

Государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«Северный государственный медицинский университет»
Министерства здравоохранения Российской Федерации
Кафедра ортопедической стоматологии
Кафедра медицинской биологии и генетики

МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ
к практическим занятиям по теме
«Филогенез зубочелюстного аппарата позвоночных животных»

Архангельск
2016

Печатается по решению
координационно-методического совета
Северного государственного
медицинского университета

Составители:

Н.Г. Давыдова, заслуженный врач РФ, к.м.н., доцент кафедры терапевтической стоматологии СГМУ; *С.Н. Левицкий*, к.б.н., доцент кафедры медицинской биологии и генетики СГМУ; *А.В. Хромова*, к.м.н., доцент кафедры медицинской биологии и генетики СГМУ

Рецензенты:

Л.А. Басова, к.м.н., доцент кафедры анатомии и оперативной хирургии СГМУ; *Т.В. Ушакова*, к.м.н., доцент, заведующая кафедрой стоматологии детского возраста СГМУ; *Д.Б. Дёмин*, к.б.н., старший научный сотрудник ФГБУН «Институт физиологии природных адаптаций УрО РАН»

В методических рекомендациях представлен материал к практическим занятиям по теме «Филогенез основных систем органов позвоночных животных. Филогенез зубочелюстного аппарата».

Рассмотрены общие вопросы филогенеза зубной системы, висцерального черепа, ротовой полости и ее производных у позвоночных животных.

Методические рекомендации предназначены для студентов, обучающихся по ОП «Стоматология».

ОГЛАВЛЕНИЕ

Филогенез как процесс исторического развития органического мира	4
1. Эволюция зубной системы позвоночных животных	4
1.1. Строение зуба. Типы прикрепления зубов у различных классов позвоночных животных.....	4
1.2. Расположение зубов у позвоночных	6
1.3. Развитие и смена зубов в ходе онтогенеза	7
1.4. Зубная система класса Рыб.....	10
1.5. Зубная система классов Земноводных и Пресмыкающихся	11
1.6. Зубная система класса Млекопитающих. Строение коренных зубов у млекопитающих	12
1.7. Эмбриогенез и развитие зубов у человека.....	18
ЗАДАНИЯ для самостоятельной работы по разделу «Эволюция зубной системы позвоночных животных»	21
2. Общие вопросы филогенеза висцерального черепа у позвоночных животных.....	23
2.1. Висцеральный череп низших (хрящевых) рыб	26
2.2. Висцеральный череп высших (костных) рыб.....	27
2.3. Висцеральный череп Земноводных.....	28
2.4. Висцеральный череп Пресмыкающихся	29
2.5. Висцеральный череп Птиц и Млекопитающих	31
ЗАДАНИЯ для самостоятельной работы по разделу «Эволюция висцерального черепа позвоночных»	33
3. Филогенез ротовой полости и ее производных.	36
ЗАДАНИЯ для самостоятельной работы по разделу «Филогенез ротовой полости и ее производных	42
Литература	49

ФИЛОГЕНЕЗ КАК ПРОЦЕСС ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА.

Филогенез – это процесс исторического развития органического мира, видов, родов, семейств, отрядов (порядков), классов, типов (отделов), царств. **Онтогенез** – это индивидуальное развитие организма, совокупность преобразований, претерпеваемых организмом от зарождения до конца жизни. Э. Геккель в 1866 году сформулировал один из основных биогенетических законов, смысл которого заключается в том, что онтогенез есть сжатое и сокращенное повторение филогенеза.

1. Эволюция зубной системы позвоночных животных.

Зубы – это видоизмененные части покровных скелетных образований. Они отсутствуют у современных и ископаемых низших хордовых и бесчелюстных. По-видимому, зубы образовались одновременно с появлением челюстей из зубчиков покровных пластин, расположенных по краям рта. Наличие зубов сделало челюсти пригодными для кусания и измельчения пищи.

1.1. Строение зуба. Типы прикрепления зубов у различных классов позвоночных животных.

Конические зубы имеются у многих рыб и рептилий, а также в передней части зубного набора млекопитающих. Однако часто зубы приобретают более сложную форму. Зубы у рыб, амфибий и рептилий однотипны и имеют коническую форму, число их значительно варьирует у многих из этих животных, они сменяются в течение всей жизни и располагаются не только на челюстных костях, но и частично на различных частях стенок ротовой полости. Такие зубы служат только для удержания добычи до проглатывания. Зубы у млекопитающих дифференцируются на отдельные группы (резцы, клыки, жевательные), они располагаются на челюстях в отдельных ячейках, уменьшается число зубов и количество их смен.

Существуют зубы, у которых вершина более или менее уплощена и образует коронку (**corona dentis**) для раздавливания и пережевывания пищевых объектов. Внутри зуба находится пульпарная полость, заполненная мягким материалом, в котором находятся мелкие кровеносные сосуды и нервы. Зуб может иметь один или несколько корней (**radices dentis**) – отростков, с помощью которых он прочно укрепля-

ется в челюсти. У млекопитающих выход в основании зуба из пульпарной полости обычно бывает сужен в виде канала корня (**canalis radicis dentis**), через который проходят кровеносные сосуды и нервы (рис. 1).

Основными материалами, из которых построен зуб, являются **эмаль** (или эмалеподобное вещество) и **дентин**.



Рис. 1. Строение зуба млекопитающих.

Эмаль (**enamelum**) у млекопитающих – это твердый, блестящий материал, обычно покрывающий тонким слоем поверхность выступающей части зуба. Она почти полностью лишена органического вещества. У млекопитающих две трети ее объема составляют длинные призмы фосфата кальция, ориентированные своими длинными осями перпендикулярно поверхности. Остальная ее часть в основном представлена сходным материалом, заполняющим промежутки между призмами.

Дентин (**dentinum**) образует толщу зуба. По химическому составу он почти идентичен кости; около двух третей его вещества – это отложения разновидности фосфата кальция в волокнистом матриксе. По строению дентин млекопитающих отличается от кости. В толще типичного дентина клеточные тела отсутствуют, а вместо этого клетки – одонтобласты – подстилают дентин со стороны пульпарной полости. От них наружу сквозь дентин идут длинные тонкие параллельные от-

ростки. У млекопитающих зубы сидят в глубоких ячейках (альвеолах) и прочно прикреплены к костям челюстей губчатым костеподобным материалом – цементом (**cementum**).

Цемент и дентин – это производные мезодермального зародышевого листка у всех позвоночных животных.

В строении зуба существует множество вариантов, отличающихся от типичного для млекопитающих. У многих млекопитающих эмаль не образует сплошной поверхностный слой, а пронизана канальцами, достигающими поверхности зуба. У рептилий она не имеет призматического строения. Настоящая эмаль формируется эктодермальными клетками. Но у рыб и некоторых земноводных наружный блестящий слой, как и дентин, формируется мезодермой, поэтому его описывают просто как твердый наружный слой последнего – витродентин. У некоторых биологических видов питательные вещества дентину поставляют капилляры, а не отростки одонтобластов, лежащих в пульпарной полости. Одонтобласты могут находиться в толще дентина. Эти и другие различные типы дентина имеют свои названия, например вазодентин, остеоидентин и т. д.

У некоторых низших позвоночных зубы сидят в глубоких ячейках, но почти никогда не имеют по несколько корней, присущих щечным зубам млекопитающих. Такое прикрепление называется **текодонтным**. Однако чаще ячейка бывает неглубокой, и зуб с костью челюсти связывает материал, подобный цементу. У некоторых животных, например, у большей части костистых рыб, зубы крепятся к наружной поверхности или к кромке челюсти – это так называемый **акродонтный** тип прикрепления. Третьим вариантом является распространенное у ящериц **плевродонтное** прикрепление, при котором зуб крепится одним боком к внутренней поверхности челюсти. У акул в отсутствие костной ткани зубы прикреплены к хрящам челюстей связками, связочное прикрепление наблюдается также у некоторых костистых рыб, а также у ящериц и змей.

1.2. Расположение зубов у позвоночных.

Среди позвоночных, имеющих зубы, у двух полярных групп – млекопитающих и хрящевых рыб, функционирующие зубы расположены только вдоль краев верхней и нижней челюсти. Такие краевые зубы можно найти у некоторых представителей каждого класса челюстно-

ротых, они являются наиболее важными элементами зубной системы.

Однако во многих группах позвоночных животных зубы не ограничены в своем расположении краями челюстей. Где бы ни находилась эктодерма, везде можно найти зубы или зубоподобные кожные образования. Ротовая полость выстлана эпидермисом, происходящим из кожной эктодермы, и у большого числа костных рыб, амфибий и рептилий в ротовой полости имеются зубы внутри от краевого ряда.

У многих представителей этих групп зубы располагаются на костных элементах нёба, на парасфеноиде, лежащем в основании мозговой коробки, а также на внутренней поверхности нижней челюсти. У многих рыб и амфибий некоторые зубы, расположенные на нёбе, имеют большие размеры и могут образовывать ряд, параллельный краевым зубам. Верхняя челюсть акул не гомологична краевым костям верхней челюсти костных рыб и пресмыкающихся, а соответствует элементам нёба. Это позволяет предположить, что краевые зубы акул на самом деле не сопоставимы с краевыми зубами вышестоящих позвоночных, а гомологичны нёбному ряду зубов других групп. У костистых рыб верхнечелюстная кость не имеет зубов, а иногда исчезают и все краевые зубы. Взамен сильно развиваются зубы во внутренних частях ротовой полости, а также глоточные зубы, расположенные на различных элементах висцеральных дуг.

1.3. Развитие и смена зубов в ходе онтогенеза.

Закладка зубов в эмбриогенезе начинается с впячивания эктодермы. В случае краевых зубов это впячивание представляет собой непрерывную складку вдоль всей челюсти – зубную пластинку, в которой развиваются отдельные зубные зачатки. На более поздних стадиях развития зубная пластинка редуцируется и теряет связь с поверхностью ротовой полости. Однако в глубине челюсти обычно сохраняется тяж ткани, соединяющий расположенные друг за другом вдоль челюсти зубные зачатки. Это продольное соединение зубных зачатков имеет важное значение для смены зубов. Если предстоит непрерывная смена зубов в течение всей жизни, что наблюдается у большинства низших позвоночных, то материал зачатков не используется в формировании зубов сразу. В этом случае зубные зачатки остаются спрятанными весьма глубоко от поверхности челюсти, а сменяющие друг друга зубы образуются из фрагментов ткани, которые отпочко-

вываются от зачатков и постепенно перемещаются к поверхности.

Эктодермальные зубные почки обычно имеют форму колпачка или чашечки, открытой в сторону основания и намечающей форму коронки будущего зуба. На вогнутой поверхности расположены особые клетки – амелобласты, которые у высших позвоночных секретируют эмаль, поэтому зубную почку часто называют эмалевым органом. Внутри углубления почки скапливаются мезенхимные клетки – одонтобласты, которые происходят из нервного гребня. Они образуют пульпу эмбрионального зуба – зубной сосочек (**papilla dentis**), с которой приобретают связь мелкие кровеносные сосуды и нервы.

Под воздействием эмалевого органа одонтобласты приступают к отложению дентина. В конце развития они становятся клетками пульпарной полости. Когда зуб принимает окончательную форму, он проталкивается к поверхности и прорезается, приобретая рабочее положение. У форм с непрерывной сменой зубов каждый зуб в конце концов подвергается резорбции у своего основания и выпадает. Тем временем одна или несколько следующих почек уже сформировались из материала того же зачатка и проталкиваются наружу для замены выпавшего зуба.

Определяющее значение эктодермы и нервного гребня на ранних стадиях развития зуба согласуется с представлениями о филогенетическом происхождении зубов. Зубы и кожные зубчики акул в сущности сходны по своей природе и, следовательно, эти структуры гомологичны. Выстилка ротовой полости и кожа, покрывающая тело, имеют сходное происхождение – обе они формируются из эктодермы и скапливающейся под ней соединительной ткани.

Считалось, что зубы произошли непосредственно от обособленных кожных зубчиков, которые у предков рыб располагались на краях рта поверх формирующихся челюстей. В настоящее время считается, что зубы не происходят из обособленных зубчиков, они являются видоизмененными производными бугорков, находившихся на покровных пластинах закованных в панцирь предковых позвоночных.

Одонтобласты и костные клетки сходны по своим свойствам и формируют сходные твердые скелетные ткани с той разницей, что в типичных случаях костные клетки помещаются внутри ткани, которую они формируют, тогда как одонтобласты располагаются по поверх-

ности. Но у древних бесчелюстных и рыб клетки, формирующие дентин, часто бывают заключены в его толще, а у некоторых рыб кость не имеет замурованных клеток. Филогенетически дентин возник как специализированный тип костной ткани, а одонтобласты представляют собой специализированный тип костных клеток, являясь производными нервного гребня зародыша.

Хорошо известно, что у млекопитающих смена зубов состоит только в появлении «постоянных» зубов вместо «молочных» в передней части рта. У большинства других позвоночных ситуация сильно отличается. О смене зубов, находящихся на нёбе и внутренней стороне нижней челюсти у многих костных рыб, амфибий и рептилий, известно мало. А имеющиеся у различных рыб и рептилий крупные зубные пластинки если и сменяются, то смена их выражена слабо. Однако главные, краевые зубы у большинства рыб, амфибий и рептилий сменяются в течение всей жизни. Зубы постоянно формируются в глубине тканей из зубных зачатков, они увеличиваются в размерах, прорезаются, функционируют и вскоре в результате резорбции их оснований или разрыхления их соединения с челюстью отваливаются и замещаются новым поколением зубов.

У многих рыб, амфибий и рептилий зубной ряд внешне выглядит беспорядочным – старые, зрелые и молодые, недавно прорезавшиеся зубы разбросаны вдоль челюсти как будто случайным образом. Смена происходит способом, который гарантирует непрерывное функционирование зубной системы вопреки частой замене отдельных изношенных зубов. Зубы и зубные зачатки в каждом зубном ряду как бы организованы в две группы – «четных» и «нечетных». Можно найти такую стадию, на которой в данной части челюсти функционируют, например, нечетные зубы. Между ними на месте четных зубов находятся ячейки, под которыми происходит формирование новых зубов. Позже этот участок будет иметь состояние, при котором оба набора зубов присутствуют одновременно, но нечетный набор имеет следы старения и износа. Еще чуть позже нечетные зубы выпадут, оставив четный набор функционировать, и т. д. Это гарантирует функционирование по крайней мере некоторых зубов.

Такое замещение происходит волнами, проходящими вдоль ветвей челюстей – в данный момент времени на одних участках ветви может

функционировать «четный» набор, а на других – «нечетный».

1.4. Зубная система класса Рыб.

У низших хордовых и бесчелюстных позвоночных зубы отсутствуют. Ранние ископаемые щитковые, по-видимому, добывали пищу путем фильтрации частиц из потока воды, проходящего через жабры или питались мягкими кормами. Зубы были не нужны и не могли функционировать в отсутствие челюстей. У вымерших панцирных рыб появились и зубы, и челюсти, но эти древние рыбы использовали для кусания острые режущие края самих костных челюстей.

Наиболее генерализованный тип зуба – это простой конус. У акул иногда встречаются зубы такого типа, но обычно они снабжены добавочными вершинами спереди и сзади. Однако часто зубы имеют вытянутое спереди назад основание и приобретают треугольную форму. Передняя и задняя кромки могут быть острыми и зазубренными. Для раздавливания добычи с твердым панцирем развились уплощенные зубы, а у многих скатов образовалась состоящая из таких зубов дробящая батарея. У акул зубы развиваются в мягких тканях на внутренней поверхности челюстей. Каждый зуб постепенно сдвигается на край челюсти и в конечном счете выпадает. У многих скатов ускоренное развитие новых зубов используется для включения их в расширенную дробящую батарею, служащую для питания моллюсками.

Аналогичные образования имеются у двоякодышащих рыб: краевые зубы утрачены и зубная система состоит из четырех веерообразных составных зубных пластинок.

Для лучеперых рыб коническая форма зубов первична. У костистых рыб подобный цементу материал, соединяющий зуб и челюсть, может образовывать массивное основание для зуба – по существу самостоятельный элемент. Во многих случаях большие «клыки» бывают прикреплены к челюсти подвижно. Они отгибаются внутрь, пропуская добычу в рот, но не дают ей вырваться. У высших лучеперых рыб верхнечелюстная кость утрачивает зубы, а у некоторых костистых рыб краевые зубы исчезают полностью; ставка делается на нёбные и глоточные зубы. Эти зубы могут становиться уплощенными и многочисленными, образуя эффективный жевательный аппарат.

Пока неясно, построена ли поверхность зубов у разных низших позвоночных из настоящей эмали (формируемой эктодермой кожи)

или из витродентина (продукта клеток, происходящих из нервного гребня).

Зубы акул и скатов до сих пор являются предметом дискуссии. У многих костных рыб на поверхности одного и того же зуба может присутствовать и настоящая эмаль, и витродентин.

1.5. Зубная система классов Земноводных и Пресмыкающихся.

У современных амфибий, которые питаются мелкими и мягкими объектами, зубы малы и имеют простое строение. У бесхвостых амфибий они часто располагаются только на верхней челюсти и полностью отсутствуют у некоторых жаб. Особенностью зубов почти всех современных амфибий является присутствие около их оснований зоны слабого обызвествления.

У большинства рептилий зубы по существу имеют простой конический тип строения, но у некоторых ящериц и крокодилов наблюдаются несколько уплощенные зубы, а у некоторых ископаемых форм – плоские зубные пластинки. Нёбные зубы имелись у предковых рептилий и сохранились у змей и ящериц, у крокодилов такие зубы отсутствуют. Черепахи утратили зубы и используют вместо них роговой клюв.

Большинство ящериц имеет плевродонтный тип прикрепления зубов, а некоторые ящерицы (в том числе хамелеоны) и гаттерия – акродонтный. Зубы змей прикрепляются связками, а у большинства ядовитых змей некоторые зубы становятся крупными ядовитыми зубами, служащими как бы инъекционными иглами для подкожного введения яда. Примитивная птица археоптерикс имела зубы, но у всех птиц после мезозоя клюв и камни в мускульном желудке функционально заменил и зубную систему.

У ископаемых зверообразных рептилий наблюдаются начальные этапы становления свойственного млекопитающим типа зубной системы. У наиболее древних членов этого ряда – пеликозавров – в качестве орудия нападения развились крупные верхние зубы, сравнимые с клыками млекопитающих и отделяющие находящиеся спереди резцы от ряда щечных зубов. У различных пресмыкающихся наблюдаются дальнейшие этапы эволюции зубной системы в направлении млекопитающих.

1.6. Зубная система класса Млекопитающих. Строение коренных зубов у млекопитающих.

У млекопитающих остались только короткие краевые ряды зубов на каждой половине верхней и нижней челюсти. У представителей класса во взрослом состоянии можно различить четыре типа зубов, расположенные спереди назад в следующем порядке.

Самыми передними являются резцы (**incisivi**) – откусывающие зубы, имеющие простую коническую или долотовидную форму. За ними в каждом ряду следует одиночный клык (**caninus**) – первоначально длинный, мощный зуб, имеющий глубоко входящий корень, коническую форму и острый конец и используемый хищниками при нападении на жертву. Следом за клыком находится ряд предкоренных зубов (**premolars**) (в стоматологии называемых «двулопастными»), у которых на коронке часто бывает до некоторой степени выражена жевательная поверхность. Имеется ряд коренных зубов (**molars**), которые обычно принимают на себя жевательную функцию и характеризуются сложным строением коронки (рис. 2).



Рис. 2. Типы зубов млекопитающих.

По-видимому, у ископаемых млекопитающих число зубов в этих группах (кроме клыков) несколько варьировало, а их общее число было выше, чем у современных форм. Однако у примитивных плацентарных установился набор, в котором на половине каждой челюсти

имелись три резца, один клык, четыре предкоренных и три коренных. К настоящему времени лишь немногие звери сохраняют в точности такой набор. Но, несмотря на то, что в одной или нескольких группах зубов часто происходит их редукция, прибавление каких-либо дополнительных зубов к первоначальному набору наблюдается редко.

Для обозначения зубов плацентарных млекопитающих предложена особая формула. Буквы I, C, P и M, после которых сверху или снизу стоит цифра, обозначают любой зуб, если исходить из первоначальной формулы плацентарных: например, I относится к самому переднему верхнему резцу, а M_3 – к последнему нижнему коренному. Число зубов каждого типа, располагающихся сверху и снизу в зубной системе любого млекопитающего, можно выразить краткой формулой.

Зубная формула показывает, что на каждой половине верхней и нижней челюсти присутствует первичное для плацентарных число зубов (четыре последовательные цифры соответствуют числу резцов, клыков, предкоренных и коренных). Общее число зубов, имеющихся во рту такого животного – 44.

Зубная формула человека: из первичного набора плацентарных в каждой половине обеих челюстей утратили резец и два предкоренных, и общее число зубов у нас уменьшилось до 32.

$$I \frac{2}{2} C \frac{1}{1} P \frac{2}{2} M \frac{3}{3} = 32$$

Резцы, полезные почти при любом образе жизни, сохраняются у большинства групп млекопитающих. Однако различные травоядные выработали для щипания специальные приспособления, и резцы у них видоизменены или утрачены. Жвачные (коровы, бараны и олени) утратили верхние резцы, но сохранили нижние. Бивни слонов – это сильно удлиненные верхние резцы. У грызунов по паре верхних и нижних резцов предназначено для грызения. Они приобрели форму стамесок и постоянно, в течение всей жизни растут своей корневой частью, тогда как их концы стираются. Зайцеобразные, некоторые примитивные приматы, различные сумчатые и другие млекопитающие приобрели параллельно грызунам в разной степени развитый грызущий аппарат.

Клыки исходно являлись мощным режущим и колющим оружием и в этом качестве особенно развиты у хищников. Максимального размера они достигли у ныне вымерших саблезубых тигров. У других млекопитающих клыки иногда тоже бывают крупными и используются для обороны или, у самцов, для брачных турниров. Однако чаще они редуцированы (как у человека). У большинства травоядных они похожи на резцы или отсутствуют. У травоядных копытных эти зубы обычно сохраняются и получают такие зубные формулы, как у лошадей и у полорогих. У них щёчные зубы обычно бывают сомкнуты в эффективную жевательную батарею, которая (например, у лошадей и коров) и пространственно, и функционально отделена от зубов, служащих для щипания, разрывом в зубном ряду – диастемой (diastema). У хищников, которые пережевывают пищу в лучшем случае слабо, число щечных зубов обычно уменьшено – особенно сильно у саблезубых тигров. Однако эти зубы имеют важное значение для расчленения пищи (табл. 1).

Табл. 1

Зубные формулы млекопитающих

вид	отряд	семейство	зубная формула
Коала Phascolarctos cinereus	Сумчатые	Коалы	$I \frac{3}{1} C \frac{1}{0} P \frac{1}{1}$
Кутора Neomys fodiens	Насекомоядные	Землеройки	$I \frac{1}{1} i n \frac{4}{2} M \frac{4}{3}$
Ушан Plecotus auritus	Рукокрылые	Кожановые	$I \frac{2}{3} C \frac{1}{1} P \frac{1}{2} P m P \frac{1}{1} M \frac{3}{3}$
Заяц-беляк Lepus timidus	Зайцеобразные	Зайцевые	$I \frac{2}{1} C \frac{0}{1} P \frac{3}{2} M \frac{3}{3}$
Волк Canis lupus	Хищные	Собачьи	$I \frac{3}{3} C \frac{1}{1} P \frac{4}{4} M \frac{2}{3}$
Кошка Felis catus	Хищные	Кошачьи	$I \frac{3}{3} C \frac{1}{1} P \frac{3}{2} M \frac{1}{1}$
Лошадь Equus caballus	Непарнокопытные	Лошадные	$I \frac{3}{3} C \frac{1}{1} P \frac{3}{3} M \frac{3}{3}$

Кабан Sus scrofa	Парнокопытные	Свиньи	$I\frac{3}{3}C\frac{1}{1}P\frac{4}{4}M\frac{3}{3}$
Лось Alces alces	Парнокопытные	Олени	$I\frac{0}{3}C\frac{0(1)}{1}P\frac{3}{3}M\frac{3}{3}$
Крупный рогатый скот Bos taurus taurus	Парнокопытные	Полорогие	$I\frac{0}{4}C\frac{0}{0}P\frac{3}{3}M\frac{3}{3}$
Мышь Mus musculus	Грызуны	Мышиные	$I\frac{1}{1}C\frac{0}{0}P\frac{0}{0}M\frac{3}{3}$
Слон Elephas maximus	Хоботные	Слоновые	$I\frac{1}{0}C\frac{0}{0}P\frac{3}{3}M\frac{3}{3}$

Строение коренных зубов млекопитающих. У млекопитающих коренные зубы обычно образуют широкую коронку с разнообразным и сложным рельефом из выступающих бугров (вершин) – это приспособление играет основную роль в пережевывании и перетирании пищи. Вариации этого рельефа имеют диагностическое значение и очень полезны систематикам, палеонтологам и антропологам, так как по одному единственному коренному зубу часто бывает можно точно определить род или даже вид животного, которому он принадлежал.

У самых ранних и наиболее примитивны плацентарных коронки верхних коренных имеют общие очертания прямоугольного треугольника, две вершины которого находятся на внешнем крае зубного ряда, а прямым является передне-наружный угол. Из трех главных бугров - **протокон** располагается у внутренней вершины, а **паракон** и **метакон** – на наружной стороне. Между протоконом и наружными буграми обычно находятся два бугорка (**протоколюль** и **метаколюль**). Медиально сзади может присутствовал четвертый бугор – **гипокон**.

В примитивном состоянии главной частью нижнего коренного зуба является высокая, хорошо развитая треугольная площадка – **тригонид** – которая похожа на верхний коренной, но имеет обратную ориентацию: наружу обращена одна вершина, несущая протоконид, а внутрь – две, несущие **параконид** и **метаконид**.

Когда верхние и нижние зубы правильно сомкнуты, т. е. приведены в положение окклюзии, каждый тригонид (который находится не-

сколько внутри и спереди от соответствующего верхнего зуба) входит между соседними верхними зубами, а не встречается с ними. Но коронка каждого нижнего коренного имеет сзади вторую часть – **талонид** (пятку) – первоначально более низкую и меньшую по размерам, чем передняя часть зуба, и несущую два дополнительных бугра – **гипоконид** (снаружи) и **эпиконид** (внутри). Протокон верхнего зуба попадает в углубление талонида, осуществляя настоящую окклюзию. Таким образом, в примитивном состоянии щечные зубы имеют три главных бугра в верхней челюсти и пять – в нижней. Полный набор бугров имеется у коренных. В ряду предкоренных к переднему концу рельеф становится все более упрощенным и приближается к конической форме клыка и резцов.

Происхождение таких зубов из простых конических, наблюдаемых у большинства рептилий, остается предметом больших споров. Некоторые ранние исследователи полагали, что коренные зубы млекопитающих возникли путем слияния нескольких простых зубов, но в настоящее время все сходится во мнении, что это не так. «Дополнительные» вершины (бугры) возникли путем дифференцировки внутри зуба. Вначале спереди и сзади от исходной вершины зуба рептилий, или протоконида возникают маленькие вершины. Затем эти добавочные вершины – параконид и метаконид – увеличиваются и смещаются медиально с образованием треугольного зуба, соответствующего тригониду более поздних форм. И наконец, сзади дополнительно развивается талонид. Все эти стадии можно наблюдать у различных мезозойских млекопитающих и они соответствуют формам коронок животных, называемых **триконодонтами, симметродонтами и пантотериями**.

По мере того как обнаруживалось и изучалось все большее число ископаемых форм, возникали многочисленные новые проблемы и предлагались другие теории и новые варианты классической теории.

Одна из новых теорий, часто называемая **теорией амфикона**, относится к верхним коренным. В соответствии с этой теорией на простом коническом зубе рептилий вначале появляется маленькая дополнительная вершина с медиальной стороны. Затем исходная вершина (**эокон**), начинает разделяться на переднюю и заднюю вершины; наполовину раздвоившаяся вершина – это **амфикон**, от которого данная

теория и получила свое название. Дальнейшее расщепление амфикона и сильное увеличение добавочной вершины приводят к образованию **тригона**. Теория амфикона базируется на данных о строении верхних зубов различных вымерших форм.

У примитивных плацентарных млекопитающих бугры были остроконечными, разрезание осуществлялось краями зубов, а раздавливание происходило между протоконами и талонидами. Такие зубы хорошо приспособлены для питания насекомыми и другими им подобными пищевыми объектами, и некоторые современные насекомоядные по-прежнему имеют зубы такого типа.

Однако большинство современных млекопитающих далеко ушло в строении зубов от этого первичного состояния и выработало множество разных типов зубов.

У млекопитающих со смешанной диетой (человек и свиньи) бугры, как правило, становятся низкими и округлыми, образуя на коронке маленькие холмики – этот тип строения коронки называется **бунодонтным**. У многих копытных, которые перешли к травоядному образу жизни, строение коронки усложняется, например, каждый бугор может принимать серповидную форму – это **селенодонтное** строение, или бугры могут соединяться с образованием гребней – это **лофодонтное** строение.

Питание травой ставит перед копытными серьезную проблему, потому что трава является жестким, грубым материалом, который быстро стирает жевательную поверхность щечных зубов. Если бы собственные примитивным млекопитающим зубы с низкой коронкой сохранялись у крупных травоядных млекопитающих, они бы быстро снашивались до корней. В связи с этим у таких копытных млекопитающих, как лошади и крупный рогатый скот, развились зубы призматической формы с высокой коронкой – это **гипсодонтный** тип строения зуба, противоположное более примитивное состояние называют **брахиодонтным**.

Преуспевающие гипсодонтные формы имеют зубы, построенные совсем по другой схеме. Высота коронки увеличивается посредством роста каждого бугра или гребня на зубе наподобие небоскреба. Эти тонкие пики сращены воедино цементом, распространившимся по поверхности всего зуба перед прорезанием. По мере изнашивания

зуба происходит стирание всего комплекса его твердых слоев: эмали, дентина и цемента. Другой способ компенсировать чрезмерный износ зубов – это сохранение открытого корня и непрерывный рост в течение всей жизни животного. Резцы грызунов - это пример такого приспособления.

У плацентарных млекопитающих процесс смены изношенных зубов сильно редуцирован. Молочные зубы у типичных млекопитающих обычно развиваются последовательно один за другим спереди назад – от резцов до молочных предкоренных, или «молочных коренных» (клыки с длинными корнями могут прорезаться с задержкой). После появления последнего «молочного коренного» начинается последовательное прорезание трех коренных зубов. Тем временем еще до окончания этой первой волны передние зубы по очереди заменяются вплоть до предкоренных включительно. Но этот процесс дальше не продолжается, и коренные не заменяются.

Таким образом, у взрослых млекопитающих во рту имеются части двух зубных рядов: коренные принадлежат к первому ряду, а более передние зубы – ко второму ряду. Процесс смены зубов может быть сильно видоизменен (например, он необычно происходит у слонов) или значительно редуцирован, как у сумчатых, которые фактически имеют один набор зубов, из которых заменяются только один или два.

1.7. Эмбриогенез и развитие зубов у человека.

Из семи отростков жаберной – одного лобного, двух носовых, двух верхнечелюстных и двух нижнечелюстных дуги формируется лицо эмбриона. Со второй недели эмбриогенеза начинается оформление лицевой части головы.

На втором месяце развития эмбриона вдоль края челюстных отростков образуется утолщение эпителия, которое постепенно разделяется на две пластинки: наружную (из нее формируются щеки и губы) и внутреннюю (из нее формируются зубы). В этот же период эмбриогенеза начинают формироваться и челюстные кости.

Верхняя челюсть образуется из шести костных ядер. Пять из них уже с четвертого месяца внутриутробной жизни сливаются вместе и образуют большую часть альвеолярного отростка, а из шестого ядра развивается самостоятельная межчелюстная кость, в которой закла-

дываются резцы. Каждая из небных костей развивается из одного центра окостенения.

На третьем месяце эмбриогенеза начинается отделение ротовой полости от носовой, на девятой неделе уже образуется твердое небо, а на двенадцатой – мягкое небо.

При нарушениях процессов развития в эти периоды могут возникать ВПР (врожденные пороки развития) в виде расщелин верхней губы, альвеолярного отростка, твердого и мягкого неба.

Особое значение при этом имеет процесс развития и минерализации межчелюстной кости. Она минерализуется несколько позднее. Межчелюстная кость часто еще в эмбриогенезе начинает срастаться с небными и альвеолярными отростками, однако шов соединения костей обычно сохраняется до юношеского возраста. Следовательно, закладка и развитие жевательного аппарата теснейшим образом связаны с формированием верхних дыхательных путей.

Нижняя челюсть в те же сроки, что и верхняя, развивается из обызвествляющейся мезенхимы, расположенной вокруг меккелева хряща. Развивается она как парная кость: две половины затем срастаются на первом году жизни ребенка. Передняя часть меккелева хряща окостеневает и срастается с покровной костью. Хрящевые участки (независимо от меккелева хряща) образуются также у проксимального отдела нижней челюсти. Путем их окостенения и сращения с покровной костью формируются суставной и венечный отростки.

Развитие зубов начинается в сроки, совпадающие с обособлением полости рта от полости носа на пятой – седьмой неделе эмбриогенеза. Различают несколько периодов в развитии зубов (табл. 2).

Табл. 2

Период	Сроки	Характеристика периода
Закладка и образование зачатков	8 неделя	На щечно-губной поверхности зубной пластинки вдоль нижнего края образуется 10 колбовидных выростов, которые являются зачатками эмалевых органов будущих временных зубов.

	10 неделя	<p>В эмалевый орган снизу начинает вращать мезенхима в виде зубных сосочков. В это же время по периферии эмалевого органа уплотняются мезенхимальные клетки и образуется зубной мешочек (фолликул).</p> <p>Таким образом, зубной зачаток состоит из трех частей: эпителиального эмалевого органа, мезенхимального зубного сосочка и зубного мешочка.</p>
Дифференцирование клеток зубного зачатка.		<p>Эмалевый орган, который вначале состоял из однородных эпителиальных клеток, позднее разделяется на отдельные слои. При этом образуются звездчатые эпителиальные клетки. Эта часть эмалевого органа получила название пульпы эмалевого органа. Клетки эмалевого органа, которые прилегают к поверхности зубного сосочка, образуют слои внутренних эмалевых клеток, из которых затем образуются строители эмали – адамантобласты (амелобласты). Наружный слой эпителиальных клеток эмалевого органа вместе с клетками пульпы эмалевого органа превращаются в кутикулу эмали (насмитова оболочка).</p>
	Третий месяц эмбриогенеза	<p>Идет дифференциация клеток зубного сосочка. В него врастают кровеносные сосуды и нервные веточки. Из мезенхимальных клеток зубного сосочка развиваются одонтобласты – строители дентина.</p>
Гистогенез зубных тканей.	Начало четвертого месяца.	<p>С помощью преодонтобластой и одонтобластов начинается формироваться дентин. При дальнейшем развитии центральная часть зубного сосочка превращается в пульпу зуба. Образование эмали идет в результате деятельности адамантобластов в два этапа: образование органической основы эмалевых призм с первичной их минерализацией и окончательное обызвествление эмалевых призм, приводящее к формированию эмали.</p>

Продолжение таблицы 2

		Минерализация начинается с поверхности эмалевых призм. Каждый адамантобласт превращается в эмалевую призму, поэтому эмаль сформированных зубов не обладает способностью к регенерации.
	Пятый месяц	Постоянные зубы развиваются аналогично развитию временных зубов из той же зубной пластинки. К моменту рождения каждый альвеолярный отросток содержит 18 фолликулов зубов: 10 – временных зубов и 8 – постоянных (резцы, клыки и первые моляры). Закладка премоляров, вторых и третьих моляров происходит после рождения ребенка. Влияние различных естественных факторов и профилактических мероприятий в постнатальном периоде возможно исследовать, ориентируясь на формирование этих зубов. Конец фолликулярного периода развития зуба совпадает с моментом его прорезывания.
	17 неделя	Начинается минерализация зачатков временных зубов. К моменту рождения минерализованы почти полностью коронки временных резцов и частично клыков и моляров. У временных зубов крайне редко наблюдается гипоплазия эмали, так как процесс закладки и развития их находится под защитой и внутри материнского организма. Из постоянных зубов во внутриутробном периоде начинается минерализация лишь первого моляра.

ЗАДАНИЯ для самостоятельной работы по разделу «Эволюция зубной системы позвоночных животных».

Используя материал методического пособия и рекомендованной литературы, заполните таблицу 3 «Эволюция зубной системы позвоночных».

Табл. 3

Характеристика зубов	Хрящевые рыбы	Костные рыбы	Амфибии	Рептилии	Млекопитающие
Зубы в виде бугорков ороговевшего эпителия					
Зубы как гомологи плакоидной чешуи					
Типы зубной системы:					
Гомодонтная					
Гетеродонтная					
Смена зубов в течение жизни:					
Полифиодонтизм					
Дифиодонтизм					
Характер прикрепления зубов к челюстям:					
Плевродонтные зубы					
Акродонтные зубы					
Текодонтные зубы					
Форма жевательной поверхности зубов					
Гаплодонтные					
Трикодонтные секторальные тритуберкулярные					
Тетратуберкулярные остробугорчатые					
Тетратуберкулярные тупобугорчатые					
Зубная формула:					
Низшие плацентарные млекопитающие					
Человекообразные млекопитающие и человек					

2. Общие вопросы филогенеза висцерального черепа у позвоночных животных.

Череп позвоночных животных состоит из двух основных отделов - осевого и висцерального.

Осевой - черепная коробка (мозговой череп - **neurocranium**) - продолжение осевого скелета, служит для защиты головного мозга и органов чувств.

Висцеральный - лицевой (**splanchnocranium**), образует опору для передней части пищеварительного тракта.

Оба отдела черепа развиваются независимо друг от друга, разными путями. Висцеральная часть черепа у зародышей позвоночных животных состоит из метамерно расположенных хрящевых дуг, которые охватывают переднюю часть пищеварительного тракта, и отделены друг от друга висцеральными щелями. Дуги обозначают порядковыми номерами в соответствии с расположением по отношению к черепу.

Первая дуга у большинства современных позвоночных приобретает функцию челюстного аппарата - ее называют челюстной, а вторую - тоже по функции - подъязычной или гиоидной. Остальные, начиная с третьей и до седьмой, называют жаберными, т.к. они служат опорой для жаберного аппарата. На ранних этапах развития висцеральный и осевой череп не связаны друг с другом, позднее эта связь возникает.

Общие для всех зародышей позвоночных закладки семи висцеральных дуг в процессе эмбрионального развития претерпевают у представителей разных классов соответственно и различные специфические изменения.

Висцеральный череп впервые появляется у низших позвоночных. Он формируется из мигрирующих клеток передней части нервного гребня (**из мезенхимы эктодермального происхождения**, которая группируется в виде сгущений, имеющих форму дужек, в промежутках между жаберными щелями глотки).

Первые две дужки получают особенно сильное развитие и дают начало челюстной и подъязычной дугам взрослых животных. Следующие дуги в числе 4-5 пар выполняют опорную функцию для жабр и называются жаберными (рис. 3). Предпосылка таких изменений клеток нервного гребня - их освобождение от участия в формировании сегментарных чувствительных спинальных ганглиев, отсутствующих

в головном отделе тела позвоночных. Кроме того, именно у них при образовании переднего отдела нервной трубки формируется особенно обширная масса клеток нервного гребня.

У хрящевых рыб впереди челюстной дуги располагаются обычно еще 1-2 пары предчелюстных дуг, имеющих рудиментарный характер. Это свидетельствует о том, что у предков позвоночных имелось большее число висцеральных дуг, чем 6 или 7, а их дифференцировка происходила на фоне олигомеризации.

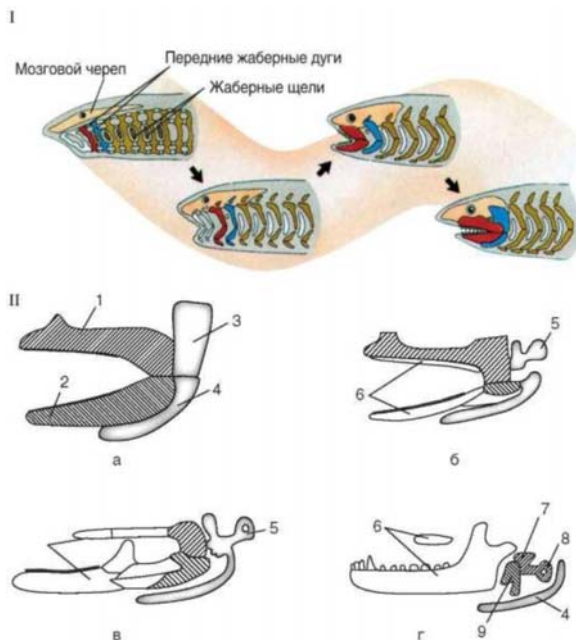


Рис. 3. Происхождение и строение висцерального черепа позвоночных. I- передний конец тела гипотетического предка (1) и современной хрящевой рыбы; II - эволюция двух первых висцеральных жаберных дуг позвоночных и происхождение челюстей и слуховых косточек: а - хрящевая рыба; б - земноводное; в - пресмыкающееся; г - млекопитающее: 1 - небно-квадратный хрящ; 2 - меккелев хрящ; 3 - гиомандибулярный хрящ; 4 - гиоид; 5 - столбик; 6 - накладные кости вторичных челюстей; 7 - наковаленка; 8 - стремечко; 9 - молоточек; гомологичные образования обозначены соответствующей штриховкой; в - строение среднего и внутреннего уха: 1 - пресмыкающего; 2 - млекопитающего.

Челюстная дуга состоит из двух хрящей. Верхний называют нёбно-квадратным, он выполняет функцию первичной верхней челюсти. Нижний, или меккелев, хрящ - первичная нижняя челюсть. На вентральной стороне глотки меккелевы хрящи соединены друг с другом таким образом, что челюстная дуга кольцом охватывает ротовую полость. Вторая висцеральная дуга с каждой стороны состоит из гиомандибулярного хряща, сращенного с основанием мозгового черепа, и гиоида, соединенного с меккелевым хрящом. Таким образом, у хрящевых рыб обе первичные челюсти соединены с осевым черепом через вторую висцеральную дугу, в которой гиомандибулярный хрящ выполняет роль подвески к мозговому черепу. Такой тип соединения челюстей и осевого черепа называют **гиостильным**.

У костных рыб начинается замещение первичных челюстей вторичными, состоящими из накладных костей - челюстной и предчелюстной сверху и зубной внизу. Нёбно-квадратный и меккелев хрящи при этом уменьшаются в размерах и смещаются кзади. Гиомандибулярный хрящ продолжает выполнять функции подвески, поэтому череп остается **гиостильным**.

Земноводные в связи с переходом к наземному существованию претерпели значительные изменения висцерального черепа. Жаберные дуги частично редуцируются, а частично, меняя функции, входят в состав хрящевого аппарата гортани. Челюстная дуга своим верхним элементом - нёбно-квадратным хрящом - срастается полностью с основанием мозгового черепа, и череп становится **аутоотильным**.

Гиомандибулярный хрящ, сильно редуцированный и освободившийся от функции подвески, располагаясь в области первой жаберной щели внутри слуховой капсулы, взял на себя функцию слуховой косточки - столбика, - передающей звуковые колебания от наружного к внутреннему уху.

Висцеральный череп пресмыкающихся также аутоотилен. Для челюстного аппарата характерна более высокая степень окостенения, чем у земноводных. Часть хрящевого материала жаберных дуг входит в состав не только гортани, но и трахеи.

Нижняя челюсть млекопитающих сочленяется с височной костью сложным суставом, позволяющим не только захватывать пищу, но и совершать сложные жевательные движения.

Одна слуховая косточка - **столбик**, характерная для земноводных и пресмыкающихся, уменьшаясь в размерах, превращается в **стремечко**, а рудименты небно-квадратного и меккелева хрящей, полностью выходящие из состава челюстного аппарата, преобразуются соответственно в **наковаленку** и **молоточек**. Таким образом, создается единая функциональная цепь из трех слуховых косточек в среднем ухе, характерная только для млекопитающих.

Рекапитуляция основных этапов филогенеза висцерального черепа происходит и в онтогенезе человека. Нарушение дифференцировки элементов челюстной жаберной дуги в слуховые косточки - механизм формирования такого порока развития среднего уха, как расположение в барабанной полости только одной слуховой косточки - столбика, что соответствует строению звукопередающего аппарата земноводных и пресмыкающихся.

2.1. Висцеральный череп низших (хрящевых) рыб.

Первая (челюстная) дуга состоит из двух крупных хрящей, вытянутых в переднезаднем направлении: верхнего - небно-квадратного - первичная верхняя челюсть, нижнего - меккелева - первичная нижняя челюсть; они сзади сращены между собой и выполняют функцию первичной челюсти.

Вторая (подъязычная), или гиоидная дуга состоит из следующих компонентов:

1) из двух, расположенных, вверху гиомандибулярных хрящей, которые сверху соединены с черепной коробкой, снизу - с гиоидом, а впереди - с челюстной дугой - первичной верхней челюстью;

2) из двух гиоидов, расположенных ниже гиомандибулярных хрящей, которые с ними и соединены; кроме того, гиоиды соединены с первичной нижней челюстью;

3) из непарной копулы (небольшой хрящ, соединяющий оба гиоида между собой).

Исходя из расположения гиомандибулярного хряща, понятно, что ему принадлежит роль подвеска, соединяющего челюстную дугу с черепом. Такой тип соединения называется гиостилией, а череп - гиостильным. Это свойственно низшим позвоночным - всем рыбам.

Остальные висцеральные дуги с третьей по седьмую образуют опору для дыхательного аппарата (рис. 4).

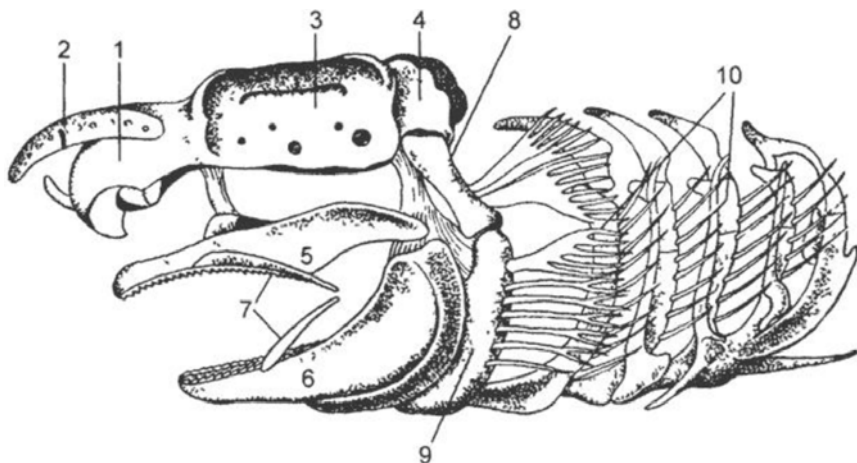


Рис. 4. Череп акулы: 1 – обонятельная капсула, 2 – носовой вырост (рострум), 3 – орбита, 4 – затылочная капсула, 5 – небо-квадратный хрящ (верхняя челюсть), 6 – меккелев хрящ (нижняя челюсть), 7 – губные хрящи, 8 – подвесок (гиомандибуляре), 9 – гиоид, 10 – жаберные дуги.

2.2. Висцеральный череп высших (костных) рыб.

Основное отличие касается только челюстной дуги:

1) верхний элемент челюстной дуги (верхняя челюсть) состоит вместо одного крупного небо-квадратного хряща из пяти элементов - небного хряща, квадратной кости и трех крыловидных хрящей;

2) впереди от первичной верхней челюсти образуются две крупные накладные кости, снабженные крупными зубами, - эти кости и становится - вторичными верхними челюстями;

3) дистальный конец первичной нижней челюсти тоже покрывает большая зубная кость, которая выдается далеко вперед и образует вторичную нижнюю челюсть. Подъязычная дуга сохраняет прежнюю функцию, т.е. череп остается гипостильным (рис. 5).

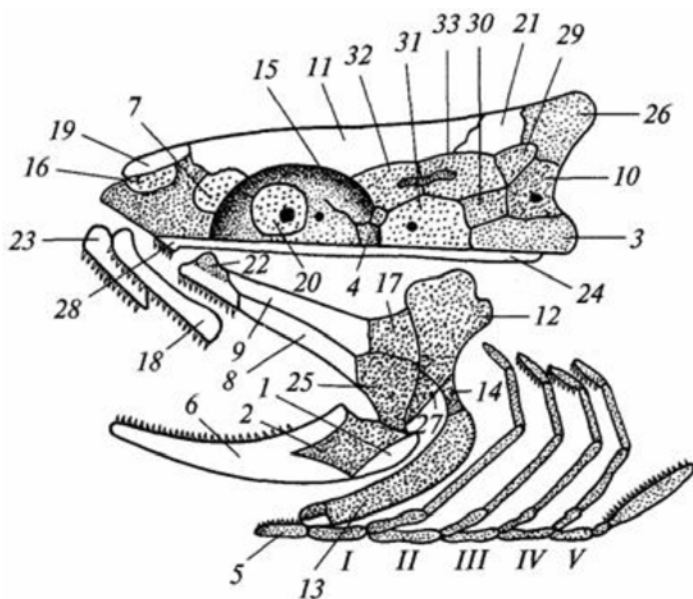


Рис. 5. Череп костистой рыбы. Схема расположения костей в черепе костистой рыбы. Висцеральный скелет отделен от мозгового черепа. Жаберная крышка не нарисована. Основные кости и хрящ покрыты точками, покровные кости — белые: 1 — угловая; 2 — сочленовная; 3 — основная затылочная; 4 — основная клиновидная; 5 — копула; 6 — зубная; 7 — боковая обонятельная; 8 — наружная крыловидная; 9 — внутренняя крыловидная; 10 — боковая затылочная; 11 — лобная; 12 — подвесок; 13 — гиоид; 14 — окостеневшая связка; 15 — боковая клиновидная; 16 — средняя обонятельная; 17 — задняя крыловидная; 18 — верхнечелюстная; 19 — носовая; 20 — глазоклиновидная; 21 — теменная; 22 — небная; 23 — предчелюстная; 24 — парасфеноид; 25 — квадратная; 26 — верхняя затылочная; 27 — дополнительная; 28 — сошник; 29—33 — ушные кости; I—V — жаберные дуги.

2.3. Висцеральный череп Земноводных.

Главное отличие в новом способе соединения челюстной дуги с черепом: небный хрящ первичной верхней челюсти на всем протяжении срастается с осевым черепом, т.е. с черепной коробкой. Такой тип соединения называется аугостильный.

Нижнечелюстной отдел соединяется с верхнечелюстным и тоже получает связь с черепом без подъязычной дуги. Таким образом,

гиомандибулярный хрящ освобождается от функции подвеска, существенно редуцируется и приобретает новую функцию - входит в состав воздухоносной полости среднего уха в виде слуховой косточки - столбика. Часть подъязычной дуги (гиоидный хрящ), жаберные дуги образуют частичную опору для языка и подъязычный аппарат, частично гортанные хрящи, частично редуцируются (рис. 6).

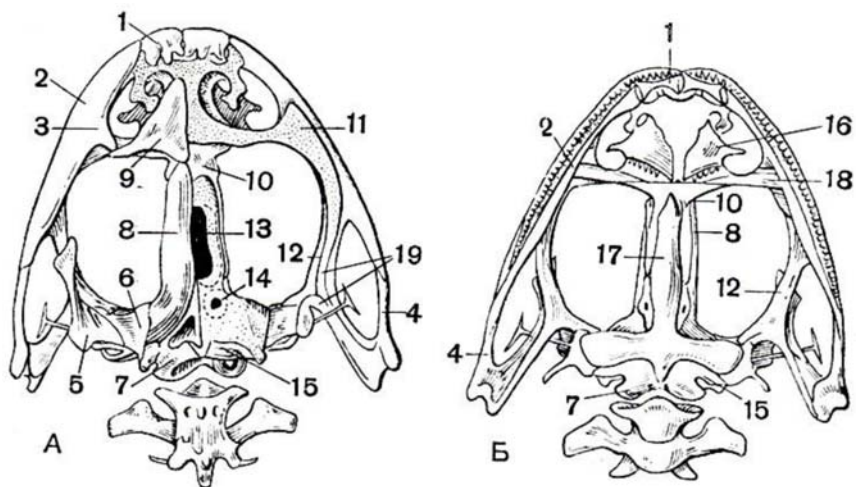


Рис. 6. Череп лягушки: А - сверху (справа покровные кости черепной коробки удалены); Б - снизу; 1 - межчелюстная кость; 2 - верхнечелюстная кость; 3 - лобный отросток верхнечелюстной кости; 4 - квадратноскуловая кость; 5 - чешуйчатая кость; 6 - переднеушная кость; 7 - затылочный мыщелок; 8 - лобнотеменная кость; 9 - носовая кость; 10 - клинообонятельная кость; 11 - предглазничный отросток; 12 - крыловидная кость; 13 - лобная фонтанель; 14 - теменная фонтанель; 15 - боковая затылочная кость; 16 - сошник; 17 - парасфеноид; 18 - нёбная кость; 19 - нёбноквадратный хрящ

2.4. Висцеральный череп Пресмыкающихся.

Череп аутостильный, но при этом небный хрящ первичной челюсти редуцируется и в причленении верхней челюсти к черепу участвует только квадратная кость, с ней соединяется нижняя челюсть и таким образом присоединяется к черепу. Остальная часть висцерального скелета образует подъязычный аппарат, который состоит из тела подъязычной кости и трех пар отростков (рис. 7).

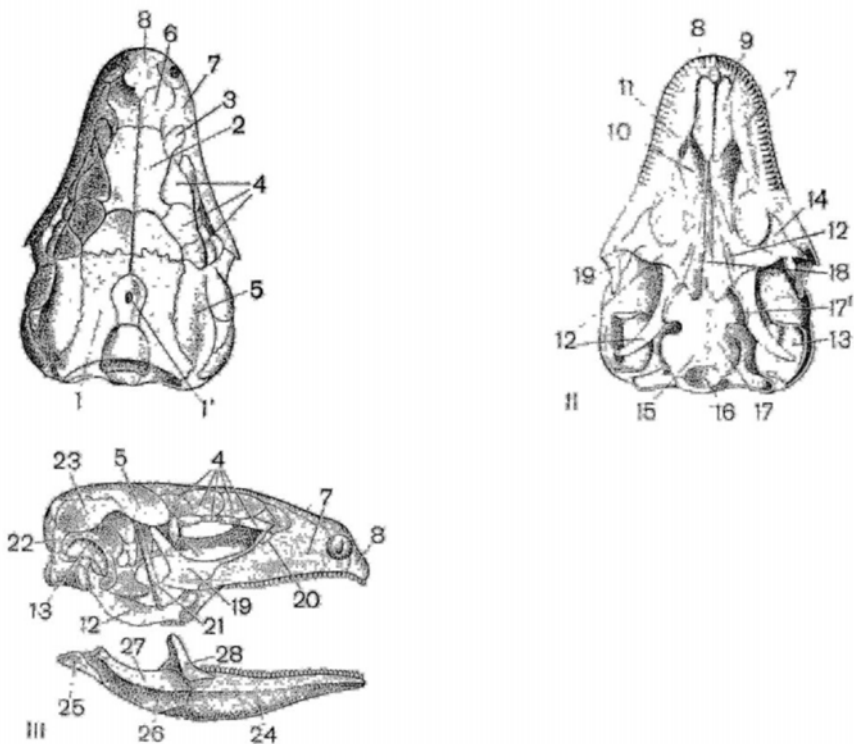


Рис. 7. Череп ящерицы: I – вид сверху; II – вид снизу; III – вид сбоку: 1 – теменные (1' – отверстие для теменного глаза); 2 – лобные; 3 – предлобные; 4 – надглазничные; 5 – заглазничные; 6 – носовые; 7 – верхнечелюстные; 8 – межчелюстные; 9 – сошники; 10 – небные; 11 – хоаны; 12 – крыловидные (12 – зубы на крыловидных костях); 13 – квадратные; 14 – поперечные; 15 – основная затылочная; 16 – затылочный мышцелок; 17 – основная кленовидная; 18 – остаток парасфеноида; 19 – скуловая; 20 – слезная; 21 – столбчатая (надкрыловидная); 22 – чешуйчатая; 23 – надвисочная; 24 – зубная; 25 – сочленовная; 26 – угловая; 27 – надугловая; 28 – венечная

В итоге образуется весьма характерная для птиц нижняя височная дуга, отграничивающая глазницу и височную яму. Нижняя челюсть состоит из гомологичной меккелеву хрящу сочленовной, зубной, пластинчатой, угловой и венечной костей.

2.5. Висцеральный череп Птиц и Млекопитающих.

Дно черепа птиц представлено основной клиновидной, передне-клиновидной, а также небными и крыловидными костями (рис. 8).

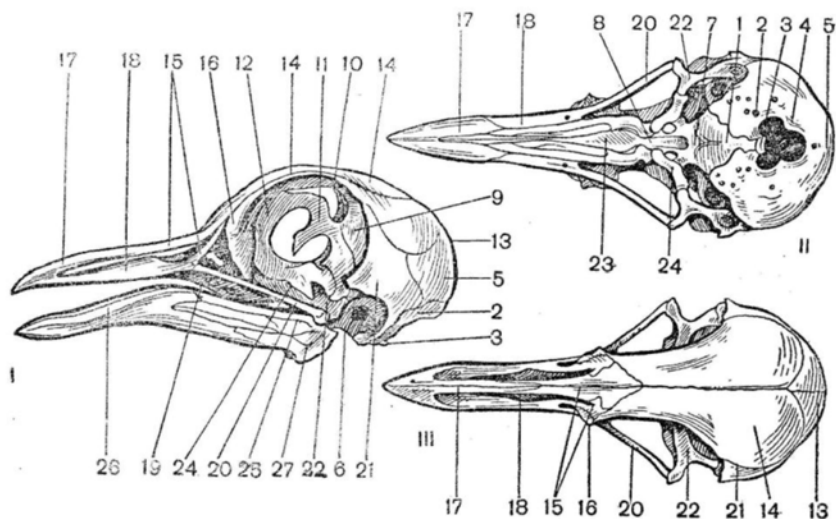


Рис. 8. Череп голубя: I – вид сбоку; II – вид снизу; III – вид сверху: 1 – основная затылочная кость; 2 – боковая затылочная; 3 – затылочный мышцелок; 4 – большое затылочное отверстие; 5 – верхнечелюстная кость; 6 – ушная; 7 – основная кленовидная; 8 – переднекленовидная; 9 – крылоклиновидная; 10 – глазоклиновидная; 11 – межглазничная перегородка; 12 – средняя обонятельная кость; 13 – теменная; 14 – лобная; 15 – носовая; 16 – слезная; 17 – межчелюстная; 18 – верхнечелюстная; 19 – скуловая; 20 – квадратноскуловая; 21 – чешуйчатая; 22 – квадратная; 23 – сошник; 24 – крыловидная; 25 – сочленовная; 26 – зубная; 27 – угловая.

У млекопитающих появляется совершенно новый способ соединения с черепом нижней челюсти, которая присоединяется к нему непосредственно, образуя сустав с чешуйчатой костью черепа, что позволяет не только захватывать пищу, но и совершать сложные жевательные движения. В образовании сустава участвует только вторичная нижняя челюсть. Следовательно, квадратная кость первичной верхней челюсти теряет свою функцию подвеса и превращается в слуховую косточку - наковальню.

Первичная нижняя челюсть в процессе эмбрионального развития полностью выходит из состава нижней челюсти и преобразуется в следующую слуховую косточку - молоточек. Верхний отдел подъязычной дуги, гомолог гиомандибулярного хряща преобразуется в стремечко.

Все три слуховые косточки составляют единую функциональную цепь. Первая – жаберная дуга (первая висцеральная) и копула дают начало телу подъязычной кости и ее задними рожкам.

Вторая и третья жаберные дуги (четвертая и пятая висцеральные) дают начало щитовидному хрящу, который впервые появляется у млекопитающих.

Четвертая и пятая жаберные дуги (первая и седьмая висцеральные) дают материал для остальных гортанных хрящей, и возможно, для трахеальных (рис. 9).

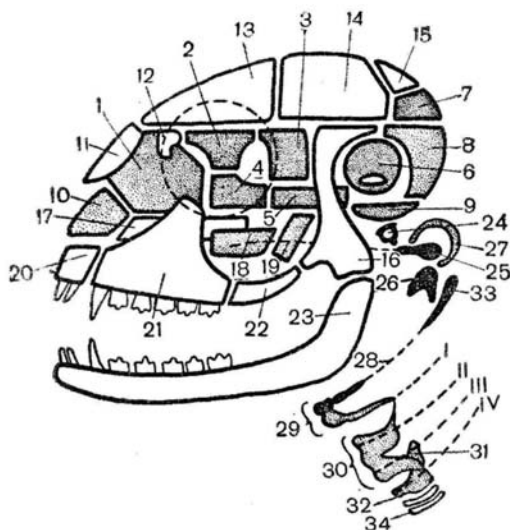


Рис. 9. Схема строения черепа млекопитающих: 1 – решетчатая кость; 2 – глазокленовидная; 3 – крыловидная; 4 – передняя кленовидная; 5 – основная кленовидная; 6 – каменная; 7 – верхняя затылочная; 8 – боковая затылочная; 9 – основная затылочная; 10 – хрящ носовой перегородки; 11 – носовая; 12 – слезная; 13 – лобная; 14 – теменная; 15 – межтеменная; 16 – чешуйчатая; 17 – сошник; 18 – небная; 19 – крыловидная; 20 – межчелюстная; 21 – верх-

нечелюстная; 22 – скуловая; 23 – зубная; 24 – стремечко; 25 – наковальня; 26 – молоточек; 27 – барабанная кость; 28 – остатки гиоида; 29 – подъязычный аппарата; I-IV – остатки жаберных дуг; 30 – щитовидный хрящ; 31 – черпаловидный хрящ; 32 – перстневидный хрящ; 33 – шиловидный отросток; 34 – трахея.

ЗАДАНИЯ для самостоятельной работы по разделу «Эволюция висцерального черепа позвоночных».

Используя материалы лекций, учебника, методических указаний, изучите и зарисуйте строение висцерального черепа позвоночных. Обозначьте основные структуры (рис. 10).

Череп позвоночных:

I -круглоротое (минога);

II - хрящевая рыба (акула);

III — костистая рыба (окунь);

IV— земноводное (лягушка);

V — пресмыкающееся (гагтерия);

VI — птица (утка);

VII — млекопитающее

(собака, а — вид сбоку, б — вид снизу); А — осевой череп; Б — висцеральный череп;

1	16	31
2	17	32
3	18	33
4	19	34
5	20	35
6	21	36
7	22	37
8	23	38
9	24	39
10	25	40
11	26	41
12	27	42
13	28	43

14	29	44
15	30	45

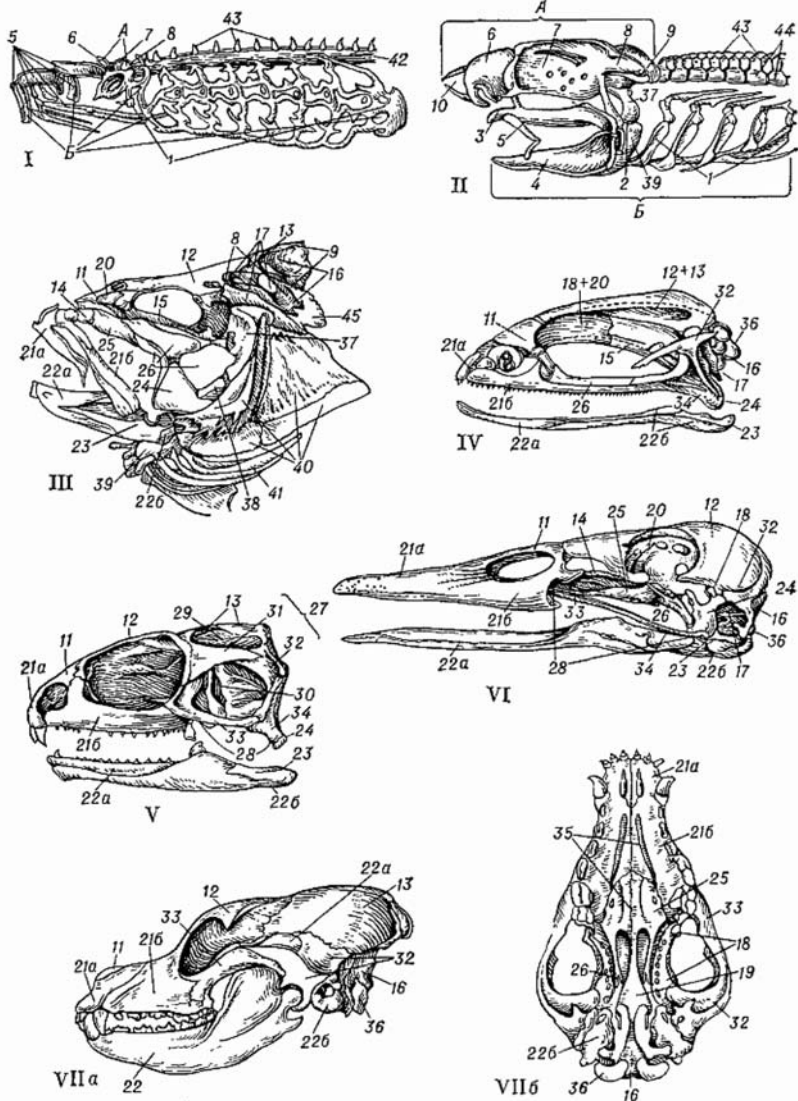


Рис. 10. Строение висцерального черепа позвоночных.

Тестовые задания.

Выберите один правильный ответ.

1. СМЕНА ТИПА ВИСЦЕРАЛЬНОГО ЧЕРЕПА В РЯДУ ПОЗВОНОЧНЫХ ЯВЛЯЕТСЯ ЭВОЛЮЦИОННЫМ ПРЕОБРАЗОВАНИЕМ:

1. Гетеротопией
2. Субституцией
3. Гетерохронией
4. Гетеробатмией

2. РАЗДЕЛЕНИЕ РОТОВОЙ ПОЛОСТИ НА ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫЙ И ДЫХАТЕЛЬНЫЙ ОТДЕЛЫ ВПЕРВЫЕ ПРОИСХОДИТ У:

1. Круглоротых
2. Земноводных
3. Пресмыкающихся
4. Млекопитающих

3. ДЛЯ АУТОСТИЛЬНОГО ВИСЦЕРАЛЬНОГО ЧЕРЕПА ХАРАКТЕРНО:

1. Наличие гиомандибулярного элемента подъязычной дуги в качестве подвеска для челюстной дуги

2. Отсутствие подвеска для челюстной дуги в связи со срастанием челюстной дуги с мозговым черепом

3. Наличие связок, независимо подвешивающих челюстную и подъязычную дуги к мозговому черепу

4. Наличие специальных отростков, связывающих челюстную дугу с мозговым черепом

4. ЗУБЫ ПОЗВОНОЧНЫХ ГОМОЛОГИЧНЫ:

1. Костной чешуе рыб
2. Плакоидной чешуе рыб
3. Эпителию слизистой оболочки ротовой полости амфибий
4. Роговой чешуе рептилий

5. ПЕРВИЧНЫЕ ЧЕЛЮСТИ ХАРАКТЕРНЫ ДЛЯ:

1. Хрящевых рыб
2. Костных рыб
3. Амфибий
4. Рептилий
5. Млекопитающих

Выберите несколько правильных ответов.

6. ОСНОВНЫМИ НАПРАВЛЕНИЯМИ ЭВОЛЮЦИИ НАЧАЛЬНОГО ОТДЕЛА ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ПОЗВОНОЧНЫХ ЯВЛЯЮТСЯ:

1. Разделение первичной ротовой полости на пищеварительный и дыхательный отделы
2. Замена хрящевого висцерального черепа на костный
3. Смена аутоотильного висцерального черепа на гиостильный
4. Формирование у амфибий вторичного костного нёба
5. Появление и развитие единого зубочелюстного аппарата

Установите соответствие.

7. КЛАССЫ ПОЗВОНОЧНЫХ:

1. Рептилии
2. Млекопитающие

ТИП ЗУБОВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ МЕСТА ИХ ПРИКРЕПЛЕНИЯ К ЧЕЛЮСТИ:

- а) Акродонтные
- б) Плевродонтные
- в) Текодонтные

8. СЛУХОВАЯ КОСТОЧКА ЧЕЛОВЕКА:

1. Молоточек
2. Наковальня
3. Стремечко

СТРУКТУРА ВИСЦЕРАЛЬНОГО ЧЕРЕПА:

- а) Гиомандибулярная кость
- б) Нёбная кость
- в) Квадратная кость
- г) Меккелев хрящ
- д) Угловая кость
- е) Крыловидная кость

3. Филогенез ротовой полости и ее производных.

У бесчерепных ротовая полость окружена предротовой воронкой со щупальцами и частично выстлана мерцательным эпителием, который вместе с таким же эпителием глотки создает постоянный ток воды в кишечную трубку, несущую пищевые частицы и кислород. Ротовое отверстие позвоночных окружено кожными складками - губа-

ми, которые становятся подвижными только у сумчатых и плацентарных млекопитающих в связи со вскармливанием детенышей молоком.

Крыша ротовой полости образована у рыб и земноводных основанием мозгового черепа, которое выполняет функцию твердого нёба.

Наружные ноздри большинства рыб не сообщаются с внешней средой и выполняют только обонятельную функцию. В группе так называемых хоановых рыб и земноводных появляются внутренние ноздри - хоаны, открывающиеся в ротовую полость непосредственно позади альвеолярной дуги верхней челюсти.

Хоаны земноводных открываются в их ротовую полость сразу позади альвеолярной дуги верхней челюсти. У пресмыкающихся объем ротовой полости увеличивается, и на верхнечелюстных и нёбных костях появляются горизонтальные складки, частично разделяющие ее на верхний, дыхательный, отдел и вторичную ротовую полость. Хоаны при этом несколько смещаются кзади. У млекопитающих наблюдается срастание этих складок по средней линии таким образом, что возникает сплошное **вторичное твердое нёбо**, полностью отделяющее друг от друга ротовую полость и полость носа. Хоаны при этом открываются в носоглотку. Этим достигается независимость функций органов ротовой полости от процесса дыхания.

До 7-й недели эмбрионального развития человека дифференцировка области *stomodeum* отсутствует. К концу 8-й недели происходит формирование вторичного твердого нёба за счет срастания горизонтальных костных складок. При нарушении адгезии клеток обеих складок возможно незаращение твердого нёба - порок развития, известный под названием *волчья пасть* (рис. 11). Эта аномалия имеет атавистическую природу. Доказаны генетические механизмы ее возникновения. Она сопровождается рядом хромосомных синдромов, а также наследуется изолированно, причем с разной частотой у населения разных популяций. Так, в Японии частота «волчьей пасти» равна 2,1, а в Нигерии - 0,4 случая на 1000 рождений.

Зубы позвоночных связаны по происхождению с плакоидной чешуей хрящевых рыб, у которых наблюдается непрерывный переход от типичных чешуй к зубам в ротовой полости (рис. 12). Зубы первоначально расположены во много рядов и покрывают всю слизистую оболочку ротовой полости, располагаясь у многих рыб даже на языке.

У ряда земноводных зубы также расположены не только на альвеолярной дуге, но и на других костях, например на сошнике. У пресмыкающихся обнаруживается только один ряд зубов, причем так же, как у земноводных и рыб, дифференцировка их отсутствует. Такую зубную систему, в которой все зубы одинаковы, называют **гомодонтной**. У животных перечисленных классов зубы, как и плакоидные чешуи, могут многократно выпадать, сменяясь новыми поколениями. Многократную смену зубов называют **полифиодонтизмом**.

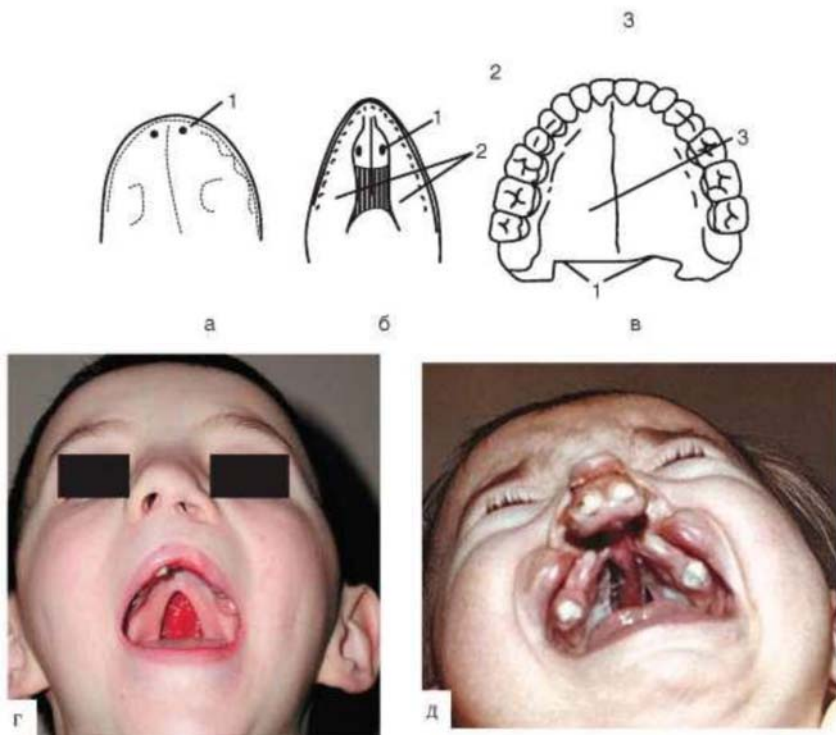


Рис. 11. Крыша ротовой полости у позвоночных: а - лягушка; б - ящерица; в - человек; г - неполная расщелина твердого нёба у человека; д - полная двусторонняя расщелина твердого нёба.

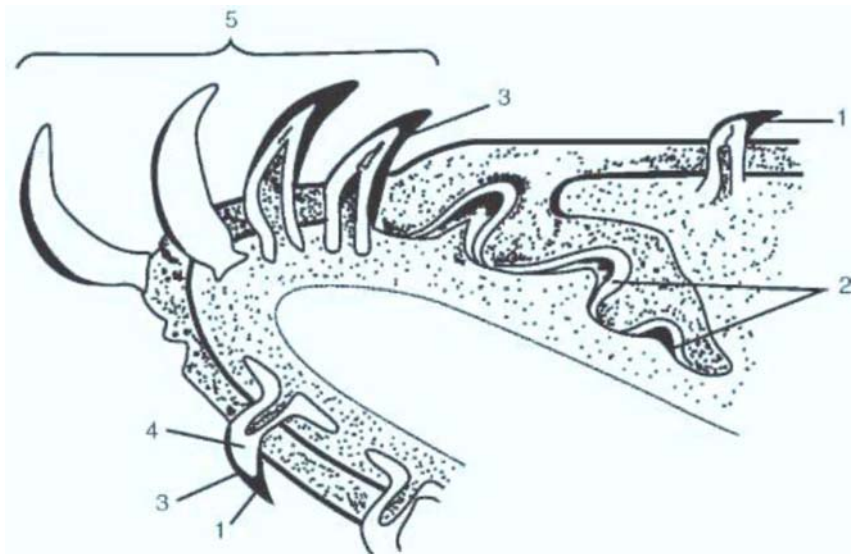


Рис. 12. Переход от плакоидной чешуи к зубам по краю ротового отверстия акулы: 1 - плакоидная чешуя; 2 - закладка новых зубов; 3 - эмаль; 4 - дентин; 5 – зубы.

Зубы млекопитающих дифференцированы на резцы, клыки и коренные. Они выполняют различные функции. Такую зубную систему называют **гетеродонтной**. Если резцы, и в особенности клыки, млекопитающих еще весьма сходны с коническими зубами предков, то наибольшим эволюционным преобразованиям подверглись коренные зубы. Впервые они возникли у зверозубых ящеров начала мезозойской эры за счет расширения оснований зубов и появления дополнительных бугорков, а затем и увеличения жевательных поверхностей при их сглаживании. Общее число зубов у млекопитающих уменьшается; так, у высших приматов всего 32 зуба. У некоторых млекопитающих, например, неполнозубых, зубов существенно меньше. Зубы располагаются только на альвеолярных дугах челюстей, в ячейках. Основание зуба сужается, образуя корень.

Зубы человека по сравнению с другими приматами уменьшены в размерах, особенно клыки. Моляры имеют четырехбугорчатое строение. Зубная дуга округлой формы. В связи с дифференцировкой зубов

увеличилась продолжительность их функционирования, в результате чего в онтогенезе сменяются только два их поколения: молочные и постоянные. Это явление называют **дифиодонтизмом**. В редких случаях и у человека в пожилом возрасте может наблюдаться прорезывание отдельных зубов третьего поколения.

У человека возможны **атавистические аномалии зубной системы**, связанные с нарушениями как дифференцировки зубов, так и с их числом. Редкая аномалия - гомодонтная зубная система, в которой все зубы имеют коническую форму. Более часто встречается такая патология, как трехбугорчатое строение коренных зубов. Нередко встречается прорезывание сверхкомплектных зубов в ряду или за его пределами, иногда даже на твердом нёбе (рис. 13). Это свидетельствует о том, что у человека возможно образование большего числа зубных зачатков, чем 32, как это в норме встречается у низших млекопитающих и представителей более отдаленных классов позвоночных. Свидетельство тенденции к дальнейшему уменьшению числа зубов у человека - то, что нередко последние коренные зубы, так называемые «зубы мудрости», вообще не прорезываются, а если и прорезываются, то это происходит поздно - до 25 лет. Кроме того, эти зубы имеют явно рудиментарный характер, уменьшены в размерах и часто слабо дифференцированы.

На дне ротовой полости позвоночных располагается непарный выступ - **язык**, который у рыб представляет собой складку слизистой оболочки, лишённую мышц. Его движения осуществляются вместе с челюстями и подъязычной костью. У наземных позвоночных в языке располагаются мышцы, и они определяют его собственную подвижность. У пресмыкающихся и млекопитающих язык закладывается из трех зачатков: одного непарного и двух парных, лежащих спереди от первого.



Рис. 13. Прорезывание сверхкомплектных зубов при клейдокраниальной дисплазии.

Парные зачатки позже срастаются и дают начало телу языка. У большинства рептилий это срастание неполное, и язык раздвоен на конце. Весьма редким пороком развития языка у человека является раздвоенность его конца как результат несращения парных зачатков в эмбриогенезе.

Слюнные железы у рыб, заглатывающих пищу вместе с водой, отсутствуют и появляются только при переходе на сушу. Земноводные, обитающие на земле, имеют несколько слюнных желез, выделяющих только слюзу. Слюна пресмыкающихся содержит уже и пищеварительные ферменты, а у некоторых змей - и токсины. У млекопитающих слюнные железы многочисленны: это и мелкие - зубные, щечные, нёбные, язычные, гомологичные железам земноводных и пресмыкающихся, и крупные - подъязычные, подчелюстные и околоушные. Подъязычная и подчелюстная железы - результат дифференцировки подъязычной железы пресмыкающихся, околоушная - новое приобретение млекопитающих.

ЗАДАНИЯ для самостоятельной работы по разделу «Филогenez ротовой полости и ее производных».

На основе материала учебника, лекций, рисунков и табл. 5, заполните таблицу 4, используя представленные ниже характеристики ротовой полости и висцерального скелета.

Табл. 4

Классы позвоночных	Ротовая полость	Висцеральный скелет и его преобразования
Хрящевые рыбы		
Костные рыбы		
Земноводные		
Пресмыкающиеся		
Млекопитающие		

1. Ротовая полость.

а) Ротовая полость первичная и хорошо выражена. Впервые появляются хрящевые челюсти с дифференцированной мощной жевательной мускулатурой.

б) Ротовая полость первичная и хорошо выражена. Челюсти образуются путем частичного окостенения хрящевой челюстной дуги и развития накладных и предчелюстных костей.

в) Ротовая полость первичная и хорошо выражена. Челюсти отсутствуют.

г) Ротовая полость частично разделена вторичным нёбом на вторичную ротовую полость и носоглоточный дыхательный отдел.

д) Вторичная ротовая полость делится на преддверие и собственно ротовую полость.

е) Обширная ротоглоточная полость, куда открываются отверстия хоан и евстахиевых труб, голосовая щель и вход в пищевод.

2. Висцеральный скелет.

а) Хрящевой, дифференцируется на предчелюстные (первую и вторую) дуги, челюстную, подъязычную и 5-7 пар жаберных дуг. Челюстная дуга выполняет функцию первичных челюстей, ее нёбно-квадратный хрящ - функцию верхней челюсти, а меккелев - нижней. Подъязычная дуга состоит из гиомандибулярного хряща (подвесок) и

гиоида. Она фиксирует челюстную дугу к мозговому черепу и проводит звук к слуховой капсуле.

б) Костно-хрящевой. Верхняя челюсть состоит из покровных верхнечелюстных и предчелюстных костей. Она не связана с челюстной дугой. Нёбно-квадратный хрящ участвует в образовании костей первичного нёба. Нижняя челюсть образуется за счет частичного окостенения меккелева хряща и развития накладных костей - угловой и зубной. Подъязычная дуга частично окостеневаает. Жаберные дуги образуют четыре пары окостеневших дуг, несущих жабры.

в) Костный. Верхняя челюсть образована сросшимися пред- и верхнечелюстными костями. Нижняя челюсть образована одной зубной костью, подвижно сочлененной с черепом. Верхний отдел челюстной дуги преобразуется в наковальню, а нижний - в молоточек, верхний отдел подъязычной дуги - в стремечко, а нижний - в передние рожки подъязычной кости. Первая жаберная дуга и ее копула преобразовались в тело подъязычной кости, задние рожки, а вторая и третья - в щитовидный хрящ.

г) Висцеральный скелет - хрящевой, представляет собой единый упругий каркас для жаберных мешков.

д) Костный. Сводчатое первичное нёбо. Вторичное нёбо образовано путем срастания нёбных отростков верхнечелюстных, межчелюстных костей и нёбных костей. Гиомандибулярный хрящ преобразовался в столбик, гиоид - в подъязычный аппарат, а жаберные дуги - в хрящи гортани.

е) Костный. Нёбно-квадратный хрящ окостеневаает и вместе с накладными костями образует плоское первичное нёбо, которое является основанием черепа. Верхняя челюсть образована пред- и верхнечелюстными костями, нижняя челюсть - покровными костями и сочленовной костью нижнего отдела челюстной дуги. Гиомандибулярный хрящ превращается в слуховую косточку - столбик. Первая жаберная щель превращается в барабанную полость и евстахиеву трубу, а остальные зарастают.

Таблица 5

Структуры ротовой полости

Структуры ротовой полости	Рыбы	Амфибии	Рептилии	Млекопитающие
Ротовое отверстие	Ограничено кожными складками, покрывающими верхние и нижние челюсти			Ограничено подвижными мускулистыми губами
Преддверие полости рта	Не имеется			Щелевидная полость между губами и щеками, с одной стороны, деснами и зубами - с другой
Разделение ротовой полости на дыхательный и пищеварительный отделы	Ротоглотка не разделена на отделы		Неполное разделение на отделы. Твердое небо отгораживает дыхательный отдел (носоглотку) от полости рта	Полное разделение на отделы. Твердое и мягкое небо отгораживает ротовую полость на дыхательный и пищеварительный отделы
Зубная система	Гомодонтная (недифференцированная) - зубы одинаковые по форме и выполнению функций			
			У некоторых гетеродонтная (современные ящерицы и ископаемые формы рептилий). Передние зубы похожи на резцы, следующие - конические (гаплодонтные), похожи на клыки, задние бугорчатые – трехзубчатые (трикодонтные)	Гетеродонтная (дифференцированная) – зубы различаются по форме и выполнению функций

	Зубы служат для захвата и удерживания пищи			Зубы служат для захвата, удерживания и размельчения пищи
	<p>У костных только для удерживания. Зубы находятся в слизистой оболочке или прикреплены к хрящам, расположены рядами у хрящевых, а у костных покрывают челюсти и основание черепа</p>	<p>Зубы расположены на подчелюстных, верхнечелюстных, крыловидной, нёбной костях, сошнике, основании черепа. У бесхвостых зубы сохраняются лишь на верхних челюстях и сошнике</p>	<p>У некоторых имеются ядовитые зубы, участвующие в умерщвлении добычи. У большинства зубы гаплодонтные, покрывают челюсти, нёбные и крыловидные кости. Зубы прикреплены к челюстям различно: прирастают своим основанием к внутренней поверхности челюсти (плевродонтные зубы), сростаются с верхним краем челюсти (акродонтные зубы), у крокодилов и ископаемых рептилий расположены в ячейках - альвеолах (текодонтные зубы)</p>	<p>Зубы сидят в костных ячейках (альвеолах) челюстей. Различают резцы, клыки, малые и большие коренные зубы. Количество зубов у животных различных отрядов варьирует. Для некоторых характерна редукция зубного ряда, тогда она называется открытой, в отличие от замкнутой.</p>

Смена зубов	Полифиодонтизм - неограниченная смена зубов в течение жизни по мере снашивания			Дифиодонтизм - смена молочных зубов на постоянные
Язык	Складка слизистой оболочки, движется вместе с висцеральным аппаратом	Мускулистый язык находится на дне ротовой полости, имеет собственную мускулатуру, передним концом прикрепляется к нижней челюсти, свободный задний конец	Мускулистый язык способен далеко выдвигаться, обычно раздвоен и используется как орган осязания. Служит для захвата мелкой подвижной добычи	Мускулистый язык участвует в захвате, пережевывании пищи. Является органом речевого аппарата. Снабжен железами и вкусовыми сосочками
Слюнные железы	Внутриэпителиальные бокаловидные одиночные слизистые клетки - мукоциты, выделяющие слизистый секрет, обволакивающий пищу	Внутриэпителиальные мукоциты и внеэпителиальные трубчатые железы с выводными протоками: межчелюстные, язычные и глоточные. Слюна служит для захвата и увлажнения пищи, ферментативного действия почти не оказывает, кроме белково-слизистого секрета язычной слюнной железы,	Внутриэпителиальные мукоциты и внеэпителиальные губные, язычные, подъязычные и нёбные. У ядовитых змей губные слюнные железы превратились в ядовитые, хорошо развиты подъязычные. Язычные и нёбные железы отсутствуют. Слюна обладает ферментативной активностью	Кроме малых слюнных желез, щечных, язычных, нёбных, губных, впервые появляются большие слюнные железы, концевые отделы которых располагаются вне слизистой оболочки; околоушные, подчелюстные и подъязычные, заднеязычные, секрет их по выводным протокам изливается в ротовую полость. Слюна содержит воду, муцин, ферменты, соли, лизоцим, т.е. обладает ферментативным,

		обладающей амилолитиче- ским действи- ем		обволакивающим, бактерицидным действием
--	--	---	--	---

Вопросы для самоподготовки.

1. Каковы функции и строение начального отдела пищеварительной системы позвоночных?
2. Каковы основные эволюционные преобразования начального отдела пищеварительной системы позвоночных?
3. Как развивается висцеральный скелет позвоночных?
4. Каковы ароморфозы в развитии отделов и органов начального отдела пищеварительной системы позвоночных?
5. Каковы направления эволюции зубов и слюнных желез позвоночных?
6. Что такое гомодонтная и гетеродонтная зубная система?
7. Что такое плевродонтные, акродонтные и текодонтные зубы?
8. Как эволюционировала зубная формула у плацентарных млекопитающих?
9. Когда происходит смена зубов у человека?
10. Каковы функции слюны человека?

Ответы.

К рис. 10.

- 1 - жаберные дуги;
- 2 - подъязычная дуга;
- 3 - первичная верхняя челюсть;
- 4 - первичная нижняя челюсть;
- 5 - губные хрящи;
- 6 - обонятельный отдел;
- 7 - глазничный отдел;
- 8 - слуховой отдел;
- 9 - затылочный отдел;
- 10 - роstralный отдел;
- 11 - носовые кости;

- 12 - лобные кости;
- 13 - теменные кости;
- 14 - сошник;
- 15 -покровные клиновидные кости;
- 16 - затылочные кости;
- 17 - ушные кости;
- 18 - кости глазничной области;
- 19 - основная клиновидная кость;
- 20 - решётчатые кости;
- 21 вторичная верхняя челюстная кость:
- 21а - предчелюстная кость,
- 21б - верхнечелюстная кость;
- 22, 22а зубная кость вторичной нижней челюсти,
- 22б - угловая кость (на рис. VII — барабанная кость);
- 23 - сочленовная кость;
- 24 - квадратная кость;
- 25 - нёбные кости;
- 26 - крыловидные кости;
- 27 -верхняя височная (скуловая) дуга;
- 28 - нижняя височная(скуловая) дуга;
- 29 - верхняя височная яма;
- 30 - боковая височная яма;
- 31 - заглазничная кость;
- 32 - чешуйчатая кость;
- 33 - скуловая кость;
- 34 - квадратно-скуловая кость;
- 35 - твёрдое нёбо;
- 36 - затылочный мышцелок;
- 37 - подвесок;
- 38 - соединительная кость;
- 39 - гиоид;
- 40 - жаберная крышка;
- 41 - лучи жаберной перепонки;
- 42 - хорда;
- 43 - верхние дуги позвонков;
- 44 - тела позвонков;

Литература.

1. Биология: руководство к практическим занятиям: учеб.пособие / под ред. В.В. Маркиной. – М.: ГЭОТАР – Медиа, 2010.
2. Биология / Под ред. В.Н. Ярыгина. - М.: Высшая школа, 2001. - Т. 1.
3. Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П.. Определитель млекопитающих СССР. Гос. изд-во «Советская наука», М., 1944.
4. Константинов В.М., Наумов С.П., Шаталова С.П. Зоология позвоночных: Учебник для студентов биологических факультетов. – М.: Издательский центр «Академия», 2004
5. Максимовский Ю.М., Яровая И.М., Дмитриева Л.Л. и др. Эволюция органов ротовой полости позвоночных и человека. - М.: Изд-во ММСИ, 1989.
6. Чебышев Н.В. Руководство к лабораторным занятиям по биологии. - М.: Медицина, 1996.
7. Чебышев Н.В, Козарь М.В., Беречикидзе И.Л. Филогенез систем органов. - М.: Изд. дом «Русский врач», 2000.

**МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ
К ПРАКТИЧЕСКИМ ЗАНЯТИЯМ ПО ТЕМЕ
«ФИЛОГЕНЕЗ ЗУБОЧЕЛЮСТНОГО АППАРАТА
ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ»**

Методические рекомендации

Издано в авторской редакции
Компьютерная верстка *Я.С. Шестаковой*

Подписано в печать 25.05.2016.
Формат 60×84^{1/16}. Бумага офсетная.
Гарнитура Times New Roman. Печать ризография.
Усл. печ. л. 2,9. Уч.-изд. л. 1,7.
Тираж 50 экз. Заказ № 1714

ГБОУ ВПО «Северный государственный медицинский университет»
163000, г. Архангельск, пр. Троицкий, 51
Телефон 20-61-90. E-mail: izdatel@nsmu.ru