



РНИМУ ИМ. Н.И. ПИРОГОВА МИНЗДРАВА РОССИИ

КАФЕДРА БИОЛОГИИ ИМЕНИ АКАДЕМИКА В.Н. ЯРЫГИНА  
ПЕДИАТРИЧЕСКОГО ФАКУЛЬТЕТА

# ОНТОГЕНЕЗ И ФИЛОГЕНЕЗ ХОРДОВЫХ

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

ЧАСТЬ 2

МОСКВА 2019

Министерство здравоохранения Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное образовательное  
учреждение высшего образования  
«Российский национальный исследовательский  
медицинский университет имени Н.И. Пирогова»

---

---

**Кафедра биологии им. акад. В.Н. Ярыгина  
педиатрического факультета**

# **ОНТОГЕНЕЗ И ФИЛОГЕНЕЗ ХОРДОВЫХ**

**Учебное пособие**

**ЧАСТЬ 2**

*Рекомендовано ЦКМС  
ФГБОУ ВО РНИМУ им. Н.И. Пирогова Минздрава России*

Москва  
2019

**УДК 575.86(075.8)**  
**ББК 28.0я73**  
**О58**

**Составители:**

*Волков И.Н.*, канд. мед. наук, проф.; *Ивченко Т.Н.*, канд. биол. наук, доц.;  
*Мустафин А.Г.*, докт. мед. наук, проф.; *Ромашевская Е.И.*, канд. мед. наук,  
доц.; *Хруцова О.Н.*, канд. мед. наук, доц.; *Черных Г.В.*, канд. мед. наук, доц.

**Рецензенты:**

*Жигарев И.А.* — профессор, доктор биологических наук, заведующий  
кафедрой зоологии и экологии Института биологии и химии  
ФГБОУ ВО МПГУ Минобрнауки России  
*Сутягин П.В.* — профессор, доктор биологических наук, заведующий  
кафедрой морфологии медико-биологического факультета  
ФГБОУ ВО РНИМУ им. Н.И. Пирогова Минздрава России

**О58    Онтогенез и филогенез Хордовых:** учебное пособие / Сост. И.Н. Волков  
и др. М.: ФГБОУ ВО РНИМУ им. Н.И. Пирогова, 2019. Ч. 2. 52 с.

**ISBN 978-5-88458-374-0**

**ISBN 978-5-88458-418-1 (Часть 2)**

Учебное пособие содержит материала для самостоятельной работы студентов на практических занятиях по онтогенезу и филогенезу Хордовых. Пособие составлено в соответствии с действующим ФГОС по специальностям «Лечебное дело» (31.05.01), «Педиатрия» (31.05.02), «Стоматология» (31.05.03) рабочими программами по дисциплине «Биология» и предназначено для студентов 1-го курса медицинских вузов соответствующих специальностей.

**УДК 575.86(075.8)**  
**ББК 28.0я73**

ISBN 978-5-88458-418-1

© Составители, 2019  
© ФГБОУ ВО РНИМУ им. Н.И. Пирогова  
Минздрава России, 2019

# Оглавление

---

<b>Занятие 4.</b> Связь онто- и филогенеза. Узловые моменты прогрессивной эволюции хордовых. Филогенез кровеносной системы. Онтофилогенетические предпосылки формирования пороков развития у человека.....	4
Связь онто- и филогенеза .....	4
Общая характеристика, классификация и эволюция типа Хордовые.....	6
Принципы эволюционных преобразований биологических структур.....	10
Филогенез кровеносной системы. Кровеносная система ланцетника — основа кровообращения Хордовых.....	12
Прогрессивные направления эволюции кровеносной системы Хордовых .....	13
Закономерности эволюционных преобразований кровеносной системы Хордовых .....	16
Соотношение онто- и филогенеза в развитии кровеносной системы Хордовых .....	18
<b>Занятие 5.</b> Коллоквиум по теме «Индивидуальное развитие. Связь онто- и филогенеза. Филогенез кровеносной системы Хордовых».....	22
<b>Приложение 1.</b> Микроэволюция .....	24
Микроэволюция .....	24
Эволюционные факторы.....	25
Действие эволюционных факторов в популяциях человека .....	28
<b>Приложение 2.</b> Врожденные пороки развития.....	31
<b>Приложение 3.</b> Филогенез кожных покровов в типе Хордовые. Онтофилогенетические предпосылки формирования врожденных пороков развития у человека.....	34
<b>Приложение 4.</b> Филогенез скелета в типе Хордовые. Онтофилогенетические предпосылки формирования врожденных пороков развития у человека.....	38
<b>Приложение 5.</b> Антропогенез.....	44
Литература .....	51

# Занятие 4. Связь онто- и филогенеза. Узловые моменты прогрессивной эволюции хордовых. Филогенез кровеносной системы. Онтофилогенетические предпосылки формирования пороков развития у человека

---

## *Цель занятия:*

1. Знать систематику и общую характеристику типа Хордовые.
2. Уметь иллюстрировать основные пути достижения биологического прогресса на примере эволюции хордовых.
3. Уметь выделять узловые моменты в эволюции хордовых и объяснять их связь с образом жизни и средой обитания групп.
4. Иметь представление о связи онто- и филогенеза и принципах эволюции органов.
5. Изучить филогенез кровеносной системы хордовых.
6. Научиться использовать полученные знания для понимания развития сердца и сосудистого русла в онтогенезе человека.
7. Научиться определять онто- и филогенетические предпосылки возникновения у человека пороков развития кровеносной системы.

## **Связь онто- и филогенеза**

*Эволюция* — это необратимый, постепенный, закономерный процесс исторического развития живой природы. *Филогенез*, или эволюционные изменения таксонов (группы особей), представляет собой цепь генетически связанных между собой онтогенезов. В свою очередь индивидуальное развитие отдельного организма является не только необходимой предпосылкой дальнейшего исторического развития жизни, но и результатом предшествующей эволюции. Вследствие этого на определенных стадиях развития потомков наблюдается повторение (*рекапитуляция*) структур, характерных для предков.

*Закон зародышевого сходства Бэра:* зародыши животных одного типа на ранних стадиях развития похожи. В процессе эмбрионального

развития первоначально появляются самые общие черты, характерные для крупных таксонов (типа, подтипа...), а затем все более специфические черты (рода, вида).

**Биогенетический закон Геккеля–Мюллера:** онтогенез представляет собой краткое и быстрое повторение филогенеза.

Однако в индивидуальном развитии организмов не всегда наблюдается строгое повторение филогенетических стадий. Наиболее значимые морфологические структуры, особенности биохимических и физиологических процессов повторяются наиболее полно (например, закладка хорды, нервной трубки у хордовых), наряду с этим рекапитуляция менее значимых структур и процессов будет неполной или ее не будет совсем (закладка придатков кожи у позвоночных).

Действительно, эволюционное развитие не может базироваться на простом повторении особенностей строения предшествующих организмов и предполагает возникновение изменений в ходе формирования структур, органов, систем. Такие изменения возникают в ходе эмбриогенеза отдельных особей. Будучи полезными, они закрепляются естественным отбором и воспроизводятся в последующих поколениях. К ним могут быть отнесены *ценогенезы*, *филэмбриогенезы*, *гетеротопии* и *гетерохронии*.

**Ценогенезы** — структуры, возникающие у зародыша и способствующие приспособлению к среде обитания. У взрослых форм эти приспособления утрачиваются (например, жабры и хвост у головастика).

**Филэмбриогенезы** — изменения эмбрионального развития, имеющие адаптивное значение у взрослых форм и лежащие в основе дальнейших эволюционных преобразований. Важно понимать, что филэмбриогенез — это изменение развития одной и той же закладки, происходящее в эмбриогенезе таксонов животных одной филогенетической группы. Основатели теории филэмбриогенезов — А.Н. Северцов и И.И. Шмальгаузен. Выделено три типа филэмбриогенезов:

- анаболия — надставка, т.е. удлинение морфогенеза, добавление к программе развития дополнительных стадий; при этом биогенетический закон в отношении развития данной структуры в целом выполняется;
- девиация — отклонение от программы развития на средних стадиях морфогенеза, биогенетический закон выполняется лишь отчасти;
- архаллаксис — отклонение онтогенеза в самом начале, биогенетический закон при этом не выполняется.

В отличие от филэмбриогенезов, **пороки развития** — это отклонения от программы развития, которые снижают жизнеспособность организма.

Очень часто нарушения эмбриогенеза могут приводить к формированию у высокоорганизованных особей и человека признаков, не встречающихся у них в норме и характерных для предковых групп организмов (например, трехкамерное сердце, тазовое расположение почек у человека). Такие пороки называются *анцестральными*, или *атавистическими*.

Кроме ценогенезов и филэмбриогенезов отклонения онтогенеза могут быть вызваны:

- *гетерохронией* — изменением времени закладки структуры (например, более ранняя закладка амниона у плацентарных млекопитающих по сравнению с яйцекладущими амниотами),
- *гетеротопией* — изменением места закладки структуры и/или места ее дальнейшего развития (например, плечевой пояс у человека закладывается на уровне III-IV шейных позвонков, как у более древних позвоночных, и затем перемещается в область I-II грудных позвонков).

Следствием таких преобразований является возникновение нового взаимного соответствия структур, которое подвергается жесткому действию естественного отбора.

Согласованность филогенетических преобразований органов и частей организма в процессе эволюции (координации) приводят к формированию структурной и функциональной целостности особи, что в свою очередь определяется наличием функциональных и структурных взаимозависимостей между частями развивающегося зародыша — *корреляциями*.

### **Вопросы**

1. Приведите примеры известных вам рекапитуляций в онтогенезе человека.
2. Какие признаки наших предков не рекапитулируют? Как это можно объяснить с точки зрения теории филэмбриогенезов?
3. Каково значение для врача понимания филэмбриогенезов и ценогенезов?
4. В чем отличие пороков развития и филэмбриогенезов?

## **Общая характеристика, классификация и эволюция типа Хордовые**

Эволюционные процессы могут реализовываться на уровне популяций и завершаться видообразованием. Это — *микроревольюция* (см. Приложение 1). Формирование таксонов надвидового ранга (родов, семейств и др.) называют макроэволюцией.

Рассмотрим основные закономерности макроэволюции на примере филогенеза типа Хордовые.

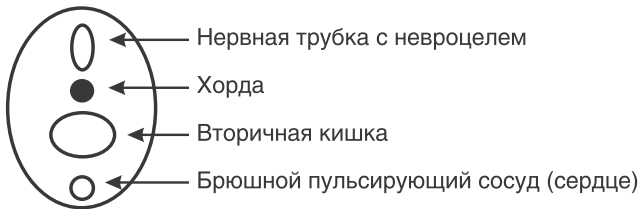
Хордовые — наиболее высокоорганизованный тип животных, который включает три подтипа (табл. 1) и имеет следующие специфические черты организации:

В эмбриогенезе у всех Хордовых закладывается внутренний осевой скелет — хорда, которая у Позвоночных функционально заменяется позвончиком.

Центральная нервная система закладывается всегда в виде трубки с полостью — невроцелем. У Позвоночных центральная нервная система дифференцируется на головной и спинной мозг.

Характерна закладка жаберных щелей в глотке, которые у водных форм сохраняются в течение всей жизни, а у наземных форм затем зарастают. У Позвоночных развивающаяся дыхательная система формируется на основе переднего отдела пищеварительной трубки;

Для всех Хордовых характерен определенный порядок расположения в дорсовентральном направлении осевых органов: нервная трубка, хорда, пищеварительная трубка, пульсирующая брюшная аорта или сердце (рис. 25).



**Рис. 25.** Комплекс осевых органов хордового животного на поперечном срезе.

Кроме того, для хордовых характерны черты, общие с другими типами животных: билатеральная симметрия, трехслойность, наличие целома, метамерность строения тела (особенно выраженная в эмбриональном периоде), а также черты, общие со вторичноротыми животными (иглокожими, полухордовыми). Это — вторичный рот, двухслойные покровы (эпидермис и кориум), энтероцельный способ образования мезодермы и целома, внутренний мезодермальный скелет, развитие кишечника из энтодермы (за исключением эктодермальных стомодеума и проктодеума).

На рисунке 26 представлено филогенетическое древо Хордовых и указаны узловые моменты эволюции этого типа.

Светлыми кружочками обозначены гипотетические предковые группы, темными — реально существующие в природе группы организмов.





Рис. 26. Филогенетическое древо типа Хордовые.

Эволюция типа Хордовые является примером прогрессивного развития. Выделяют несколько *форм эволюционного прогресса*:

- неограниченный — развитие от простейших живых существ до человеческого общества как социальной формы движения материи;
- морфофизиологический — стойкое прогрессивное совершенствование (повышение) организации особей в эволюции крупного таксона, которое приводит к возрастанию независимости организмов от окружающей среды;

- биологический — процветание таксона, при котором происходит рост числа особей, расширение ареала и появление новых дочерних групп внутри таксона.

Биологический прогресс может быть достигнут как усовершенствованием, так и упрощением организации:

- усложнение организации, крупные изменения, позволяющие освоить новую адаптивную зону — *ароморфозы* (развитие по типу *арогенеза*);
- приобретение частных приспособлений к среде обитания без изменения главных черт структурно-функциональной организации — *идеоадаптации* (развитие по типу *аллогенеза*);
- упрощение организации и физиологии организмов — *дегенерация* (тип развития — *морфофизиологический регресс*).

Эволюция Хордовых шла различными путями, что тесно связано с образом жизни, двигательной активностью и способом питания.

**Бесчерепные** (Ланцетники), сохранив исходный пассивный способ питания путем слизиевой фильтрации, эволюционировали путем приобретения различных идеоадаптаций к малоподвижному образу жизни (головохордовость, увеличение числа жаберных щелей, появление атриальной полости и т.п.). Поэтому их уровень организации близок к предковому.

**Личиночнохордовые** (Асцидии) — не только сохранили пассивный способ питания путем слизиевой фильтрации, но и перешли к сидячему образу жизни. Поэтому их эволюция шла путем дегенерации (они утратили во взрослом состоянии хорду, нервную трубку) и путем идеоадаптаций (образование плотной наружной оболочки, атриальной

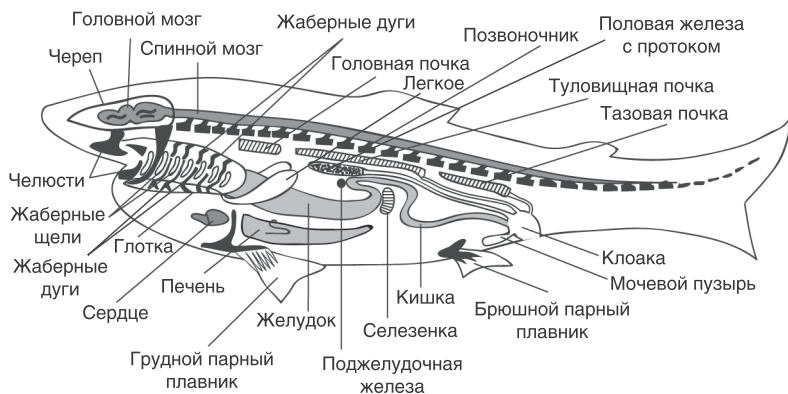


Рис. 27. Строение позвоночного челюстноротого животного.

полости, ротового и клоакального сифонов, расселительной личиночной стадии и т.п.).

**Позвоночные** животные, перейдя к активному способу питания и движения, совершенствовали всю свою организацию, а не только опорно-двигательную систему. Поэтому узловыми моментами в прогрессивной эволюции Позвоночных считают появление наиболее существенных ароморфозов (рис. 27).

### *Задание*

1. Изучите рисунки 26 и 27.
2. Заполните таблицу 6.
3. Приведите примеры ароморфозов и идиоадаптаций для разных классов Позвоночных (Круглоротые, Рыбы, Амфибии, Рептилии, Млекопитающие)

**Таблица 6.** Ароморфозы Позвоночных

<b>Системы органов</b>	<b>Ароморфозы</b>
Скелет	
Мышечная система	
Нервная система	
Кровеносная система	
Пищеварительная система	
Дыхательная система	
Выделительная система	
Половая система	
Конечности	

### **Принципы эволюционных преобразований биологических структур**

В процессе эволюции путем естественного отбора органы претерпевают изменения. Органы и системы могут развиваться прогрессивно, регрессивно или подвергаться перестройке, не меняя уровня организации. *Предпосылками* эволюционных преобразований органов являются *мультифункциональность* — свойство каждого органа исполнять несколько функций (например кожа амфибий — орган дыхания, выделения, чувствительности, защиты) и *количественное изменение функций* — выполнение одной функции может осуществляться с большей или меньшей интенсивностью (например интенсивность дыхания зависит от площади

поверхности легких). В основе морфофункциональных преобразований органов лежат *два принципа*:

- *Дифференциация* — разделение органа на специализированные отделы (5 отделов позвоночника, отделы кишечника, головного мозга, нефрона и др.) Дифференциацию всегда сопровождает интеграция.
- *Интеграция* — усиление взаимосвязи, взаимозависимости и взаимодействия частей организма (усиление взаимосвязи и взаимозависимости частей пищеварительной трубки при ее дифференцировке на отделы).

Конкретные способы преобразований разнообразны. Наиболее важными являются следующие:

1. Расширение функций — увеличение числа функций органа (зубы — не только захват, но и измельчение пищи).
2. Смена функций — второстепенная функция органа становится главной (легкие преобразуются в плавательный пузырь, жаберная дуга — в челюстную и др.).
3. Активация функции — пассивный орган начинает активно функционировать, при этом орган преобразуется (развитие боковых кожных складок в подвижные плавники рыб).
4. Усиление или интенсификация функции — усиление главной функции органа (прогрессивное развитие легких, сердца, мозга, подвижных челюстей, языка и др.).
5. Ослабление функции — нередко сопровождается уменьшением размеров органа и его редукции, вплоть до полного исчезновения (вследствие ослабления функции терморегуляции волосяного покрова его резкое поредение у водных млекопитающих).
6. Полимеризация — увеличение числа структурных элементов органа, что обеспечивает интенсификацию функции (увеличение числа позвонков в крестцовом отделе, увеличение числа нефронов в почке).
7. Олигомеризация — уменьшение числа однотипных структур (дуг аорты, зубов, плавников, пальцев, сосков и др.) — переход количества в качество — остающиеся структуры хорошо развиты.
8. Субституция органов — замещение одного органа другим, выполняющим ту же функцию. Субституция может быть *гомотопная* — новый орган расположен на том же месте (замена хорды позвоночником) и *гетеротопная* — новый орган расположен в другом месте (замена туловищной почки тазовой).
9. Тканевая субституция — замена ткани в составе органа (замена хрящевой ткани позвоночника на костную).

Филогенетические преобразования органов ведут к появлению *гомологичных органов* (сходные по происхождению и плану строения, независимо от выполняемой функции — плавательный пузырь рыб и легкие наземных позвоночных) и *аналогичных органов* (отличаются по происхождению и плану строения, но выполняют одни и те же функции — крыло бабочки и летучей мыши).

В целом возникновение новых органов происходит на основе предшествующих структур (возникновение глаза из светочувствительных глазков, матки — из концевых отделов яйцеводов и т.п.). Прогрессивное развитие органа обычно ведет к его дифференцировке и последующей специализации, а обратное развитие органа может приводить к возникновению *рудиментов* (недоразвитых органов, частично или полностью утративших свои функции). К рудиментам у человека относят органы, сохранившиеся только в эмбриогенезе (хорда, хрящевые жаберные дуги, шейные ребра и др.) и органы, сохраняющиеся и после рождения (волосяной покров, копчик, мышцы ушной раковины, аппендикс и др.).

### **Задание**

1. Приведите примеры известных вам аналогичных и гомологичных органов. С чем связано их возникновение?
2. Приведите примеры рудиментов и атавизмов у человека.

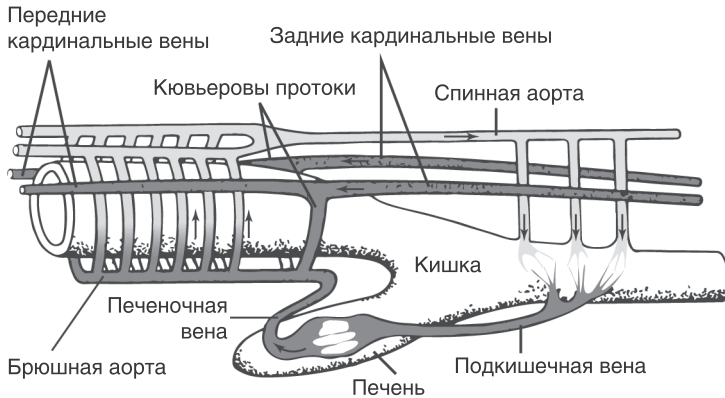
## **Филогенез кровеносной системы. Кровеносная система ланцетника — основа кровообращения Хордовых**

Рассмотрим прогрессивные направления в эволюции Хордовых, филогенетические способы преобразования органов и предпосылки к возникновению врожденных пороков развития у человека на примере эволюции кровеносной системы.

Основой для дальнейшей прогрессивной эволюции кровеносной системы, которая характерна для Позвоночных, является кровеносная система низших Хордовых, а точнее — Бесчерепных.

Кровеносная система ланцетника замкнутая (рис. 28), имеется один круг кровообращения, функцию сердца выполняет пульсирующая *брюшная аорта*.

От брюшной аорты, несущей венозную кровь, отходят 100–150 пар *жаберных артерий*, которые не формируют капилляров и располагаются в стенке глотки. Обогащенная кислородом кровь из жаберных артерий поступает в *корни спинной аорты*. Передние ветви этих двух сосудов являются *сонными артериями*, а задние на уровне заднего конца глотки сливаются в *спинную аорту*, которая разветвляется на многочисленные



**Рис. 28.** Кровеносная система ланцетника.

артерии, по которым артериальная кровь течет к органам ланцетника. После обмена в тканях венозная кровь собирается в парные *передние и задние кардинальные вены*, которые сливаются в *кювьеровы протоки* (общие кардинальные вены) и затем в *брюшную аорту*. Венозная кровь от кишечника через *подкишечную вену*, затем *воротную систему печени* и *печеночную вену* также поступает в *брюшную аорту*.

### Задание

1. Зарисуйте кровеносную систему ланцетника и сделайте обозначения:  
 1 — брюшная аорта, 2 — спинная аорта, 3 — корни спинной аорты,  
 4 — артериальные жаберные дуги, 5 — сонные артерии, 6 — подкишечная вена, 7 — воротная система печени, 8 — печеночная вена, 9 — задние кардинальные вены, 10 — передние кардинальные вены, 11 — кювьеровы протоки.
2. Какой кровью (артериальной или венозной) кровоснабжается туловище ланцетника?

## Прогрессивные направления эволюции кровеносной системы Хордовых

Кровеносная система хордовых животных имеет мезодермальное происхождение и включает в себя сердце (или сосуд его заменяющий — брюшная аорта ланцетника), расположенное на брюшной стороне животного и замкнутую систему сосудов, по которым движется кровь, осуществляя транспорт различных веществ. Уже у ланцетника имеются основные магистральные артерии (брюшная и спинная аорты, сонные

артерии) и вены (передние и задние кардинальные вены, кювьеровы протоки, воротная система печени), характерные для Позвоночных.

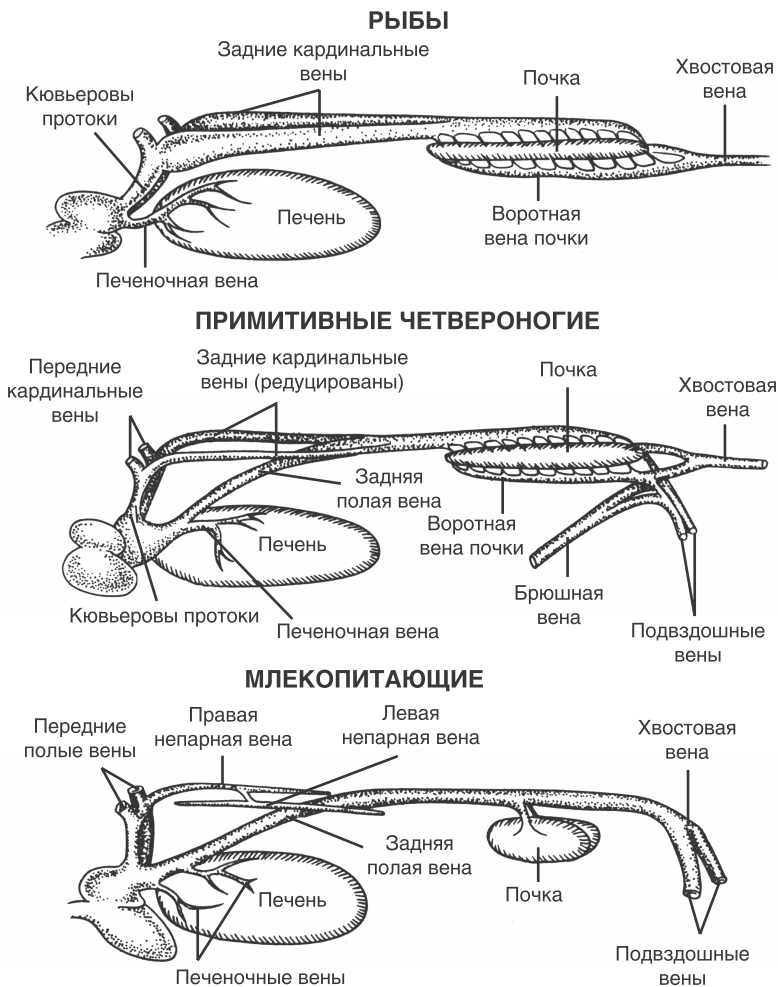
Прогрессивными направлениями филогенеза кровеносной системы Позвоночных являются:

- появление сердца,
- дифференцировка сердца на камеры,
- появление второго круга кровообращения,
- дифференцировка сосудов, отходящих от сердца,
- преобразования венозного русла,
- преобразования артериальных жаберных дуг.

У Рыб в процессе интенсификации сократительной функции *брюшной аорты* часть ее преобразовалась в *двухкамерное сердце*, состоящее из следующих отделов: венозный синус, предсердие, желудочек, артериальный конус (отсутствует у Костистых рыб). От сердца отходит *брюшная аорта*, которая несет венозную кровь к жабрам. На фоне олигомеризации артериальных жаберных артерий до четырех (или пяти) пар в них отмечается высокая степень дифференцировки: *жаберные артерии* распадаются в жабрах на капилляры. В остальном кровеносная система рыб соответствует строению ее у ланцетника.

У Земноводных замена жаберного дыхания на легочное определяет преобразования сосудистого русла (в частности жаберных артерий) и появление второго круга кровообращения. Сердце амфибий расположено каудальнее, чем у рыб; оно *трехкамерное*, но состоит из пяти отделов, сохраняется *венозный синус* и *артериальный конус* со спиральным клапаном. От него отходит *общий артериальный ствол*, разветвляющийся последовательно на три пары сосудов: *кожно-легочные артерии*, *дуги аорты* и *сонные артерии*. В единственный *желудочек* попадает венозная кровь из *правого предсердия* и артериальная кровь из *левого предсердия*. Но полного смешения крови не происходит, так как в желудочке имеются мышечные перекладки, и венозная кровь из правой части желудочка с помощью спирального клапана направляется в *кожно-легочные артерии*, смешанная кровь из средней части желудочка — в *дуги аорты*. Оставшаяся артериальная кровь из левой части желудочка направляется в *сонные артерии*. Две дуги аорты, несущие смешанную кровь, позади сердца образуют *спинную аорту*, от которой отходят многочисленные артерии, снабжающие органы и ткани смешанной кровью. Только голова снабжается практически артериальной кровью.

Преобразуется и венозная система. *Задние кардинальные вены* сильно редуцируются и собирают кровь только с боковых поверхностей



**Рис. 29.** Эволюционные преобразования задних кардинальных вен и развитие задней полых вен у рыб, примитивных четвероногих, и млекопитающих.

туловища. Функционально их замещает возникшая заново *задняя полая вена*. В нее впадает *печеночная вена*, которая у рыб впадала в венозный синус сердца (рис. 29). Передние кардинальные вены становятся теперь *яремными венами*, а кювьеровы протоки — *передними полыми венами*.

Вены малого круга кровообращения: *кожные и легочные*, которые несут артериальную кровь от органов дыхания к сердцу.



У Рептилий трехкамерное сердце располагается еще более каудально. В желудочке сердца появляется неполная перегородка, редуцируется артериальный конус и венозный синус (сливается с правым предсердием). Кроме того, происходит дифференцировка общего артериального ствола, отходящего от сердца (у амфибий), на три сосуда: *правую дугу аорты*, несущую артериальную кровь, *левую дугу аорты*, несущую смешанную кровь, и *легочный ствол* (разделяется на две *легочные артерии*), несущий венозную кровь к легким. Обе *сонные* и *подключичные артерии* отходят от правой дуги аорты, поэтому не только голова, но и передние конечности снабжаются артериальной кровью. Позади сердца обе дуги сливаются с образованием спинной аорты, которая более богата кислородом по сравнению с Земноводными.

Венозная система принципиально не отличается от системы вен земноводных. Так как кожа не участвует в дыхании, ее сосуды относятся к большому кругу кровообращения.

У Млекопитающих четырехкамерное сердце и полное разделение венозного и артериального кровотоков, что значительно повышает уровень обменных процессов и является одной из предпосылок возникновения теплокровности. От *левого желудочка* отходит один сосуд. Это *левая дуга аорты* (вернее общий ствол дуг аорты, но *правая дуга аорты* сильно редуцирована, сохраняется в виде правого *плечеголового ствола*, который разветвляется на *правые сонную* и *подключичную артерии*). *Спинная аорта* — продолжение левой дуги — ответвляет многочисленные артерии, они несут артериальную кровь к органам. *Левая сонная* и *левая подключичная артерии* отходят самостоятельно от *левой дуги аорты*. От *правого желудочка* отходит *легочный ствол*, который разделяется на две *легочные артерии*, они несут венозную кровь к легким.

Для венозной системы характерна асимметрия основных венозных сосудов: правая передняя полая вена принимает в себя безымянную вену, образованную слившимися яремной и левой подключичной венами. Сохраняются рудименты задних кардинальных вен — непарные (позвоночные) вены: правая — непарная, левая — полунепарная. Они соединяются анастомозом между собой, а правая непарная вена впадает в правую переднюю полую вену (рис. 29).

## **Закономерности эволюционных преобразований кровеносной системы Хордовых**

В процессе эволюционных преобразований сохраняется общность происхождения и плана строения сердца у всех классов позвоночных, что

Таблица 7. Филогенез кровеносной системы хордовых животных

Параметр	Ланцетник	Рыбы	Амфибии	Рептилии	Млекопитающие	Способы морфофункциональных преобразований органов
Количество кругов кровообращения						
Наличие сердца, количество камер сердца						
Количество сосудов, отходящих от сердца						
Состав крови в сердце и отходящих от него сосудах						
Преобразование жаберных артериальных дуг						
Особенности строения венозной системы						

определяет *гомологию* сердца в ряду Рыбы—Амфибии—Рептилии—Млекопитающие. Изменение местоположения сердца (в глоточной области у рыб, в грудной полости у наземных позвоночных) — это *гетеротопия*, а более ранняя закладка сердца у высших позвоночных по сравнению с низшими — *гетерохрония*. Преобразование 3-х артериальных жаберных дуг в сонные артерии, 4-х — в дуги аорты, 6-х — в легочные артерии иллюстрирует *смену функций*. Наряду с преобразованиями указанных артериальных жаберных дуг, 1-я, 2-я и 5-я дуги редуцируются — это пример *олигомеризации*. Сильно редуцированная правая дуга аорты у млекопитающих формирует плечеголовной ствол справа, т.е. произошла *смена функции*. У Земноводных задние кардинальные вены функционально замещаются задней полую веной — это *субституция*, при этом происходит *ослабление функции* задних кардинальных вен, которые превращаются в мелкие сосуды — непарную и полунепарную вену, собирающие кровь от части боковых стенок туловища (рис. 29). При тромбозе нижней полую вены у человека по непарной и полунепарной венам осуществляется коллатеральный кровоток.

### Задание

1. Заполните таблицу 7. Используйте при этом материал учебника и методических разработок.
2. Сравнивая строение кровеносных систем животных разных классов в типе Хордовые, приведите и выпишите примеры гомологичных и аналогичных структур.
3. Проиллюстрируйте принципы дифференциации и интеграции органов на примере эволюции кровеносной системы Хордовых (письменно).

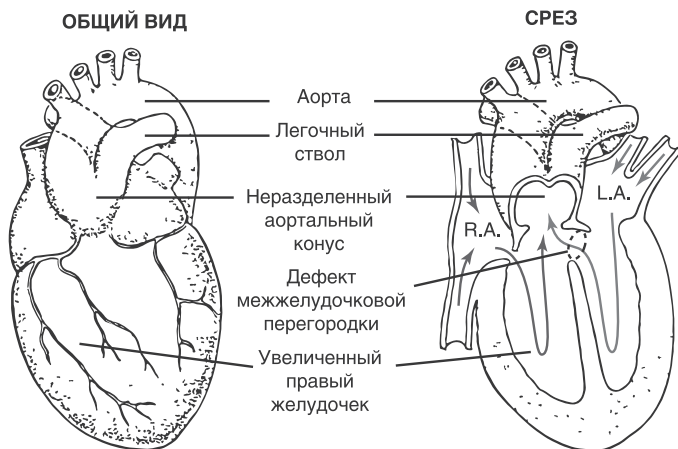
## Соотношение онто- и филогенеза в развитии кровеносной системы Хордовых

Филэмбриогенезы в ходе эволюции кровеносной системы могут быть проиллюстрированы на примере преобразования артериальных жаберных дуг. Газообмен у ланцетника осуществляется в жаберных артериях, которые не распадаются на капилляры. У зародышей рыб артериальные жаберные дуги сначала представлены обычными сосудами, напрямую соединяющими брюшную аорту со спинной. Когда прорываются жаберные щели и начинают функционировать жабры, нарушается непрерывность дуг и формируется капиллярная сеть, что является примером *анаболии*. У большинства наземных позвоночных закладывается 6 пар сплошных жаберных артерий, три из них редуци-

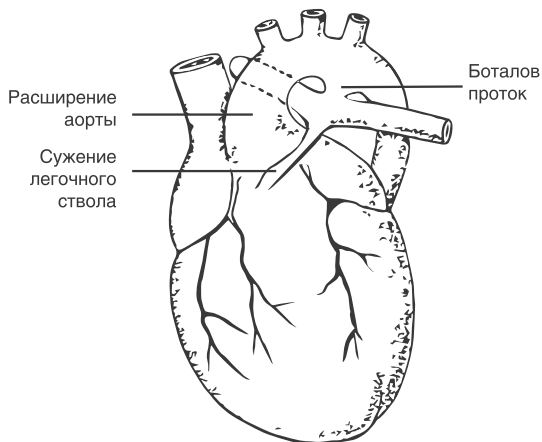
руются, а три оставшиеся пары, утрачивая этап формирования капиллярного русла (как было в жабрах у рыб), и дают начало непрерывным основным артериальным сосудам: дугам аорты, сонным и легочным артериями — это *девиация*.

### Задание

1. Рассмотрите рисунки аномалий развития сосудов, отходящих от сердца (рис. 30, 31).
2. Заполните таблицу 8.



**Рис. 30.** Персистирование артериального конуса у человека.  
R.A. — правое предсердие, L.A. — левое предсердие.



**Рис. 31.** Нарушение дифференциации общего артериального ствола.

3. Приведите и выпишите примеры рудиментарных и атавистических структур, встречающихся в кровеносной системе человека.
4. Приведите и выпишите примеры филэмбриогенезов в эволюции структур кровеносной системы.

**Таблица 8.** Онтофилогенетические предпосылки пороков развития кровеносной системы у человека

Порок развития	Филогенетическая предпосылка	Онтогенетическая предпосылка
<b>Сердце</b>		
Двухкамерное сердце и шейная эктопия сердца	В филогенезе двухкамерное сердце, расположенное в окологлоточной области, встречается у рыб	У эмбриона человека двухкамерное сердце располагается в шейной области, затем закладка сердца мигрирует в грудную область
Дефект межпредсердной перегородки		
Дефект межжелудочковой перегородки		
<b>Артериальные жаберные дуги</b>		
Неразделенный аортальный ствол		
Транспозиция сосудов, отходящих от сердца		
Сужение аортального или легочного ствола		
Персистирование артериального (боталлова) протока		
Развитие «аортального кольца» (наличие обеих дуг аорты)		
Развитие правой дуги аорты и правого корня спинной аорты вместо левого		

**Вопросы для самоконтроля**

1. Что такое биологический прогресс? Назовите критерии биологического прогресса.
2. Каковы пути достижения биологического прогресса?
3. Что такое арогенез, аллогенез, морфофизиологический регресс?
4. Что такое рекапитуляция? Приведите примеры рекапитуляции в онтогенезе Хордовых.
5. Что такое анаболия, девиация, архаллаксис? Какой тип филэмбриогенезов встречается чаще и почему?

6. В чем принципиальное отличие филэмбриогенезов от пороков развития?
7. Каковы наиболее общие черты, характеризующие кровеносную систему хордовых?
8. В чем особенности кровеносной системы позвоночных?
9. Каковы основные тенденции в развитии кровеносной системы позвоночных?
10. Чем объясняется появление малого круга кровообращения в подтипе Позвоночные?
11. Чем важно преобразование задних кардинальных вен в непарную и полунепарную вены с точки зрения медицины?
12. Каковы основные физиологические последствия разделения сердца на камеры?
13. Что такое воротная система печени, у кого она впервые появляется в типе Хордовые?
14. Как проявляется закон зародышевого сходства К. Бэра в развитии крупных артериальных сосудов у хордовых?
15. Примером какого вида филэмбриогенезов является развитие сосудов, отходящих от сердца, у млекопитающих и человека?
16. Приведите примеры рекапитуляции в процессе развития сердца в онтогенезе человека. В какой мере здесь проявляет свое действие биогенетический закон?
17. Какие особенности местоположения и развития сердца в онтогенезе человека предопределяет такие врожденные пороки как шейная эктопия сердца, двухкамерное сердце?
18. Примером какого способа морфофункциональных преобразований органов может служить появление капиллярной сети в системе артериальных дуг у позвоночных по сравнению с низшими хордовыми (ланцетником)?
19. Приведите примеры гетеротопий и гетерохронии в развитии сердечно-сосудистой системы млекопитающих.
20. Назовите аномалии развития сердца у человека, которые объясняются нарушением морфогенетических процессов на разных стадиях его онтогенеза. О чем свидетельствует сходство морфологии сердца при этих пороках с нормальной организацией сердца у представителей ряда классов позвоночных?
21. Назовите аномалии развития крупных сосудов, отходящих от сердца у человека. Сравните эти аномалии с морфологией сосудов, отходящих от сердца, у других классов позвоночных. Объясните возможные механизмы возникновения таких аномалий у человека.
22. Нарушением каких процессов можно объяснить персистирование артериального (боталлова) протока.

### ***Задание на дом***

Подготовиться к коллоквиуму по разделу «Биология развития. Связь онто- и филогенеза». Для подготовки использовать материал лекций и практических занятий, учебник, методические указания к занятиям и приложения к ним.

# Занятие 5. Коллоквиум по теме «Индивидуальное развитие. Связь онто- и филогенеза. Филогенез кровеносной системы Хордовых»

---

## Вопросы к коллоквиуму:

1. Онтогенез. Определение. Типы. Периодизация.
2. Гаметогенез, его периоды, особенности протекания овогенеза и сперматогенеза у человека.
3. Морфофункциональная организация зрелых половых клеток. Оплодотворение.
4. Репродуктивные технологии, применяемые для достижения беременности искусственным или частично искусственным путем при лечении бесплодия.
5. Общая характеристика и основные клеточные механизмы дробления.
6. Общая характеристика и основные клеточные процессы, происходящие в период гастрюляции. Презумптивные зачатки и их дальнейшее развитие.
7. Общая характеристика периода нейруляции. Дифференцировка зародышевых листков. Основные клеточные процессы, лежащие в основе морфогенеза.
8. Особенности эмбрионального развития Амниот. Образование провизорных органов и зародышевых оболочек в эмбриогенезе. Нарушение редукции провизорных органов.
9. Особенности дробления, гастрюляции и нейруляции:
  - у ланцетника;
  - у земноводных;
  - у амниот (рептилии, птицы);
  - у плацентарных млекопитающих и человека.
10. Механизмы онтогенеза на клеточном и надклеточном уровне. Детерминация, дифференцировка, пролиферация, миграция клеток, избирательная адгезия, апоптоз.
11. Интегрированность онтогенеза. Механизмы интеграции. Эмбриональная индукция и ее роль в интеграции развития.

12. Сущность концепций онтогенеза (преформизм, эпигенез, нео-преформизм, неопигенез, теории «морфогенетических полей», физиологических градиентов и позиционной информации).
13. Определяющее значение эмбриогенеза в становлении нормального и измененного фенотипа. Влияние внешней среды на развитие организма. Критические периоды развития. Классификация и механизмы формирования пороков развития.
14. Биологический вид, популяционная структура вида. Характеристика популяции как эволюционирующей единицы. Особенности человеческих популяций.
15. Действие элементарных факторов эволюции в популяциях. Генетическая гетерогенность природных и человеческих популяций. Генетический полиморфизм. Генетический груз.
16. Особенности действия эволюционных факторов в популяциях человека.
17. Взаимосвязь филогенеза и онтогенеза. Закон зародышевого сходства Бэра. Биогенетический закон Геккеля—Мюллера. Учение А.Н. Северцова о филэмбриогенезах.
18. Эволюционный прогресс, его формы. Пути достижения биологического прогресса. Основные ароморфозы Позвоночных.
19. Принципы и способы эволюционных преобразований органов.
20. Возникновение, преобразование и исчезновение органов в филогенезе. Рудименты и атавизмы, примеры. Возможные генетические механизмы.
21. Кровеносная система ланцетника — основа кровообращения Хордовых.
22. Эволюция сердца и артериальных жаберных дуг Позвоночных.
23. Филогенез кровеносной системы Позвоночных, основные преобразования в связи с выходом на сушу. Гомология артериальных и венозных сосудов водных и наземных Позвоночных.
24. Прогрессивные направления эволюции кровеносной системы Хордовых.
25. Способы филогенетических преобразований кровеносной системы.
26. Примеры филэмбриогенезов и врожденных пороков развития кровеносной системы у человека.



# Приложение 1. Микроэволюция

---

Условно эволюционный процесс подразделяют на микро- и макроэволюцию. *Микроэволюция* — это эволюционные процессы, происходящие в популяциях, которые приводят к возникновению новых биологических видов. Формирование более крупных таксонов (фил) — родов, семейств, отрядов, классов и типов обозначается как *макроэволюция*, или *филогенез*.

## Микроэволюция

Сущность микроэволюции состоит в изменении генофондов популяций (частот и разнообразия аллелей генов).

Основные понятия микроэволюции — это вид, популяция и генофонд.

*Вид* — это совокупность особей, сходных по морфологическим, биохимическим и физиологическим признакам, населяющих сходные ареалы и дающих при скрещивании плодовитое потомство. Вид — генетически закрытая система, поскольку межвидовые гибриды бесплодны. Реально виды существуют в виде популяций.

*Популяция* — это группа особей одного вида, в которой осуществляется свободное скрещивание (высокий уровень панмиксии), длительно населяющая определенную территорию и относительно изолированная от других популяций вида. Примерами популяций могут служить лягушки, населяющие один пруд, или собаки одной породы. Популяция, в отличие от вида, это генетически открытая система. Важнейшей характеристикой популяции является генофонд.

*Генофонд* — это совокупность аллелей генов всех особей популяции, которая характеризуется определенным ассортиментом (разнообразием) и частотой встречаемости аллелей. Популяцию, генофонд которой не меняется от поколения к поколению, называют *идеальной*, или *менделевской* популяцией и ее описывает уравнение Харди–Вайнберга.

Под действием ряда факторов генофонд популяции может изменяться. Факторы, нарушающие генетическое равновесие популяции, получили название *элементарных эволюционных факторов*. Сравнение менделевской (идеальной) популяции и популяции как единицы эволюции приведено на рисунке 1.1.



Рис. 1.1. Свойства популяций.

## Эволюционные факторы

*Мутации* — внезапные ненаправленные изменения генетического материала. Мутации бывают: генные, хромосомные, геномные; спонтанные и индуцированные; вредные, полезные, нейтральные; доминантные и рецессивные; прямые и обратные, а также соматические и генеративные.

*Рекомбинация при половом размножении* — возникновение новых комбинаций генов в генотипах потомков по сравнению с родительскими генотипами.

Механизмы:

- а) кроссинговер,
- б) независимое расхождение хромосом в анафазе первого мейотического деления,
- в) случайная встреча гамет при оплодотворении.

*Миграция* — обмен генами между популяциями вследствие участия в размножении данной популяции особи из другой популяции (поток генов). Поток генов связан с нарушением изолирующих барьеров между популяциями.

*Изоляция* — ограничение свободы скрещивания.

Изоляция может быть:

1. Географической (пространственной).
2. Биологической, которая, в свою очередь, бывает:
  - а) докопулятивной (устраняющей скрещивание):
    - т.е. невозможность встречи потенциальных партнеров (экологическая),
    - особенности брачного поведения (этологическая),
    - особенности строения половых органов (морфофизиологическая);
  - б) посткопулятивной (собственно-генетическая): несовместимость гамет и генотипов).

*Популяционные волны* — периодические и аperiodические колебания численности организмов в популяциях.

*Дрейф генов* — случайные изменения частот аллелей в генофонде популяции, не обусловленные их приспособительной ценностью. Законы наследования носят статистический характер, и при малой численности особей в популяции могут нарушаться. Дрейф генов обычно наблюдается в трех ситуациях: при резких падениях, а затем подъемах численности (*волнах жизни*), при заселении новых районов небольшой группой особей (*эффект основателя*) и при *изоляции*.

*Естественный отбор* — единственный направленный фактор эволюции. Он действует на уровне фенотипов и представляет собой дифференциальное размножение наиболее приспособленных особей, т.е. их преимущественный вклад в генофонд дочерней популяции. Естественный отбор складывается из собственно выживания (*борьбы за существование*) и участия в размножении (*полового отбора*).

Различают следующие формы отбора:

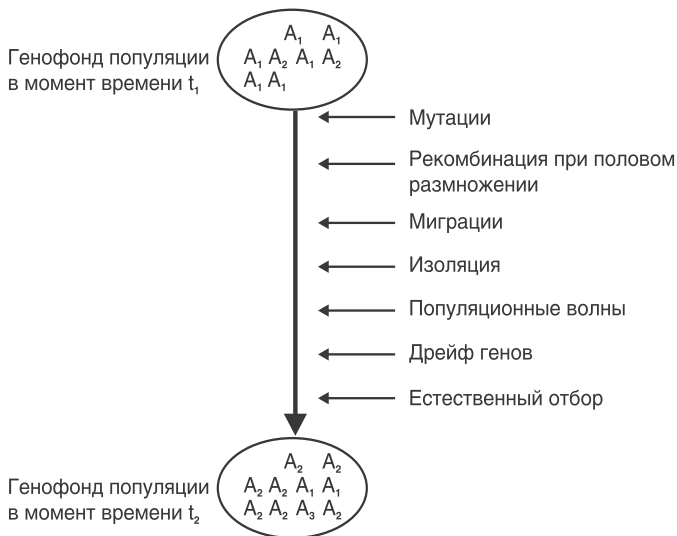
1. По направленности:
  - а) против гомозигот,
  - б) против гетерозигот.
2. По результатам:
  - а) движущий — изменение фенотипов в определенном направлении это проявляется в сдвиге средних значений отбираемых признаков в сторону их усиления или ослабления;

- б) стабилизирующий — сохранение в популяции среднего фенотипа (значения признака);
  - в) дизруптивный (разрывающий) — действует против особей со средними и промежуточными формами фенотипа (признака) и как бы «разрывает» популяцию на несколько групп.
3. По точке приложения:
- а) индивидуальный,
  - б) групповой.

Действие ненаправленных факторов эволюции: популяционных волн, дрейфа генов, миграции, изоляции и, прежде всего, мутационной и комбинативной изменчивости приводит к *генетической гетерогенности популяции*, т.е. состоянию, при котором в популяции существует различные аллельные формы генов и, как следствие, — высокое содержание гетерозигот. Накопление мутаций в популяциях создает резерв *наследственной изменчивости*.

В случае действия наряду с другими эволюционными факторами естественного отбора (направленный фактор эволюции) создается генетический полиморфизм популяции.

*Генетический полиморфизм популяции* — длительное существование в популяции в равновесии двух или более генетически различных форм в концентрации более 1%. Такая высокая концентрация может



**Рис. 1.2.** Схема действия эволюционных факторов.

быть создана при обязательном действии естественного отбора, так как только рекомбинации и повторная мутационная изменчивость не могут обеспечить поддержание подобного состояния.

Формы генетического полиморфизма включают:

- *Балансированный полиморфизм* — отбор благоприятствует гетерозиготам по сравнению с гомозиготами.
- *Адаптационный полиморфизм* — отбор поддерживает сразу несколько генотипов. Возрастание генетического разнообразия приводит к появлению в популяции *генетического груза* — снижению приспособленности популяции вследствие накопления вредных мутаций.

Схема действия эволюционных факторов представлена на рисунке 1.2.

## **Действие эволюционных факторов в популяциях человека**

**Особенности человеческих популяций.** *Человеческая популяция* — это группа людей, длительное время проживающих на одной территории, заключающих браки между собой и относительно изолированная от других таких же групп. Особенностью человеческих популяций является то, что изолирующие барьеры имеют социальный характер: вероисповедание, язык, традиции и др. Популяцию численностью до 1500 человек называют изолятом, от 1500 до 4000 — демом.

**Мутационный процесс.** Механизмы и частота возникновения мутаций у человека такие же, как и у других организмов. Особенностью следует считать то, что человек, с одной стороны, сам производит большое количество промышленных мутагенов, а с другой — с помощью медицины сохраняет вредные мутации (например, гемофилию, фенилкетонурию и др.)

Наличие в популяции неблагоприятных рецессивных мутаций образует генетический груз, т.е. сумму мутаций как возникших в данном поколении, так и перешедших от предков. Эти мутации способные в гомозиготном состоянии привести к смерти (гибель зигот, внутриутробная и неонатальная гибель организмов, гибель до достижения репродуктивного возраста). Генетический груз у человека можно оценить в *летальных эквивалентах*, т.е. числе вредных аллелей, по суммарному действию равных одному абсолютно летальному, приводящему к гибели особи до начала репродуктивного периода. Их число считают равным 3–5 у каждого человека.

**Миграции (поток генов).** Классическим примером служит поток генов от белого населения Америки к черному (традиционно потомков от смешанных браков относили к темнокожим). Так, к настоящему времени доля генов от белых составляет у афроамериканцев 25%.

**Изоляция.** На данном этапе развития у человека имеет значение географическая (пространственная) изоляция (например в островных популяциях), а также социальная изоляция, появившаяся на основе экологической (биологической). Другие виды биологической изоляции у человека, видимо, имели место на заре его эволюции, когда произошло уменьшение числа хромосом с 48 до 46.

**Дрейф генов (генетико-автоматические процессы).** Примерами дрейфа генов у человека является большая частота некоторых мутаций в изолированных сектах или почти 100% частота I группы крови среди американских индейцев.

**Естественный отбор.** В популяциях человека естественный отбор утратил функцию видообразования, так как произошла замена биологических факторов эволюции на социальные. Результатами действия естественного отбора на данном этапе развития человечества является стабилизация генофонда и поддержание наследственного разнообразия.

Примеры действия разных форм естественного отбора в человеческих популяциях:

- а) *против гомозигот* — гибель больных ахондроплазией — AA, или муковисцидозом — aa,
- б) *против гетерозигот* — рецус-конфликт: мать — hh, плод — Rh.
- в) *движущий* — появление паразитов человека, устойчивых к ядам и антибиотикам,
- г) *стабилизирующий* — окружность головы плода не должна быть ни слишком малой, ни слишком большой,
- д) *дизруптивный* (разрывающий) — формирование двух полов с соответствующими комплексами признаков.
- е) *групповой* отбор — играл и играет важнейшую роль в эволюции человека. С ним связана готовность пожертвовать собой ради семьи, племени, нации.

**Генетический полиморфизм и генетическая гетерогенность.** *Генетическая гетерогенность* популяций — считается, что средний индивидуум гетерозиготен не менее чем по 2000 генов. У человека описано свыше 100 мутаций гемоглобина, десятки вариантов лейкоцитарных антигенов и др.

*Генетический полиморфизм.* Примером балансируемого полиморфизма у человека можно считать высокую (20%) частоту гемоглобина-8

в Западной Африке, что связано с отбором на устойчивость к малярии. Примером адаптационного полиморфизма — распределение по планете аллелей эритроцитарных антигенов (система АВ0), обусловленное разной выживаемостью лиц, отличающихся по группе крови, в условиях частых эпидемий особо опасных инфекций: группа крови В (относительная устойчивость к чуме) у людей в очагах чумы в Азии, группы крови 0 или В (относительная устойчивость к оспе) — на о. Новая Гвинея, и т.д.

## Приложение 2. Врожденные пороки развития

**Порок развития** — это стойкое морфологическое изменение органа, ведущее к нарушению его функции. Если функция не страдает, то такое изменение называют *аномалией развития* (например, гипертрихоз или брахидактилия). Классификация пороков развития представлена на рисунке 2.1.



Рис. 2.1. Классификация пороков развития.

Важно отметить, что в процессе эмбриогенеза имеются *критические периоды*, когда повышена чувствительность развивающегося организма к воздействию повреждающих агентов внешней и внутренней среды:

- время развития половых клеток (овогенез и сперматогенез);
- момент слияния половых клеток (оплодотворение);
- имплантация зародыша (4–8-е сутки эмбриогенеза);



- формирование зачатков осевых органов (головного и спинного мозга, позвоночного столба, кишечника) и формирование плаценты (3–8-я неделя развития);
- стадия усиленного роста головного мозга (15–20-я неделя);
- формирование функциональных систем организма и дифференцировка мочеполового аппарата (20–24-я неделя пренатального периода).

Терминология, используемая при описании пороков развития, достаточно сложна и подробно изучается в курсах патологической анатомии и клинической генетики. Приведем лишь некоторые термины (не для запоминания):

1. Аплазия (агенезия) — отсутствие органа или его части (например, агенезия мозолистого тела).
2. Атрезия — отсутствие канала или отверстия (например ануса).
3. Гипертрофия и гиперплазия — увеличение размеров органа.
4. Гипоплазия — недоразвитие органа.
5. Дисплазия — нарушение дифференцировки органа.
6. Несращение (дизрафия) — незакрытие эмбриональной щели (например, расщелина губы и неба)
7. Персистирование — сохранение эмбриональной структуры (например, персистирование урахуса).
8. Сращение органов (например синдактилия).
9. Стеноз — сужение канала или отверстия.
10. Эктопия — смещение органа или ткани в необычное место.

Ведущим механизмом возникновения атактизм являются мутации регуляторных генов.

Клеточными механизмами аномалий и пороков развития являются нарушения размножения клеток, миграции клеток или органов, сортировки клеток, дифференцировки и избирательной гибели клеток.

Примеры **атактизм** у человека, связанные с нарушением онтогенеза органов и систем органов:

- Гипертрихоз (повышенное оволосение), полителия (многососковость), полимастия (увеличенное количество млечных желез). Все они связаны с нарушением редукции избыточного количества этих структур в онтогенезе кожных покровов.
- Несрастание остистых отростков позвонков (*spina bifida*), персистирование хвоста, добавочные ребра в шейном или поясничном отделах — нарушение онтогенеза осевого скелета.
- Одна слуховая косточка в среднем ухе — нарушение дифференцировки элементов челюстной (жаберной) дуги в слуховые косточки.

- Полидактилия (увеличение количества пальцев) и полифалангия (увеличение числа фаланг обычно большого пальца кисти) — нарушения в развитии кисти.
- Высокое стояние лопатки (болезнь Шпренгеля) — нарушение гетеротопии пояса верхних конечностей из шейной области на уровень грудных позвонков.
- Незаращение твердого неба (волчья пасть) — нарушение адгезии клеток при образовании вторичного костного неба.
- Латеральные шейные свищи — нарушение редукции жаберных карманов глотки.
- Персистирование (сохранение) клоаки — нарушение дифференцировки заднего отдела кишки.
- Гетеротопия поджелудочной железы — нарушение клеточной миграции.
- Эзофаготрахеальные свищи — нарушение процессов дифференцировки и апоптоза в развитии пищевода и трахеи.
- Дивертикул Меккеля — незаращение желточного протока и выпячивание стенки подвздошной кишки.
- Платиневрия (рахисхиз) — отсутствие замыкания нервной трубки при нарушении адгезии и миграции клеток.
- Персистирование обеих дуг аорты, первичного эмбрионального ствола, боталлова протока — нарушение процессов дифференцировки, адгезии и апоптоза при развитии сосудов.
- Двухкамерное сердце и шейная эктопия — нарушение процессов миграции и дифференцировки при закладке сердца.
- Тетрада Фалло — стеноз легочного ствола, дефект межжелудочковой перегородки, правосмещение устья аорты и приобретенная гипертрофия правого желудочка — нарушение процессов дифференцировки при развитии сердца.
- Тазовая эктопия почки — нарушение процессов миграции и дифференцировки при развитии почек.

### ***Задание***

1. Объясните следующие термины: тазовая эктопия почки, стеноз аорты, гипертрофический стеноз привратника, гипоплазия легкого, персистирование клоаки, атрезия хоан.
2. Разделите данные заболевания на три группы (генетические, средовые и мультифакториальные): ахондроплазия, синдром Морфана, снижение массы плода у курящей матери, сахарный диабет, синдром алкогольного плода, синдром Дауна.

## Приложение 3. Филогенез кожных покровов в типе Хордовые. Онтофилогенетические предпосылки формирования врожденных пороков развития у человека.

---

**Прогрессивные направления эволюции кожных покровов Хордовых.** Для хордовых животных характерно наличие *двухслойной кожи*: наружный слой — *эпидермис* (эктодермального происхождения), внутренний слой — *дерма* (мезодермального происхождения). У ланцетника — однослойный эпителий и бесструктурный кориум.

Прогрессивными направлениями филогенеза кожных покровов Позвоночных являются:

- 1) переход от однослойного эпидермиса к многослойному;
- 2) увеличение структурированности дермы (кориума) — появление волокон, клеточных элементов;
- 3) усложнение строения желез (у наземных Позвоночных одноклеточные железы заменяются многоклеточными) и их компактизация,
- 4) появление потовых, млечных, сальных желез и других производных кожи (чешуя, волосы, копыта, когти и т.д.);
- 5) возникновение подкожно-жировой клетчатки (у Млекопитающих).

Усложнение строения кожных покровов позволяет не только эффективнее выполнять защитную и рецепторную функции, но и участвовать в дыхании, терморегуляции, вскармливании детенышей молоком, выделении и др.

### **Задание**

Заполните таблицу 3.1 (за исключением столбца «Способы...»). Используйте при этом материал учебника и методических разработок.

**Закономерности эволюционных преобразований кожных покровов Хордовых.** Эволюционные изменения кожных покровов иллюстрируют следующие способы:

- *интенсификация функции* защиты определяется увеличением числа слоев эпидермиса (*полимеризация*), его ороговением;
- происхождение от слизистых желез амфибий потовых желез млекопитающих и преобразование части из них в млечные определяет *расширение функций* кожи;

Таблица 3.1. Филогенез кожных покровов позвоночных животных

Параметр	Ланцетники	Рыбы	Амфибии	Рептилии	Млекопитающие	Способы морфофункциональных преобразований органов
Особенности эпидермиса кожи						
Придатки кожи						
Кожные железы						
Функции кожи						

- *смена функции* — плакоидная чешуя хрящевых рыб, перемещаясь в ротовую полость, дает начало зубам позвоночных; при этом зубы и плакоидная чешуя являются *гомологичными* органами.

В основе указанных преобразований лежат *мультифункциональность* органа (большое количество функций, выполняемых кожей) и *изменение количества функции* (при концентрации и укрупнении млечных желез происходит усиление их функционирования).

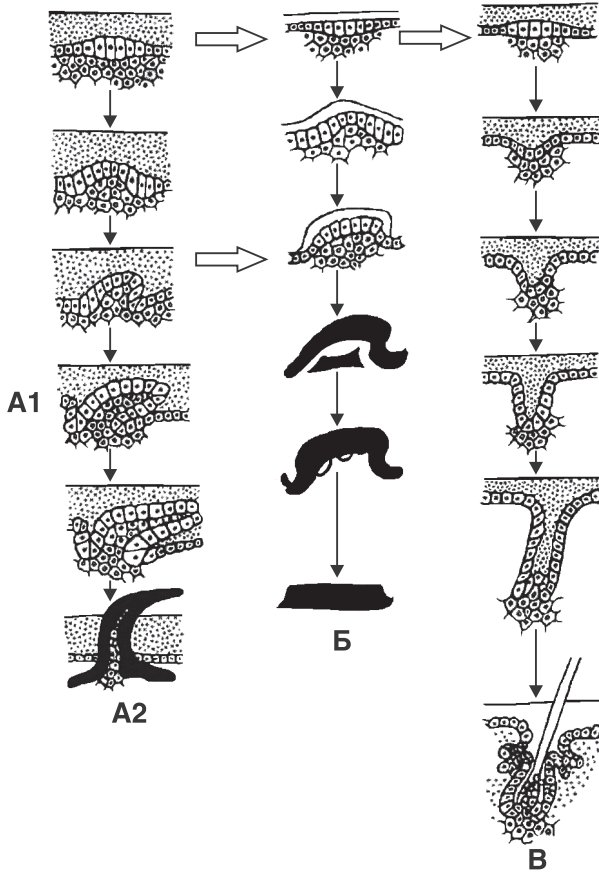
### Задание

1. Заполните столбец «Способы...» в таблице 3.1.
2. Сравнивая строение кожных покровов хордовых животных, относящихся к разным классам, приведите и выпишите примеры гомологичных и аналогичных структур.
3. Проиллюстрируйте принципы дифференциации и интеграции органов на примере эволюции кожных покровов.

### Соотношение онто- и филогенеза в развитии кожных покровов Хордовых.

Следует рассмотреть классические примеры филэмбриогенезов по А.Н. Северцову в развитии из одной и той же закладки различных придатков кожи (рис. 3.1).

Плакоидная чешуя хрящевых рыб образована из дентина (мезодермы), покрытого эмалью эктодермального происхождения. При формировании чешуи костных рыб полностью повторяются все этапы образования плакоидной чешуи: закладывается мезодермальный сосочек, покрытый слоем эпидермиса, но в результате последующих преобразований костная чешуя оказывается сформированной



**Рис. 3.1.** Примеры филэмбриогенезов в развитии придатков кожи.  
 А1 — плакоидная чешуя рыб; А2 — ганоидная чешуя рыб; Б — роговая чешуя рептилий; В — волос млекопитающего. Одинарные стрелки — анаболия, от А к Б — девиация, от Б к В — архаллаксис.

целиком за счет кориума (*анаболия*). Роговая чешуя пресмыкающихся в своем развитии проходит только начальные этапы формирования чешуи хрящевых рыб, после чего наблюдается разрастание эпидермиса (*девиация*). На основе роговой чешуи рептилий путем добавления ряда стадий образуется перо птиц (*анаболия*). Волосы млекопитающих имеют совершенно иной путь формирования. Развитие волоса начинается с формирования утолщения эпидермиса, который погружается в кориум (*архаллаксис*).

**Задание**

1. Заполните таблицу 3.2.
2. Приведите и выпишите примеры рудиментарных и атавистических структур кожных покровов человека.
3. Приведите и выпишите примеры филэмбриогенезов в эволюции кожи Хордовых.

**Таблица 3.2.** Онтофилогенетические предпосылки пороков развития кожных покровов у человека

<b>Порок развития</b>	<b>Филогенетическая предпосылка</b>	<b>Онтогенетическая предпосылка</b>
Полителия		
Гипертрихоз		
Полимастия		
Отсутствие потовых желез		

**Контрольные вопросы**

1. Что общего в строении кожных покровов у животных, относящихся к типу Хордовые?
2. В чем заключаются прогрессивные тенденции в эволюции кожных покровов позвоночных?
3. Какие типы филэмбриогенезов проявляются в филогенезе придатков кожи позвоночных?
4. Приведите примеры гомологии кожных покровов человека и животных.
5. Приведите примеры, иллюстрирующие рудиментарные и атавистические структуры кожного покрова человека.

# Приложение 4. Филогенез скелета в типе Хордовые.

## Онтофилогенетические предпосылки формирования врожденных пороков развития у человека

---

### Прогрессивные направления эволюции скелета Хордовых.

Хордовые животные характеризуются наличием *внутреннего скелета*, который у Позвоночных подразделяется на:

- осевой скелет,
- скелет головы,
- скелет конечностей.

**Осевой скелет** в типе представлен *хордой*, а у представителей подтипа Позвоночные — *позвоночником* и сочлененными с ним ребрами, он служит для опоры, защиты внутренних органов, участвует в реализации двигательной функции. Скелет головы — *череп* подразделяют на:

- **мозговой череп**, защищающий головной мозг и органы чувств,
- **висцеральный**, или **лицевой череп**, который является опорой передней части глотки.

**Скелет конечностей** представлен:

- поясами конечностей,
- скелетом свободных конечностей.

Функции скелета конечностей — опора для туловища, выполнение разнообразных движений.

Элементы висцерального скелета Хордовых, а также накладные (покровные) кости имеют эктодермальное происхождение (производные нервного гребня).

Среди прогрессивных направлений эволюции скелета хордовых следует отметить:

**Осевой скелет.** Замена хорды на позвоночник; дифференцировка позвоночного столба на отделы (у Рыб — два отдела: туловищный и хвостовой, у Земноводных — четыре: появляются шейный и крестцовый отделы); формирование грудной клетки у Амниот (у Рептилий туловищный отдел дифференцируется на грудной и поясничный, грудные позвонки соединяются с грудной с образованием грудной клетки, увеличивается количество шейных и крестцовых позвонков, пять отделов позвоночника).

**Скелет головы.** Появление челюстей, замена первичных (хрящевых) челюстей на вторичные (костные); изменение типа крепления челюстей; смена функций элементами висцеральных дуг; появление мозгового черепа, возникновение новых элементов в составе мозгового черепа, замена перепончатого мозгового черепа на хрящевой и затем костный.

**Скелет конечностей.** Появление парных конечностей (плавников у Рыб), формирование поясов конечностей; подвижное прикрепление скелета свободной конечности к поясу конечностей и формирование пятипалой конечности наземного типа (у наземных Позвоночных, начиная с Амфибий): уменьшение числа костей, особенно в дистальных отделах, укорочение дистальных и удлинение проксимальных отделов конечностей (у Амниот). У Млекопитающих конечности полностью подвернуты под туловище.

**Закономерности эволюционных преобразований скелета Хордовых.** Эволюционные изменения скелета Хордовых основаны на принципах *дифференциации* и *интеграции*. Примером может служить дифференцировка позвоночника на отделы, при этом каждый из них начинает выполнять свои специфические функции и существование отделов независимо друг от друга становится невозможным.

Преобразования структуры и функции элементов скелета в филогенезе Хордовых весьма разнообразны. Эволюционная судьба челюстной и подъязычной висцеральных дуг является примером *смены функций*: у рыб 1-я жаберная дуга становится челюстью, 2-я — подвеском челюстей; у наземных позвоночных — гиомандибулярный хрящ второй дуги, а затем (у млекопитающих) и элементы 1-й дуги становятся слуховыми косточками. Преобразования конечностей в ряду Рыбы—Амфибии—Рептилии—Млекопитающие — иллюстрируют примеры *расширения* (увеличения числа) функций, а также *активации* и *интенсификации* функций (усиление подвижности животного). При этом конечности у животных перечисленных классов имеют сходное происхождение и план строения и являются *гомологичными* органами. Замена первичных хрящевых челюстей на вторичные, образованные покровными костями, иллюстрирует *субституцию органов*, а первичные и вторичные челюсти являются *аналогичными* органами (разное происхождение и план строения, но одинаковая функция).

### **Задание**

1. Заполните таблицу 4.1.
2. Сравнивая скелеты хордовых животных, относящихся к разным классам, приведите и выпишите примеры гомологичных и аналогичных органов.
3. Проиллюстрируйте принципы дифференциации и интеграции органов на примере эволюции опорно-двигательной системы.



Таблица 4.1. Филогенез скелета Хордовых

Признак/параметр	Ланцетники	Рыбы	Амфибии	Рептилии	Млекопитающие	Способы морфофункциональных преобразований органов
<b>Осевой скелет</b>						
Чем представлен осевой скелет						
Отделы позвоночника						
Ребра (в каком отделе)						
Наличие грудной клетки						
<b>Скелет головы</b>						
Наличие мозгового черепа, источники его развития						
Наличие висцерального черепа, источники его развития						
Соединение висцерального черепа с мозговым веществом						
Название и функции первой и второй висцеральных дуг						
<b>Скелет конечностей</b>						
Наличие парных конечностей, основные особенности их скелета						
Связь скелета свободной конечности с поясом конечностей						

**Соотношение онто- и филогенеза в развитии скелета Хордовых.**

Если рассматривать филогенетически значимые отклонения онтогенеза среди представителей Хордовых, то следует отметить следующие:

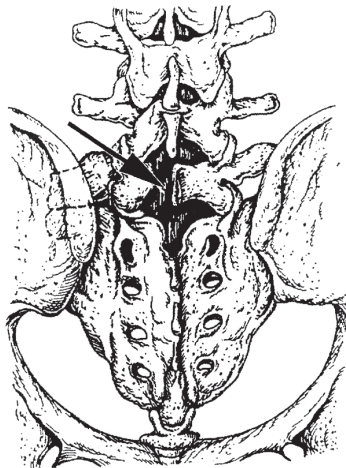
- *анаболия* — на примерах развития позвонков рыб по сравнению с хордой ланцетника; последовательного возникновения отделов позвоночника при его формировании в ряду Рыбы—Амфибии—Рептилии—Млекопитающие и образования изгибов позвоночника у человека, вследствие прямохождения;
- *девиация* — формирование слуховых косточек у наземных позвоночных.

**Задание**

1. Рассмотрите пороки развития осевого скелета у человека, представленные на рисунках 4.1 и 4.2.
2. Заполните таблицу 4.2.



**Рис. 4.1.** Аномалии развития ребер у человека на 7-м шейном позвонке (А) и поясничное ребро (Б). Аномалии указаны стрелкой.



**Рис. 4.2.** Несращение дужек 5-го поясничного позвонка.

3. Приведите и выпишите примеры рудиментарных и атавистических структур, встречающихся в скелете человека.
4. Приведите и выпишите примеры филэмбриогенезов в эволюции скелета Хордовых.

**Таблица 4.2.** Онтофилогенетические предпосылки пороков развития скелета у человека

Порок развития	Филогенетическая предпосылка	Онтогенетическая предпосылка
<b>Осевой скелет</b>		
Недоразвитие и несращение верхних дужек позвонков	Первичное существование хорды и появление несрастающихся дужек позвонков у круглоротых	Несрастание закладок верхних дужек позвонков вследствие возможного нарушения взаимодействий по типу индукции, нарушения процессов клеточного размножения и избирательной адгезии
Добавочные ребра в шейном или поясничном отделах		
Персистирование хвоста		
<b>Череп</b>		
Наличие костных и хрящевых дуг в шейной области		
Одна слуховая косточка в среднем ухе		
<b>Конечности</b>		
Болезнь Шпренгеля		
Полидактилия		

### **Контрольные вопросы**

1. В чем заключается морфофизиологический прогресс при замене хорды на позвоночник?
2. Какой принцип филогенетических преобразований органов проявляется в замене хорды позвоночником?
3. С чем связана дифференцировка позвоночника на отделы в филогенетическом ряду Позвоночных: Рыбы—Земноводные—Пресмыкающиеся—Млекопитающие?

4. Объясните изменения функций ребер в ряду позвоночных. Какие аномалии развития ребер встречаются у человека и почему?
5. Что такое гомология органов? Проиллюстрируйте это на примере сравнения скелета парных конечностей позвоночных животных. Каково значение явления гомологии для установления филогенетического родства сравниваемых групп организмов?
6. Назовите прогрессивные тенденции в эволюции парных конечностей у наземных Позвоночных.
7. Какие принципы филогенеза органов реализуются в процессе превращения боковых кожных складок низших Хордовых в парные конечности наземных Позвоночных?
8. Какие отделы черепа выделяют у позвоночных? Каковы прогрессивные тенденции в эволюции осевого (мозгового) и висцерального черепа Позвоночных?
9. Как преобразуются висцеральные дуги в филогенезе позвоночных? Какой принцип эволюции органов проявляется? Какие пороки развития могут возникать при нарушении клеточных процессов в онтогенезе человека?
10. Какие типы филэмбриогенезов проявляются в эволюции висцерального черепа Позвоночных?

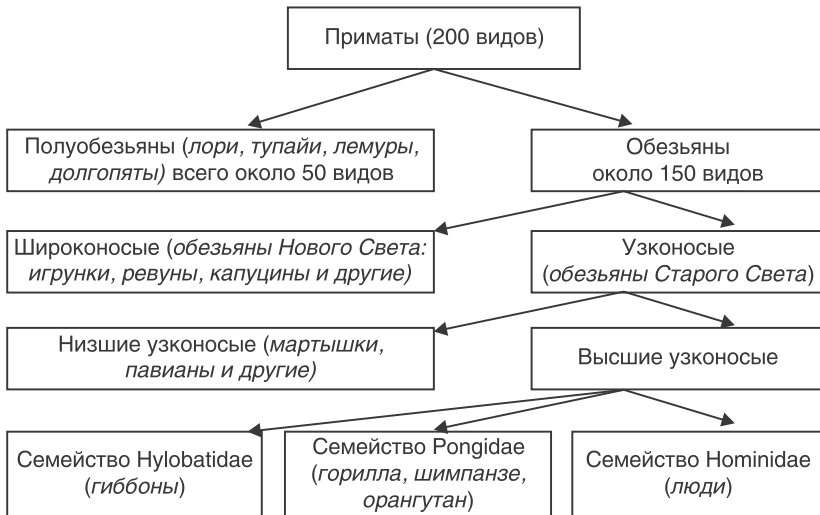
# Приложение 5. Антропогенез

**Человек как представитель типа Хордовые.** Антропогенезом называется филогенез вида *Homo sapiens*.

Человек относится к царству животных, к типу Хордовых, под-типу Позвоночных, разделу Челюстноротых, надклассу Четвероногих, классу Млекопитающих, подклассу Плацентарных, отряду Приматов. Появление человека именно в отряде приматов связано с биологией этих животных. Строение передних конечностей, связанное с исходно древесным образом жизни; бинокулярное зрение; высокая степень развития коры полушарий переднего мозга и мозжечка; высокая социальность; низкая плодовитость; выраженная забота о потомстве; высокая способность к обучению и т.д. — черты приматов, являющиеся в целом *антропоморфозом* — преадаптациями, обусловившими возможность появления человека.

## Задание

1. Изучите место человека в отряде Приматов (рисунок 5.1).



**Рис. 5.1.** Место человека в отряде приматов

2. Из перечисленных признаков выберите характеризующие человека как Хордовое животное, как Позвоночное, как Млекопитающее и как Примата и заполните табл. 5.1. Признаки: хорда и жаберные щели у зародыша,

наличие головного и спинного мозга, млечные железы, бинокулярное зрение, волосяной покров, гетеродонтная зубная система, кора больших полушарий, двусторонняя симметрия, 3 косточки в среднем ухе, гомойотермность, замкнутая система кровообращения, простая матка, плоские ногти, противопоставление I пальца, наличие сердца.

**Таблица 5.1.** Признаки, характеризующие человека

Признаки Хордового	Признаки Позвоночного	Признаки Млекопитающего	Признаки Примата

**Биологические факторы антропогенеза.** К появлению человека как вида привели две группы факторов — биологические и социальные. **Биологические** факторы не отличаются от таковых для любого биологического вида — это элементарные эволюционные факторы: мутационный процесс, рекомбинация при половом размножении, популяционные волны и дрейф генов, изоляция, миграция, естественный отбор.

Ведущим фактором возникновения человека как вида, вероятно, являлась **экологическая изоляция**. Группа африканских высших узконосых обезьян перешла к жизни в открытых пространствах, появившихся из-за остепнения суши. Освоение открытых ландшафтов требует улучшения обзора (рис. 5.2).

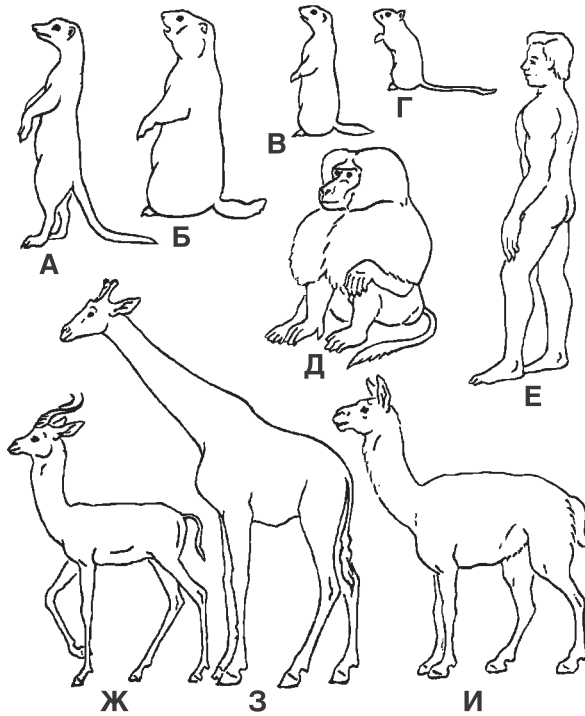
Предки человека перешли к прямохождению и у них сформировался комплекс признаков: изгибы позвоночника, свод стопы, перемещение затылочного отверстия, развитие сосцевидного отростка височной кости, широкая грудная клетка и таз и т.д. Прямохождение имело как достоинства (освобождение рук и улучшение обзора), так и недостатки (низкая скорость передвижения). Ряд часто встречающихся заболеваний человека тоже можно считать «расплатой за прямохождение».

**Задание**

Заполните таблицу 5.2.

**Таблица 5.2.** Эволюционное объяснение причин заболеваний

Заболевание	Объяснение его причины с эволюционной точки зрения
Паховая грыжа	
Варикозное расширение вен ног.	
Плоскостопие	
Поясничный радикулит	
Родовые травмы	



**Рис. 5.2.** Различные эволюционные пути улучшения обзора при освоении открытых ландшафтов: за счет вертикальной позы: «прямостояния» (А–Г), «прямосидения» (Д) и прямохождения (Е), а также за счет удлинения шеи (Ж–И).

А — виверра-суриката; Б — сурок; В — суслик; Г — большая песчанка; Д — павлин; Е — человек; Ж — антилопа-геренук; З — жираф; И — лама.

**Социальные факторы антропогенеза.** К социальным факторам антропогенеза относятся:

- целенаправленное изготовление предметов (орудий труда);
- коллективные формы деятельности (охота, воспитание детей и др.);
- речь (вторая сигнальная система по И.П. Павлову).

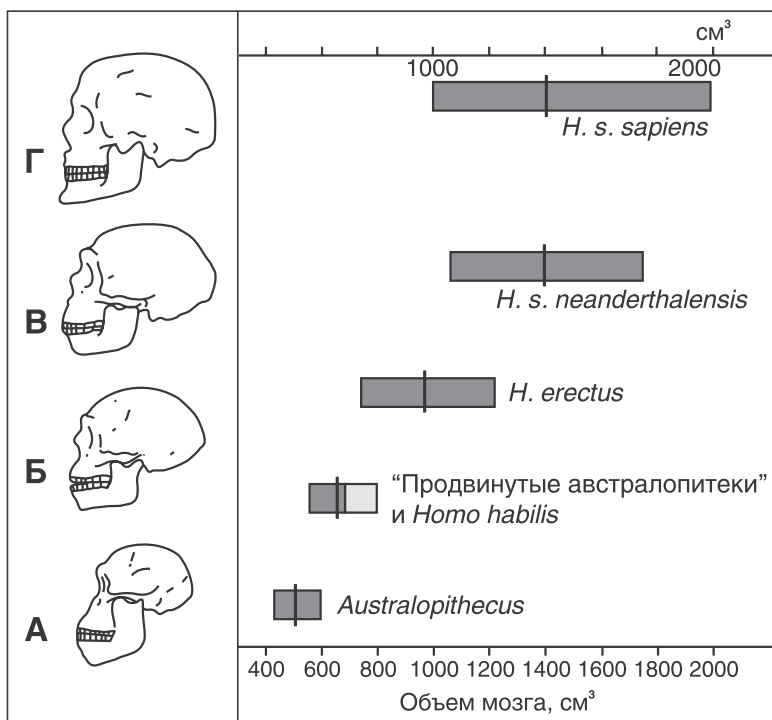
Появление этих приспособлений не было случайным. Они сформировались на основе таких чисто биологических признаков приматов, как стадный образ жизни, всеядность, длительная забота о потомстве, развитая система коммуникации и позволили предкам человека выжить в новой экологической обстановке. Развитие речи, орудийной деятель-

ности и ассоциативного мышления привело к увеличению объема отделов мозга, отвечающих за речь, тонкие движения рук и взаимосвязь различных нервных центров.

Человек — биосоциальное существо. Он освоил все сферы жизни, все природно-климатические зоны. У человека, наряду с чисто биологическими адаптациями, появляются и социальные: одежда, жилища, транспорт, медицина и т.д.

### Задание

Изучите рисунок 5.3. Сравните черепа питекантропа и синантропа с черепом человека современного типа и заполните таблицу 5.3 (используйте методические указания по разделу «Антропогенез»).



**Рис. 5.3.** Увеличение размеров мозга, уменьшение лицевой и увеличение мозговой части черепа в ряду от австралопитека до современного человека.

А — австралопитек; Б — *Homo erectus* (представители — питекантроп, синантроп); В — неандерталец; Г — современный человек. Справа представлены объемы головного мозга (пределы вариации и среднее значение).



**Таблица 5.3.** Сравнение развития черепа древнейших и современных людей

Признак	Древнейшие люди (питекантроп)	Современные люди (кроманьонец)
Высота свода черепа (свидетельствует о развитии центров, управляющих рукой и речевым аппаратом)		
Развитие лобных долей (центр ассоциативного мышления)		
Наличие подбородочного выступа нижней челюсти (речь)		
Форма дуги верхней челюсти (речь)		

**Этапы антропогенеза.** Выделяют следующие стадии формирования современного человека:

1. Становление рода *Homo* (прегоминидная стадия).
2. Эволюция рода *Homo*, включающая стадии *Homo habilis* (человек умелый), архантропов (древнейших людей), палеоантропов (древних людей) и неоантропов (ископаемых людей современного типа).
3. Эволюция современного человека.

Основные признаки стадий формирования человека представлены в таблице 5.4.

**Человеческие расы.** *Расы* — большие популяции людей, возникшие в процессе географического расселения и имеющие ряд общих наследственно закрепленных признаков преимущественно адаптивной природы. Существует две точки зрения на происхождение рас, которые выражаются гипотезами — *моноцентрической* и *полицентрической*. Первая полагает, что расы возникли в одном центре на стадии неоантропов; вторая — что расы начали формироваться независимо в нескольких центрах на стадии палеоантропов или даже архантропов, а затем эволюционировали параллельно. Эти взгляды объединяет комплексная концепция широкого моноцентризма. Согласно ей человек современного типа возник на достаточно обширной территории, включающей несколько очагов: Переднюю Азию и Восточное Средиземноморье.

Различают большие и малые расы, среди которых выделяют ряд переходных. Наличие переходных рас свидетельствует о протекавших в прошлом процессах расогенеза. Некоторые из расовых признаков сформировались под действием естественного отбора и имеют адаптивный ха-

Таблица 5.4. Основные признаки стадий формирования современного человека

Стадия	Представитель	Место, время	Основные признаки
I. Претоминиды	Австралопитеки ( <i>A. afarensis</i> , <i>A. robustus</i> , <i>A. africanus</i> )	Африка, 4–1 млн лет назад	Двуногие приматы, рост 120–140 см, объем мозга 450–550 см <sup>3</sup> , использовали случайные предметы в качестве орудий труда
	Человек умелый	Африка, от 2,5 млн лет назад	Объем мозга 600–700 см <sup>3</sup> , наличие зачатков центров речи, изготовление примитивных орудий труда
II. Гоминиды:	Архантропы	Африка, Азия, Европа, 2–0,1 млн лет назад	Рост 140–160 см, объем мозга 800–1100 см <sup>3</sup> , изготовление орудий, использование огня, примитивная речь
	Человек разумный	Европа, Африка, Азия, 1,5–0,05 млн лет назад	Рост до 180 см, объем мозга ~1400–1600 см <sup>3</sup> , сложные формы охоты, добывание огня, продвинутая речь, ритуалы
III. Современные люди (человек разумный)	Неоантропы	Европа, Азия, Африка, Америка, Австралия, от 100 тыс. лет назад до нашего времени	Физические признаки соответствуют современному, мозг ~1400 см <sup>3</sup> , настоящая речь, искусство, сельское хозяйство, промышленность
		Наше время	Научно-техническая революция, угроза экологического кризиса

ракти, другие — явились результатом дрейфа генов, сформировались на основе плейотропного действия генов и не имеют адаптивной ценности

### **Задание**

Заполните таблицу 5.5, распределяя признаки человека по двум группам: общие для всех рас и адаптивные для данной расы. Признаки: объем мозга — около 1400 см<sup>3</sup>; темная кожа; светлая кожа; курчавые волосы; тонкий длинный нос; эпикантус; уплощенное лицо; прямые волосы; значительная вариация всех признаков; рост от 140 до 190 см; музыкальные и художественные способности у отдельных представителей.

**Таблица 5.5.** Признаки человека и их зависимость от рас

<b>Признаки</b>	<b>Монголоиды</b>	<b>Негроиды</b>	<b>Европеоиды</b>
Общие для всех рас			
Адаптивные признаки данной расы			

### **Контрольные вопросы**

1. Как изменяется объем мозга в процессе антропогенеза?
2. Кто такие полуобезьяны?
3. В Америке нет ископаемых остатков гоминид. Приплывшие в Америку европейцы обнаружили индейцев — представителей монголоидной расы. Как они там оказались?
4. Как объяснить большую частоту распространения варикозного расширения вен нижних конечностей у человека?
5. Кто такие австралопитеки? Где и когда они жили?
6. Кто такие широконосые обезьяны? Где они обитают?
7. Кто такие архантропы? Покажите на черепе архантропа архаичные и прогрессивные черты.
8. Объясните, почему человек — это биосоциальное существо.
9. Как объяснить, что не все расовые признаки имеют приспособительный характер?
10. Как вы думаете, продолжается ли эволюция человека в наше время?
11. Что такое неолитическая революция? Каковы ее последствия?
12. Что такое малые переходные расы? О чем свидетельствует их существование?
13. Что такое социальные адаптации?

# Литература

---

1. *Андреева Н.Г., Обухов Д.К.* Эволюционная морфология нервной системы позвоночных: учеб. для вузов. СПб., 1999.
2. *Белоусов Л.В.* Основы общей эмбриологии: учебник. М., 2005.
3. *Биология: учеб. для вузов: в 2-х тт. / Под ред. В.Н.Ярыгина.* М., 2012.
4. *Гилберт С.* Биология развития: в 3-х тт. М., 1993.
5. *Дзержинский Ф.Я.* Сравнительная анатомия позвоночных животных. М., 1998.
6. *Константинов В.М., Наумов С.И., Шаталова С.П.* Зоология позвоночных. М., 2003.
7. *Константинов В.М., Шаталова С.П.* Сравнительная анатомия позвоночных животных. М., 2005.
8. *Мануйлова Н.А.* Гистология с основами эмбриологии. М., 1973.
9. *Ромер А., Парсонс Т.* Анатомия позвоночных: в 2-х тт. М., 1992.
10. *Сравнительная физиология животных: в 3-х тт. / Под ред. Л. Проссер.* М., 1978.
11. *Эмбриология: Учеб. для студ. университетов / В.А. Голиченков, Е.А. Иванов, Е.Н. Никерясова.* М., 2004.

Учебное издание

*Волков Игорь Николаевич  
Ивченко Татьяна Николаевна  
Мустафин Александр Газисович  
Ромашевская Елена Ивановна  
Хрущова Ольга Николаевна  
Черных Галина Васильевна*

## **Онтогенез и филогенез Хордовых**

**Учебное пособие**

**ЧАСТЬ 2**

Редактор Д.С. Рыжова  
Оформление Т.В. Нестерова, О.В. Устинкова

Подписано в печать 26.11.2018. Формат 60×90<sup>1/16</sup>. Печ. л. 3,25.  
Доп. тираж 2000 экз. Заказ № 0909-19-2.

Отпечатано в типографии «Майер».  
г. Санкт-Петербург, Троицкий просп., д. 6.  
+7 (812) 448-13-11. spb@mayer-print.ru

ISBN 978-5-88458-418-1



9 785884 584181