

**Общие закономерности филогенеза
систем органов позвоночных.**

**ЭВОЛЮЦИЯ НАЧАЛЬНОГО ОТДЕЛА
ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ**

Общие закономерности филогенеза систем органов позвоночных

Эволюция позвоночных от низших бесчелюстных до высших птиц и млекопитающих ведет к постепенному повышению уровня их организации и носит **прогрессивный характер**. **Морфофизиологический прогресс** характеризуется следующими изменениями:

1. Усложнение и **дифференцировка** систем органов. Примитивные органы развиваются и специализируются
2. Более эффективная **интеграция** - объединение различных специализированных органов в единый организм. Достигается развитием основных систем интеграции - нервно-эндокринной и кровеносной.
3. Усиление, более активное и **эффективное выполнение основных функций**
4. **Расширение функций**. Дифференцировка и специализация позволяют выполнять дополнительные функции, недоступные ранее более примитивным системам органов
5. **Разделение функций**
6. **Смена функций**

Согласно **биогенетическому закону Геккеля-Мюллера** при индивидуальном развитии особи повторяются признаки предковых форм (**рекапитуляции**).

Однако эволюционные изменения сопровождаются изменениями в индивидуальном развитии по сравнению с предками. Такие изменения - **филэмбриогенезы** по А.Н.Северцову могут закладываться на разных стадиях эмбриогенеза и в разной степени меняют направление развития:

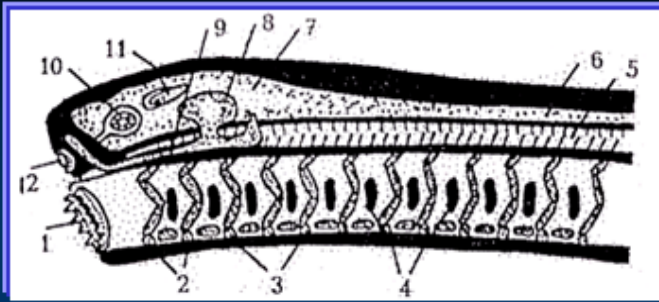
1. **Архалаксисы** - изменения на ранних стадиях эмбриогенеза, ведущие к существенным изменениям в развитии или к закладке новых органов, которых не было у предков (закладка хорды у хордовых животных)
2. **Девииации** - отклонение на средних этапах развития (преобразование первого жаберного кармана в барабанную полость среднего уха)
3. **Анаболии** - изменения (надставки) на поздних этапах практически сформировавшихся органов (появление изгибов позвоночника у человека, связанное с прямохождением).

Изменения в эмбриогенезе могут сопровождаться изменением времени (**гетерохронии**) или места (**гетеротопии**) закладки органов.



Висцеральный череп низших бесчелюстных позвоночных

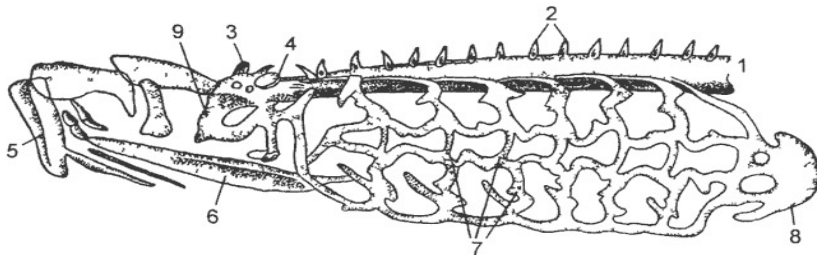
Висцеральный скелет гипотетического предка челюстных животных



- 1 – ротовой кольцевидный хрящ
- 2 – преджаберные дуги
- 3 – жаберные дуги
- 4 – жаберные щели
- 5 – хорда
- 6 – спинной мозг
- 7 – головной мозг
- 8 – слуховая капсула
- 9 – парахордалии (зачатки мозгового черепа)
- 10 – глаз
- 11 – боковой глазничный хрящ
- 12 – обонятельная ямка

Череп и скелет жаберного аппарата миноги:

- 1 - хорда, 2 - зачатки верхних дуг позвонков, 3 – обонятельная капсула,
- 4 - слуховая капсула, 5 - скелет присасывательной воронки, 6 - подъязычный хрящ,
- 7 - жаберные дужки, 8 - околосердечный хрящ, 9 - подъязычный хрящ



- Начальный отдел пищеварительной системы образуют ротовая полость с расположенными там зубами, языком и слюнными железами, глотка и начальный отдел пищевода. Хордовые - вторичноротые животные. Одна из их особенностей - глотка прорезана жаберными щелями.
- **висцеральный череп** - скелет начального отдела пищеварительной системы
- Висцеральный череп появляется у низших бесчелюстных позвоночных (круглоротых) и представлен околоротовым хрящевым кольцом и единой решеткой из недифференцированных хрящевых дуг, служащих опорой для жаберных мешков
- **Зубы** - бугорки ороговевающего эпителия

Висцеральный скелет хрящевых рыб

У хрящевых рыб жаберные дуги дифференцируются:

1-я - 2-я - предчелюстные -

образуют губные хрящи

3-я - челюстная - образует первичные челюсти.

Верхняя часть дуги - небноквадратный хрящ (парный), формирует верхнюю челюсть. Нижняя - меккелев хрящ (парный), формирует нижнюю челюсть.

4-я - подъязычная - служит опорой для челюстей и осуществляет их прикрепление к осевому скелету.

Верхняя - гиомандибулярный хрящ (парный) - прикрепляет челюсти к черепу (подвесок). Нижняя - гиоид (парный). Непарный хрящ копула замыкает дугу снизу.

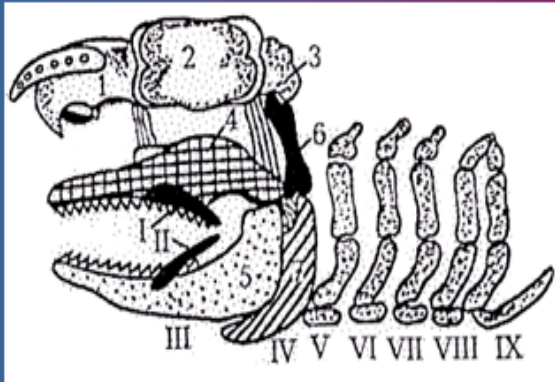
Череп - амфистильный: присоединение челюстей к осевому скелету (черепу) через подвесок и дополнительные отростки верхней челюсти.

5 - 9 - е - жаберные. Опора для жабр.

Из плакоидной чешуи развиваются зубы. Располагаются прямыми или косыми рядами, прикреплены к внутренней поверхности челюстей (плевродонтные).

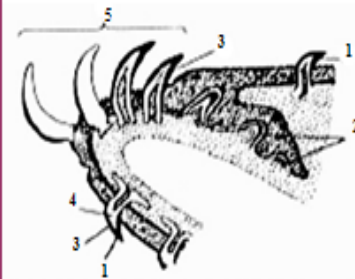
Зубная система гомодонтная - недифференцированные зубы конической формы служат для захвата и удержания добычи. Характерен полифиодонтизм - многократная смена по мере изнашивания.

Висцеральный скелет хрящевой рыбы



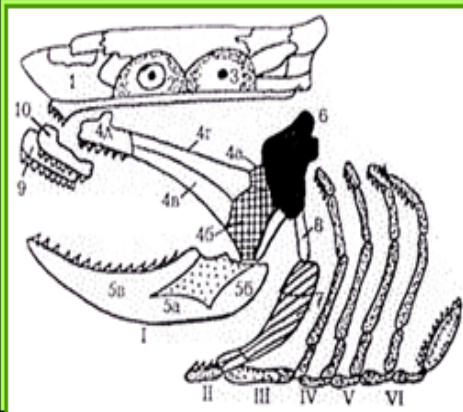
- 1 – обонятельная капсула
- 2 – зрительная капсула (орбита)
- 3 – слуховая капсула
- I – II – губные хрящи (предчелюстные дуги)
- III – челюстные дуги
- 4 – небо-квадратный хрящ (верхняя челюсть)
- 5 – меккелев хрящ (нижняя челюсть)
- IV – подъязычная дуга
- 6 – гиомандибулярный хрящ (подвесок)
- 7 – гиоид
- V – IX – жаберные дуги

1 – плакоидная чешуя; 2 – закладка новых зубов; 3 – эмаль; 4 – дентин; 5 – зубы.



Висцеральный скелет костных рыб

Висцеральный скелет костистой рыбы



- 1 – обонятельная капсула
- 2 – зрительная капсула (орбита)
- 3 – слуховая капсула
- 4а – задняя крыловидная кость
- 4б – квадратная кость
- 4в – наружная крыловидная кость
- 4г – внутренняя крыловидная кость
- 4д – небная кость
- 5а – сочленовная кость
- 5б – угловая кость
- 5в – зубная кость
- II – подъязычная дуга
- 6 – гиомандибулярная кость
- 7 – гиоид
- 8 – межподъязычная кость
- III – VI – жаберные дуги
- 9 – предчелюстная кость
- 10 – верхнечелюстная кость



У костных рыб хрящевые элементы висцерального черепа окостеневают (замещающие кости).

На основе предчелюстных и челюстной висцеральных дуг формируются дополнительные поверхностные накладные кости, которые образуют **вторичные челюсти**. Вторичная верхняя челюсть представлена **предчелюстной и верхнечелюстной**, вторичная нижняя – **угловой и зубной** костями (парные).

Первичный челюстной сустав, образованный сочленовной и квадратной костями, подвижно соединяет верхние и нижние челюсти.

Череп – **гиостильный** – присоединение челюстей к мозговому черепу через гиомандибулярный элемент (подвесок).

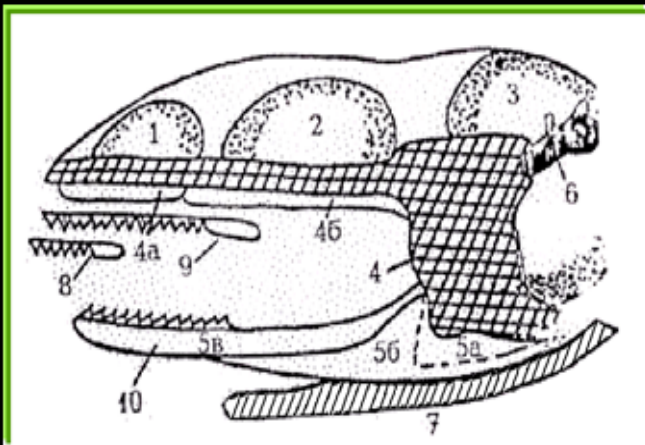
4 пары жаберных дуг окостеневают, служат опорой для жабр (5-я пара – рудиментарная).

Жаберные щели прикрыты жаберными крышками.

Многочисленные недифференцированные зубы располагаются на челюстях и других костях

Висцеральный скелет амфибий

Висцеральный скелет амфибии



- 1 – обонятельная капсула
- 2 – зрительная капсула (орбита)
- 3 – слуховая капсула
- 4 – квадратная кость
- 4а – небная кость
- 4б – крыловидная кость

- 5а – сочленовная кость
- 5б – угловая кость
- 5в – зубная кость
- 6 – столбик (columella)
- 7 – подъязычный аппарат
- 8 – предчелюстная кость
- 9 – верхнечелюстная кость
- 10 – нижнечелюстная кость

Скелет амфибий в значительной степени хрящевой. Количество костей уменьшается.

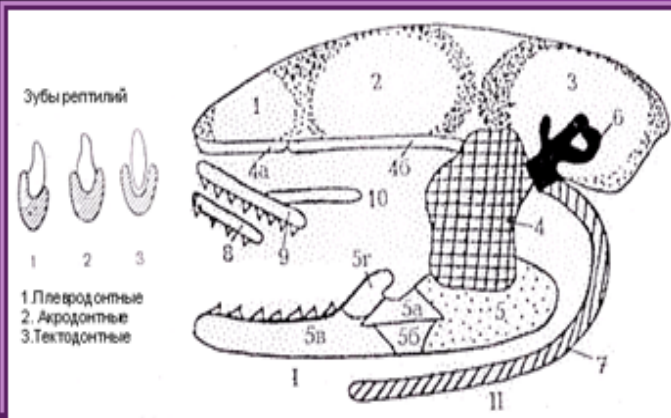
Верхняя челюсть срастается с основанием черепа, формируется аутостильный череп

В подъязычной дуге гиомандибулярный элемент теряет функции подвеска и превращается в столбик - слуховую косточку среднего уха (связано с новым типом черепа и выходом на сушу).

Жаберные дуги не несут функции опоры для жабр. Две первые жаберные дуги вместе с гиоидом формируют подъязычный аппарат, а остальные - хрящи гортани.

Висцеральный скелет рептилий

Висцеральный скелет рептилии



- 1 – обонятельная капсула
- 2 – зрительная капсула (орбита)
- 3 – слуховая капсула
- 1 – челюстная дуга
- 4 – квадратная кость
- 4а – небная кость
- 4б – крыловидная кость
- 5 – сочленовная кость

- 5а – надугловая кость
- 5б – угловая кость
- 5в – зубная кость
- 5г – венечная кость
- II – подъязычная дуга
- 6 – столбик (columella)
- 7 – подъязычный аппарат
- 8 – межчелюстная кость
- 9 – верхнечелюстная кость
- 10 – вторичное твердое небо

У рептилий из горизонтальных отростков небной, верхнечелюстной, межчелюстной и крыловидной костей формируется вторичное твердое небо (неполное или полное в зависимости от отряда рептилий).

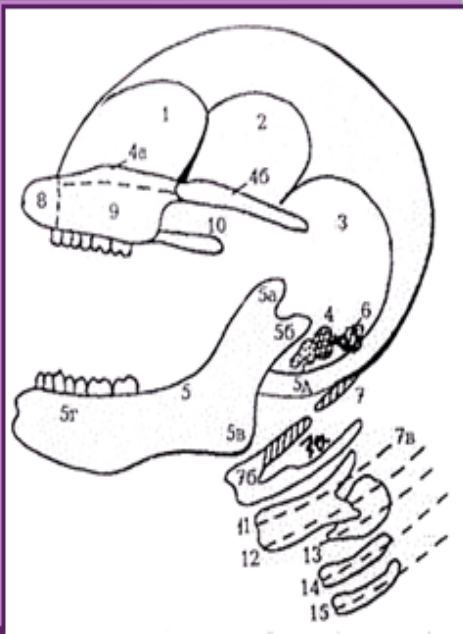
Первичная ротовая полость разделяется на два отдела - верхний дыхательный и нижний пищеварительный. Начинает формироваться вторичная ротовая полость.

Скелет окостеневает.

Зубная система в основном гомодонтная. У некоторых современных (ящерицы) - элементы дифференцировки. У ископаемых (зверозубые) - дифференцировка зубов на резцы, клыки и заднебугорчатые (трехбугорчатые). У змей - ядовитые зубы. Прикрепление - плевродонтное, акродонтное (зубы прикрепляются к внутренней или наружной поверхности челюстей) и тектодонтное (у крокодилов, зубы в костных альвеолах). Полифиодонтизм.

Висцеральный скелет млекопитающих

Висцеральный череп млекопитающих и человека



- 1 – обонятельная капсула
- 2 – зрительная капсула (орбита)
- 3 – слуховая капсула
- 4 – наковальня (incus)
- 4а – небная кость
- 4б – крыловидная кость
- 5 – нижняя челюсть
- 5а – венечный отросток
- 5б – суставной отросток
- 5в – угловой отросток
- 5г – альвеолярный отросток
- 5д – молоточек (malleus)
- 6 – стремечко (stapes)
- 7 – шиловидный отросток
- 7а – верхние рожки подъязычной кости
- 7б – тело подъязычной кости
- 7в – задние рожки подъязычной кости
- 8 – межчелюстная кость
- 9 – верхнечелюстная кость
- 10 – вторичное твердое небо
- 11 – 13 – хрящи гортани
- 14, 15 – хрящи трахеи

У Млекопитающих - полностью сформированное вторичное твердое небо и вторичная ротовая полость, которая делится на преддверие и собственно ротовую полость.

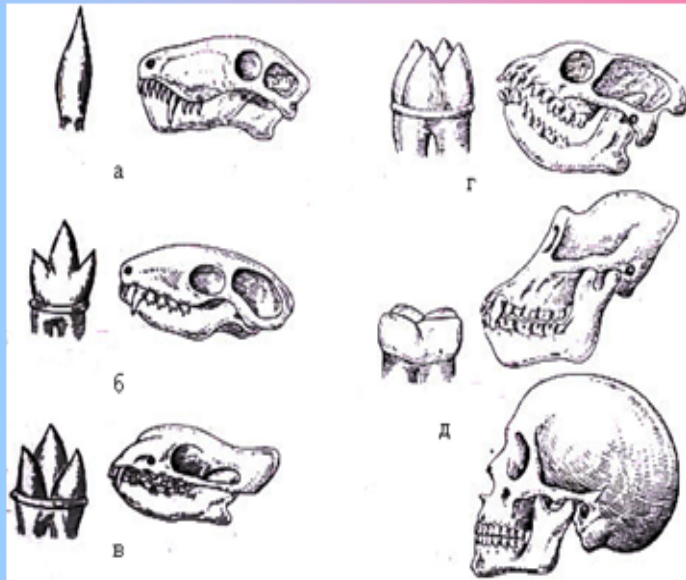
Челюсти полностью вторичные. Элементы челюстной дуги редуцируются и преобразуются в слуховые косточки - наковальню (небно-квадратный элемент) и молоточек (меккелев элемент). Верхняя челюсть состоит из сросшихся верхнечелюстных и межчелюстных костей. Нижняя челюсть - единая зубная кость, которая подвижно соединена с черепом (чешуйчатой костью) - формируется вторичный челюстной сустав.

Верхний отдел подъязычной дуги преобразуется в стремечко. Нижний - в шиловидный отросток и передние рожки подъязычной кости.

1-я жаберная дуга и копула формируют тело и задние рожки подъязычной кости. 2-я и последующие дуги - щитовидный хрящ, хрящи гортани и трахеи.

Эволюция зубной системы млекопитающих

Эволюция зубной системы позвоночных



- а – конические зубы пермских рептилий;
б – трехзубчатые зубы высших териодонтов;
в – трехбугорчатые зубы примитивных млекопитающих;
г – четырехбугорчатые зубы ископаемой полуобезьяны;
д – тупобугорчатые зубы высших обезьян и человека.

У млекопитающих - гетеродонтная система (резцы, клыки, премоляры, моляры).

Этапы формирования жевательной поверхности зубов: гаплодонтные (одновершинные остробугорчатые), трикодонтные секторальные, тритуберкулярные, тетратуберкулярные остробугорчатые, тетратуберкулярные тупобугорчатые.

Текодонтное прикрепление.

Вместо полифиодонтизма - дифиодонтизм - молочные зубы прорезываются у человека с 0,5 до 2-х лет (зубная формула $\frac{2102}{2102}$), сменяются на постоянные с 6 до 12 лет ($\frac{2123}{2123}$). У некоторых млекопитающих сохраняется многократная смена зубов (четыре смены у слонов).

Количество зубов уменьшается, зубы располагаются в один ряд.

Изменение зубов позволяет активно захватывать пищу и проводить ее первичную переработку. Различия в дифференцировке зубов дают возможность разным отрядам млекопитающих эффективно использовать разные виды пищи и адаптироваться к разным условиям обитания.

Преобразование висцеральных жаберных дуг в процессе эволюции позвоночных животных

У бесчелюстных (круглоротых) – околоротовое хрящевое кольцо и нерасчлененные хрящевые дуги (единая решетка – опора жаберных мешков)

У челюстноротых: - расчленение дуг (каждая – на 4, подвижность);
- дифференцировка

1-2. Предчелюстные – губные хрящи (у хрящевых рыб). При дальнейшей эволюции – основа для формирования **покровных** верхнечелюстных и предчелюстных (межчелюстных) костей вторичной верхней челюсти (у костных рыб – млекопитающих).

3. Челюстная: верхняя – первичные верхние челюсти у хрящевых рыб (небно-квадратный хрящ). При дальнейшей эволюции дифференцируется на квадратную и заднюю крыловидную кости, которые вместе с покровными наружной и внутренней крыловидными и небной костями формируют **первичное небо**.

У млекопитающих квадратная кость преобразуется в **наковальню**.

нижняя – первичные нижние челюсти у хрящевых рыб (меккелев хрящ).

У костных рыб образует сочленовную кость, которая вместе с квадратной костью формирует первичный челюстной сустав.

У млекопитающих преобразуется в **молоточек**

4. Подъязычная: верхняя - подвесок (гиомандибулярный хрящ) у рыб, прикрепляющий челюсти к осевому скелету. У амфибий преобразуется в слуховую косточку **столбик** (стремечко у млекопитающих)

нижняя – гиоид у рыб. У амфибий образует часть **подъязычного аппарата**, а у млекопитающих – шиловидный отросток височной кости и передние рожки **подъязычной кости**

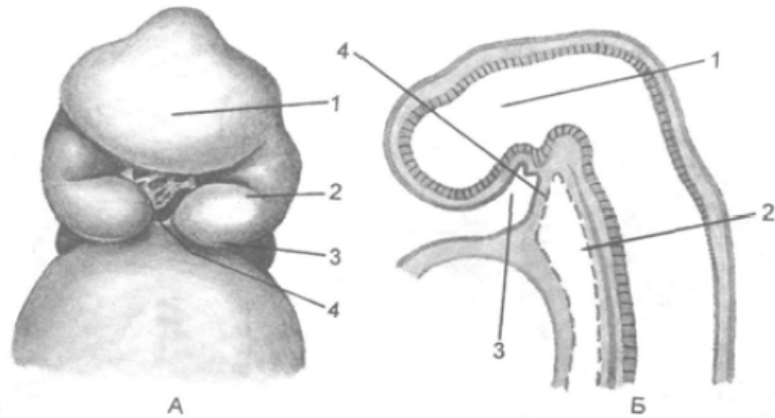
5-11. Жаберные – опора для жабр у рыб. При выходе позвоночных на сушу при редукции жабр преобразуются и меняют функции:

1-я жаберная образует у млекопитающих задние рожки и тело **подъязычной кости**

2-я - 3-я формируют **щитовидный хрящ**

4-я и последующие образуют **хрящи гортани и трахеи**

Эмбриональное развитие переднего отдела пищеварительной системы у человека



Начальный отдел пищеварительной системы (головной конец) зародыша на 4-й неделе развития.

А – вид спереди: 1 – лобный отросток; 2 – верхнечелюстной отросток; 3 – нижнечелюстной отросток; 4 – частично прорвавшаяся глоточная перепонка (мембрана). Б – вид сбоку, разрез в сагиттальной плоскости (схема): 1 – развивающийся головной мозг; 2 – первичная кишка; 3 – ротовая бухта; 4 – глоточная перепонка.

На 3-й неделе развития на головном конце зародыша в результате впячивания эктодермы образуется **ротовая ямка или бухта (стомодеум)** - зачаток первичной ротовой полости и полости носа. На 4-й неделе прорывается глоточная перепонка, отделяющая стомодеум от передней кишки. В области глоточного отдела передней кишки образуется 5 пар **жаберных карманов** (5-я - рудиментарная), между которыми закладываются жаберные дуги. Впячивания кожной эктодермы в сторону карманов образуют **жаберные щели**. Карманы и щели в месте соприкосновения отделены жаберными перепонками и в норме у человека не прорываются.

Основные направления эволюции начального отдела пищеварительной системы позвоночных животных

Подчиняются общим закономерностям прогрессивной эволюции (морфофизиологический прогресс): усложнение и дифференцировка, ведущие к более эффективному выполнению главной пищеварительной и других функций, увеличение количества выполняемых функций (расширение функций), разделение и смена функций.

Основные преобразования начального отдела:

- Дифференцировка висцеральных жаберных дуг. Формирование челюстного аппарата.
- Развитие и дифференцировка зубов. Образование единого зубо-челюстного аппарата.
- Преобразование хрящевого висцерального скелета в костный. Развитие покровных костей, которые сменяют замещающие кости: первичные челюсти меняются на вторичные. Общее уменьшение количества элементов висцерального черепа.
- Изменение прикрепления челюстного аппарата – смена типов висцерального черепа (амфистильный – гиостильный - аутостильный).
- Развитие вторичного твердого неба и разделение первичной ротовой полости на два отдела – пищеварительный (вторичная ротовая полость) и дыхательный.
- Участие в образовании структур органа слуха, подъязычного аппарата, эндокринных желез.
- Преобразование железистых клеток во внеэпителиальные многоклеточные слюнные железы.

Преобразование жаберных карманов в процессе эволюции позвоночных

1-я пара – образование евстахиевых труб и полостей среднего уха (барабанные полости)

2-я пара – образование небных миндалин

Вырост между карманами – щитовидная железа

3-я пара – образование первой пары паращитовидных желез и тимуса.

4-я пара – вторая пара паращитовидных желез

Вырост между карманами преобразуется в легкие

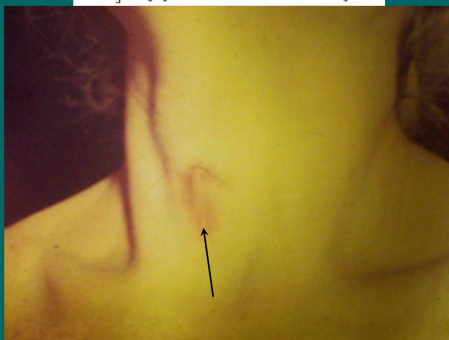
5-я пара – парафолликулярные клетки, растающие в ткань щитовидной железы (ультимобранхиальные тельца – преобразованные ультимобранхиальные железы)

Онтофилогенетические пороки начального отдела пищеварительной системы у человека

В эмбриогенезе человека наблюдается рекапитуляция основных этапов филогенеза начального отдела пищеварительной системы (закон Геккеля-Мюллера). Развитие специфических признаков, характерных для млекопитающих и человека в частности, является результатом изменений в развитии по сравнению с предковыми формами (филэмбриогенезы). Нарушения онтогенеза (эмбрионального развития) могут приводить к появлению у человека онтофилогенетически обусловленных пороков (атавистических), повторяющих признаки предков

Онто-филогенетически обусловленные пороки развития начального отдела пищеварительной системы человека

Срединные свищи



Онто-филогенетически обусловленные пороки развития начального отдела пищеварительной системы человека

Расщелина твердого нёба



Онто-филогенетически обусловленные пороки развития начального отдела пищеварительной системы человека

Расщелина верхней губы

