращении наблюдается тенденция к редукции дистального эпифиза и тела локтевой кости. У лошади, например, от неё остаётся только проксимальный эпифиз с локтевым отростком. Наличие крупного локтевого отростка с локтевым бугром свойственно всем млекопитающим, он препятствует переразгибанию сустава и обеспечивает более выгодное расположение точки прикрепления мышц-разгибателей.

В запястье (carpus) млекопитающих наблюдается, как правило, два ряда костей. В проксимальном ряду костей запястья у большинства млекопитающих находятся 4 кости: лучевая кость запястья (os carpi radiale), промежуточная кость запястья (os carpi intermedium), локтевая кость запястья (os carpi ulnare) и добавочная (гороховидная) кость запястья (os carpi accessorium, s. pisiforme). Судьба центральных костей запястья неясна. Кости дистального ряда запястья (carpalia distalia 1-5) могут срастаться в разных комбинациях, но 4 и 5 срастаются в подавляющем большинстве случаев (os carpale quartum et quintum). При редуцированном количестве пальцев часто отсутствует первая запястная кость (os carpale primum).

Максимальная редукция костей пясти (metacarpus) наблюдается у копытных: у лошади полноразвитой остаётся только одна, третья пястная кость (os metacarpale tertium), вторая и четвёртая – укороченные,

грифелевидные кости. У жвачных 3 и 4 пястные кости практически полностью срастаются (за исключением суставных блоков дистальных эпифизов).

Количество пальцев у млекопитающих соответствует числу полноразвитых пястных костей. Фаланговая формула упрощенная: 2-3-3-3-3. Может наблюдаться полидактилия – увеличение количества пальцев и полифалангия – увеличение числа фаланг (китообразные).

На пальмарной поверхности кисти и плантарной поверхности стопы большинства млекопитающих формируется определённый набор сесамовидных костей. Проксимальный ряд сесамовидных костей автоподия помещается на уровне пястно- и плюснево-пальцевых суставов, здесь располагается по две сесамовидные кости на каждый палец. Дистальные сесамовидные кости, по одной на палец, расположены на суставе между средней (второй) и дистальной (третьей) фалангами пальцев. Через сесамовидные кости автоподия перебрасываются сухожилия сгибателей пальцев, что оптимизирует угол прикрепления сухожилий к костям и повышает эффективность работы мышц. Многочисленные собственные связки сесамовидных костей препятствуют переразгибанию суставов автоподия, что особенно актуально для пальце- и фалангоходящих животных.

4.2.2 Скелет тазовой конечности

4.2.2.1 Амфибии (класс Amphibia – Земноводные)

В составе тазового пояса амфибий имеются три элемента (рис. 56). Подвздошные кости (os ilium) очень длинные, направлены вперёд от суставной впадины и соединяются с крестцовым позвонком. Длина этих костей и относительная подвижность их причленения к стволу скелета превращает тазовый пояс, фактически, в ещё один рычаг конечности. Каудальный конец подвздошной кости участвует в формировании суставной впадины и соединяется с другими элементами тазового пояса.

Вентрокаудальная часть тазового пояса образована седалищной костью (os ischii), вентрокраниальная – лонным хрящом (cartilago pubis), которые также участвуют в формировании суставной впадины. Вентрально, по срединной линии, лонный хрящ и седалищная кость срастаются с одноимёнными структурами другой стороны.

Проксимальным элементом скелета свободной тазовой конечности является бедренная кость (os femoris). На её проксимальном эпифизе имеется круглая головка, входящая в суставную впадину тазового пояса. Головка поставлена прямо, так что бедро отходит от тела в сегментальной плоскости.

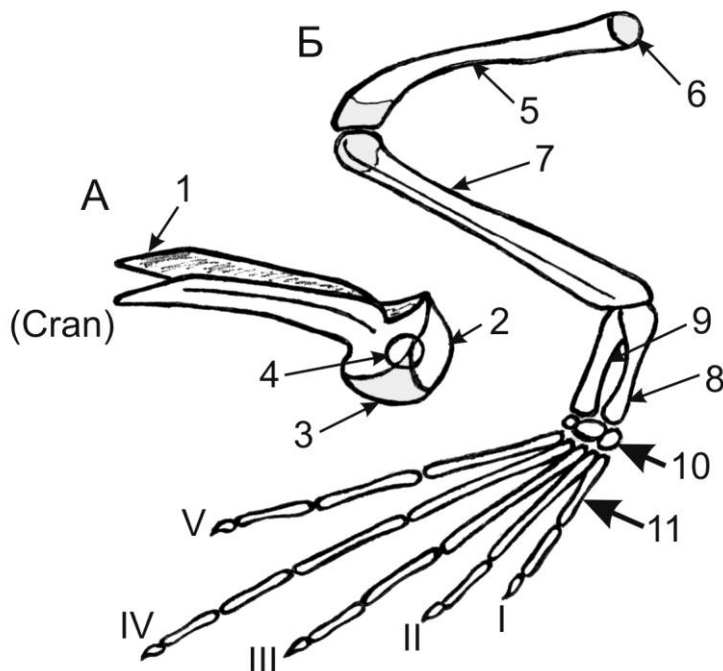


Рис. 56. Тазовый пояс (А) и скелет свободной тазовой конечности (Б) бесхвостой амфибии (Cran – краниальное направление):

1 – подвздошная кость; 2 – седалищная кость; 3 – лонный хрящ; 4 – суставная впадина для бедренной кости; 5 – бедренная кость; 6 – головка бедра; 7 – сросшиеся кости голени; 8 – таранная кость; 9 – пяточная кость; 10 – заплюсневые дистальные кости; 11 – плюсневые кости; I – V – пальцы.

В составе голени (crus) большая берцовая (tibia) и малая берцовая (fibula) кости срастаются воедино. Проксимальным эпифизом кость голени

сочленяется с бедром (коленная чашечка отсутствует), дистальным – с костями заплюсны.

Заплюсна (tarsus) бесхвостых земноводных имеет своеобразное строение. Две кости проксимального ряда сильно удлинены и формируют дополнительное подвижное звено конечности (приспособление к прыжкам и плаванию, как способу передвижения). Медиально лежит таранная кость (talus, s. astragalus, образована сращением большеберцовой кости заплюсны – os tarsi tibiale с промежуточной и центральной – intermedium et centrale), латерально лежит пяточная кость (calcaneus, она же – малоберцовая кость заплюсны, os tarsi fibulare). В дистальном ряду заплюсны у амфибий сохраняются две или три маленькие косточки, точнее, обызвествленные хрящи, самый крупный из которых – слившиеся 2 и 3 заплюсневые кости (ossa tarsale secundum et tertium). Заплюсно-плюсневое соединение подвижно – образуется заплюсно-плюсневый сустав. Плюсна (metatarsus) содержит пять длинных костей (ossa metatarsi 1-5), к которым причленяются фаланги пальцев. Первый и второй пальцы содержат по две фаланги, третий и пятый – по три, а четвёртый, самый длинный – четыре фаланги.

4.2.2.2 Рептилии (класс Reptilia – Пресмыкающиеся)

В составе тазового пояса (pelvis) рептилий (рис. 57) присутствуют три кости. Подвздошная кость (os ilium) у рептилий направлена, в отличие от других четвероногих, дорсокаудально от суставной впадины. Лонная (os pubis) и седалищная (os ischii) кости вентромедиально срастаются с одноимёнными костями другой стороны. В дне таза между лонными и седалищными костями образуется крупное отверстие. Все три кости тазового пояса участвуют в образовании суставной впадины.

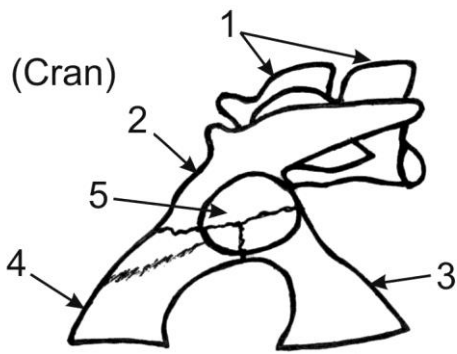


Рис. 57. Тазовый пояс рептилии (варана)

(Cran) – краниальное направление

1 – крестцовые позвонки; 2 – подвздошная кость; 3 – седалищная кость; 4 – лонная кость; 5 – суставная ямка для бедренной кости.

Бедренная кость (os femoris) на проксимальном эпифизе несёт направленную прямо головку (проксимальное звено свободной конечности, как и у амфибий, направлено латерально), а дистальным эпифизом формирует коленный сустав с костями голени. В нём у рептилий появляется небольшая сесамовидная кость – коленная чашечка (patella), лежащая спереди над линией сустава (рис. 58).

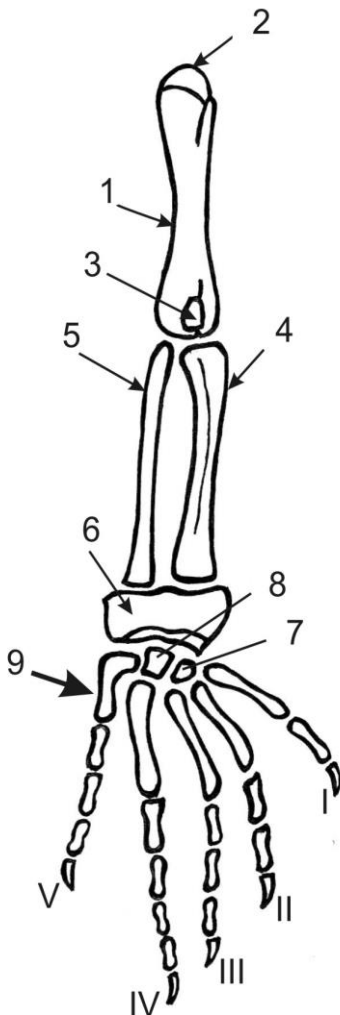


Рис. 58. Скелет свободной тазовой конечности рептилии (варана)

1 – бедренная кость; 2 – головка бедренной кости; 3 – коленная чашечка; 4 – большая берцовая кость; 5 – малая берцовая кость; 6 – проксимальная кость заплюсны (таранная кость); 7 – третья заплюсневая кость; 8 – четвёртая заплюсневая кость; 9 – плюсневые кости; I – V – пальцы.

В составе голену (crus) имеются две самостоятельные кости: медиально – большая берцовая (tibia), латерально – малая берцовая (fibula). Дистальные эпифизы этих костей почти неподвижно соединяются или срастаются со сросшимися воедино костями проксимального и среднего рядов заплюсны (tarsus).

Кость, образованная в результате слияния трёх костей проксимального ряда и центральной кости заплюсны, называют проксимальной заплюсневой или таранной костью (os tarsi proximale, s. talus). Кости дистального ряда заплюсны также тесно соединены между собой и частично срастаются с плюсневыми костями. Сохраняются свободными третья и четвёртая заплюсневые кости (os tarsale tertium и os tarsale quartum), а пятая заплюсневая срастается с пятой плюсневой костью.

На последних, за отсутствием пяточного бугра, закрепляются мощные сухожилия мышц – разгибателей заплюсны. В результате икроножные мышцы рептилий не столько разгибают, сколько отводят стопу – именно так выглядит отталкивание при сегментальной постановке аутоподия. Ось заплюсневого сустава проходит между проксимальным и дистальным рядами костей заплюсны – формируется так называемый ***интертарзальный*** (внутризаплюсневый) сустав.

В составе плюсны (metatarsus) рептилий пять длинных плюсневых костей (ossa metatarsalia). Фаланговая формула: 2, 3, 4, 5, 4.

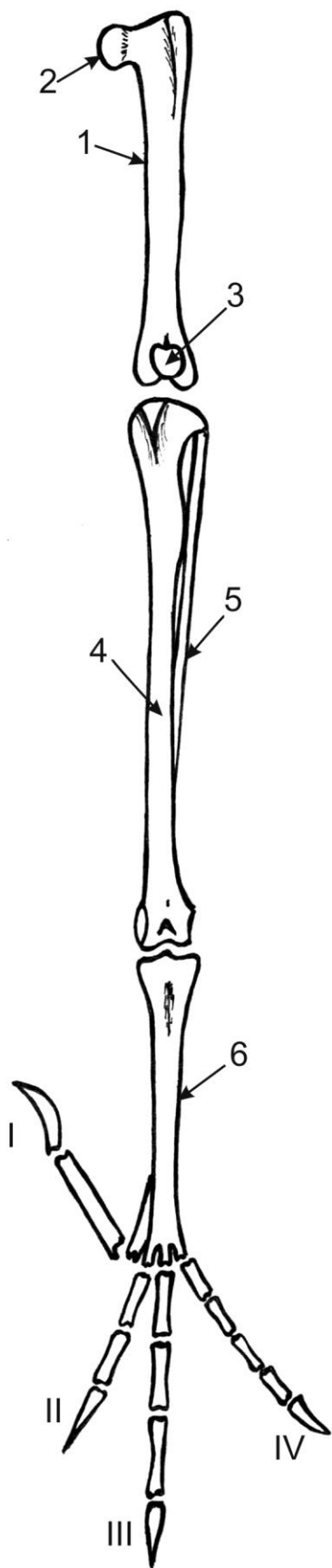
Следы тазового пояса и даже рудименты бедренных костей сохраняются у питонов и удавов.

В заплюсне крокодилов кроме интертарзального имеется сустав свободной пяточной кости с таранной костью и костями дистального ряда, позволяющий разворачивать стопу в парасагиттальную плоскость. Икроножная мышца прикрепляется к пяточной кости (пятая плюсневая кость редуцирована, как и пятый палец). Так обеспечивается возможность более вертикальной постановки конечностей, чем у ящериц, что позволяет приподнимать туловище над землёй и удлиняет шаг.

4.2.2.3 Птицы (класс Aves – Птицы)

Тазовый пояс (pelvis) птиц претерпел значительные преобразования в связи с особенностью размножения – производством птицами крупных яиц с твёрдой скорлупой (рис. 19, 20, 59). Таз птиц открыт вентрально – правая и левая половины таза не срастаются, дном каудальной части полости тела служит мягкая брюшная стенка. Открытый таз является приспособлением для яйцекладки. (Единственным исключением являются страусы, у которых произошло вторичное сращение каудальных концов лонных костей.) Однако такая конструкция таза (особенно при двуногом хождении) была бы очень непрочной, поэтому подвздошная кость (os ilium) сильно разрослась краниально и каудально и опирается на все позвонки в составе сложного крестца. Лонные кости (os pubis) тонкие, лежат вентральнее и простираются каудально дальше седалищных костей (os ischii). Три кости таза – подвздошная, лонная и седалищная – формируют суставную впадину, открытую медиально (то есть имеющую в глубине сквозное отверстие).

Бедренная кость (os femoris) на проксимальном эпифизе несет округлую головку. Головка повернута на 90 градусов относительно длинной оси кости, под ней имеется хорошо выраженная шейка. Это даёт возможность бедру птицы двигаться в парасагиттальной плоскости (параллельно плоскости симметрии). При этом вес тела падает на свод суставной впадины таза, который специально расширен, а в медиальном направлении сила не прикладывается, поэтому суставная впадина в глубине имеет отверстие. Латерально на проксимальном эпифизе находится хорошо развитый большой вертел бедра. Дистальный эпифиз бедренной кости несёт блок коленной чашки, состоящий из двух параллельных гребней, которые каудовентрально переходят в мышцелки для сочленения с костями голени. Коленная чашка (patella) птицы – относительно крупная кость почти квадратной формы.



Большая берцовая кость (tibia) птицы срастается дистально с костями заплюсны (tarsus), поэтому весь комплекс именуется: берцовозаплюсневая кость или тибиотарсус (tibiotarsus). На проксимальном эпифизе тибіотарсуса имеются суставные поверхности для сочленения с бедром, на краниальной поверхности эпифиза – большеберцовые (тибиальные) гребни. Дистальный эпифиз тибіотарсуса несёт на себе суставной блок, состоящий из двух гребней. К проксимальному эпифизу тибіотарсуса латерально прикрепляется малоберцовая кость (fibula), имеющая вид длинной булавки из-за редукции тела и дистального эпифиза.

Рис. 59. Скелет свободной тазовой конечности птицы (вороны)

1 – бедренная кость; 2 – головка бедренной кости; 3 – коленная чашечка; 4 – берцовозаплюсневая кость (tibiotarsus); 5 – малая берцовая кость; 6 – плюснозаплюсневая кость или цевка (tarso-metatarsus); I – IV пальцы.

Остальные кости заплюсны птиц прирастает к проксимальному эпифизу также слившихся воедино второй, третьей и четвертой плюсневых костей (*ossa metatarsalia secundum, tertium et quartum*) – образуется единая массивная плюснозаплюсневая кость или цевка (*tarsometatarsus*). На дистальном эпифизе цевки имеются три разделённых суставных блока для причленения пальцев. Первая плюсневая кость (*os metatarsale primum*) птиц очень короткая, присоединяется к медиальной стороне дистального эпифиза цевки.

У большинства птиц сохраняются 4 пальца – первый, второй, третий и четвертый. Количество фаланг в пальцах то же, что и у большинства рептилий: с первого по четвертый палец – 2, 3, 4, 5.

4.2.2.4 Млекопитающие (класс Mammalia – Млекопитающие)

В составе **тазового пояса** (*pelvis*) млекопитающих подвздошная кость (*os ilium*) направлена вперёд и вверх от суставной впадины. Она опирается своим расширенным передним концом – крылом – на крестец (рис. 60, 61).

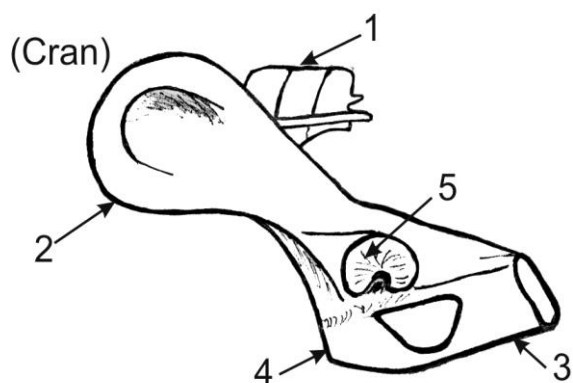


Рис. 60. Тазовый пояс млекопитающего (собаки)

(Cran) – краниальное направление
 1 – крестец; 2 – подвздошная кость; 3 – седалищная кость; 4 – лонная кость; 5 – суставная впадина для бедренной кости.

Дно тазовой полости формируют: спереди – лонные кости (*os pubis*), сзади – седалищные кости (*os ischii*). Все три тазовые кости участвуют в образовании суставной впадины. По окончании линейного роста животного все три кости тазового пояса полностью срастаются в одну – тазовую или

безымянную кость (os coxa, s. innominatum). У **однопроходных** (ехидна) и **сумчатых** вперёд от тазовых костей направлена так называемая сумчатая кость, укрепляющая сумку. Бедренная кость (os femoris) на проксимальном эпифизе несёт головку с суставной поверхностью, развёрнутой на 90° относительно длинной оси кости (это обеспечивает парасагиттальное расположение конечности). Латеральные головки находятся один или более хорошо развитых вертелов (вертлугов) – бугров для прикрепления мышц. Дистальный эпифиз несёт блок для коленной чашки и пару мыщелков для сочленения с костями голени.

В составе голени большеберцовая (tibia) и малоберцовая (fibula) кости взаимно неподвижны. Часто малоберцовая кость в разной степени редуцирована. Могут сохраняться только её эпифизы: проксимальный эпифиз в виде маленькой косточки, прирастающей к латеральному мыщелку большеберцовой кости и дистального эпифиза, прирастающего в виде латеральной лодыжки к дистальному эпифизу большеберцовой кости. Дистальный эпифиз большеберцовой кости несёт суставной блок с двумя желобами для причленения к костям заплюсны, а медиально образует выступ – медиальную лодыжку.

В заплюсне млекопитающих различимы три ряда костей. В проксимальном ряду имеется пяточная кость (os calcaneus она же fibulare) и таранная кость (os talus, s. astragalus, образована сращением промежуточной и центральной костей заплюсны). Пяточная кость несёт крупный, направленный каудодорсально пяточный бугор, на котором оканчивается мощное общее пяточное или ахиллово сухожилие – комплексное сухожилие мышц-разгибателей заплюсны. Таранная кость краниодорсально несёт два параллельных дуговых гребня, соответствующих желобам дистального эпифиза большеберцовой кости. Здесь формируется голеностопный (голенотаранный) сустав. У большинства млекопитающих это единственное действительно подвижное сочленение в сложном заплюсневом суставе,

остальные кости и их ряды имеют плоские поверхности и туго связаны друг с другом.

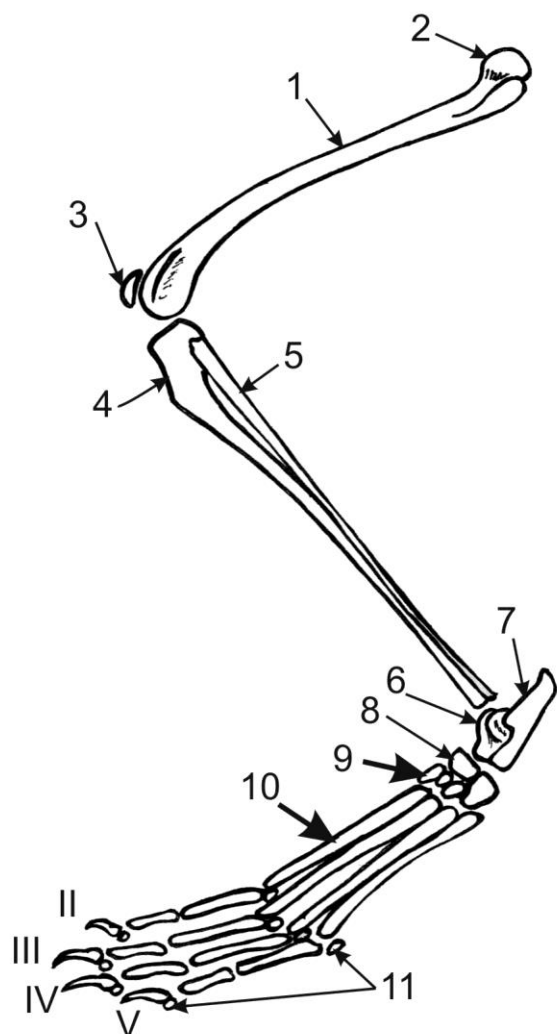


Рис. 61. Скелет свободной тазовой конечности млекопитающего (собаки)

1 – бедренная кость; 2 – головка бедренной кости; 3 – коленная чашечка; 4 – большая берцовая кость; 5 – малая берцовая кость; 6 – таранная кость; 7 – пяточная кость; 8 – центральная кость заплюсны; 9 – заплюсневые дистальные кости; 10 – плюсневые кости; 11 – сесамовидные кости; II – V – пальцы.

У парнокопытных, однако, сочленение между таранной костью и центральной вполне подвижно вследствие цилиндрической формы поверхностей. Голеностопный сустав обеспечивает возможность сгибания-разгибания в заплюсне, вращение практически отсутствует (исключениями являются некоторые древесные формы – например, белки).

В среднем ряду заплюсны сохраняется одна центральная кость (*os tarsi centrale*), в дистальном ряду – пять костей, варианты редукции и сращения которых часто соответствуют наблюдаемым в запястье.

Плюсна содержит от двух до пяти костей, обычно напоминает строением пясть данного вида млекопитающих. Количество пальцев и

фаланг в стопе млекопитающих изменяется в тех же пределах, что и в кисти. (При этом строение кисти и стопы у одного вида млекопитающих может быть различным.)

По способу опоры аутоподия млекопитающих классифицируют на *стопоходящих* (опора на полные кисть и стопу), *пальцеходящих* (опора на пальцы) и *фалангоходящих* (опорной является последняя фаланга пальца). Стопохождение является первичным, оно свойственно приматам, медведям, барсукам, броненосцам, насекомоядным и др. Стопохождение ограничивает возможную скорость передвижения по плоскости. Пальцехождение (кошачьи, псовые) и, особенно, фалангохождение (копытные), удлиняет свободную конечность и уменьшает время опоры конечности при беге, увеличивая, таким образом, скорость передвижения. С другой стороны, приспособление к фалангохождению неизбежно уменьшает разнообразие в движении конечностей.

Контрольные вопросы: 1. Опишите строение плавников хрящевых и костистых рыб. 2. Охарактеризуйте состав и особенности строения пояса грудной конечности разных классов тетрапод. 3. Дайте характеристику скелету свободной конечности разных классов тетрапод. 4. Опишите строение пояса грудной конечности разных классов животных. 5. Перечислите особенности строения скелета свободной тазовой конечности разных классов тетрапод.

Глава 5. Соединение костей.

5.1 Типы соединения костей.

Соединения костей бывают *непрерывные* и *прерывные* (характеризуется наличием между костями щелевидной полости).

Непрерывные соединения, или *синартрозы*, возникают при сращении костей или их частей друг с другом. В зависимости от того, какой тканью соединены кости, различают следующие виды синартрозов.

1. *Синостоз* – полное неподвижное сращение костей с помощью костной ткани. У взрослых млекопитающих синостозами замещены многие возрастные фиброзные и хрящевые соединения: швы между костями черепа, метаэпифизарные хрящи в трубчатых костях, соединение костей таза в безымянную кость.

2. *Синхондроз* – сращение с помощью хрящевой ткани. Подвижность синхондрозов во многом зависит от толщины и вида хряща, соединяющего кости. Волокнистый хрящ, соединяющий тела позвонков, позволяет большую подвижность, чем гиалиновый хрящ. Гиалиновым хрящом соединены между собой первичные и вторичные очаги окостенения в растущей кости. Разновидность хрящевого соединения — симфиз — соединение тазовых костей млекопитающих с образованием щелевидной полости внутри хрящевой основы.

3. *Синдесмоз* (фиброзное соединение) – сращение с помощью прослоек соединительнотканной ткани. Таковы соединения костей предплечья у всеядных, атланта с затылочной костью, дуг позвонков, вейная связка, широкие связки таза млекопитающих. Синдесмозы – швы – имеются между вторичными костями крыши черепа Их основное назначение — создание возможности роста черепа.

4. *Синсаркоз* – присоединение костей друг к другу при помощи мышц (например, присоединение лопатки к осевому скелету у копытных и хищных).

Прерывистые (синовиальные) соединения, или *суставы (диартрозы)*, — это такие соединения, когда кости, сохраняя самостоятельность и подвижность, оказываются объединенными в единую структуру — сустав, обеспечивающую движения в том или ином сочленении скелета. В каждом суставе различают: суставную капсулу, герметично отграничивающую сустав от окружающих структур; суставную полость, расположенную между сочленяющимися костями и заполненную синовиальной жидкостью; суставной гиалиновый хрящ, покрывающий суставные поверхности костей. Его особенность в том, что он не имеет надхрящницы. Многие суставы имеют *связки*, состоящие из пучков коллагеновых волокон. Они могут быть *внекапсулярными*, укрепляющими сустав с его боковых сторон, и добавочными, или *внутрикапсулярными* (утолщение фиброзного слоя капсулы сустава). Внекапсулярные связки обеспечивают движение сустава по строго определенной оси и ограничивают иные передвижения. Внутрикапсулярные связки усиливают фиксирующую функцию основных связок (пальмарные связки запястья и плантарные связки заплюсны).

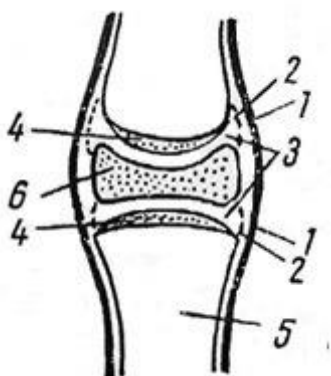


Рис. 62. Схема строения сустава:

1 - фиброзный слой суставной капсулы; 2 - синовиальный слой капсулы; 3 - суставная полость; 4 - суставной хрящ; 5 - кость; 6 - внутрисуставной хрящ.

Также различают *внутрисуставные* связки (крестовидная связка коленного сустава), повышают надежность укрепления суставов и предотвращая их вывихи. *Мембраны* закрывают пространства, например, между затылочной костью и первым шейным позвонком (затылочно-атлантная мембрана) или широкая тазовая связка у копытных.

Суставная капсула двухслойная (рис. 62). Наружный слой — фиброзный, внутренний — синовиальный. Фиброзный слой образован плотной соединительной тканью, которая является продолжением надкостницы и переходит с одной кости на другую. Он выполняет функцию механической защиты и в разных участках капсулы может иметь неодинаковую толщину. Синовиальный слой представляет собой пластинку рыхлой соединительной ткани, выстланную 1—3 слоями клеток, вырабатывающих синовиальную жидкость. В рыхлой соединительной ткани синовиального слоя проходит большое количество нервов, кровеносных и лимфатических сосудов. Синовиальная жидкость вязкая, тягучая, соломенно-желтого цвета, служит в качестве смазки суставных поверхностей костей, уменьшая трение и выполняя буферную функцию.

Виды суставов по строению. По строению суставы делят на простые и сложные. Простые суставы образованы двумя костями, между которыми нет никаких костных либо хрящевых прослоек или прокладок. В сложных суставах между длинными сочленяющимися костями находятся прокладки в виде хрящей или коротких костей, или внутрисуставные связки. В таком случае суставная полость делится на два и более отделов.

Виды суставов по движению (базовые сведения). Характер движения в суставе в основном определяется формой трущихся поверхностей сочленяющихся костей. Различают одно-, дву- и многоосные суставы. Для *одноосных суставов* характерными являются на одной стороне — цилиндрическая или блоковая поверхность, на другой стороне — соответствующее ей по форме углубление или плоская поверхность. В таких суставах возможно движение по одной оси в одной плоскости: разгибание (экстензия) и сгибание (флексия), например, локтевой сустав копытных (блоковидный сустав) и атлантоосевой и лучелоктевой сустав при самостоятельных костях предплечья.

В *двуосных суставах* на одной стороне выпуклость эллипсоидной формы, а на противоположной стороне — такой же формы углубление

(эллипсоидный сустав), либо сустав с двумя седловидными поверхностями. Движение в них возможно в двух взаимно перпендикулярных плоскостях по двум осям: разгибание, сгибание, отведение (абдукция), приведение (аддукция), например, атлanto-затылочный сустав и височно-челюстной.

В *многоосных* суставах на одной стороне шарообразная головка, на другой — чашеобразная ямка. В них возможны различные виды движений по многим осям во многих плоскостях, в том числе разгибание, сгибание, отведение, приведение, вращение (ротация), например, тазобедренный сустав.

К *плоским суставам* относятся, например, суставы между суставными отростками позвонков.

5.2 Соединение костей млекопитающих

5.2.1 Осевой скелет

Соединения позвонков разнообразны. Между затылочной костью и двумя первыми шейными позвонками образуются суставы. *Атлanto-затылочный* сустав образован мыщелками затылочной кости и краниальной суставной ямкой атланта. По строению он простой, по движению двуосный. Кроме капсулы, имеет две слабо натянутые боковые связки и две мембраны — вентральную и дорсальную.

Атлanto-осевой сустав образован каудальной суставной поверхностью атланта и вентральной суставной поверхностью осевого позвонка и его зубовидного отростка. Этот сустав одноосный, позволяющий вращательные движения вокруг зуба осевого позвонка, и сложный, так как кроме капсулы и покровной мембраны (соединяющей дорсальную дугу атланта с гребнем осевого позвонка) внутри сустава проходят связки, соединяющие между собой позвонки и затылочную кость.

Тела остальных позвонков связаны синхондрозами в виде межпозвоночных дисков. Периферическая часть межпозвоночного диска образована волокнистым хрящом и называется волокнистым кольцом. В

центре его находится *пульпозное ядро* — остаток хорды. Чем толще волокнистые кольца, тем подвижнее связь между позвонками и лучше рессорные свойства позвоночника. Наиболее толстые межпозвоночные диски между шейными позвонками. По дорсальной поверхности тел позвонков от 2-го шейного позвонка до крестца проходит дорсальная продольная связка, по вентральной поверхности тел в области поясницы — вентральная продольная связка. Дорсальная продольная связка проходит внутри позвоночного канала, по дорсальной поверхности тел позвонков. Она начинается от эпистрофея, а заканчивается на крестцовой кости.

У непарнокопытных и жвачных хорошо развита вейная связка. Она образована эластической тканью и состоит из канатиковой (столбиковой) части и пластинки. Канатик вейной связки начинается от чешуи затылочной кости, двойным тяжом тянется по шее, формируя ее дорсальную границу, и прикрепляется к самым длинным остистым отросткам грудных позвонков области холки. Далее переходит в надостистую связку, которая соединяет вершины остистых отростков грудных, поясничных и крестцовых позвонков и заканчивается на крестцовых буграх подвздошных костей. Пластинка в виде отдельных эластических тяжей отходит от остистых отростков 2-7 шейных позвонков и вплетается в канатик вейной связки.

Дуги соседних позвонков связаны междугловыми или желтыми связками. Суставные отростки соседних позвонков связаны между собой капсулами. Остальные отростки позвонков связаны синдесмозами: между остистыми отростками натянуты межостистые связки, между поперечными и поперечно-реберными — межпоперечные.

В случае укорочения позвонков, межпозвоночные диски редуцируются, а позвонки могут срастаться (некоторые киты, тушканчики). Сохраняется подвижность только между атлантом и затылочными мышцелками.

Вследствие особенностей способа передвижения – рикошетирующего прыжка – укорачиваются и срастаются шейные позвонки у *тушканчиков* (в

зависимости от вида срастаться могут со второго по седьмой или все 7 позвонков). Подвижность сочленения с головой и первым грудным позвонком сохраняется.

Соединения частей полного костного сегмента. Головка ребра с глубокой реберной ямкой, сформированной двумя соседними позвонками, образуют сложный вращательный сустав. В нем имеется капсула, внутрисуставные и наружные связки. Головки двух ребер, принадлежащих одному сегменту, соединяются связкой головок. Бугорок ребра с поперечным отростком позвонка образуют сустав и соединены капсулой и связкой. Шейка ребра соединена связкой с телом позвонка. Костные ребра с реберными хрящами соединены или синхондрозами, или срастаются. Реберные хрящи образуют тугие простые суставы с реберными вырезками грудины. Ребра между собой соединены межреберными мышцами и внутригрудной фасцией. Сегменты грудины соединяются синхондрозами или синостозами, а ее рукоятка может причленяться к телу суставом (у свиньи, жвачных, хищных).

Большинство костей череп соединены между собой неподвижно, непрерывным соединением (хотя в раннем возрасте возможны малоподвижные соединения) посредством соединительной ткани (синдесмоз), т.е. различными швами и посредством хрящевой ткани (синхондроз), например затылочно-клиновидное соединение. Кроме этого имеются и подвижные, т.е. прерывные соединения, например, височно-нижнечелюстной сустав и соединения некоторых члеников подъязычной кости.

Височно-нижнечелюстной сустав млекопитающих образован суставным бугорком чешуи височной кости и мышечковым (суставным) отростком нижнечелюстной кости. По строению он сложный, так как между сочленяющимися поверхностями костей имеется хрящевая прокладка — *суставной диск*. По движению сустав двухосный. Кроме капсулы, сустав имеет *латеральную* и *каудальную связки*.

Членики *подъязычной кости*, подъязычная кость с височной и с щитовидным хрящом гортани соединены суставами.

Особенности соединения черепа других классов наземных животных рассмотрены в соответствующих главах.

5.2.2 Грудная конечность млекопитающих

Плечевой сустав (рис. 63, А) образован суставной впадиной лопатки и головкой плечевой кости; простой, многоосный. Может быть ограничен в движениях мышцами и утолщением капсулы сустава (копытные).

Локтевой сустав (рис. 63, Б) образован мыщелками плечевой кости с одной стороны, проксимальными эпифизами лучевой и локтевой костей с другой стороны. У копытных с редуцированной и приросшей локтевой костью (лошадь, крс) — это простой одноосный сустав. Имеет капсулу, межкостную и боковые связки — медиальную и латеральную.

У других млекопитающих (хищные, приматы, кролик и т.д.) это комбинированный сустав, так как самостоятельные локтевая и лучевая кости допускают ограниченные взаимные вращательные движения. То есть образуются плече-лучевой, плече-локтевой и луче-локтевой суставы.

Запястный сустав (рис. 63, В) образован блоком лучевой кости, костями запястья и суставной поверхностью проксимальных эпифизов костей пясти. Сустав одноосный по вращению и сложный по строению, так как в нем роль прокладок играют короткие кости запястья. Фиброзный слой капсулы сустава перекидывается от лучевой кости к пясти, не закрепляясь на костях запястья. Синовиальный слой капсулы крепится в каждом ряду костей, формируя отдельные полости. Капсула утолщена с дорсальной и особенно с пальмарной стороны (где это утолщение называют *пальмарной связкой*) и служит предохранением от переразгибания сустава.

Имеются внесуставные боковые связки, латеральная и медиальная, косо идущие от предплечья к пясти. Сустав имеет многочисленные

внутрисуставные короткие связки, соединяющие кости в проксимальном и дистальном рядах.

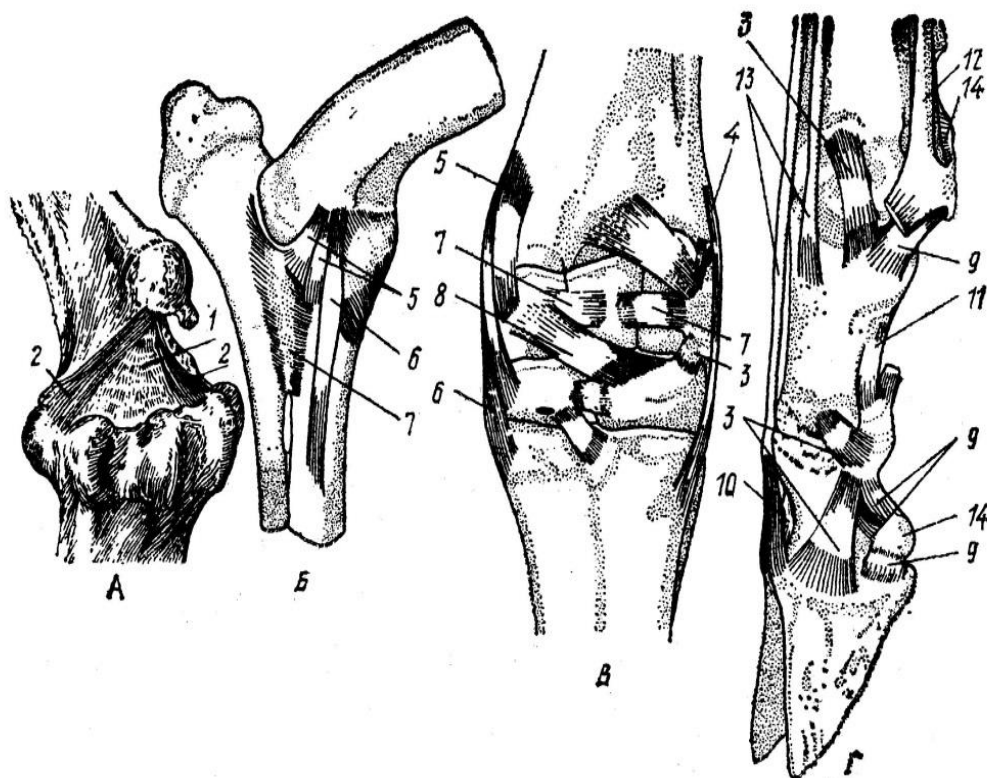


Рис. 63. Соединение костей грудной конечности:

А — плечевой сустав лошади с дорсальной поверхности; Б — локтевой сустав с медиальной поверхности; В — запястный сустав с дорсальной поверхности; Г — суставы пальцев с латеральной поверхности; 1 — капсула сустава; 2 — утолщение капсулы; 3 — боковая связка; 4 — длинная боковая латеральная связка; 5 — короткая боковая медиальная связка; 6 — длинная боковая медиальная связка; 7 — межкостная связка; 8 — межрядовая связка; 9 — связки сесамовидной кости; 10 — дорсальная связка; 11 — пальмарная связка; 12 — третья межкостная мышца; 13 — сухожилия мышц разгибателей пальцев; 14 — сесамовидная кость.

Суставы пальцев (рис. 63, Г) простые, одноосные. Также имеются связки, соединяющие сесамовидные кости с фалангами пальцев.

5.2.3 Тазовая конечность

Две безымянные (тазовые) кости соединяются тазовым симфизом (вариант синхондроза, имеющий полость), образованным волокнистым хрящом (рис. 64). С крестцом безымянная кость соединяется (А) *крестцово-бугорковой (крестцово-седалищной) связкой*, протянувшейся между боковой частью крестца, седалищной остью и бугром седалищной кости, а также *крестцово-подвздошными связками* (короткой и длинной) и некоторыми другими.

Крестцово-подвздошный сустав, образованный ушковидными поверхностями крестцовой и подвздошной костей, тугой, неподвижный, укреплен дорсальной, вентральной и межкостной связками.

Тазобедренный сустав образован суставной ямкой (впадиной) безымянной кости и головкой бедренной кости, сложный многоосный. Внутри сустава для его упрочения имеется *круглая связка* головки. У копытных отведение, приведение и ротация в суставе ограничены в результате тесной связи сустава с глубокой ягодичной и наружной запирающей мышцами и связками.

Коленный сустав (Б, В) образован дистальным эпифизом бедренной кости, проксимальным эпифизом костей голени и коленной чашкой (надколенником); он сложный одноосный. Делят его на два сустава: бедроберцовый и бедрочашечный. **Бедроберцовый** сустав образован мышечками бедренной кости и костями голени, сложный одноосный. Между сочленяющимися костями расположены латеральный и медиальный *мениски*. Внутри сустава имеются *крестовидные, бедро- и берцово-менисковые связки*. Снаружи от капсулы проходят *боковые связки*.

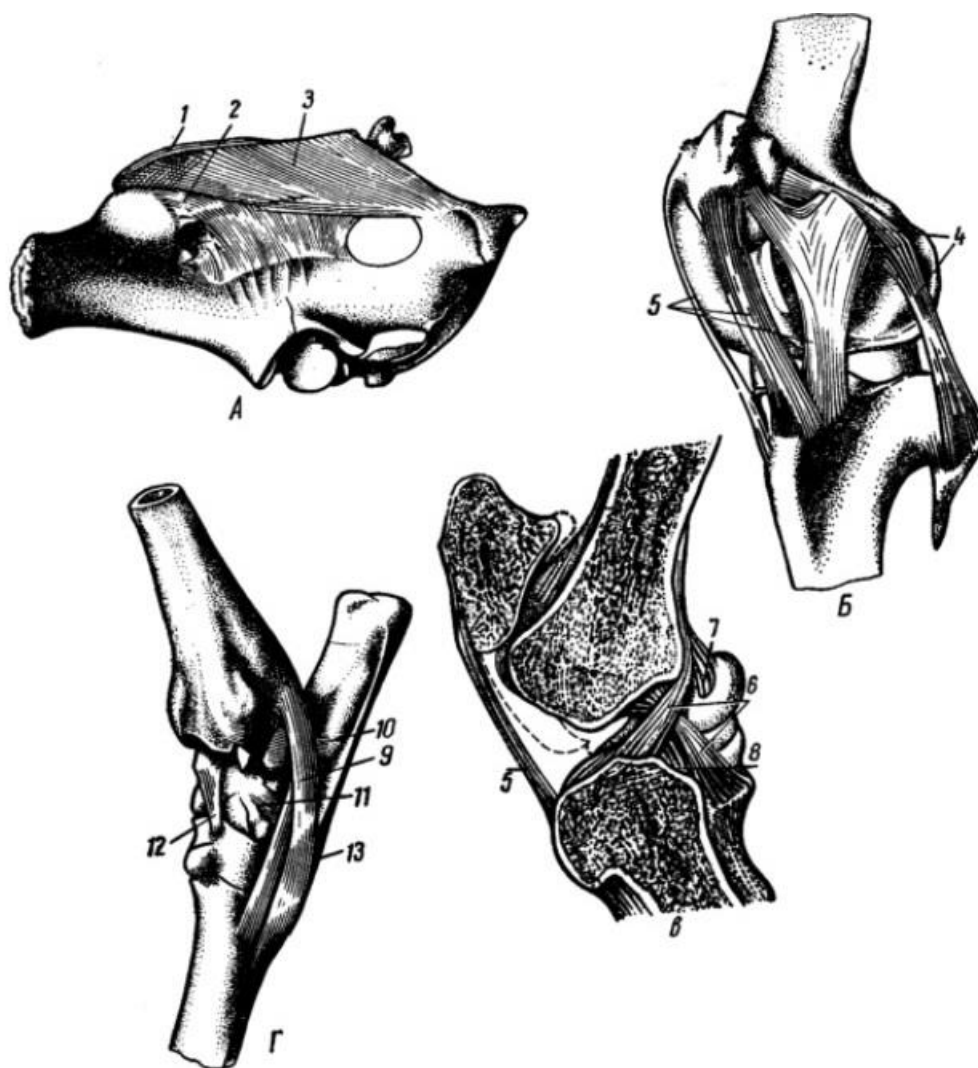


Рис. 65. Соединение костей тазовой конечности крупного рогатого скота: А – соединение костей таза (с латеральной стороны); Б – коленный сустав с дорсолатеральной поверхности; В – срединный сагиттальный распил коленного сустава; Г – заплюсневый сустав с латеральной поверхности; 1 – крестцово-подвздошная дорсальная короткая связка; 2 – крестцово-подвздошная дорсальная длинная связка; 3 – крестцово-бугорковая связка; 4 – боковые связки; 5 – прямые связки коленной чашки; 6 – крестовидная связка; 7 – бедроменисковая связка; 8 – берцово-менисковая связка; 9 – боковая длинная связка; 10 – боковая короткая связка; 11 – межкостная связка; 12 – межрядовая связка; 13 – заплюсневая плантарная связка.

Бедрочашечный сустав образован блоком бедренной кости и коленной чашкой, простой одноосный. Кроме капсулы, имеет *боковые интракапсулярные связки* и *прямые связки коленной чашки*, закрепленные на гребне большой берцовой кости. (Прямыми связками коленной чашки называют конечные сухожилия четырёхглавой мышцы бедра, в дистальный конец которой «вправлена» сезамовидная кость – коленная чашечка.).

Заплюсневый (скакательный) сустав (Г) образован дистальным эпифизом костей голени, костями заплюсны и проксимальным эпифизом костей плюсны. Одноосный сложный сустав, так как роль прокладок в нем играют короткие кости заплюсны. Связочный аппарат: *латеральные и медиальные длинные и короткие связки, межкостные, межрядовые, плантарные и дорсальные связки*. Сустав между голенью и костями проксимального ряда заплюсны называется голеностопным (берцово-заплюсневый). У некоторых млекопитающих (крс, свинья) – существует сустав между таранной и центральной костями (гомолог интертарзального сустава рептилий и птиц).

Суставы пальцев по строению, движению и связочному аппарату такие же, как на грудных конечностях.

5.3 Особенности соединения костей рыб, амфибий, рептилий и птиц.

Соединение костей ствольного скелета. У рыб кости ствольного скелета соединяются при помощи непрерывных соединительнотканых соединений, как и соединение позвоночника с черепом. Хорда сохраняется на всём протяжении позвоночника, но приобретает чёткообразный вид – внутри тел позвонков сужена, а между позвонками расширяется. Между суставными отростками позвонков формируются суставы.

У тетрапод первый шейный позвонок с черепом соединяется суставом. У всех амниот появляется атлanto-осевой сустав, имеющий принципиально одинаковое строение: зубовидный отросток эпистрофея

(аксиса) входит в каудальную суставную ямку атланта. Остальные позвонки соединяются суставами у большинства рептилий и птиц и синхондрозами у амфибий, гаттерий и крокодилов.

Прикрепление рёбер у всех амниот сходно: головка ребра образует сустав с рёберными ямками соседних позвонков или одного позвонка, суставная поверхность бугорка – с поперечным отростком позвонка. В шейном и поясничном отделах рёбра прирастают (формируют синостоз) с позвонками. В этих отделах позвоночника рептилий укороченные рёбра часто не прирастают к позвонкам, а остаются соединёнными суставами с их поперечными отростками.

Крестцовые позвонки у амниот соединяются синостозом.

Соединение костей конечностей. У костистых рыб лопатка и коракоид прикрепляются тугим синдесмозом к клейтруму, как и задневисочная кость к черепу. Остальные части пояса грудного плавника крепятся друг к другу также синдесмозами, но довольно подвижно. Пояс тазовой конечности прикрепляется к осевому скелету синсаркозом как и у хрящевых так и у костных рыб.

Важным фактором, повлиявшим на усложнение соединений костей, является выход животных на сушу. Даже кратковременное пребывание вне водной среды обитания, которое наблюдается, например, у двоякодышащих рыб, приводит к появлению *симфизов* между звеньями конечностей. Считается, что такая форма соединения костей является переходной от синартроза к диартрозу.

Большинство костей черепа тетрапод соединено синостозами. Самое крупное прерывное соединение в костях черепа – прикрепление нижней челюсти – образовано у млекопитающих одним суставом, у остальных амниот – тремя суставами.

Соединение костей конечностей тетрапод принципиально соответствует соединениям костей у млекопитающих, рассмотренным ранее. При общем плане строения, особенности соединения костей у животных

разных таксономических групп весьма разнообразны. Они определяются как строением того или иного отдела скелета, так и приспособлением к обитанию в определенной среде и образу жизни вида.

Контрольные вопросы: 1. Перечислите типы соединения костей. Приведите примеры. 2. Сустав, классификации суставов. 3. Охарактеризуйте соединения костей осевого скелета млекопитающих. 4. Дайте характеристику соединениям костей грудной конечности млекопитающих. 5. Опишите особенности соединения костей тазовой конечности млекопитающих. 6. Охарактеризуйте особенности соединения костей рыб, амфибий, рептилий и птиц.

Раздел II. Мускулатура

Вся мускулатура хордовых по признаку эмбрионального происхождения делится на две части.

Соматическая мускулатура образуется из миотомов сомитов мезодермы (миотом – центральная часть дорсальных сегментов мезодермы (сомитов)). Непосредственно из материала миотомов возникает осевая мускулатура. Из почек, отрастающих от миотомов, формируется мускулатура парных конечностей. Часть материала миотомов области головы формируют группу глазных мышц и поджаберную (подъязычную) мускулатуру. Соматическая мускулатура всегда образована скелетной поперечнополосатой мышечной тканью и является произвольной.

Висцеральная мускулатура происходит из висцерального листка спланхнотома мезодермы (мышечная оболочка кишки) и из мезенхимы (мышечные элементы кровеносных сосудов и кожи). Основная часть висцеральной мускулатуры образована гладкой мышечной тканью и является непроизвольной. Исключениями являются сердечная мышца (образована сердечной поперечнополосатой мышечной тканью, непроизвольная) и мускулатура глотки (образована скелетной поперечнополосатой мышечной тканью, произвольная).

Важнейшим критерием для определения происхождения мышцы, её онто- и филогенетической «судьбы», является её иннервация. Мышечные волокна очень рано в онтогенезе обретают связь с нервными волокнами, таким образом, целая мышца неразрывно связана с определённым нервом. Мышца, развивающаяся из определённого миотома, всегда иннервируется нервом данного сегмента. Такая связь не нарушается при всех онтогенетических и филогенетических преобразованиях: если мышца разделяется на несколько частей, то и нерв отдаёт несколько ветвей; мышца, образованная слиянием нескольких мышц, будет иннервироваться многими нервами; при любых перемещениях мышцы нерв следует за ней.

Соматическая мускулатура, вследствие происхождения из дорсальной, сегментированной части мезодермы, изначально состоит из чётко различимых сегментов – *миомеров*. В миомерах волокна ориентированы продольно. Миомеры отделяются друг от друга перегородками – *миосептами*, они же служат для прикрепления мышечных волокон. У ланцетника миосепты образованы студенистой тканью, у позвоночных – волокнистой соединительной тканью. (В миосептах же позвоночных могут формироваться рёбра и межмышечные косточки.) Постепенно в филогенезе позвоночных сегментация различных частей мускулатуры «стирается», дольше всего сохраняясь в глубоких слоях.

Изготовление анатомических мышечных препаратов. Мышечные препараты предпочтительно изготавливать из предварительно фиксированного трупного материала. Для первичной фиксации подходит 5-7 % формалин или 50-70 % спирт. Перед фиксацией надо либо размять трупный материал, либо дождаться естественного окончания трупного окоченения. Часто, особенно при работе с мелкими животными, имеет смысл закрепить конечности определённым образом для удобства последующей обработки (например, расправить крыло птице, привязав к лучинке). В большинстве случаев (но не с птицей) надо до фиксации аккуратно снять кожный покров, стараясь не повредить подкожные и тонкие лицевые мышцы. Время фиксации зависит от размеров животного и может составлять от 2 до 14 суток.

Следует особо строго следовать правилам техники безопасности при работе с трупным материалом диких животных (т.е. с сомнительной эпидемиологической чистотой). По возможности, лучше вообще избегать контакта со свежим трупным материалом, когда его безопасность не подтверждена ветсанэкспертизой. Однако, при необходимости изготовления препарата из такого материала, можно предложить фиксацию в формалине без предварительной обработки, так как раствор формалина при проникновении в ткани за несколько дней обезвреживает все вирусы,

включая вирус бешенства (действие формалина проявляется в денатурации белков).

Фиксированный, особенно в формалине, материал должен перед препаровкой быть промыт в проточной (сменяемой) воде в течение 2-10 суток в зависимости от размеров объекта. После этого приступают собственно к препаровке: пинцетом аккуратно счищают подкожный жир, извлекают его из межмышечных пространств, при необходимости подрезают фасции, удаляют нервно-сосудистые пучки. Часто имеет смысл отделить конечность вместе со связывающей мускулатурой и/или сделать сагиттальный распил позвоночника и таза. Для рассмотрения глубоких мышц поверхностные можно разрезать поперёк в средней части и отогнуть половинки. Готовый мышечный препарат хранится в формалине (10 %), спирте (45 %) или в специальной смеси – бальзаме различной рецептуры практически неограниченное время.

Глава 6. Мускулатура первичноводных хордовых

6.1 Ланцетник (подтип ACRANIA – Бесчерепные, класс Cephalochordata – Головохордовые)

Соматическая мускулатура ланцетника образована 50 – 80 мышечными сегментами (миомерами). Миомеры имеют форму горизонтально ориентированных конусов с краниально направленной вершиной. Таким образом, вершина каждого миомера входит в выемку впередилежащего мышечного сегмента. Правый и левый мышечные пласты несимметричны: миомеры одной стороны смещены на половину сегмента по отношению к миомерам другой стороны (миосепты располагаются напротив середины миомера противоположной стороны).

Висцеральная мускулатура ланцетника, кроме гладкой мускулатуры кишечной трубки и сосудов, представлена поперечнополосатой поперечной мышцей (musculus transversus), охватывающей снизу околожаберную (атриальную) полость.

6.2 Круглоротые (подтип VERTEBRATA – Позвоночные, класс Cyclostomata – Круглоротые)

Соматическая мускулатура составляет основную массу тела миног и

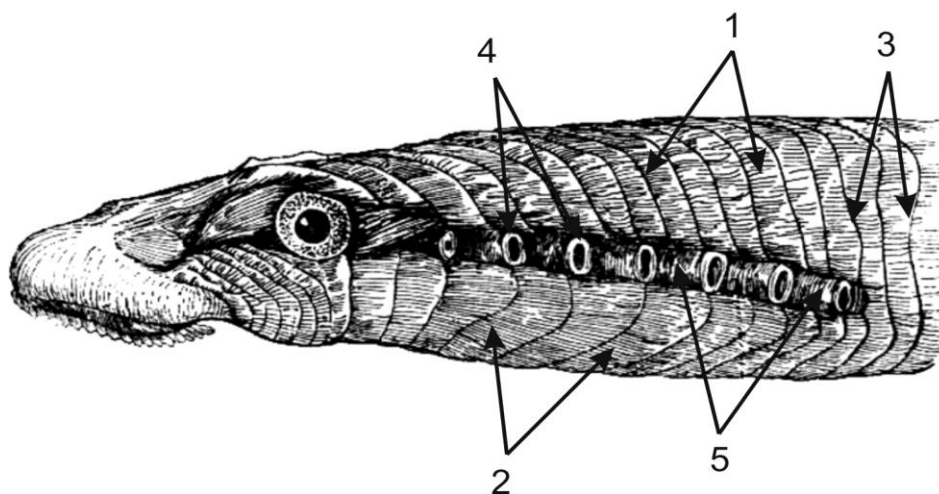


Рис. 66. Мускулатура головы миноги

1 – дорсальные миомеры; 2 – вентральные миомеры; 3 – миосепты; 4 – отверстия жаберных мешков; 5 – мышцы – сжиматели жаберных мешков.

миксин (рис. 66, 67). Она состоит из миомеров, разделенных миосептами. Каждая миосепта образует ломаную линию в виде лежащей на боку латинской буквы W; средний угол расположен примерно посередине тела и вершиной направлен вперед. (На поверхности тела изгиб миосепты меньше,

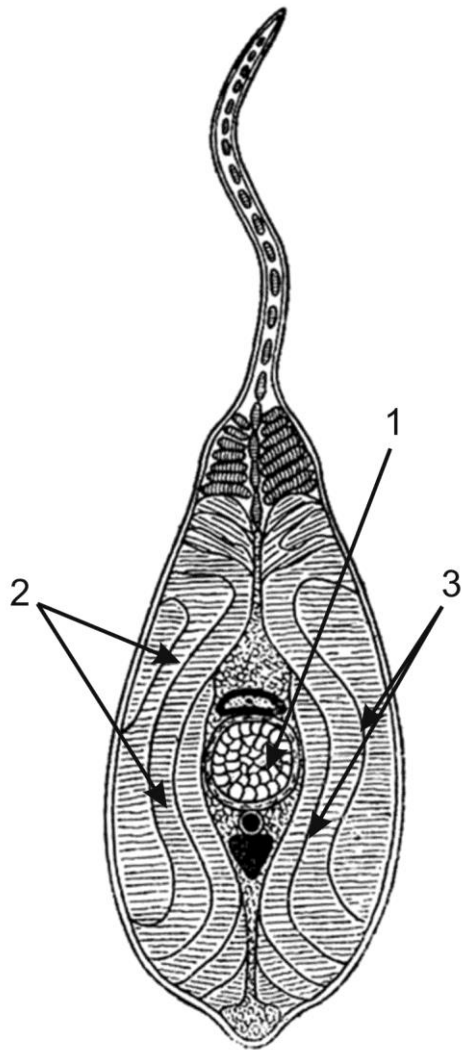


Рис. 67. Поперечный срез через хвост миноги

1 – хорда; 2 – миомеры; 3 – миосепты.

чем у ланцетника.) Дорсальный и вентральный края миомера загибаются вперед, миомеры как бы вставляются друг в друга. На поперечном срезе, таким образом, видны мышечные пластинки, лежащие в несколько слоёв. В миомерах волокна идут вдоль тела.

Соматическая мускулатура круглоротых в области жаберных отверстий (и только там) уже разделена на дорсальную и вентральную. В головном отделе на один вентральный миомер приходится два дорсальных. Выделяются мышцы (соматические по происхождению), управляющие движением хрящей ротовой воронки. Подвижность глаза обеспечивают шесть глазных мышц.

Висцеральная мускулатура

(рис. 60) представлена мышцами жаберного аппарата, в первую очередь – сжимателями жаберного мешка (m. constrictor). Вся висцеральная мускулатура прикрыта вентральными миомерами, между которыми видны отверстия жаберных мешков.

6.3 Хрящевые рыбы (класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы)

Соматическая мускулатура. У хрящевых рыб впервые появляется горизонтальная септа, делящая миомеры на дорсальные и вентральные (рис. 68). Септа выражена довольно слабо, но идёт вдоль всего тела. Дорсальные миомеры формируют эпаксиальную («надосевую»), а вентральные – гипаксиальную («подосевую») мускулатуру. И дорсальные и вентральные миомеры имеют форму буквы “V”, острием направленной назад. В каждом миомере мышечные волокна расположены продольно, поочерёдное сокращение миомеров создаёт волнообразные изгибы всего тела.

На брюшной стороне туловища обособляются зачатки, позднее формирующие наружную косую брюшную (m. obliquus externus abdominis) и прямую брюшную (m. rectus abdominis) мышцы.

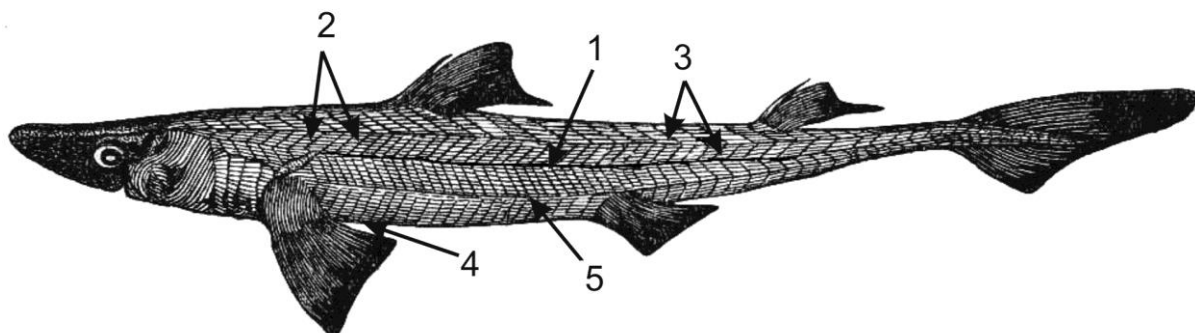


Рис. 68. Мускулатура акулы

1 – горизонтальная септа; 2 – миомеры; 3 – миосепты; 4 – прямая брюшная мышца; 5 – наружная косая мышца живота.

На голове дорсальные миомеры формируют затылочную мускулатуру, вентральные – поджаберную (гипобранхиальную) мускулатуру и глазные мышцы. Поджаберная (гипобранхиальная) позднее в филогенезе становится подъязычной (и собственно язычной) мускулатурой. У хрящевых рыб её пучки, пока ещё сегментированные, идут от плечевого пояса вперёд, заканчиваясь на жаберных дугах (рис. 68).

Мускулатура парных плавников хрящевых рыб представлена поднимателями плавника (m.m.levatores), которые расположены дорсально, и опускателями плавника (m.m.depressores), занимающими вентральное

положение. Мышцы начинаются на поясах конечностей, а заканчиваются на мясистой части лопасти плавника.

Висцеральная мускулатура (рис. 69). У хрящевых рыб, особенно примитивных, ещё хорошо развит поверхностный сжиматель висцерального аппарата (сжиматель глотки, m.constrictor).

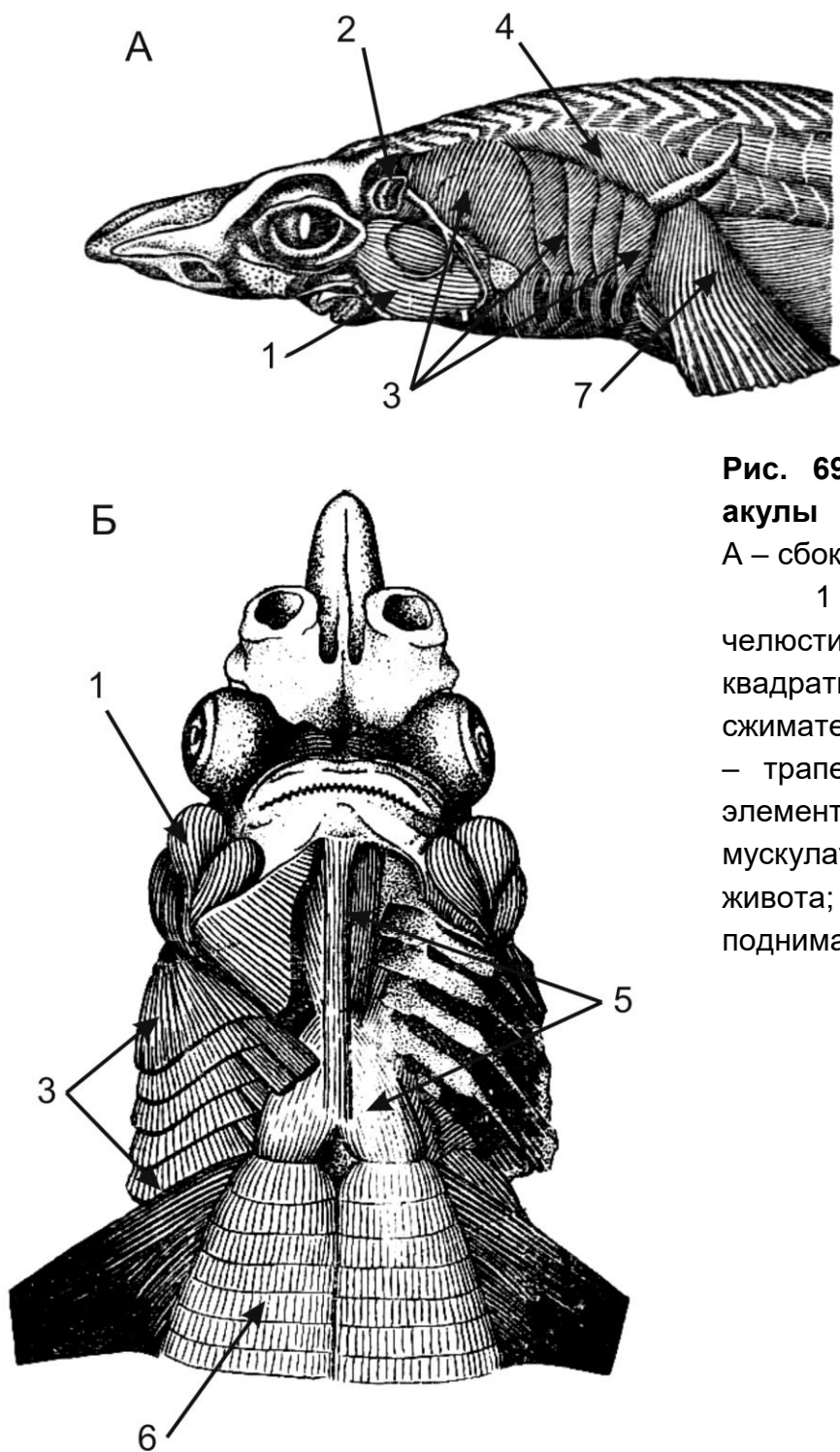


Рис. 69. Мускулатура головы акулы

А – сбоку, Б – снизу.

1 – аддуктор нижней челюсти; 2 – подниматель нёбно-квадратного хряща; 3 – элементы сжимателя жаберного аппарата; 4 – трапециевидная мышца; 5 – элементы поджаберной мускулатуры; 6 – прямая мышца живота; 7 – мышца – подниматель плавника.

Из его передней части выделяются подниматель нёбно-квадратного хряща (m. levator palato-quadrati) и мышца, приводящая нижнюю челюсть (m. adductor mandibulae).

Позади жаберного аппарата дорсальная часть сжимателя прикрепляется к костям плечевого пояса – формируется так называемая трапецевидная мышца (m. trapezius). Кроме того, в средней части сжимателя выделяются пучки волокон, связанные с отдельными жаберными дугами.

6.4 Костистые рыбы (класс Osteichthyes - Костные рыбы, надотряд Teleostei – костистые)

Хорошо развитая горизонтальная септа делит **соматическую мускулатуру** на эпаксиальную и гипаксиальную. Миомеры костистых рыб имеют сложную форму: на поверхности они имеют вид зигзагов, а в объёме представляют собой набор конусов, направленных поочерёдно (сверху вниз) то назад, то вперёд. Миомеры «вложены» друг в друга и на поперечном срезе

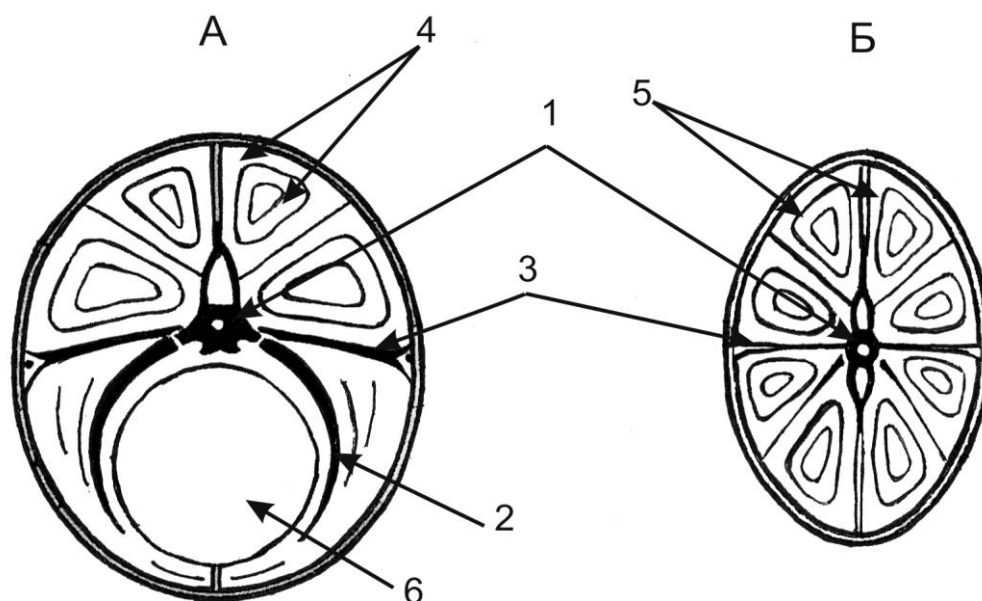


Рис. 70. Схема поперечного разреза через туловище (А) и хвост (Б) костистой рыбы

1 – тело позвонка; 2 – нижнее ребро; 3 – верхнее ребро и горизонтальная септа; 4 – миомеры; 5 – миосепты; 6 – кишечная трубка.

приобретают вид концентрических колец (рис. 70).

В эпаксиальной мускулатуре области затылка, особенно у хищных рыб, из материала нескольких миомеров выделяется продольно расположенная длиннейшая мышца спина (m.longissimus dorsi).

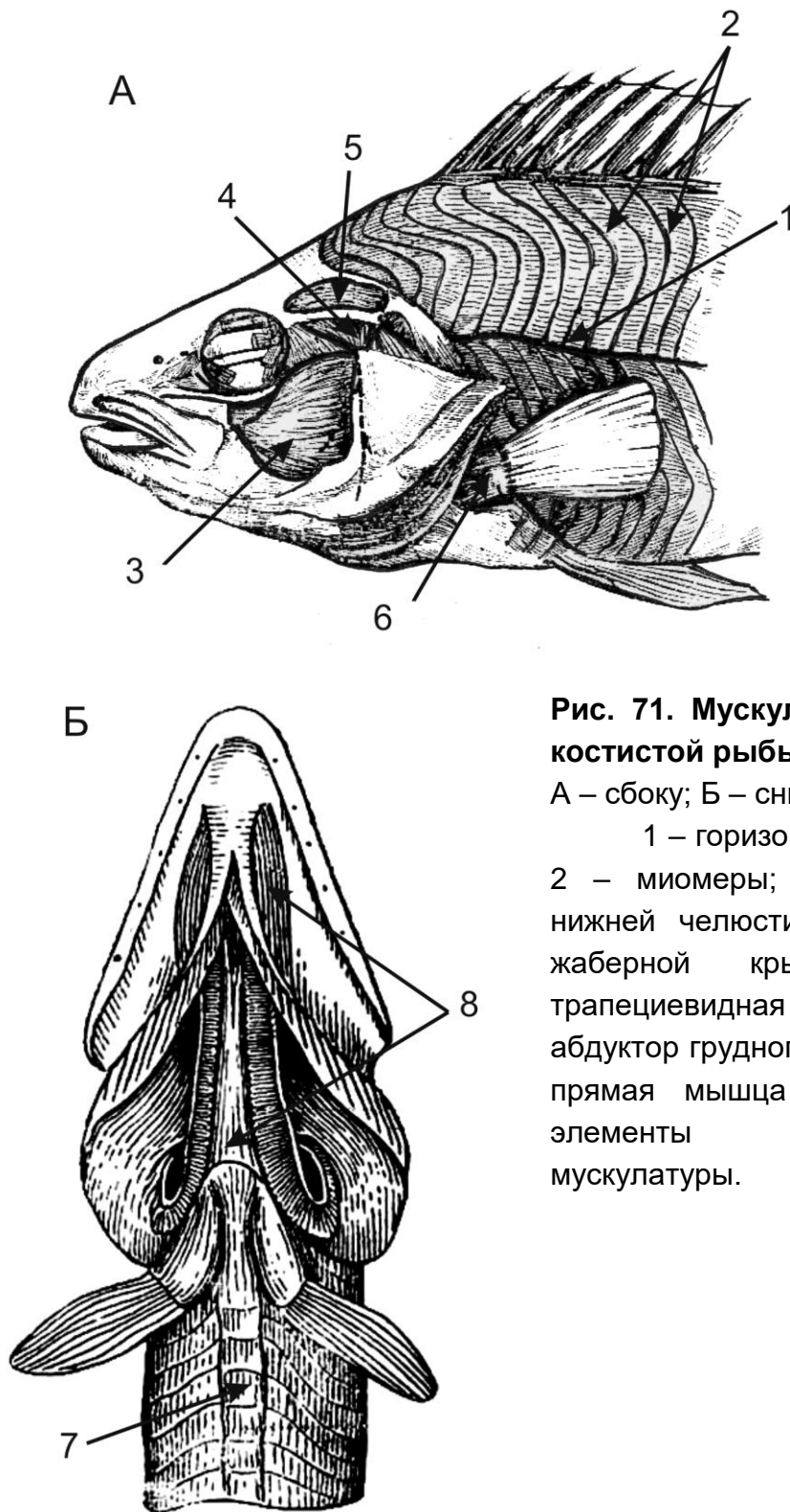


Рис. 71. Мускулатура головы костистой рыбы

А – сбоку; Б – снизу.

1 – горизонтальная септа; 2 – миомеры; 3 – аддуктор нижней челюсти; 4 – мышцы жаберной крышки; 5 – трапециевидная мышца; 6 – абдуктор грудного плавника; 7 – прямая мышца живота; 8 – элементы поджаберной мускулатуры.

Гипаксиальная мускулатура стенок полости тела начинает расслаиваться в парасагиттальной плоскости, причём сегментация в слоях имеет тенденцию к ослаблению, а волокна приобретают различное направление. Так образуются наружная косая мышца живота (m. obliquus externus abdominis) с каудовентральным направлением волокон и внутренняя косая мышца живота (m. obliquus internus abdominis), в которой волокна направлены краниовентрально. Наиболее вентрально располагается прямая мышца живота (m. rectus abdominis) с хорошо заметной сегментацией, её волокна лежат вдоль туловища (рис. 65).

У многих костистых рыб на уровне горизонтальной септы вдоль тела поверхностно располагается красная мускулатура (m. lateralis superficialis). С позвоночником она соединяется горизонтальной септой. Степень развития красной мускулатуры связана с подвижностью рыб.

Поджаберная (гипобранхиальная) мускулатура представлена несколькими мышцами, тянущимися от различных частей плечевого пояса к нижним элементам жаберных дуг, гиоиду и от гиоида к челюстной дуге.

Мускулатура непарных плавников состоит из отдельных пучков, подходящих к каждому лучу: спереди от луча располагаются подниматели (m.m.erectores), а к его каудальной поверхности прикрепляется опускатель (m.m.depressores). Мускулатура парных плавников включает поверхностные и глубокие отводящие мышцы (m.m.abductores), расположенные латерально на основании плавника, и поверхностные и глубокие приводящие мышцы (m.adductor), лежащие медиально (рис. 71). К первому лучу грудного плавника от плечевого пояса идёт мышца, расправляющая плавник (m.arrector).

Движения глаза костистых рыб обеспечивают шесть глазных мышц.

Висцеральная мускулатура костистых рыб принципиально сходна с таковой у хрящевых рыб, но более дифференцирована (рис. 71). Кроме мышц, уже имевшихся у хрящевых рыб, появляются аддуктор подвеска (m.adductor hyomandibulae) и мышца жаберной крышки (m.opercularis),

делящаяся на несколько частей. Трапецевидная мышца (m.trapezius) связывает плечевой пояс с затылочным отделом черепа.

Глава 7. Общая характеристика мускулатуры

наземных позвоночных

Соматическая мускулатура

Осевая мускулатура. У хвостатых амфибий осевая мускулатура состоит из ряда относительно независимых миомеров, разделённых горизонтальной септой на дорсальную и вентральную порции. У бесхвостых впервые действительно теряется сегментация мускулатуры: миомеры срастаются с исчезновением миосепт.

У амниот полностью исчезает горизонтальная септа. Начиная с рептилий, масса спинной мускулатуры делится на пласты, лежащие на разной глубине. Наиболее глубокая масса сохраняет метамерность, отдельные мышечные пучки связывают между собой части соседних позвонков (остистые, поперечные, поперечноостистые мышцы). Пучки, расположенные более поверхностно, утрачивают метамерность и сливаются с образованием более крупных мышц. Так образуются многораздельная, подвздошнорёберная мышцы, комплекс длинейших мышц, мышцы хвоста. В целом, сильно дифференцированная осевая мускулатура амниот даёт возможность большого разнообразия движений, но имеет намного меньшую относительную массу и значение для локомоции, чем осевая мускулатура первичноводных хордовых (кроме амниот, вторично вернувшихся в воду).

У наземных позвоночных продолжается расслоение брюшной мускулатуры. Как и у рыб, по средней линии брюха обособляется мускульный пласт, сохраняющий продольное расположение волокон – прямая мышца живота. В боковых частях брюшной стенки направление мышечных волокон в зависимости от глубины залегания меняется: в поверхностном слое волокна направлены каудовентрально, в среднем – каудодорсально, а в глубоком – поперечно. У низших амфибий слои

брюшной мускулатуры ещё тесно связаны друг с другом и дифференцировка выражается лишь в направлении волокон, но у более высокостоящих форм наступает полное обособление слоёв друг от друга с образованием наружной косой мышцы живота, внутренней косой мышцы живота и поперечной мышцы живота. Следы сегментации сохраняются только в прямой мышце живота (они есть и у млекопитающих).

С развитием рёбер брюшные мышцы в грудной области делятся на участки, лежащие между рёбрами и связанные с ними. Таково происхождение наружных и внутренних межрёберных мышц, лестничной мышцы, дорсальных зубчатых мышц (вдыхателя и выдыхателя) и квадратной поясничной.

Мускулатура конечностей. Мускулатура конечностей наземных позвоночных (как и первичноводных) формируется из мускульных почек (выростов сомитов). Сначала образуются сплошные мышечные пласты на дорсальной (тыльной) и вентральной (ладонной) поверхностях зачатков конечностей. Дорсальный пласт гомологичен леваторам и абдукторам плавников рыб, вентральный – депрессорам и аддукторам. Затем в пределах этих пластов происходит дифференцировка первичной мускулатуры конечностей. Так как плечевой пояс наземных позвоночных непосредственно не связан с позвоночником, из осевой мускулатуры выделяется группа мышц – вторичная мускулатура плечевого пояса. (Здесь же лежит и висцеральная по происхождению трапециевидная мышца.)

Подъязычная (бывшая поджаберная) мускулатура наземных позвоночных является, фактически, продолжением в краниальном направлении прямой мышцы живота. Она распадается на задний участок, идущий от плечевого пояса и грудины до подъязычного аппарата, и передний участок, идущий от подъязычного аппарата до подбородка. От последнего обособляется и собственная мускулатура языка.

Глазная мускулатура наземных позвоночных (как и первичноводных) включает четыре прямые и две косые мышцы глаза, кроме того, появляется

(отщепляется от одной из прямых мышц) мышца, вытягивающая глазное яблоко.

Висцеральная мускулатура

В связи с аутоотильным прикреплением челюстного аппарата мышца – подниматель нёбно-квадратного хряща у наземных позвоночных редуцируется. Аддуктор нижней челюсти разделяется: у амфибий это разделение выражено ещё довольно слабо, а у рептилий и птиц из аддуктора выделяются две части – наружный аддуктор и расположенная на медиальной поверхности нижней челюсти крыловидная мышца. У млекопитающих наружный аддуктор, в свою очередь, делится на большую жевательную мышцу и височную мышцу. По функции все эти мышцы остаются аддукторами нижней челюсти.

На месте мышц жаберной крышки образуется мышца – опускатель нижней челюсти. Она прикрепляется к заднему краю челюсти, то есть каудальнее челюстного сустава, и дорсально – к мозговому черепу и спинной фасции. У млекопитающих опускатель нижней челюсти входит в состав двубрюшной мышцы.

Задняя часть сжимателя жаберного аппарата превращается в крупную мышцу, охватывающую шею снизу и с боков, – сжиматель шеи. У млекопитающих он формирует подкожный мышечный слой на шее и подкожную лицевую (мимическую) мускулатуру. От более глубоких слоёв сжимателя происходят мышцы рта, от более поверхностных – ушные и окружающие глазницу.

Мышцы жаберного аппарата входят в состав подъязычных мышц, мускулатуры глотки и гортани.

Трапецевидная мышца становится исключительно мышцей плечевого пояса. Её передняя часть дорастает, с одной стороны, до черепа, а с другой, кроме лопатки, ещё и до ключицы и грудины. Эта часть, обособляясь, получает название грудино-ключично-сосцевидной мышцы.

7.1 Амфибии

Осевая мускулатура *хвостатых амфибий* образована миомерами простой формы, горизонтальная септа выражена слабее, чем у рыб. Мускулатура грудной конечности вполне соответствует примитивной для тетрапод схеме (в наиболее близком к исходному виде представленной у ящериц). Дорсальные мышцы плечевого пояса развиты относительно слабо, они обеспечивают перенос конечности в безопорную фазу движения. Вентральные мышцы плечевого пояса значительно мощнее, они, работая против силы тяжести, удерживают тело животного в подвешенном состоянии (приводя конечность) и отвечают за продвижение тела вперед относительно точки опоры. Единственная дорсальная мышца плеча – трёхглавая мышца – разгибая локтевой сустав, способствует удержанию тела. Мускулатура предплечья и кисти образует два «веера»: дорсальный представлен разгибателями запястного сустава и пальцев, вентральный – сгибателями.

Мускулатура тазовой конечности в большой степени соответствует той же схеме, что и мускулатура грудной.

Дорсальная мышца туловища у *бесхвостых амфибий* разделена на два пласта: медиальный и латеральный. Хвостовая мускулатура редуцирована вместе с хвостом, сохранившаяся подвздошно-копчиковая мышца контролирует подвижность длинной подвздошной кости в крестцовом сочленении, позволяя использовать её в качестве дополнительного звена толчковой тазовой конечности. Мускулатура плечевого пояса и грудной конечности бесхвостых амфибий, построенная по той же схеме, что у хвостатых, в то же время оказывается значительно более мощной, выполняя функцию амортизации при приземлении. Мускулатура тазовой конечности приспособлена к прыжкам, в связи с чем мышцы-сгибатели редуцированы, а разгибатели значительно усилены.

Мускулатура **амфибий** (класс Amphibia – Земноводные) будет рассматриваться на примере лягушки (рис. 72).

Мускулатура головы, челюстного и подъязычного аппаратов.

Аддуктор нижней челюсти (m. adductor mandibulae) – начинается от скулового отростка чешуйчатой кости и оканчивается апоневрозом на латеральной поверхности задней части нижней челюсти. Поднимает нижнюю челюсть и натягивает барабанную перепонку.

Опускатель нижней челюсти (m. depressor mandibulae) имеет вид широкого веера. Его волокна начинаются от спинной фасции над надлопаточным хрящом и от чешуйчатой кости и сходятся к заднему концу нижней челюсти. Опускает нижнюю челюсть и натягивает барабанную перепонку.

Подчелюстная мышца (m. submaxillaris) представляет собой широкую тонкую мышечную пластинку, лежащую между медиальными поверхностями нижней челюсти. Волокна идут поперёк и сходятся по средней линии сухожильным швом. Мышца укрепляет подъязычный аппарат и поднимает дно ротовой полости, участвуя в дыхании.

Эпаксиальная мускулатура (дорсальная мускулатура позвоночного столба) тянется довольно широкой полосой вдоль всего позвоночника – от затылка до конца уростиля.

Длиннейшая мышца спины (m. longissimus dorsi) – лежит вдоль средней линии спины по бокам от остистых отростков позвонков и разделена сухожильными прослойками на отдельные сегменты. Начинается от боковой поверхности передней половины уростиля, заканчивается на пяти передних позвонках и боковых затылочных костях. Эта мышца распрямляет туловище и поднимает голову. При одностороннем действии сгибает позвоночник вбок.

Крестцово-копчиковая мышца (m. sacro-coccygeus) – лишена сегментации, соединяет поперечный отросток крестцового позвонка с боковой поверхностью передней части уростиля. Функция – обеспечивает фиксацию и подъем копчика.

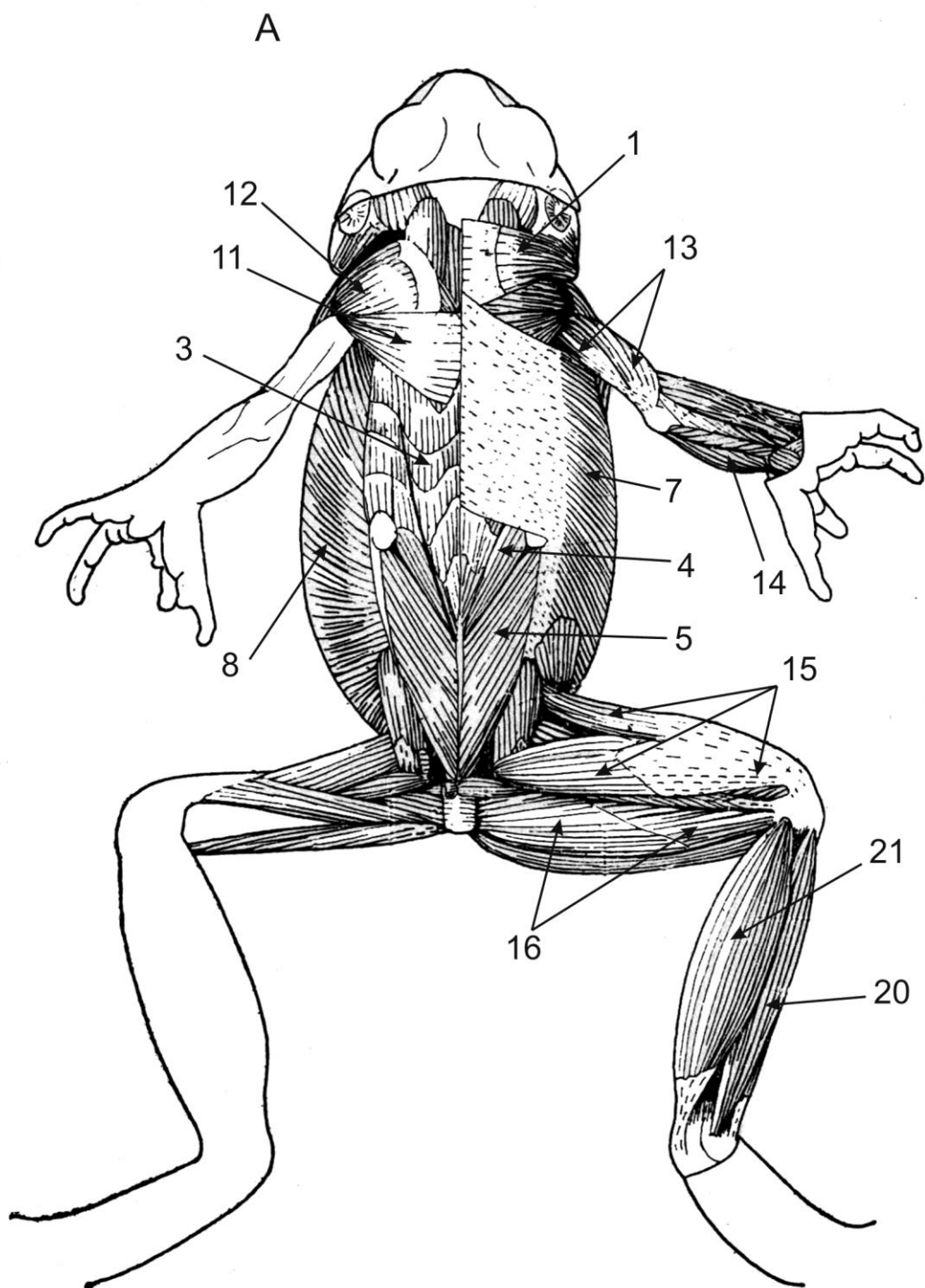
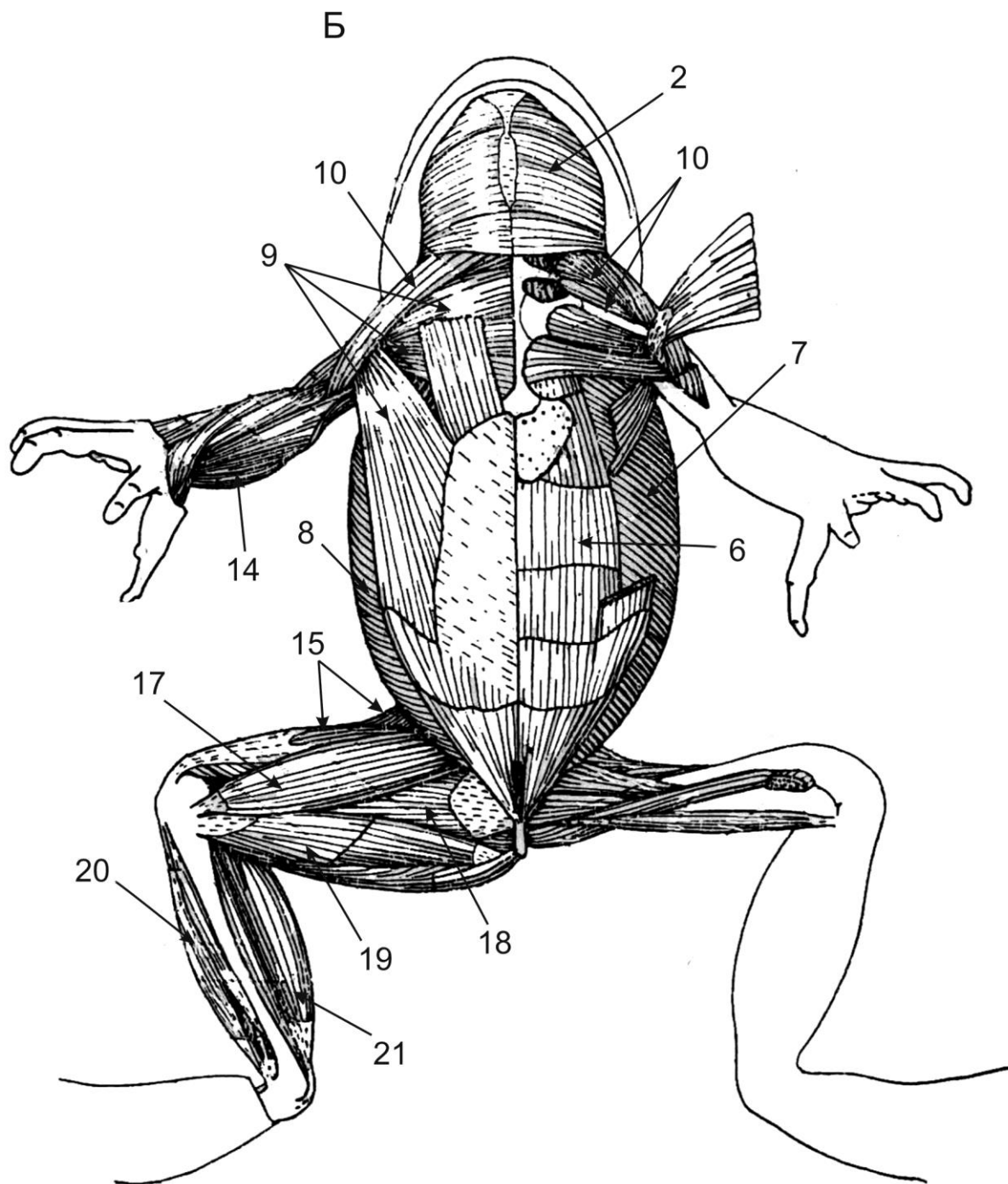


Рис. 72. Мускулатура лягушки

А – сверху, Б – снизу.

1 - опускатель нижней челюсти; 2 - подчелюстная мышца; 3 - длиннейшая мышца спины; 4 - крестцово-копчиковая мышца; 5 - подвздошно-копчиковая мышца; 6 - прямая мышца живота; 7 - наружная косая мышца живота; 8 - внутренняя косая мышца живота; 9 - грудная мышца; 10 - дельтовидная мышца;



11 - широчайшая мышца спины; 12 - дорсальная лопаточная мышца; 13 - трёхглавая мышца плеча; 14 - длинная ладонная мышца; 15 - трёхглавая мышца бедра; 16 - полуперепончатая мышца; 17 - портняжная мышца; 18 - большая приводящая мышца; 19 - большая тонкая мышца; 20 - длинная передняя большеберцовая мышца; 21 - икроножная мышца.

Подвздошно-копчиковая мышца (m. ilio-coccygeus) также не сегментированная, занимает почти всё пространство между подвздошными костями. Её волокна начинаются от медиальной поверхности подвздошной кости, идут каудомедиально и заканчиваются на боковой поверхности уростилия. Эта мышца дополняет фиксацию мощных задних конечностей относительно позвоночника, она поднимает таз вслед за уростилем, содействуя прыжку.

Гипаксиальная (вентральная) **мускулатура** очень проста и состоит всего из трех мышц.

Прямая мышца живота (m. rectus abdominis) – продольная вентральная мышца, идущая по средней линии брюха, частично покрыта прозрачной брюшной фасцией. Она разделена поперечными сухожильными прослойками на четыре сегмента. Краниально мышца прикрепляется к хрящу грудины, каудально – заканчивается на вентральном краю лонного хряща мощным сухожилием. Прямая мышца живота является фиксатором плечевого пояса и передних конечностей и сгибателем туловища, а также поддерживает органы брюшной полости.

Наружная косая мышца живота (m. obliquus externus abdominis) покрывает боковые стенки туловища, прикрепляясь дорсально к спинной фасции, а вентрально – к брюшной фасции (одевающей прямую мышцу живота). Волокна этой мышцы идут каудовентрально. В передней и задней частях брюшной стенки из-под неё видны участки более глубокой мышцы. Функция - сужает брюшную полость, поддерживает внутренности.

Внутренняя косая мышца живота (m. obliquus internus abdominis) лежит глубже предыдущей. Прикрепляется к тем же фасциям, а кроме того – к подвздошной кости, отростку 4-го позвонка и фасции, покрывающей внутреннюю поверхность прямой мышцы живота. Волокна ее идут косо вниз и вперед (краниовентрально). Внутренняя косая мышца живота по протяженности спереди назад больше, чем наружная, направления их волокон в передней части брюшной стенки пересекаются под значительным

углом, а сзади почти совпадают. Функция - сужает брюшную полость, поддерживает внутренности и участвует в выдохе.

Мускулатура плечевого пояса и свободной грудной конечности.

Грудная мышца (m. pectoralis) образует большую часть мышечного веера, сходящегося от передней части брюшной стенки к основанию передней конечности. Её порции начинаются от брюшной фасции, грудины и надкостничного хряща, а оканчиваются на вентромедиальной поверхности проксимального эпифиза плечевой кости. Грудная мышца – сильный аддуктор конечности, тянет плечо назад и пронирует его.

Дельтовидная мышца (m. deltoideus) относится к дорсальной группе мышц, на вентральной поверхности у лягушки видна только её предгрудинная порция, примыкающая спереди к грудной мышце. Идет от предгрудинника, лопатки и ключицы до медиальной поверхности дистальной части плечевой кости. Дельтовидная мышца отводит, поднимает и супинирует плечо.

Широчайшая мышца спины (m. latissimus dorsi) плоская и не очень широкая, частично прикрыта наружной кривой брюшной мышцей. Начинается от спинной фасции, её волокна, сходясь, идут вперед. Мышца прикрывает задний угол лопатки и оканчивается сухожилием (вместе с сухожилием дорсальной лопаточной мышцы) на вентральной поверхности плечевой кости. Широчайшая мышца спины поднимает и супинирует плечо.

Дорсальная лопаточная мышца (m. dorsalis scapulae) в значительной степени прикрыта предыдущей мышцей, а также опускателем нижней челюсти. Начинаясь от надлопаточного хряща, эта мышца совпадает с ним по форме; оканчивается она на плечевой кости общим сухожилием с широчайшей мышцей спины. Обе эти мышцы разгибают и пронируют плечо.

Трехглавая мышца плеча (m. triceps brachii) располагается на его дорсальной поверхности. Центральная, самая длинная головка – лопаточная – начинается от лопатки. По бокам от нее лежат латеральная и медиальная

головки, начинающиеся от проксимального конца плечевой кости. Все головки сходятся в общее широкое сухожилие, огибающее сзади локтевой сустав и заканчивающееся на задней стороне предплечья. Данная мышца является мощным разгибателем локтевого сустава. Иногда четвертой головкой трёхглавой мышцы считают локтевую мышцу, которая начинается от дистального эпифиза плеча и заканчивается вместе с трицепсом.

Функцию сгибания конечности в локтевом суставе выполняет коракоидно-лучевая мышца (m. coracoradialis), длинное сухожилие которой прикрепляется к предплечью.

Длинная ладонная мышца (m. palmaris longus) – довольно широкая лентообразная мышца, лежащая на сгибательной (ладонной) поверхности предплечья. Начинаясь от медиального надмыщелка плечевой кости, она кончается на ладони длинным апоневрозом, продолжающимся тремя сухожилиями, которые прикрепляются к концевым фалангам II, III и IV пальцев. Это мощный сгибатель запястья и общий сгибатель пальцев.

Мускулатура задней конечности.

Трёхглавая мышца бедра (m. triceps femoris) – крупная мышца, формирующая переднюю и, частично, боковые поверхности бедра. Передняя головка (внутренняя широкая мышца или голенная мышца) начинается от передней поверхности проксимального эпифиза бедренной кости. Средняя головка (напрягатель широкой фасции бедра или передняя прямая мышца бедра) начинается от середины нижней поверхности подвздошной кости, затем переходит в фасцию, соединяющуюся с сухожилием передней головки. Задняя головка (наружная широкая или большая ягодичная мышца) отходит от заднего конца подвздошной кости над тазобедренным суставом, мышечные пучки заканчиваются на широкой фасции бедра. Объединённое сухожилие трёх головок закрепляется на передней поверхности проксимального эпифиза голени. Трёхглавая мышца бедра является мощным разгибателем коленного сустава и сгибателем тазобедренного.

Полуперепончатая мышца (m. semimembranosus) довольно широкая. Начинаясь от верхнебокового края седалищной кости и оканчиваясь на проксимальном конце голени, она лежит на каудомедиальной поверхности бедра. Сгибает коленный сустав и приводит бедро.

Портняжная мышца (m. sartorius) имеет форму длинной ленты. Тянется от края лонного хряща и соседнего с ним края подвздошной кости к медиальному краю проксимального конца голени; при сокращении разгибает колено и приводит бедро.

Большая приводящая мышца (m. adductor magnus) – начинается тремя головками на вентральном крае лонного хряща, седалищной кости и на сухожилии полусухожильной мышцы. Идет к медиальной поверхности дистальной части бедренной кости и при сокращении мощно приводит бедро.

Большая тонкая (стройная, нежная) мышца (m. gracilis major) – лежит вдоль каудомедиальной поверхности бедра. Начинается от заднего края седалищной кости, прикрепляется к голени сразу позади портняжной мышцы. Это сгибатель коленного сустава и аддуктор бедра.

Длинная передняя большеберцовая мышца (m. tibialis anterior longus) – занимает центральное положение на передней поверхности голени. Она начинается от передней стороны дистального конца бедра тонким сухожилием, по обе стороны которого мышечные волокна крепятся перообразно, заканчиваясь на двух сухожилиях, прикрепляющихся спереди к заплюсневым малоберцовой (таранной) и большеберцовой (пяточной) костям. При сокращении эта мышца вызывает разгибание коленного сустава и сгибание заплюсны.

Икроножная мышца (m. gastrocnemius), иначе называемая длинной подошвенной – самая сильная мышца тазовой конечности. Начинается от подколенной связки, а оканчивается ахилловым (пяточным) сухожилием, которое продолжается в подошвенный апоневроз, распадающийся дистально на сухожилия, идущие к концевым фалангам пальцев. При сокращении

мощно разгибает запястье, а также фиксирует пальцы, предотвращая их отгибание под влиянием усилия толчка.

7.2 Рептилии

В классе рептилий имеются весьма значительные межотрядные различия по строению мускулатуры. Общими для мускулатуры *всех* рептилий являются лишь характеристики, общие для мускулатуры амниот в целом.

Горизонтальная септа редуцирована. Поперечная сегментация в эпаксиальной мускулатуре становится менее заметной, по сравнению с исходным состоянием. Одновременно появляется дифференцировка надосевой мускулатуры на три продольных мышечных пласта с разной глубиной залегания. Гипаксиальные мышцы, как и у амфибий, лежат в три слоя.

Мышцы конечностей не несут следов сильной специализации (как, например, у бесхвостых амфибий) или вторичного упрощения (как у хвостатых амфибий). От трапециевидной мышцы отделяется *сосцевидно-надгрудинная*, соединяющая череп с надгрудинником. Аддуктор нижней челюсти разделён на *наружный аддуктор* с ростровентральным направлением волокон, идущий к латеральной поверхности нижней челюсти и *крыловидную мышцу* с противоположным направлением волокон, прикрепляющуюся на челюсти медиально. Первая мышца развивает наибольшее усилие при сомкнутых челюстях, вторая – при широко раскрытых.

Из мышц подъязычной дуги новоприобретением является *сжиматель шеи*. В различных отрядах рептилий наблюдаются значительные изменения мускулатуры. У черепах редуцированы эпаксиальные мышцы, а брюшные мышцы приобретают новые функции: наружная косая брюшная мышца оказывает содействие не выдоху, а вдоху; основная функция прямой мышцы

живота черепах – прикрепление таза к пластрону и лишь функции поперечной брюшной мышцы остаются обычными.

У чешуйчатых рептилий (кроме хамелеонов) в связи с высокой кинетичностью черепа развиты мышцы, приводящие в движение квадратную кость.

У змей редуцированы мышцы конечностей, а осевые мышцы и, особенно, подкожные брюшные, сильно дифференцированы. Мышцы челюстного аппарата правой и левой сторон могут работать независимо. У змей, а также варанов и гекконов, имеются собственные мышцы языка.

У крокодилов главным аддуктором нижней челюсти является крыловидная мышца. Мышцы конечностей (и особенности строения суставов) обеспечивают передвижение как на сегментально расставленных конечностях, так и на подведённых по туловищу.

Наименее специализирована мускулатура у гаттерии.

7.3 Птицы

У птиц осевые мышцы хорошо дифференцированы в шейном и хвостовом отделах и редуцированы в туловищном из-за его малой подвижности. Мышцы брюшной стенки развиты слабо и их волокна не перекрывают всю её площадь, так как изменение объёма полости тела достигается изменением положения увеличенной грудины.

Трапецевидная мышца из-за большой длины и подвижности шеи утратила связь с плечевым поясом и получила название *капюшонной мышцы*.

Грудная мышца, опускающая плечо, очень велика у летающих птиц. Грудная мышца прикрывает собой *надкоракоидную мышцу*, сухожилие которой перекинута через коракоид (проходит сквозь трёхкостный канал) и прикрепляется на плече не снизу, а сверху, вызывая взмах крыла вверх. Надкоракоидная мышца весьма велика у всех птиц, кроме бескилевых.

Грудная, дельтовидная и двуглавая мышцы имеют пропатагиальные порции, натягивающие переднюю крыловую перепонку. Количество мышц

пальцев грудной конечности уменьшено в связи с редукцией пальцев и числа фаланг в них, а также со снижением подвижности пальцев.

В связи с парасагиттальным положением тазовых конечностей самыми сильными мышцами здесь являются экстензоры тазобедренного сустава (ретракторы бедра). Их совместное действие предотвращает ротацию бедра при толчке. Мышцы пальцев тазовых конечностей древесных птиц отражают специализацию к схватыванию. В связи с кинетизмом черепа хорошо развиты мышцы квадратной кости. Голосовые мышцы нижней гортани являются производными грудинно-подъязычной мышцы.

Мускулатура **птиц** (Класс Aves – Птицы) будет рассматриваться на примере курицы и японского перепела.

Мускулатура головы.

Наружный аддуктор нижней челюсти (m. adductor mandibulae externus) виден на боковой стороне головы позади и вентральнее глаза и спереди от наружного слухового прохода (рис. 73). Начинается от височной поверхности черепа и квадратной кости и тянется к латеральной поверхности подклювья. Мышца поднимает нижнюю челюсть и способствует опусканию верхней.

Опускатель нижней челюсти (m. depressor mandibulae) лежит позади слухового прохода. Идёт от боковой поверхности затылка к заднему отростку нижней челюсти. При сокращении открывает клюв, опуская нижнюю челюсть. Одновременно может способствовать и задиранию надклювья.

Капюшонная мышца (m. cucullaris) тянется вдоль шеи от черепа назад, постепенно ослабляясь и теряясь в коже. Начинается от височной области черепа дорсальнее наружного аддуктора челюсти. Мышца гомологична трапецевидной мышце (m. trapezius capitis), утратившей связь с плечевым поясом вследствие значительной длины и подвижности шеи.

Мускулатура шеи.

Остистая мышца шеи (*m. spinalis cervicis*) – краниальное продолжение остистой мышцы спины (рис. 73). Начинается от остистых отростков двух последних шейных и первого грудного позвонка. Представлена несколькими отдельными пучками, самый длинный из которых оканчивается на гребне эпистрофея, а остальные крепятся к дугам шейных позвонков. Мышца эффективно поднимает шею, дифференцированно разгибая разные ее участки.

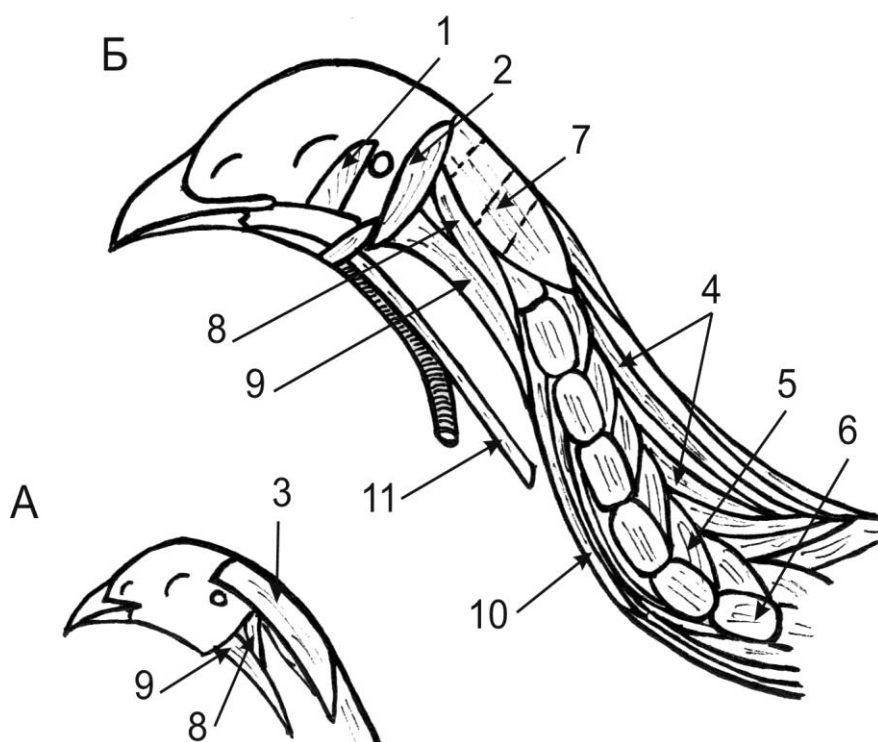


Рис. 73. Мускулатура головы и шеи птицы

А – капюшонная мышца сохранена, Б – капюшонная мышца снята.

1 - наружный аддуктор нижней челюсти; 2 - опускатель нижней челюсти; 3 - капюшонная мышца; 4 - остистая мышца шеи; 5 - восходящие мышцы шеи; 6 - межпоперечные мышцы; 7 - комплексная мышца; 8 - латеральная прямая мышца головы; 9 - вентральная прямая мышца головы; 10 - длинная мышца шеи; 11 - грудинно-подъязычная мышца.

Восходящие мышцы шеи (*m. ascendens*) образуют сложный комплекс, лежащий латеральнее остистой мышцы. Каждая восходящая мышца отходит

несколькими пучками от поперечных отростков позвонков, проходит в краниомедиальном направлении и оканчивается на суставных отростках впередилежащих позвонков – следующего, через один и даже через два. Мышцы проходят до третьего шейного позвонка. Каждый мышечный пучок разгибает занимаемый им участок шеи.

Межпоперечные мышцы (m. intertransversarius) занимают наиболее латеральное положение на шее. Они соединяют между собой поперечные отростки соседних позвонков шеи, начиная со второго и до грудных. Мышцы обслуживают боковые движения шеи. Комплексная мышца (m. complexus) разделена сухожильными промежутками на 4 сегмента. Начинаясь от поперечных отростков 4 и 5 шейных позвонков, она идет к верхней части затылка. При двустороннем сокращении поднимает голову, при одностороннем – вызывает боковой наклон головы.

Латеральная прямая мышца головы (m. rectus capitis lateralis) видна на переднем конце шеи вентральнее комплексной мышцы. Начинается на вентральной поверхности тел 2-5 позвонков, направляется вперед, наружу и вверх и крепится на боковой затылочной кости. Мышца наклоняет голову и сгибает передний отдел шеи вбок.

Вентральная прямая мышца головы (m. rectus capitis ventralis) занимает поверхность передней части шеи вентральнее латеральной прямой, начинаясь снизу на телах 1-5 позвонков и оканчиваясь на основной височной кости. Сгибает передний участок шеи и наклоняет голову.

Длинная мышца шеи (длинная вентральная мышца шеи) (m. longus colli) представляет комплекс из нескольких порций, заключенных в общий перепончатый чехол. Каждая порция образована четырьмя или пятью мышечными пучками, которые начинаются на разных позвонках и сходятся в одно конечное сухожилие через 4-5 позвонков. Начало мышцы лежит на вентральных отростках 10-15 позвонков, а конечные сухожилия доходят до 3 позвонка. При сокращении мышца выбрасывает голову вперед, распрямляя шею, и одновременно способствует ее опусканию.

Грудинно-подъязычная мышца (m. sternohyoideus) тянется двумя лентами, тесно прилегающими к коже, от ключицы и фасции грудной мышцы вперед. Заканчивается на подъязычной кости и соединительнотканной оболочке слюнной железы. При сокращении оттягивает подъязычный аппарат и способствует опорожнению слюнной железы

Мускулатура туловища

Остистая мышца спины (длиннейшая мышца спины) (m. spinalis thoracis, рис.64) налегает сверху на грудные позвонки. Контролирует слабую подвижность этого отдела позвоночника.

Вдох у птицы обеспечивают слабо дифференцированные, но выгодно расположенные мышцы.

Наружные межреберные мышцы (m.m. intercostales externi) занимают промежутки между нижними частями соседних вертебральных ребер. Идут от заднего края ребра косо вниз к переднему краю соседнего ребра. Для прикрепления этих мышц также используются крючковидные отростки рёбер

Лестничная мышца (m. scalenus) у птиц развита относительно слабо. Является краниальным продолжением межреберных мышц, закрепляясь на двух последних шейных позвонках и втором ребре.

Выдох производится с помощью типично дифференцированных брюшных мышц.

Наружная косая мышца живота (m. obliquus abdominis externus) своей передней частью налегает на грудную клетку. Каудально мышца истончается, закрепляется пластинчатым сухожилием на подвздошной и передней части лонной кости, а медиально переходит в пластинчатое сухожилие, затягивающее центральную часть брюха. Направление волокон каудовентральное.

Прямая мышца живота (m. rectus abdominis) образует второй слой и латерально прикрыта предыдущей мышцей. Начинается от заднего края

грудины, тянется назад, пластинчатым сухожилием крепясь на лонной кости. Направление волокон продольное.

Внутренняя косая мышца живота (m. obliquus abdominis internus) располагается глубже, в латеральной части брюшной стенки. Заполняет угол между тазом и грудной клеткой, проходя от передней половины лонной кости к последнему ребру. Направление волокон краниоventральное.

Поперечная мышца живота (m. transversus abdominis) лежит в задней части брюшной стенки. Ее волокна начинаются от лонной кости на всем её протяжении, направлены вентромедиально и переходят в пластинчатое сухожилие, затягивающее центральную часть брюха.

Мускулатура хвоста.

Подниматель копчика, иначе подниматель хвоста (m. levator coccygis, s. caudae) занимает центральную часть дорсальной стороны хвоста (рис.76). Соединяет верхнюю поверхность сложного крестца и подвздошной кости со свободными хвостовыми позвонками и пигостилем.

Латеральная мышца хвоста (m. lateralis caudae) частично прикрыта предыдущей. Идет от заднего края сложного крестца и подвздошной кости к основаниям четырех медиальных рулевых перьев. Поднимает хвост, при одностороннем действии – отводит его в сторону.

Расширитель хвоста (m. dilatator caudae) виден вентральнее предыдущей мышцы. При сокращении расправляет веер хвоста.

Лобково-копчиковая (m. pubococcygeus) и седалищно-копчиковая (m. ishiococcygeus) мышцы идут от задних концов соответственно лонной и седалищной костей до основания рулевых перьев вентрально. Опускают хвост, при одностороннем действии – наклоняют его в сторону.

Мускулатура конечностей

Мускулатура плечевого пояса и плеча.

Грудная мышца (m. pectoralis) самая крупная в теле летающих птиц (рис. 74). Формирует значительную часть вентральной поверхности

туловища и скрывает остальные вентральные мышцы, управляющие движениями в плечевом суставе. Начинается от вентральной поверхности отростков и тела грудины, перепонки, затягивающих ее окна и от краевой зоны киля, а также от боковой поверхности ключицы. Оканчивается она на вентральной стороне гребня плечевой кости и образует менее прочную связь с ее большим (медиальным) бугорком. Мышца осуществляет движение крыла вниз, включающее приведение и пронацию плеча. Небольшая часть волокон образует длинное сухожилие со значительным эластическим участком, идущее по краю передней кожной складки крыла (пропатагиума) поддерживая ее натяжение, к кистевому сгибу (пропатагиальная порция грудной мышцы).

Надкоракоидная мышца (m. supracoracoideus) также крупная, хотя и уступающая размерами грудной, заполняет желоб между телом грудины и ее килем, начинаясь от поверхности грудины, коракоида и грудинно-коракоидно-ключичной перепонки (рис. 75). Мощное конечное сухожилие мышцы проходит сквозь трехкостный канал на дорсальную сторону плечевого сустава и крепится сверху к малому (латеральному) бугорку плечевой кости. Это антагонист грудной мышцы, осуществляющий взмах крыла вверх.

Широчайшая мышца спины (m. latissimus dorsi) у птиц разделена на две части. Она тянется в поперечном направлении от остистых отростков грудных позвонков и, пройдя между двумя головками трехглавой мышцы плеча, оканчивается на разгибательной (каудальной) стороне плечевой кости, которую и оттягивает назад при сокращении.

Задняя коракоидно-плечевая мышца (m. coracobrachialis posterior) начинается от коракоида и тянется до большого (медиального) бугорка плечевой кости. Она прилежит к надкоракоидной мышце. Функция – флексор и супинатор плечевого сустава.

Поверхностная ромбовидная мышца (m. rhomboideus superficialis) идет от остистых отростков последних шейных и всех грудных позвонков и

переднего края подвздошной кости до дорсального края лопатки. Волокна направлены краниолатерально. При сокращении мышца тянет лопатку каудомедиально.

Глубокая ромбовидная мышца (m. rhomboideus profundus) идёт от остистых отростков последних шейных и первых четырёх грудных позвонков, тянется латерокаудально и заканчивается на дорсальном крае задней половины лопатки. Мышца почти целиком прикрыта поверхностной ромбовидной, при сокращении тянет лопатку краниомедиально.

Поверхностная зубчатая мышца (m. serratus superficialis) соединяет лопатку с рёбрами. Её зубцы начинаются от латеральной поверхности рёбер и направляются вверх, заканчиваясь двумя частями: на медиальном крае передней части лопатки и на вентральном крае задней части лопатки. Метапатагиальная порция начинается вентральнее других частей на рёбрах и входит в метапатагиальную складку, поддерживая её и управляя положением плечевых перьев.

Большая дельтовидная мышца (m. deltoideus major) формирует большую часть дорсальной поверхности плеча. Главная порция мышцы идёт от переднего конца лопатки к середине латеральной поверхности плеча. Она поднимает плечо и оттягивает его назад (абдуктор и флексор плечевого сустава). Более заметная передняя (пропатагиальная) часть мышцы имеет вид широкого недлинного пласта. Начинаясь на медиальных поверхностях лопатки и ключицы, она тянется к дорсальной поверхности основания предплечья, давая прочную опору пропатагиальной складке. Участвует в поднимании плеча.

Дорсальная мышца лопатки (m. dorsalis scapulae) частично прикрыта широчайшей мышцей спины. Она использует для своего начала большую часть наружной поверхности лопатки, от которой тянется к проксимальному эпифизу плечевой кости и крепится при помощи короткого мощного сухожилия близ её большого (медиального) бугорка. При сокращении отводит плечо назад.

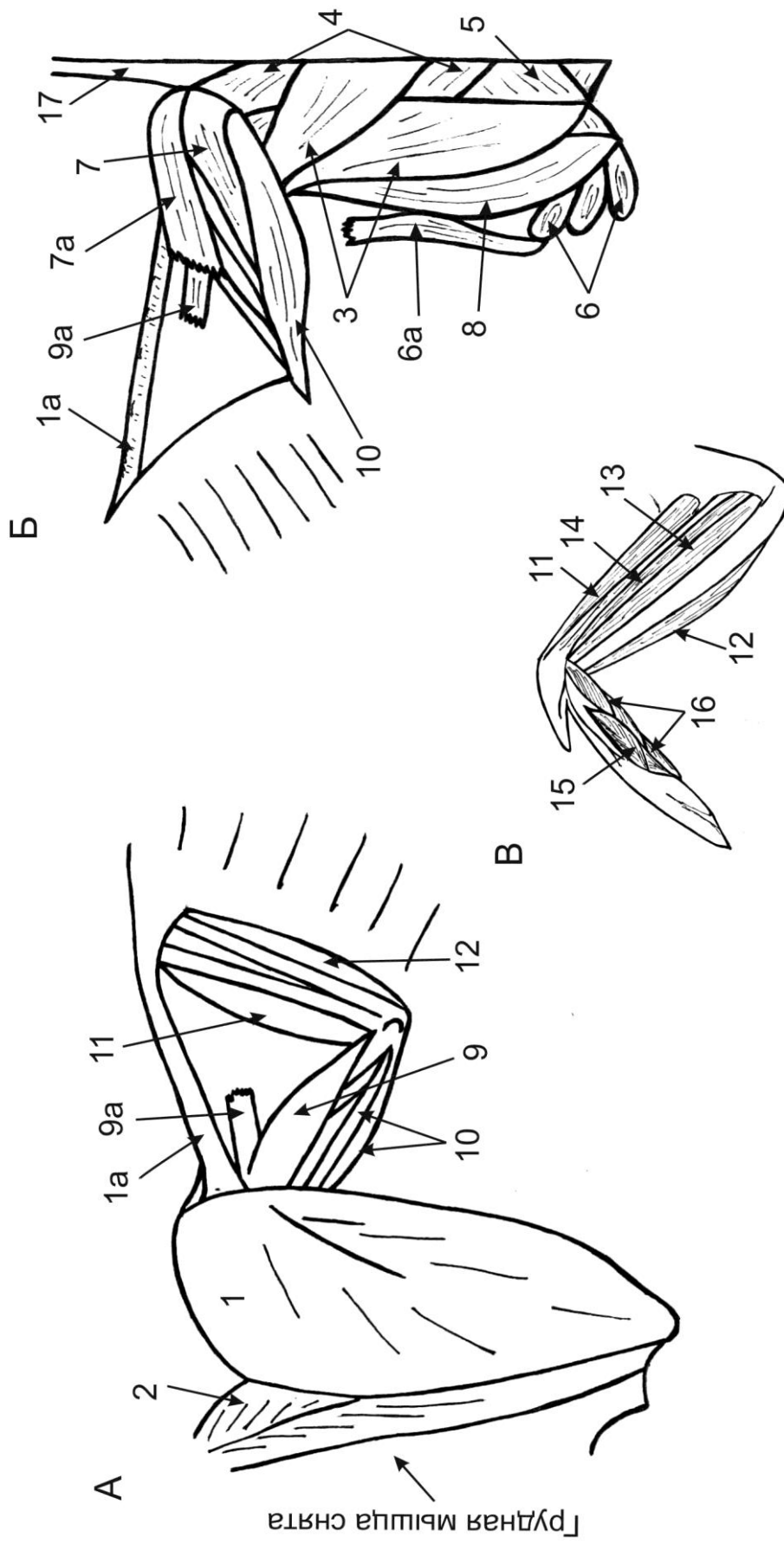


Рис. 74

Рис. 74. Мускулатура плечевого пояса и грудной конечности птицы

А – с вентральной стороны, Б – с дорсальной стороны, В – мускулатура предплечья и кисти с дорсальной стороны.

1 - грудная мышца; 1а – пропатагиальная порция грудной мышцы; 2 - надкоракоидная мышца; 3 – широчайшая мышца спины; 4 - поверхностная ромбовидная мышца; 5 - глубокая ромбовидная мышца; 6 - поверхностная зубчатая мышца; 6а – метапатагиальная порция поверхностной зубчатой мышцы; 7 - большая дельтовидная мышца; 7а – пропатагиальная порция большой дельтовидной мышцы; 8 - дорсальная мышца лопатки; 9 - двуглавая мышца плеча; 9а – пропатагиальная порция двуглавой мышцы плеча; 10 - трехглавая мышца плеча; 11 - лучевой разгибатель запястья; 12 - локтевой сгибатель запястья; 13 - локтевой разгибатель пясти; 14 - общий разгибатель пальцев; 15 - дорсальная межкостная мышца; 16 - дорсальная предплечно-пястная мышца; 17 - остистая мышца спины.

В *плечевом отделе* расположены две мышцы, обеспечивающие движения в локтевом суставе.

Двуглавая мышца плеча (m. biceps brachii) прилегает спереди к плечевой кости, начинаясь в двух местах – на верхнем конце коракоида и на большом бугорке плечевой кости. Оканчивается мышца на медиальной стороне предплечья двумя параллельными сухожилиями, одно из которых крепится к локтевой кости, другое – к лучевой. Мышца сгибает локтевой сустав, складывая крыло. Двуглавая мышца имеет пропатагиальную порцию.

Трехглавая мышца плеча (m. triceps brachii) прилегает к плечевой кости сзади. У птиц в ней развиты лишь две обособленные порции, между которыми вклинена конечная часть широчайшей мышцы спины. Лопаточная головка мышцы начинается от наружной стороны лопатки непосредственно позади плечевого сустава, а заканчивается на локтевом отростке локтевой кости. Несколько более крупная плечевая головка мышцы начинается от задней поверхности плечевой кости по всей ее длине и оканчивается на проксимальном конце локтевой кости. Трехглавая мышца важна как

единственный разгибатель локтевого сустава, причем лопаточная порция оказывает влияние и на плечевой сустав, отводя плечо назад.

В области *предплечья* (рис. 74) находятся мышцы, воздействующие на запястье и суставы пальцев. По дорсальной стороне расположены разгибатели, по пальмарной – сгибатели.

Лучевой разгибатель запястья (m. extensor carpi radialis) самая передняя из мышц предплечья. Начинается от латерального надмыщелка плечевой кости, оканчивается на переднем отростке пряжки (то есть на I пястной кости). Разгибает интеркарпальный сустав, дополнительно натягиваясь при разгибании локтевого сустава и, благодаря этому, синхронизируя оба движения.

Локтевой сгибатель запястья (m. flexor carpi ulnaris) расположен вдоль заднего края предплечья. Эта относительно мощная мышца начинается круглым сухожилием на медиальном надмыщелке плечевой кости, а заканчивается на локтевой кости запястья и, кроме того, связана краем с очинами маховых перьев. Мышца сгибает запястный сустав, а также способствует укреплению предплечья, кисти и второстепенных маховых перьев от пассивного отгибания вверх при движении крыла вниз.

Локтевой разгибатель пясти (m. extensor metacarpi ulnaris) начинается от латерального надмыщелка плечевой кости и идёт до латеральной поверхности III пястной кости. Сгибает запястный сустав, при взмахе вверх поддерживает пряжку.

Общий разгибатель пальцев (m. extensor digitorum communis) виден на дорсальной поверхности предплечья рядом с локтевым разгибателем пясти. Начинается от латерального надмыщелка плечевой кости, а оканчивается длинным сухожилием, которое переходит на дорсальную поверхность кисти и там раздваивается. Ветви сухожилия крепятся на I и II пальцах. Мышца разгибает пальцы и супинирует кисть.

Дорсальная межкостная мышца (m. interossea dorsalis) занимает межкостное пространство пряжки, заканчивается на основании проксимальной фаланги II пальца. Отводит палец.

Дорсальная предплечно-пястная мышца (m. ulnometacarpalis dorsalis) идёт от дистального конца локтевой кости до каудального края пряжки и основания III пальца. Мышца сгибает запястный сустав и отводит III палец.

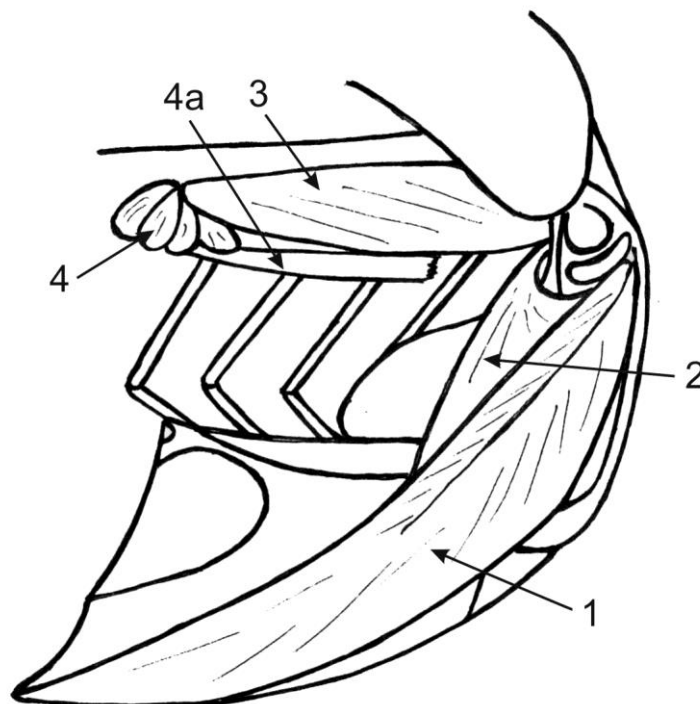


Рис. 75. Мускулатура плечевого пояса птицы сбоку, грудная мышца удалена.

1 – надкоракоидная мышца; 2 – задняя коракоидно-плечевая мышца; 3 – дорсальная мышца лопатки; 4 – поверхностная зубчатая мышца; 4а – метапатагиальная порция поверхностной зубчатой мышцы.

Мускулатура тазовой конечности

Мышцы тазового пояса и бедра

Подвздошно-большеберцовая мышца (m. iliotibialis) самая поверхностная мышца на латеральной поверхности бедра, широкая, но тонкая, начинается от подвздошных гребней таза (рис.70). Волокна этой двусуставной мышцы вплетаются в конечный апоневроз, который связан и с лежащими глубже бедренно-большеберцовыми мышцами. Дистально этот апоневроз переходит в мощное пателлярное сухожилие, которое включает сесамовидное окостенение – коленную чашечку (patella) – и оканчивается на гребне tibiotarsus. Мышца отводит бедро и разгибает коленный сустав.

Подвздошно-вертельные (подвздошно-вертлужные) мышцы (m.m. ilirotrochantericus) начинаются от краниальной вогнутой части подвздошной кости мясистым брюшком, заканчиваются на латеральной поверхности вертела бедренной кости. Мышцы прикрыты общим начальным апоневрозом подвздошно-большеберцовой и портняжной мышц. Являются пронаторами и экстензорами тазобедренного сустава.

Подвздошно-бедренная мышца (m. iliofemoralis) или ягодичная мышца (m. gluteus) прикрыта подвздошно-большеберцовой мышцей. Начинается от подвздошной кости над суставной впадиной, заканчивается на большом вертеле бедра. Является экстензором тазобедренного сустава и абдуктором бедра.

Комплекс бедренно-большеберцовых мышц (m.m. femorotibiales) располагается на краниальной, медиальной и латеральной поверхностях бедра (прикрыт портняжной и подвздошно-большеберцовой мышцами). Наружная бедренно-большеберцовая мышца начинается от латеральной поверхности бедра, средняя – самая крупная – от краниальной. Дистально обе мышцы формируют пателлярное сухожилие, в котором заключена коленная чашечка. Сухожилие заканчивается на проксимальном эпифизе большеберцовой кости. Мышцы являются мощными разгибателями коленного сустава. Внутренняя бедренно-большеберцовая мышца лежит на

медиальной поверхности бедра позади охватывающей мышцы, её сухожилие самостоятельно прикрепляется на гребне большеберцовой кости с медиальной стороны

Портняжная мышца (m. sartorius) примыкает спереди к подвздошно-большеберцовой. Она идет от краниального конца подвздошной кости к переднемедиальной стороне пателлярного сухожилия, при помощи которого оканчивается на передней поверхности проксимального эпифиза tibiotalus. Эта двусуставная мышца тянет конечность вперед и разгибает коленный сустав.

Охватывающая мышца (m. ambiens) лежит на медиальной поверхности бедра. Начинается от передней части лонной кости, конечное сухожилие огибает коленный сустав, переходя на его латеральную сторону, и вливается в мышцы-сгибатели пальцев. Является пронатором конечности.

Двуглавая мышца бедра (m. biceps femoris) (иначе подвздошно-малоберцовая) видна снаружи в дистальной части бедра позади подвздошно-большеберцовой мышцы, а проксимально прикрыта ее задним краем. Мышца отходит от дорсолатерального подвздошного гребня и оканчивается на малоберцовой кости круглым сухожилием. (Оно охвачено прочной сухожильной петлей, которая приходит с дистального конца бедра.) Двуглавая мышца эффективно отводит назад всю конечность в целом и способствует сгибанию коленного сустава.

Полусухожильная мышца (m. semitendinosus) проходит в виде ленты позади двуглавой мышцы, начинаясь от задней части подвздошной кости и первых свободных хвостовых позвонков. Поперечной сухожильной перемычкой мышца разделена на две части – проксимальную и дистальную. Последнюю считают производным от икроножной мышцы, с которой прочно связана сухожильная перемычка. Заканчивается мышца на стенке подколенной ямки бедренной кости. Подобно двуглавой, эта мышца тянет назад конечность в целом, одновременно сгибая коленный сустав и способствуя разгибанию интертарсального сустава.

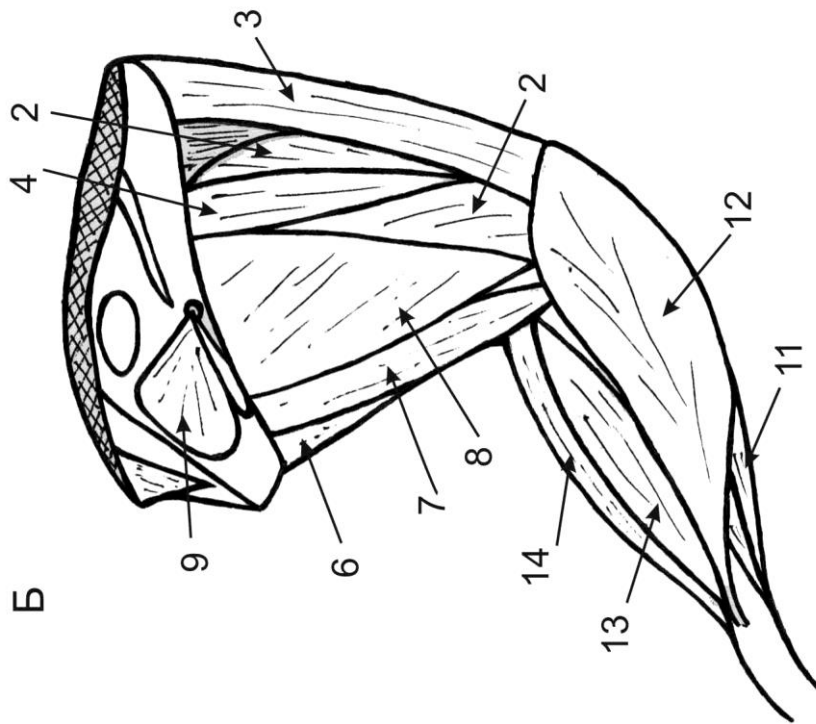
Полуперепончатая мышца (m. semimembranosus) расположена медиальнее полусухожильной мышцы, образуя задний край внутренней поверхности бедра. Начинаясь на задней части седалищной кости, мышца заканчивается на медиальной стороне проксимального эпифиза tibiotarsus под прикрытием икроножной мышцы. Полуперепончатая мышца аналогична по функции полусухожильной мышце.

Абдуктор бедра (m. adductor femoris) представляет собой широкий пласт, полностью выходящий на медиальную поверхность бедра. Начинается от задних концов лонной и седалищной костей, тянется к каудомедиальной поверхности дистальной части бедренной кости. Мышца приводит бедро и эффективно оттягивает его назад.

Внутренняя запирательная мышца (m. obturatorius internus) располагается внутри таза, начинаясь от медиальной поверхности седалищной и лонной костей, а также от перепонки, затягивающей лонно-седалищное окно. Волокна мышцы сходятся в одно мощное сухожилие, которое выходит через запертое отверстие на внешнюю сторону таза и крепится на большом вертеле бедренной кости. Совместно с внутренней запирательной оканчивается дополнительный мышечный пучок, берущий начало на латеральной поверхности таза по вентральному краю запертого отверстия и называемый *наружной запирательной мышцей*. Запирательные мышцы являются супинаторами бедра.

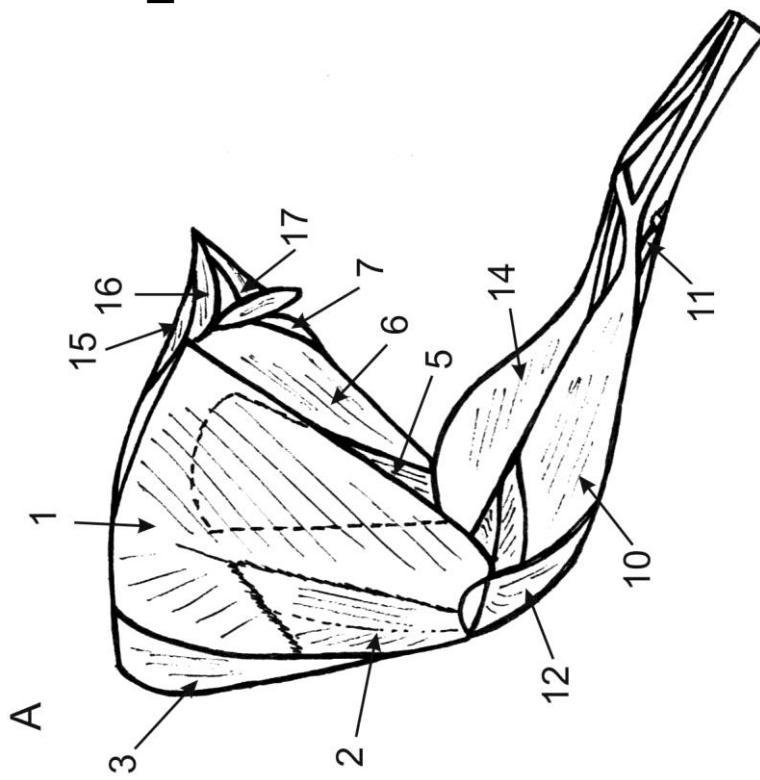
Мышцы области *голени*.

Длинная малоберцовая мышца (m. peroneus longus) занимающая латеральную поверхность голени, начинается на tibiotarsus общим апоневрозом со сгибателями пальцев, а также на малоберцовой кости. Конечное сухожилие делится чуть выше интертарзального сустава на две ветви. Круглая в сечении передняя ветвь, миновав сбоку интертарзальный сустав, сливается с сухожилием сгибателя 3 пальца.



Б

Рис. 76



А

Рис. 76. Мускулатура тазовой конечности и хвоста птицы

А – с латеральной стороны, Б – с медиальной стороны.

1 - подвздошно-большеберцовая мышца; 2 – комплекс бедренно-большеберцовых мышц; 3 - портняжная мышца; 4 - охватывающая мышца; 5 - двуглавая мышца бедра; 6 - полусухожильная мышца; 7 - полуперепончатая мышца; 8 - аддуктор бедра; 9 - внутренняя запирающая мышца; 10 - длинная малоберцовая мышца; 11 - передняя большеберцовая мышца; 12 - внутренняя икроножная мышца; 13 - средняя икроножная мышца; 14 - наружная икроножная мышца; 15 - подниматель копчика; 16 - расширитель хвоста; 17 - лобково-копчиковая мышца.

Широкая и тонкая задняя ветвь крепится к особому хрящевому образованию на сгибательной стороне интертарзального сустава. При сокращении эта мышца разгибает интертарзальный сустав, способна участвовать в сгибании 3 пальца.

Передняя большеберцовая мышца (m. tibialis cranialis) занимает краниомедиальную поверхность голени. Начинается двумя обособленными головками: от латерального надмыщелка бедренной кости и проксимального эпифиза большеберцовой кости. Чуть выше интертарзального сустава сухожилие мышцы проходит под мощной поперечной связкой и оканчивается спереди на проксимальной части цевки. Мышца – сгибатель стопы.

В икроножном комплексе птиц принято различать три отдельные мышцы, образующие единое конечное сухожилие.

Внутренняя икроножная мышца (m. gastrocnemius internus) начинается от медиальной поверхности гребня tibiotarsus, средняя икроножная мышца (m. gastrocnemius medius, 42) – от подколенной ямки бедренной кости и коленного мениска, наружная икроножная мышца (m. gastrocnemius externus, 40) – от латероventральной поверхности бедренной кости. Общее конечное сухожилие огибает сзади интертарзальный сустав и крепится к гипотарзальному выступу цевки, а также дистальнее на большом протяжении

к ее плантарному гребню, окружая чехлом сухожилия сгибателей пальцев. При сокращении икроножные мышцы разгибают интертарзальный сустав, выпрямляя конечность.

По дорсальной поверхности цевки лежат сухожилия разгибателей пальцев, по плантарной – сухожилия сгибателей. Прикрепление сгибателей пальцев к задней поверхности tibiotarsus и, таким образом, расположение их позади интертарзального сустава, приводит к сопряженности движений интертарзального и пальцевых суставов: сгибание первого (например, под весом птицы, сидящей на ветке) влечет за собой обязательное сгибание пальцев. Такая система позволяет птице отдыхать на ветке, не затрачивая мышечной энергии.

У птиц, способных садиться на ветки, сухожилия сгибателей пальцев и их влагалища в области пальцев имеют однонаправленные комплементарные насечки, фиксирующие сухожилия относительно влагалищ при опоре.

7.4 Млекопитающие

Млекопитающим свойственно значительное развитие подкожной мускулатуры и гомологичных сжимателю шеи рептилий мимических мышц. Последние позволяют осуществлять сосание, сбор корма и перемещение его во рту, поворот ушных раковин, закрывание ноздрей, а также визуальную сигнализацию.

Мускулатура будет показана на примере парнокопытных. У млекопитающих соматическая мускулатура *головой* представлена мышцами глаза, среднего уха, языка и некоторыми мышцами подъязычной кости. Висцеральная мускулатура образует мимические (лицевые) и жевательные (челюстные) мышцы (рис. 77).

Мимические мышцы.

Круговая мышца рта — m. orbicularis oris—составляет основу губ. Снаружи покрыта кожей, изнутри — слизистой оболочкой, с которыми плотно срастается. Функция – сжимает ротовое отверстие.

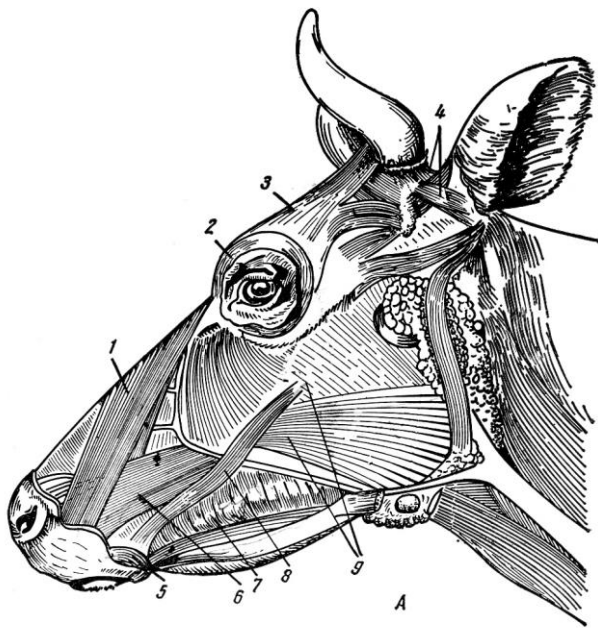
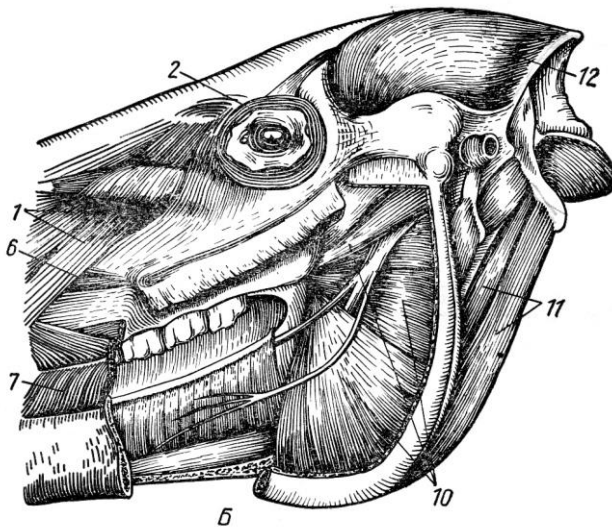


Рис. 77. Мышцы головы. А – с латеральной стороны у коровы; Б – с латеральной и медиальной сторон у лошади; 1 – носогубный подниматель; 2 – круговая м. глаза; 3 – лобная м.; 4 – ушные мм.; 5 – круговая м. рта; 6 – клыковая м.; 7 – щечная м.; 8 – скуловая м.; 9 – большая жевательная м. (у лошади подрезана); 10 – крыловидная м.; 11 – двубрюшная м.; 12 – височная м.



В нее вплетаются мышцы дилататоры, другой конец которых заканчивается на костях черепа: носогубной подниматель, опускающий нижней губы, подниматель верхней губы, клыковая, опускающая угол рта и др. Названия этих мышц говорят об их функции.

Вокруг глаза расположена круговая мышца глаза - *m. orbicularis oculus* – сфинктер глаза. Залегают в основе верхнего и нижнего век. В нее вплетаются и дилататоры, поднимающие верхнее и опускающие нижнее веко.

Щечная мышца — *m. buccinator* — пластинчатая, составляет основу щек. Изнутри выстлана слизистой оболочкой. Состоит из двух перистых пластов. Косо идущие мышечные пучки закрепляются на верхнечелюстной и

нижнечелюстной костях на уровне коренных зубов. Функция — способствует перемещению корма при жевании; образует мягкую стенку ротовой полости.

Жевательные мышцы.

Большая жевательная мышца — m. masseter — мощная пластинчатая мышца, идет от лицевого бугра и скуловой дуги до одноименной ямки нижнечелюстной кости. Имеет два слоя мышечных пучков, косо лежащих относительно друг друга. Поднимает нижнюю челюсть.

Крыловидная мышца — m. pterygoideus — пластинчатая, начинается от крыловидной, небной костей и крыловидного отростка клиновидной кости. Состоит из двух слоев, мышечные пучки которых идут под углом друг к другу. Оканчивается, веерообразно расширяясь по всей ямке крыловидной мышцы нижнечелюстной кости. Функция – поднятие и выдвигание вперед нижней челюсти.

Височная мышца — m. temporalis - мощная, лежит в височной ямке, заполняя ее. Начинается от височного гребня. Особенно развита у хищных, для которых характерно дробящее движение нижней челюсти (снизу вверх).

Двубрюшная мышца — m. digastricus — тонкая веретеновидная мышца. Начинается от яремного отростка затылочной кости и закрепляется на вентральном крае тела нижнечелюстной кости впереди сосудистой вырезки. Функция – опускает нижнюю челюсть.

Мускулатура **стволовой части** млекопитающих обеспечивает высокую прочность ствола тела при значительной гибкости в вертикальной плоскости. Эти свойства, необходимые при передвижении асимметричными аллюрами, характерными, практически, только для млекопитающих. (Например, галопом, когда при асимметричной опоре сила тяжести и толчковое усилие стремятся «скрутить» позвоночник.) Мускулатура шеи, которая является опорой для тяжелой головы, мышц плечевого пояса и дыхательных мышц, очень мощная. Высокая степень её дифференцировки обеспечивает значительную и точную подвижность головы.

Дорсальные мышцы позвоночного столба лежат над телами позвонков, разгибают позвоночник и его отдельные участки (рис. 78)

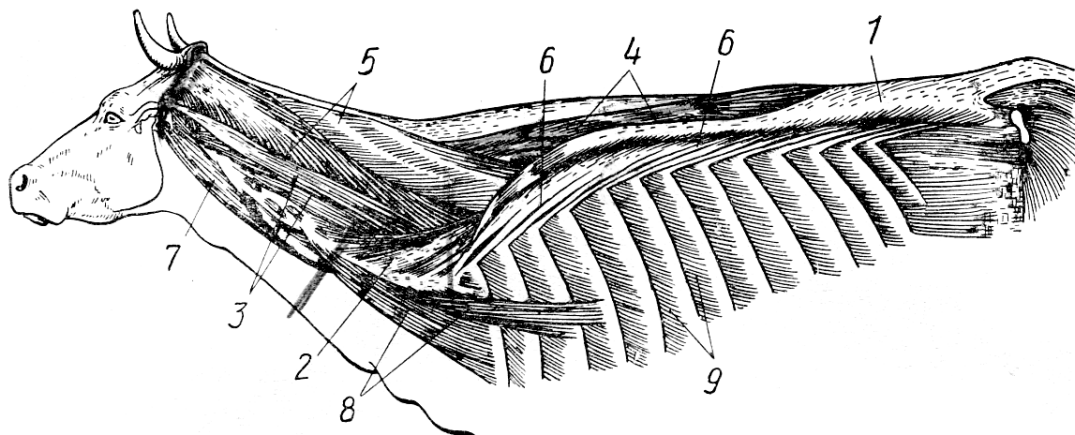


Рис. 78. Дорсальная мускулатура позвоночного столба:

1 – длиннейшая м. поясницы и груди (спины); 2 – длиннейшая м. шеи; 3 – длиннейшая м. головы и атланта; 4 – остистая и полуостистая м. спины и шеи; 5 – полуостистая м. головы; 6 – подвздошнореберная м.; 7 – длинная м. головы; 8 – лестничная м.; 9 – поверхностные межреберные мм.

Длиннейшая мышца — m. Longissimus (1,2,3)— длинная толстая мышца протяженностью от крестца до головы. Подразделяется на длиннейшие мышцы поясницы и груди (спины), шеи, головы и атланта.

Длиннейшая мышца поясницы и груди (длиннейшая мышца спины) — m. longissimus lumborum et thoracis— наиболее мощная мышца спины. Начинается от гребня подвздошной кости и от остистых отростков крестцовых, поясничных и последних грудных позвонков. Оканчивается на 5-7-м шейном позвонке.

Длиннейшая мышца шеи— m. longissimus cervicis – небольшая, лежит на полуостистой мышце. Начинается под длиннейшей мышцей поясницы и груди (спины) от первых 5—7 грудных позвонков, по ходу закрепляется на поперечных отростках впереди лежащих позвонков. Оканчивается отдельными зубцами на поперечнореберных отростках от 7-го до 4-го шейных позвонков.

Длиннейшая мышца головы и атланта – m. longissimus capitis et atlantis — лежит под пластыревидной мышцей. Начинается под длиннейшей мышцей шеи от первых грудных и последних шейных позвонков, по ходу закрепляется на поперечнореберных отростках впереди лежащих позвонков. Оканчивается на каменистой части височной кости и крыле атланта, сливаясь с сухожилием пластыревидной мышцы.

Остистая и полуостистая мышцы груди (спины) и шеи — mm. spinalis et semispinalis thoracis (dorsi) et cervicis (4). От остистых отростков первых поясничных и последних грудных позвонков до остистых отростков последних шейных и первых грудных позвонков. Лежит на остистых отростках под и выше длиннейшей мышцы спины, в области шеи прикрыта полуостистой мышцей головы.

Полуостистая мышца головы — m. semispinalis capitis (5)— пластинчатая, лежит в виде широкого пласта по дорсальной части шеи, прикрыта пластыревидной мышцей. Мышечные пучки идут краниодорсально, начинаясь у парнокопытных от поперечных отростков первых десяти грудных и последних шейных позвонков. Закрепляются по ходу на остистых отростках позвонков через несколько сегментов. Оканчивается на чешуе затылочной кости.

Пластыревидная мышца - m. splenius (см. рис. 80-7) – пластинчатая, в виде широкого треугольника лежит на шее на полуостистой мышце головы под трапециевидной и ромбовидной мышцами. Начинается на холке от канатиковой части выйной связки, остистых отростков 3—5-го и поперечных отростков 5—7-го грудных позвонков. Оканчивается у парнокопытных на затылочной кости и крыле атланта.

Подвздошнореберная мышца — m. iliocostalis (рис. 80-6) — длинная узкая комплексная мышца, лежит латеральнее длиннейшей мышцы, частично прикрыта зубчатыми дорсальными и широчайшей мышцами. Начинается от маклока подвздошной кости и отдельными зубцами от поперечнореберных отростков поясничных позвонков. По ходу пучки закрепляются на углах

ребер. Оканчивается на поперечнореберных отростках последних шейных позвонков.

Вентральные мышцы позвоночного столба лежат под телами позвонков, сгибают позвоночник и его отдельные участки. Действуя с одной стороны совместно с дорсальными мышцами, способствуют повороту вбок головы, шеи, туловища и хвоста.

Длинная мышца шеи — *m. longus colli*— многораздельная мышца, лежит по вентральной поверхности тел всех шейных и первых грудных позвонков. По срединной линии соседствует с соименной мышцей другой стороны. В шейной и грудной частях мышечные пучки идут в разных направлениях. Начинается от вентральных гребней тел грудных позвонков, начиная с 5-6-го. Мышечные пучки лежат косо и прикрепляются через 2—3 сегмента к поперечнореберным отросткам впереди лежащих позвонков. Оканчивается мышца на вентральном бугре атланта.

Длинная мышца головы — *m. longus capitis* (см. рис. 78) – комплексная мышца, лежит на вентральной поверхности тел шейных позвонков, сбоку от длинной мышцы шеи. Начинается от поперечнореберных отростков средних шейных позвонков. Оканчивается на мышечных бугорках затылочной кости.

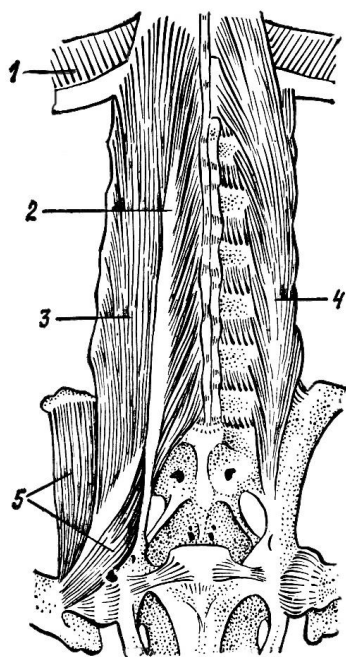


Рис. 79. Вентральная мускулатура позвоночного столба в области поясницы: 1 – внутренние межреберные мм.; 2 – малая и 3 – большая поясничные мм.; 4 – квадратная поясничная м.; 5 – подвздошная м.

Квадратная мышца поясницы — m. quadratus lumborum (рис. 79-4) — лежит отдельными мышечными пучками на вентральной поверхности поперечнореберных отростков поясничных позвонков. Прикрыта большой поясничной мышцей. Начинается от вертебральных концов двух последних ребер и от поперечнореберных отростков поясничных позвонков. Пучки направляются назад, по ходу закрепляясь на последующих позвонках. Оканчивается мышца на вентральной поверхности крыльев крестцовой кости.

Малая поясничная мышца — m. psoas minor (2)—небольшая мышца, лежит с вентральной стороны поясницы, медиально от большой поясничной мышцы. Начинается от тел последних грудных и первых поясничных позвонков. Оканчивается на поясничном бугорке подвздошной кости.

Большая поясничная мышца (3), смотри мышцы тазовой конечности.

Мышцы грудной клетки способствуют осуществлению дыхательных движений. Они делятся на вдыхатели (инспираторы) и выдыхатели (экспираторы). Пучки мышц-инспираторов направлены каудовентрально, при их сокращении происходит увеличение грудной полости. Пучки мышц-экспираторов направлены краниовентрально, при их сокращении грудная полость уменьшается. Особенностью дыхательной мускулатуры млекопитающих является наличие мощной внутренней мышцы-вдыхателя — диафрагмы.

Мышцы вдыхатели — инспираторы (рис. 80).

Краниальная дорсальная зубчатая мышца (зубчатый дорсальный вдыхатель) — m. serratus dorsalis cranialis (inspiratorius) (2) — комплексная, пластинчатая. Лежит на дорсальной мускулатуре и вертебральных концах ребер, прикрыта широчайшей мышцей спины. Начинается широким пластинчатым сухожилием от остистых отростков грудных позвонков области холки до вертебральных концов позадилежащих ребер (от 5-го до 9-го).

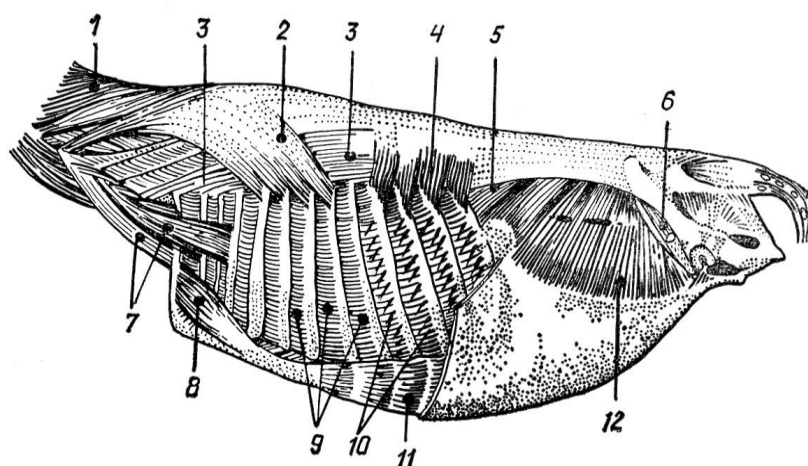


Рис. 80. Глубокая мускулатура туловища:

1 – пластыревидная м.; 2 – зубчатый дорсальный выдыхатель; 3 – подвздошно-реберная м.; 4 – зубчатый дорсальный выдыхатель; 5 – м. оттягивающая ребро (поясничнореберная м.); 6 – подвздошнореберная м.; 7 – лестничная м.; 8 – прямая м. груди; 9 – межреберные наружные мм; 10 – межреберные внутренние мм; 11 – прямая м. живота; 12 – внутренняя косая м. живота.

Подниматели ребер — mm. levatores costarum — короткие мышцы треугольной формы, прикрыты длиннейшей мышцей спины и подвздошнореберной мышцей. Начинаются от поперечных отростков позвонков. Оканчиваются на вертебральных концах позади лежащих ребер.

Межреберные наружные мышцы — mm. intercostales externi (9) — являются прямым продолжением поднимателей ребер на боковые стенки грудной клетки, образуя ее мягкие стенки. Лежат на межреберных внутренних мышцах, прикрыты зубчатой вентральной и широчайшей мышцей спины. Расположены между соседними ребрами так, что мышечные пучки идут каудовентрально от каудального края предыдущего до краниального края последующего ребра.

Лестничная мышца — m. scalenus (7) — пластинчатая, в виде двух – трех сравнительно узких лент, лежащих ступенчато. Начинается от поперечнореберных отростков четырех – пяти последних шейных позвонков до 1-4-го ребра.

Прямая мышца груди — m. rectus thoracis (8)—пластинчатая, в виде небольшой ленты. Лежит на межреберных мышцах ниже зубчатой вентральной, прикрыта глубокой грудной мышцей. Начинается на стернальном конце первого ребра до 2-5-го реберного хряща и переходит в сухожилие прямой брюшной мышцы.

Диафрагма (грудобрюшная преграда)— diaphragma — пластинчатая мышца куполообразной формы. Лежит поперек полости тела, закрывая собой широкий выход из грудной клетки (каудальное грудное отверстие), и разделяет грудную и брюшную полости. Вершиной выпуклого сухожильного центра направлена в грудную полость. Периферическая часть диафрагмы состоит из мышечных пучков, направленных к центру, и в зависимости от места прикрепления делится на поясничную, реберную и грудинную части. Поясничная часть начинается под телами поясничных и последних грудных позвонков, образуя ножки диафрагмы. Правая ножка длиннее левой. Реберная часть начинается от медиальной поверхности ребер, а грудинная часть — от мечевидного отростка грудины. Все три части сходятся в сухожильном центре. В диафрагме имеется три отверстия для сосудов и пищевода: между ножками диафрагмы аортальное отверстие, ниже его, на границе с сухожильным центром — пищеводное отверстие, в сухожильном центре — отверстие каудальной полой вены. Функция — является инспиратором, одновременно оказывая давящее действие на аорту и полые вены. Действуя вместе с брюшными мышцами, способствует дефекации, мочеиспусканию, родам.

Мышцы выдыхатели — экспираторы (рис. 80).

Каудальная дорсальная зубчатая мышца (зубчатый дорсальный выдыхатель) – m. serratus dorsalis caudalis (expiratorius) (4) – комплексная пластинчатая. Лежит на дорсальной мускулатуре позади краниальной дорсальной зубчатой мышцы, прикрыта широчайшей мышцей спины. Начинается от остистых отростков последних грудных и первых поясничных позвонков. Идет до каудальных краев ребер с 10-го по 13-е.

Мышца оттягивающая ребро (поясничнореберная мышца) — m. retractor costae— пластинчатая, в виде небольшого треугольника лежит на поперечной мышце живота под косой наружной живота и каудальной дорсальной зубчатой мышцами. Начинается от поперечнореберных отростков 1—3 поясничных позвонков. Оканчивается на каудальном крае последнего ребра.

Межреберные внутренние мышцы — mm. intercostales interni (10) — лежат между ребрами под межреберными наружными мышцами. Расположены между соседними ребрами так, что мышечные пучки идут краниовентрально от краниального края позадилежащего ребра к каудальному краю впередилежащего ребра.

Поперечная мышца груди — m. transversus thoracis — пластинчатая, лежит на дне грудной полости по грудины. Начинается от внутренней поверхности грудины. Оканчивается на хрящевых концах истинных ребер.

Мышцы брюшной стенки находятся в брюшной области, образуя ее стенку, формируют брюшной пресс. Вместе с мышцами грудной клетки они способствуют осуществлению дыхательных движений. Мышцы брюшного пресса правой и левой сторон соединяются одна с другой по средней линии живота своими сухожилиями, формируя белую линию живота.

Наружная косая мышца живота — m. obliquus externus abdominis (см. рис. 81—19) — пластинчатая, мощная, широкая лежит поверхностно на боковой стенке живота. Начинается от стернальных концов с 4 —5-го и до последних ребер, вклиниваясь между зубцами вентральной зубчатой мышцы. Мышечные пучки идут каудовентрально, в нижней части брюшной стенки переходят в пластинчатое сухожилие, которое закрепляется на маклоке, лонном бугорке, вплетается с медиальной стороны в фасцию бедра, а по средней линии живота срастается с сухожилием одноименной мышцы другой стороны и сухожилием внутренней косой мышцы живота, входя в состав белой линии живота.

Внутренняя косая мышца живота— m. obliquus internus abdominis (см. рис. 80-12) – пластинчатая, и виде широкого веера лежит под наружной косой мышцей живота. Начинается у рогатого скота и свиньи на уровне поперечнореберных отростков поясничных позвонков и от маклока, веерообразно расширяясь вниз и вперед, до последних ребер и средней (белой) линии живота.

Прямая мышца живота —m. rectus abdominis (80-11) – пластинчатая, в виде широкой ленты лежит вдоль нижней поверхности живота. Прикрыта сухожилиями обеих косых мышц живота. Начинается сухожильно на хрящах 4-9-го ребра и на вентральной поверхности грудины. Оканчивается на лонном бугорке и лонном гребне. Мышца пронизана поперечными сухожильными перемычками.

Поперечная мышца живота —m. transversus abdominis — пластинчатая, самая глубокая мышца брюшного пресса, лежит на поперечной брюшной фасции. Начинается от поперечнореберных отростков поясничных позвонков и по краю реберной дуги с медиальной стороны. Мышечные пучки направлены вентрально, поперек брюшной стенки. Переходит в пластинчатое сухожилие, которое по средней линии живота срастается с сухожилием соименной мышцы и входит в состав белой линии живота.

Мышцы, связывающие грудную конечность с осевой частью тела

Утрата коракоида, а у многих млекопитающих и ключицы (копытные, хищные и др.) приводит к тому, что в прикреплении грудной конечности к стволу тела основную роль играет мускулатура (синсаркоз). Особенно хорошо развитыми оказываются мышцы, связывающие лопатку со стволом тела: трапецевидная, ромбовидная и вентральная зубчатая. Они обеспечивают мягкое и прочное «подвешивание» корпуса между грудными конечностями.

Трапецевидная мышца — m. trapezius — пластинчатая по форме, в виде вытянутого треугольника (см. рис. 81-9,10). Лежит поверхностно в дорсальной части шеи и холки на ромбовидной мышце и мышцах лопатки.

Состоит из шейной и грудной частей. Шейная часть у рогатого окота начинается от канатиковой части выйной связки и заканчивается на краниальном крае всей ости лопатки. Грудная часть начинается от надостистой связки на протяжении от 3-го до 10-го грудного позвонка. Оканчивается на каудальном крае верхней трети ости лопатки. Функция - во время движения при сокращении шейной части лопатка выносится вперед и вверх, а при сокращении грудной части— назад и вверх.

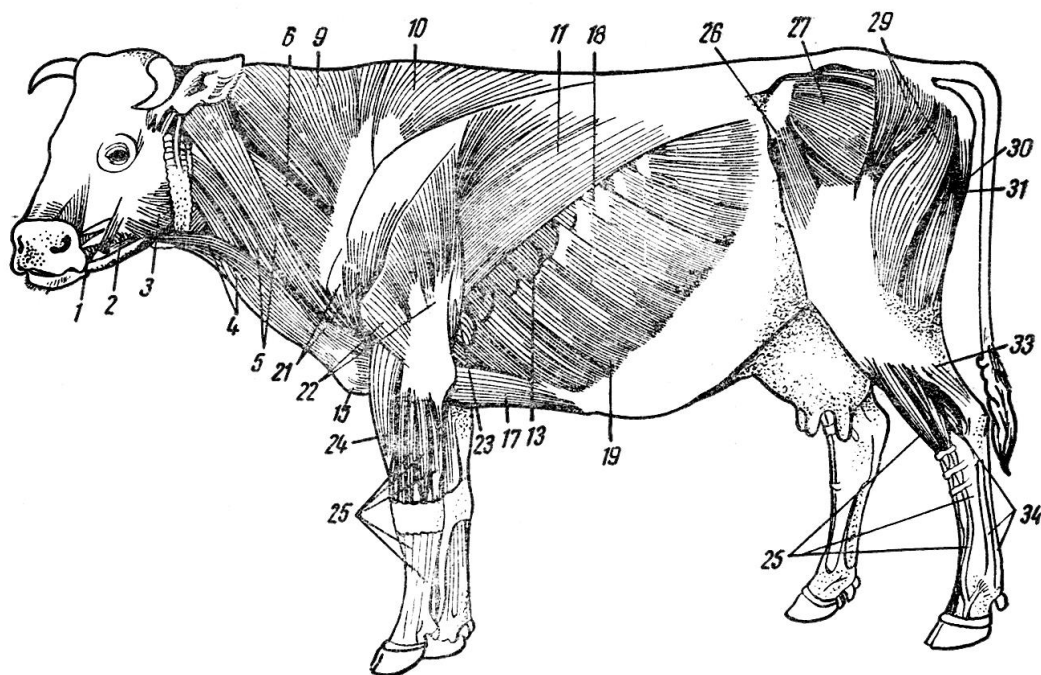


Рис 81. Поверхностная мускулатура:

1 – круговая м. рта; 2 – щечная м.; 3 – большая жевательная м.; 4 – грудно-головная м.; 5 – плечеголовная м.; 6 – плечеатлантная м.; 7 – пластыревидная м.; 8 – ромбовидная м.; 9 – шейная и 10 – грудная части трапецевидной м.; 11 – широчайшая м. спины; 12 – шейная и 13 – грудная части зубчатой вентральной м.; 14 – плечевая и 15 – предплечная части поверхностной грудной м.; 16 – предлопаточная и 17 – плечевая части глубокой грудной м.; 18 – межреберные наружные мм.; 19 – косая наружная м. живота; 20 – предостная м.; 21 – дельтовидная м.; 22 – трехглавая м. плеча; 23 – напрягатель фасции предплечья; 24 – лучевой разгибатель запястья; 25 – разгибатели пальцев; 26 – напрягатель широкой фасции бедра; 27 – средняя ягодичная м.; 28 – поверхностная ягодичная м.; 29 – двуглавая м. бедра; 30 – полусухожильная м.; 31 – полуперепончатая м.; 32 – стройная м.; 33 – икроножная м.; 34 – мм. сгибатели пальцев.

Плечеатлантная мышца — m. omotransversarius (атлантакромиальная – atlantoacromialis) (6) — лежит на боковой поверхности шеи под плечеголовной мышцей, частично с ней срастаясь. Начинается от крыла

атланта, оканчивается на акромионе лопатки. Функция — синергист шейной части трапециевидной мышцы.

Ромбовидная мышца — *m. rhomboideus* (8) — лежит на трапециевидной и краниальной зубчатой дорсальной мышцах, под трапециевидной мышцей. Состоит из шейной и грудной частей с различным направлением мышечных пучков. Шейная часть (ромбовидная мышца шеи) начинается от канатиковой части выйной связки на протяжении от 2-го шейного до 2—3-го грудного позвонка. Грудная часть начинается от надостистой связки на протяжении от 3-го до 7—8-го грудного позвонка. Оканчиваются на медиальной поверхности надлопаточного хряща. Оканчивается на медиальной поверхности надлопаточного хряща, опускаясь слегка на дорсальный край лопатки. По внутренней структуре относится к динамическому типу. Функция — полный синергист трапециевидной мышцы.

Вентральная зубчатая мышца — *m. serratus ventralis* (12, 13) — пластинчатой формы, в виде широкого веера с выступающими на концах зубцами, лежит на боковой поверхности шеи и грудной клетки. Прикрыта плечеголовной, плечеатлантной, трапециевидной и широчайшей мышцами. Состоит из шейной и грудной частей. Шейная часть (вентральная зубчатая мышца шеи) начинается от поперечнореберных отростков с 4-го по 7-й шейный позвонок. Грудная часть (вентральная зубчатая мышца груди) начинается от первых 6—7 ребер зубцами. Оканчивается на ее зубчатой поверхности. Функция — основной держатель туловища между лопатками.

Грудино-плечеголовная мышца — состоит из двух не полностью разделенных мышц: грудиноголовной и плечеголовной, соединенных друг с другом краниальными участками.

Плечеголовная мышца — *m. brachiocephalicus* (рис. 81, 5) — в виде широкой ленты лежит поверхностно на боковой стороне шеи, прикрыта лишь поверхностной фасцией и подкожной мышцей. В ней различают несколько частей, которые начинаются у крупного рогатого скота от затылочной, височной, нижнечелюстной костей и выйной связки и от поперечнореберных

отростков 2 — 5-го шейных позвонков. Оканчивается на гребне плечевой кости под дельтовидной шероховатостью, закрывая плечевой сустав с дорсальной стороны.

Грудиноголовная мышца — m. sternoccephalicus (4) — начинается от угла нижнечелюстной и височной костей и оканчивается у всех на рукоятке грудины. Выше грудино-головной мышцы, между нею и плечевой мышцей проходит яремный желоб, в котором залегают сонная артерия и яремная вена. Функция – при стоянии опускают голову вниз и в сторону (при одностороннем сокращении), способствуют опусканию нижней челюсти, при движении разгибают плечевой сустав и выносят конечность вперед.

Широчайшая мышца спины — m. latissimus dorsi (11) – широким треугольником лежит на дорсолатеральной поверхности грудной стенки, прикрыта лишь подкожной мышцей. Начинается от надостистой связки и остистых отростков на протяжении от 3-5-го грудного до последнего поясничного позвонка. Оканчивается на круглой шероховатости плечевой кости. Функция – антагонист плечеголовной мышцы; в момент опоры продвигает тело вперед, разгибая плечевой сустав, а в момент висения конечности сгибает плечевой сустав и оттягивает конечность назад.

Поверхностная грудная мышца — m. pectoralis superficialis (14, 15) — пластинчатой формы. Лежит с краниоventральной стороны грудной клетки между грудными конечностями. Состоит из двух сросшихся частей: плечевой и предплечной. *Плечевая часть* начинается на рукоятке грудины, оканчивается на гребне плечевой кости рядом с плечеголовной мышцей. *Предплечная часть* начинается от передней половины тела грудины, оканчивается на фасции предплечья с медиальной стороны. Функция — аддуктор конечности; разгибая плечевой сустав, вместе с другими мышцами выносит поднятую конечность вперед; при опоре оттягивает туловище назад.

Глубокая (восходящая) грудная мышца — m. pectoralis profundus (17) — лежит в виде мощного треугольника на латероventральной стороне грудной клетки каудальнее поверхностной грудной мышцы и частично ею прикрыта.

Начинается на вентральной поверхности брюшной стенки в области мечевидного хряща, от боковой поверхности грудины и на реберных хрящах (с 3—5-го по 8—9-й). Направляется краниально, доходит до плечевой кости, огибает ее медиодорсально так, что прикрывает плечевой сустав с дорсальной поверхности. Оканчивается на латеральном и медиальном буграх плечевой кости. Функция — аддуктор и пронатор конечности; продвигает туловище вперед; в фазу вынесения конечности сгибает плечевой сустав.

Мышцы грудной конечности

Преобразование мускулатуры свободной грудной конечности млекопитающих связано с расположением конечности в парасагиттальной плоскости. При этом для противодействия силе тяжести необходимо не столько приведение плеча (за что отвечают грудные мышцы), сколько разгибание плечевого сустава (протракция, вынесение плеча вперед). Эту функцию выполняет предостная мышца (вероятно, гомолог надкоракоидной мышцы птиц). Она приобретает даже специальное место прикрепления на лопатке — предостную ямку (см. «Скелет»). Наблюдается перенесение мышечных брюшек пальцевых и запястных (заплюсневых) мышц проксимально, что обеспечивает значительное облегчение кисти и стопы — это особенно заметно у копытных.

Мышцы, лежащие в области лопатки и действующие на плечевой сустав.

ЭКСТЕНЗОРЫ. Предостная мышца — m. supraspinatus (рис. 82, 1) заполняет предостную ямку, прикрыта трапецевидной и плечеатлантной мышцами. Начинается от предостной ямки, оканчивается на большом и малом бугорках плечевой кости, огибая плечевой сустав с краниальной стороны.

Коракоидноплечевая мышца — m. coracobrachialis (4) — лентовидная мышца, лежит на медиальной поверхности плеча под глубокой грудной мышцей. Начинается от коракоидного отростка лопатки, кончается на медиальной поверхности плечевой кости на круглой шероховатости около

большой круглой мышцы. У хищных может принимать участие в приведении и вращении.

Кроме этих мышц, в разгибании плечевого сустава принимают участие плечеголовная, грудные мышцы и двуглавая мышца плеча.

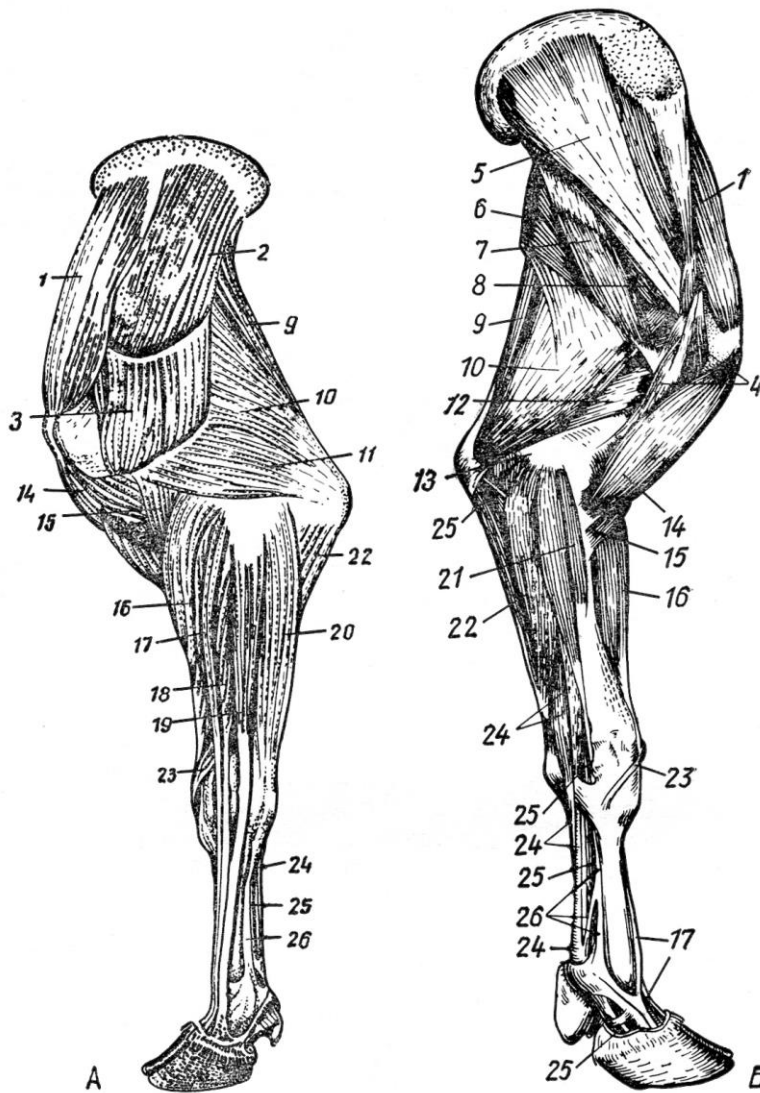


Рис. 82. Мышцы грудной конечности крупного рогатого скота (А – с латеральной и Б – с медиальной сторон):

1 – предостная м.; 2 – заостная м.; 3 – дельтовидная м.; 4 – коракоидноплечевая м.; 5 – подлопаточная м.; 6 – широчайшая м. спины; 7 – большая и 8 – малая круглые мм.; 9 – напрягатель фасции предплечья; 10, 11, 12 – трехглавая м. плеча (10 – ее длинная головка, 11 – латеральная и 12 – медиальная головки); 13 – локтевая м.; 14 – двуглавая м. плеча; 15 – плечевая м.; 16 – лучевой разгибатель запястья; 17 – специальный разгибатель III пальца; 18 – общий пальцевый разгибатель; 19 – боковой пальцевый разгибатель; 20 – локтевой разгибатель запястья; 21 – лучевой сгибатель запястья; 22 – локтевой сгибатель запястья; 23 – длинный абдуктор I пальца; 24 – поверхностный пальцевый сгибатель; 25 – глубокий пальцевый сгибатель; 26 – межкостная средняя м.

ФЛЕКСОРЫ. Дельтовидная мышца — m. deltoideus (3) — пластинчатая, треугольной формы, лежит поверхностно на заостренной мышце. Имеет две части: лопаточную и акромиальную. *Лопаточная часть* начинается от ости лопатки и от заостренной мышцы, *акромиальная часть* — от акромиона. Обе части оканчиваются на дельтовидной шероховатости плечевой кости.

Малая круглая мышца — m. teres minor (8) — веретеновидная, лежит под заостренной и дельтовидной мышцами. Начинается от нижней трети каудального края лопатки, оканчивается на гребне плечевой кости под латеральным бугром.

Большая круглая мышца — m. teres major (7) — пластинчатая, в форме ленты, лежит позади лопатки на медиальной поверхности трехглавой мышцы плеча. Начинается от каудального угла лопатки, оканчивается на круглой шероховатости плечевой кости.

Перечисленные мышцы являются флексорами только при их совместном (групповом) действии. Кроме того, флексорами плечевого сустава являются широчайшая мышца спины и длинная головка трехглавой мышцы плеча.

АБДУКТОР. Заостренная мышца — m. infraspinatus (2) — лежит в заостренной ямке под дельтовидной мышцей, с которой срастается. Начинается от заостренной ямки, оканчивается на большом (латеральном) бугорке плечевой кости.

АДДУКТОРЫ. Подлопаточная мышца — m. subscapularis (5) — многоперистая, лежит в подлопаточной ямке, на которой и закрепляется. Оканчивается на малом бугорке плечевой кости.

В качестве, побочного действия функцию приведения выполняет коракоидноплечевая мышца.

СУПИНАТОРЫ И ПРОНАТОРЫ в качестве самостоятельных мышц у копытных отсутствуют. Функцию супинации наряду со своей

основной функцией выполняют дельтовидная и круглая малая мышцы, функцию пронации – большая круглая и широчайшая мышцы спины.

Мышцы, лежащие в области плеча и действующие на локтевой сустав.

ЭКСТЕНЗОРЫ. Трехглавая мышца плеча — m. triceps brachii (10—12) — начинается тремя головками: **длинной** (массивной) – от каудального края лопатки, **латеральной**— под шейкой плечевой кости с латеральной стороны и **медиальной** — от середины медиальной поверхности плечевой кости. Срастаясь, все головки заканчиваются на локтевом бугре локтевой кости.

Локтевая мышца — m. anconeus (13) — маленькая, лежит под длинной головкой трехглавой мышцы, с которой срастается. Начинается по краям локтевой ямки, оканчивается на локтевом бугре локтевой кости.

Напрягатель фасции предплечья — m. tensor fasciae antebrachii (9) — лежит вдоль каудального края длинной головки трехглавой мышцы плеча. Начинается от каудального угла лопатки, оканчивается на локтевом бугре локтевой кости.

ФЛЕКСОРЫ. Двуглавая мышца плеча – m. biceps brachii (14) — лежит на передней поверхности плечевой кости. Начинается мощным сухожилием от бугра лопатки, проходит по межбугорковому желобу плечевой кости и оканчивается на шероховатости лучевой кости.

Плечевая мышца — m. brachialis (15) — лежит на плечевой кости винтообразно. Начинается на задней поверхности плечевой кости под шейкой. С задней поверхности переходит на латеральную, затем на краниальную и оканчивается на шероховатости лучевой кости.

Мышцы, лежащие в области предплечья и действующие на запястный сустав

ЭКСТЕНЗОРЫ. Лучевой разгибатель запястья — m. extensor carpi radialis (16)— начинается на латеральном надмыщелке плечевой кости и заканчивается на шероховатости 3-й пястной кости.

Длинный абдуктор I пальца — m. abductor digiti primi longus (23) — лежит косо на дорсальной стороне запястья. Начинается на латеральной поверхности лучевой кости, заканчивается на проксимальном конце 2-3-й пястной кости с медиальной стороны.

ФЛЕКСОРЫ. Лучевой сгибатель запястья — m. flexor carpi radialis (21) — лежит на медиальной поверхности предплечья впереди локтевого сгибателя. Начинается на медиальном надмыщелке плечевой кости. Оканчивается на 2-3-й пястной кости.

Локтевой сгибатель запястья — m. flexor carpi ulnaris (22) — начинается двумя головками: одной от медиального надмыщелка плечевой кости, другой — от локтевого бугра локтевой кости. Оканчивается мышца на добавочной кости запястья.

Локтевой разгибатель запястья — m. extensor carpi ulnaris (20) — лежит по заднему краю латеральной поверхности предплечья. У копытных мышца выполняет функцию флексора. Начинается на латеральном надмыщелке плечевой кости, оканчивается на добавочной кости запястья.

Мышцы, лежащие в области предплечья и действующие на пальцы

ЭКСТЕНЗОРЫ. Общий пальцевый разгибатель — m. extensor digitalis communis (18) — веретенообразная мышца, лежит на латеральной поверхности предплечья. Начинается от латерального надмыщелка плечевой кости. У всех кончается на разгибательных отростках копытцевых (копытных) костей каждого пальца.

Боковой пальцевый разгибатель — m. extensor digitalis lateralis (19) — веретенообразная мышца, лежит между общим пальцевым разгибателем и локтевым разгибателем запястья. Начинается от проксимального конца лучевой и локтевой костей. Оканчивается у рогатого скота на венечной и копытцевой костях IV пальца.

ФЛЕКСОРЫ. Поверхностный пальцевый сгибатель — m. flexor digitalis superficialis (24) — прикрыта локтевым сгибателем запястья. Начинается от медиального надмыщелка плечевой кости. Имеет по

несколько брюшек, которые срастаются между собой, а также с глубоким пальцевым сгибателем и межкостными мышцами. В области путового сустава сухожилие разделяется по числу пальцев и оканчивается на венечной кости каждого пальца, образуя 2 сухожильные ножки. Между ними проходит сухожилие глубокого пальцевого сгибателя.

Глубокий пальцевый сгибатель — m. flexor digitalis profundus (25) — лежит на пальмарной поверхности предплечья. Имеет несколько головок, которые начинаются на медиальном надмыщелке плечевой, от локтевой и лучевой костей. Все они сливаются в единое мощное сухожилие, которое у дистального конца пястнопальцевого (путового) сустава делится по количеству пальцев, проходит через сухожильное влагалище поверхностного пальцевого сгибателя и оканчивается на сгибательном бугорке копытцевой (копытной) кости.

Межкостные мышцы — mm. interossei (26) — лежат на пальмарной поверхности пястных костей. Начинаются от проксимального конца пястных костей. Оканчиваются на путовой кости несколькими ветвями и вплетаются в концы сухожилий пальцевых сгибателей.

Мышцы тазовой конечности

Мускулатура тазовой конечности млекопитающих принципиально сходна с мускулатурой птиц в силу такой же парасагиттальной ориентации конечности (рис. 83).

Мышцы, лежащие в области крестца (крупы) и действующие на тазобедренный сустав.

ЭКСТЕНЗОРЫ разделяют на две группы по месту расположения: ягодичную (куда входят несколько ягодичных мышц) и заднебедренную.

Поверхностная ягодичная мышца — m. gluteus superficialis (5) — треугольная, лежит в ягодичной области между напрягателем широкой фасции бедра и двуглавой мышцей, срастаясь с ними. Начинается от фасции, маклока и крестцовой кости. Одновременно с разгибанием пронирует тазобедренный сустав.

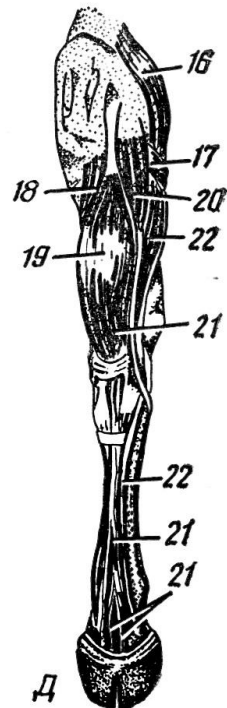
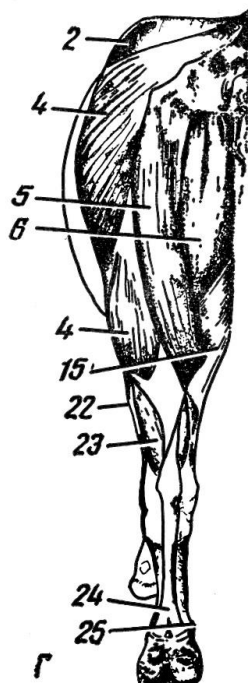
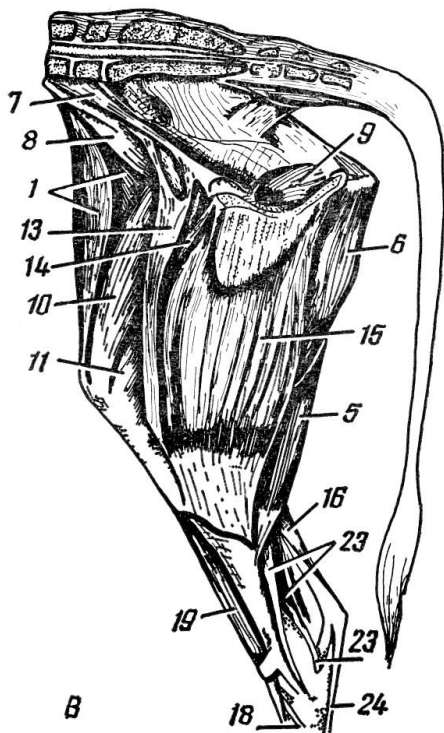
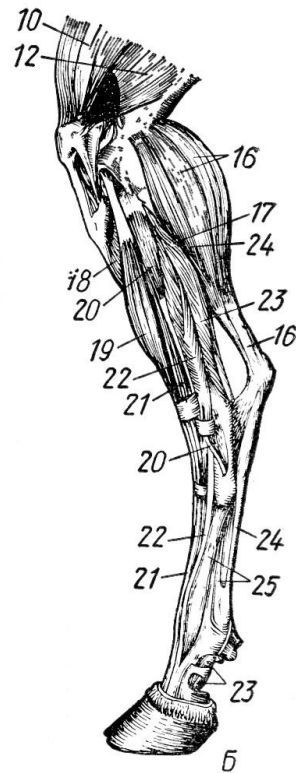
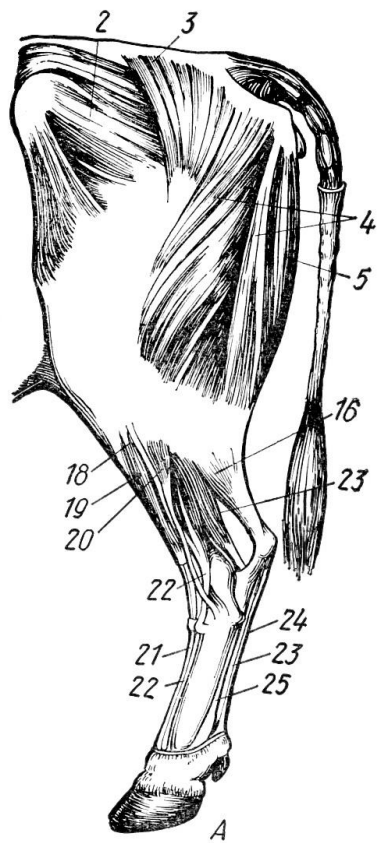


Рис. 83. Мышцы тазовой конечности крупного рогатого скота (А, Б – с латеральной поверхности; В – с медиальной поверхности; Г – сзади; Д – спереди):

1 – напрягатель широкой фасции бедра; 2 – средняя ягодичная м.; 3 – поверхностная ягодичная м.; 4 – двуглавая м. бедра; 5 – полусухожильная м.; 6 – полуперепончатая м.; 7 – малая поясничная м.; 8 – подвздошная м.; 9 – внутренняя запирающая; 10 – прямая, 11 – медиальная и 12 – латеральная головки четырехглавой м. бедра; 13 – портняжная м.; 14 – гребешковая м.; 15 – стройная м.; 16 – икроножная м.; 17 – пяточная м.; 18 – большеберцовая передняя м.; 19 – малоберцовая третья м.; 20 – малоберцовая длинная м.; 21 – длинный пальцевый разгибатель; 22 – боковой пальцевый разгибатель; 23 – глубокий пальцевый сгибатель; 24 – поверхностный пальцевый сгибатель; 25 – межкостная средняя м.

Средняя ягодичная мышца — *m. gluteus medius* (2) — заполняет ягодичную ямку подвздошной кости, частично прикрыта поверхностной ягодичной мышцей. Начинается от маклока и крестцового бугра подвздошной кости, заходит в область поясницы, где срастается с длиннейшей мышцей спины. Оканчивается на большом вертеле бедренной кости. Одновременно с разгибанием несколько отводит конечность.

Глубокая ягодичная мышца — *m. gluteus profundus* — лежит под средней ягодичной мышцей. Начинается от седалищной ости тазовой кости. Оканчивается на большом вертеле бедренной кости. Участвует в разгибании вместе с другими экстензорами. Основная функция — отведение конечности.

Двуглавая мышца бедра — *m. biceps femoris* (4) — лежит под кожей в области крупа и бедра позади тазобедренного сустава. Имеет 2 головки с разным направлением мышечных пучков, сросшихся друг с другом. **Крестцовая головка** начинается от гребня крестцовой кости и крестцово-седалищной связки, а **седалищная головка** — от седалищного бугра седалищной кости. Массивное брюшко оканчивается на гребне большой берцовой кости, на боковой связке коленной чашки и на бугре пяточной кости. При действии с другими экстензорами в момент опоры является мощным разгибателем тазобедренного, коленного и заплюсневого суставов.

Полусухожильная мышца — *m. semitendinosus* (5) — лежит под кожей позади двуглавой мышцы бедра. Начинается от седалищного бугра седалищной кости. Мясистое брюшко переходит в сухожилие, которое

оканчивается на гребне большой берцовой кости и бугре пяточной кости с медиальной стороны. При совместном действии с другими экстензорами в момент опоры разгибает тазобедренный, коленный и заплюсневый суставы.

Полуперепончатая мышца — m. semimembranosus (6) — лежит под кожей, позади полусухожильной мышцы, вместе с которой формирует задний контур бедра. Начинается от седалищного бугра седалищной кости, оканчивается на медиальной мыщелке бедренной кости и большой берцовой кости. При совместном действии с другими экстензорами разгибает тазобедренный и коленный суставы.

Квадратная мышца бедра — m. quadratus femoris—небольшая, лежит на задней поверхности тазобедренного сустава. Начинается от вентральной поверхности тела седалищной кости. Оканчивается на задней поверхности бедренной кости под вертлужной ямкой

ФЛЕКСОРЫ. Напрягатель широкой фасции бедра – m. tensor fasciae latae (1) – треугольной формы, лежит поверхностно вдоль переднего края бедра. Начинается от маклока до широкой фасции бедра. Сгибает тазобедренный и разгибает коленный суставы.

Остальные флексоры тазобедренного сустава расположены на медиальной поверхности конечности.

Большая поясничная мышца – m. psoas major (см. рис. 79 — 3) — лежит в области поясницы. Начинается от тел последних грудных и поясничных позвонков, оканчивается на малом вертеле бедренной кости. Сгибает тазобедренный сустав и поясницу, выносит конечность вперед.

Подвздошная мышца — m. iliacus – мясистая, лежит на крестцово-тазовой поверхности подвздошной кости (рис. 83, 8). Образована двумя обособленными головками, латеральной и медиальной, между которыми проходит большая поясничная мышца. Латеральная головка начинается от крыльев подвздошной и крестцовой костей, медиальная – от их тел и от сухожилия малой поясничной мышцы. Оканчиваются обе головки на малом вертеле бедренной кости, срастаясь между собой и с большой поясничной

мышцей, за что их часто объединяют в одну подвздошно-поясничную мышцу. Сгибает и одновременно супинирует тазобедренный сустав.

Портняжная мышца — m. sartorius (13)—пластинчатая, в виде ленты лежит на медиальной поверхности бедра вдоль переднего края стройной мышцы. Начинается от сухожилия малой поясничной мышцы и тела подвздошной кости. Оканчивается сухожилием на фасции голени около коленной чашки. Является флексором и аддуктором тазобедренного и экстензором коленного сустава.

Гребешковая мышца – m. pectineus (14) — лежит позади портняжной мышцы. Начинается на подвздошнолонном возвышении, оканчивается на медиальной поверхности бедренной кости. В зависимости от фазы движения мышца выполняет функции флексора, аддуктора и супинатора.

АДДУКТОРЫ. Стройная мышца — m. gracilis (15) — лежит на медиальной поверхности бедра. Начинается на вентральной поверхности лонной кости, оканчивается на медиальной поверхности гребня большой берцовой кости.

Приводящая мышца — m. adductor — лежит под стройной мышцей позади гребешковой. Начинается от вентральной поверхности лонной кости, оканчивается на медиальной поверхности нижней половины бедренной кости.

Кроме этих мышц, в приведении конечности участвуют портняжная и гребешковая мышцы.

АБДУКТОРЫ. Функцию абдукторов выполняют средняя и глубокая ягодичные и двуглавая мышца бедра.

СУПИНАТОРЫ. Наружная запирающая мышца — m. obturatorius externus — треугольная, начинается медиально от запертого отверстия, оканчивается сухожильно в вертлужной впадине.

Внутренняя запирающая мышца — m. obturatorius internus (9) — треугольная, лежит на дорсальной поверхности тазовой кости.

Начинается от седалищной, проходит через запертое отверстие, сливаясь с сухожилием наружной запирающей мышцы.

В супинации тазобедренного сустава участвуют, кроме того, подвздошная, большая поясничная, гребешковая, квадратная, двуглавая мышцы.

ПРОНАТОРЫ. Функцию пронаторов наряду с основной функцией разгибания тазобедренного сустава выполняют поверхностная ягодичная, полусухожильная, полуперепончатая мышцы.

Мышцы области бедра, действующие на коленный сустав. Коленный сустав одноосный, в нем действуют разгибатели и сгибатели (рис. 83).

ЭКСТЕНЗОРЫ. Четырехглавая мышца бедра – m. quadriceps femoris (10-12) – самая крупная мышца свободной тазовой конечности. Лежит на дорсальной, латеральной и медиальной поверхностях бедренной кости, образуя передний контур бедра. Состоит из четырех головок. **Прямая головка** начинается на теле подвздошной кости, над суставной ямкой; **латеральная головка** начинается от латеральной поверхности бедренной кости; **медиальная головка** начинается от медиальной поверхности бедренной кости; **промежуточная головка** начинается от краниальной поверхности бедренной кости. Все головки, сливаясь, закрепляются на коленной чашке, а их сухожилия продолжаются в качестве трех прямых связок коленной чашки и оканчиваются на большой берцовой кости.

В разгибании коленного сустава, кроме того, участвуют двуглавая мышца бедра, напрягатель широкой фасции, портняжная,

ФЛЕКСОРЫ. Подколенная мышца – m. popliteus – лежит на плантарной поверхности большой берцовой кости. Начинается на латеральном надмыщелке бедренной кости, оканчивается на проксимальном конце большеберцовой кости.

В сгибании коленного сустава в различные фазы движения принимают участие двуглавая мышца бедра, полусухожильная, полуперепончатая, трехглавая мышца голени.

Мышцы области голени, действующие на заплюсневый (скакательный) сустав.

ЭКСТЕНЗОРЫ. Трехглавая мышца голени – m. triceps surae – образует задний контур голени и состоит из двух слившихся мышц: икроножной и подошвенной. **Икроножная мышца** – m. gastrocnemius (16) – начинается двумя головками по краям надмышцелковой (плантарной) ямки бедренной кости. **Подошвенная (пяточная) мышца** – m. soleus (17) – начинается на малоберцовой кости. Мышцы вскоре сливаются и образуют сухожилие, к которому добавляются сухожилия поверхностного пальцевого сгибателя, двуглавой, полусухожильной и полуперепончатой мышц. В результате формируется мощное *общее пяточное*, или *ахиллово, сухожилие*, которое закрепляется на бугре пяточной кости. Трехглавая мышца голени участвует в сгибании коленного сустава.

В разгибании заплюсневого сустава принимают участие двуглавая мышца бедра и полусухожильная мышца.

ФЛЕКСОРЫ. Краниальная (передняя) большеберцовая мышца – m. tibialis cranialis (anterior) (18) – тонкая, прикрыта длинным пальцевым разгибателем, начинается на проксимальном конце большеберцовой кости. Оканчивается на I заплюсневой, а также на III-IV плюсневых костях.

Малоберцовая третья мышца – m. peroneus (fibularis) tertius (19) – лежит на передней поверхности голени, прикрывая разгибатели пальцев. Начинается на латеральном надмышцелке бедренной кости, оканчивается на II-III заплюсневой и III-IV плюсневой костях.

Малоберцовая длинная мышца – m. peroneus (fibularis) longus (20) – лежит на латеральной поверхности голени. Начинается от малоберцовой

кости и латерального мышелка большеберцовой кости. Оканчивается на I и II заплюсневых костях.

Мышцы области голени, действующие на суставы пальцев.

ЭКСТЕНЗОРЫ. Длинный пальцевый разгибатель – m. extensor digitalis longus (21) – веретенообразная мышца, ее брюшки прикрыты малоберцовой третьей мышцей. Начинается на латеральном надмышцелке бедренной кости. Сухожилие перед окончанием разветвляется и оканчивается на разгибательном отростке копытцевой (копытной) кости каждого пальца.

Боковой пальцевый разгибатель – m. extensor digitalis lateralis (22) – лежит на боковой поверхности голени рядом с длинным пальцевым разгибателем. Начинается на латеральном мышцелке большеберцовой кости 1-2 брюшками. Сухожильно заканчивается на венечной кости IV пальца, срастаясь с сухожилием длинного пальцевого разгибателя.

ФЛЕКСОРЫ. Поверхностный пальцевый сгибатель – m. flexor digitalis superficialis (24) – лежит на каудальной поверхности голени, прикрыта икроножной мышцей, с которой частично срастается. Начинается от надмышцелковой (плантарной) ямки бедренной кости. Сухожилие сплетается с сухожилием икроножной мышцы, перекидывается через пяточный бугор. На уровне плюснопальцевой (путовой) фаланги делится по числу пальцев и закрепляется на венечных костях, формируя по две ножки, через которые проходит сухожилие глубокого пальцевого сгибателя.

Глубокий пальцевый сгибатель - m. flexor digitalis profundus (23) – лежит на каудальной поверхности голени, прикрыт трехглавой мышцей голени и поверхностным пальцевым сгибателем. Имеет несколько веретенообразных брюшек. Начинается на латеральном мышцелке и плантарной поверхности большеберцовой кости. Их общее сухожилие проходит по плантарной поверхности заплюсны, минуя пяточный бугор. В области плюсны разветвляется по количеству пальцев, проходит между

ножками сухожилия поверхностного пальцевого сгибателя и оканчивается на сгибательном отростке копытцевых костей каждого пальца.

Межкостные мышцы – m. interossei – сухожильно-мышечные тяжи, идущие по плантарной поверхности плюсневой кости. Начинаются на плантарной поверхности заплюсневого сустава и плюсны. По ходу соединяются сухожильными связками с другими пальцевыми мышцами. Оканчиваются на путовой кости, а также, переходя на переднюю поверхность пальцев, сливаются с сухожилиями пальцевых разгибателей.

Контрольные вопросы: 1. Охарактеризуйте мускулатуру первичноводных хордовых животных. 2. Преобразование мышц при выходе на сушу. 3. Дайте характеристику мускулатуры амфибий. 4. Опишите мускулатуру рептилий. 5. Дайте характеристику мускулатуры птиц. 6. Опишите особенности мускулатуры млекопитающих.

Рекомендуемая литература

1. Гуртовой, Н.Н. Систематика и анатомия хордовых животных. Краткий курс/ Н.Н. Гуртовой – Москва: ИКЦ «Академкнига», 2004. – 142 с.
2. Гуртовой, Н.Н. Практическая зоотомия позвоночных/Н.Н. Гуртовой, Ф.Я. Дзержинский. – Части 1, 2, 3– Москва: Высшая школа, 1992.
3. Дзержинский, Ф.Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных/Ф.Я. Дзержинский. – 2-е изд., испр., перераб. и доп. – Москва: Изд-во Аспект Пресс, 2005. – 304 с.
4. Ромер А. Анатомия позвоночных/А. Ромер, Т. Парсонс – Том 1, 2. – Москва, «Мир», 1992.

Оглавление

| | |
|---|-----------|
| Предмет и методы сравнительной анатомии..... | 3 |
| Введение в практический курс..... | 3 |
| Раздел I. Скелет..... | 5 |
| Глава 1. Области, плоскости и направления в теле животных .. | 8 |
| Глава 2. Стволовой скелет | 14 |
| 2.1 Первичноводные хордовые..... | 14 |
| 2.2 Скелет непарных плавников..... | 18 |
| 2.3 Стволовой скелет амфибий..... | 21 |
| 2.4 Стволовой скелет амниот..... | 23 |
| 2.4.1 Рептилии..... | 25 |
| 2.4.2 Птицы..... | 30 |
| 2.4.3 Млекопитающие..... | 34 |
| Глава 3. Скелет головы - череп..... | 41 |
| 3.1 Первичноводные хордовые..... | 41 |
| 3.2 Амфибии..... | 49 |
| 3.3 Рептилии..... | 52 |
| 3.4 Птицы..... | 60 |
| 3.5 Млекопитающие..... | 65 |
| Глава 4. Скелет парных конечностей..... | 70 |
| 4.1 Скелет парных плавников..... | 70 |
| 4.1.1 Хрящевые рыбы..... | 70 |
| 4.1.2 Костистые рыбы..... | 72 |
| 4.2 Скелет конечностей тетрапод..... | 74 |
| 4.2.1 Скелет грудной конечности..... | 77 |
| 4.2.1.1 Амфибии..... | 77 |
| 4.2.1.2 Рептилии..... | 79 |
| 4.2.1.3 Птицы..... | 82 |
| 4.2.1.4 Млекопитающие..... | 85 |

| | |
|--|------------|
| 4.2.2 Скелет тазовой конечности..... | 88 |
| 4.2.2.1 Амфибии..... | 88 |
| 4.2.2.2 Рептилии..... | 90 |
| 4.2.2.3 Птицы..... | 93 |
| 4.2.2.4 Млекопитающие..... | 95 |
| Глава 5. Соединение костей..... | 99 |
| 5.1 Типы соединения костей..... | 99 |
| 5.2 Соединение костей млекопитающих..... | 102 |
| 5.2.1 Осевой скелет..... | 102 |
| 5.2.2 Грудная конечность..... | 105 |
| 5.2.3 Тазовая конечность..... | 107 |
| 5.3 Особенности соединения костей рыб, амфибий, рептилий и птиц..... | 109 |
| Раздел II. Мускулатура..... | 112 |
| Глава 6. Мускулатура первичноводных хордовых..... | 115 |
| 6.1 Ланцетник..... | 115 |
| 6.2 Круглоротые..... | 115 |
| 6.3 Хрящевые рыбы..... | 117 |
| 6.4 Костистые рыбы..... | 119 |
| Глава 7. Общая характеристика мускулатуры у наземных позвоночных..... | 122 |
| 7.1 Амфибии..... | 125 |
| 7.2 Рептилии..... | 133 |
| 7.3 Птицы..... | 134 |
| 7.4 Млекопитающие..... | 151 |
| Рекомендуемая литература..... | 179 |
| Оглавление..... | 180 |
| Список использованных источников..... | 182 |

Список использованных источников

1. Гуртовой, Н.Н. Систематика и анатомия хордовых животных. Краткий курс/ Н.Н. Гуртовой – Москва: ИКЦ «Академкнига», 2004. – 142 с.
2. Гуртовой, Н.Н. Практическая зоотомия позвоночных/Н.Н. Гуртовой, Ф.Я. Дзержинский. – Части 1, 2, 3– Москва: Высшая школа, 1992.
3. Дзержинский, Ф.Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных/Ф.Я. Дзержинский. – 2-е изд., испр., перераб. и доп. – Москва: Изд-во Аспект Пресс, 2005. – 304 с.
4. Ромер А. Анатомия позвоночных/А. Ромер, Т. Парсонс – Том 1, 2. – Москва, «Мир», 1992.

Учебное издание

Панов Валерий Петрович
Семак Анна Эдуардовна
Золотова Анастасия Владимировна
Панина Елена Витальевна
Черепанова Надежда Геннадьевна

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ
АППАРАТ ДВИЖЕНИЯ**

Учебное пособие