

Красноярский государственный медицинский университет  
им. В.Ф. Войно-Ясенецкого  
Кафедра Биологии с экологией и курсом фармакогнозии

# Филогенез систем органов ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

**Лекция № 23**  
**для специальности 060609 – «Медицинская кибернетика»**  
**(очная форма обучения)**  
**к.б.н. Ермакова И.Г.**

Красноярск 2016

# ПЛАН ЛЕКЦИИ

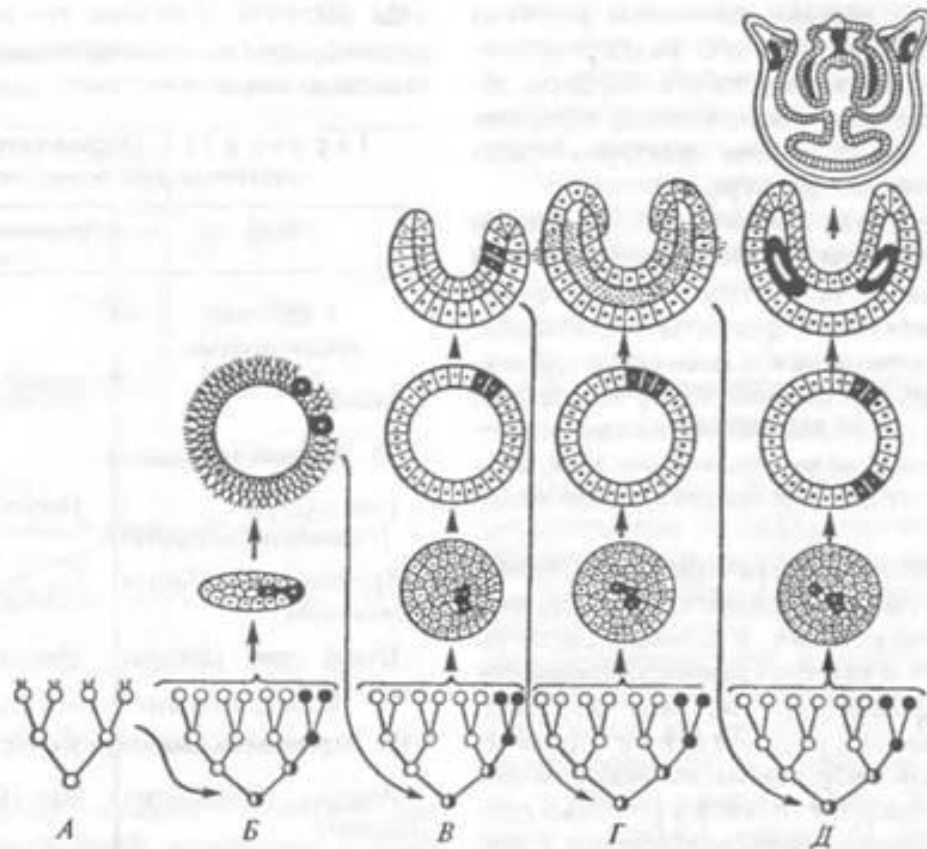
- 1. Учение о связи филогенеза и онтогенеза**
- 2. Основные направления эволюции систем**
  - Сердечно - сосудистой
  - Выделительной (мочевыделительной) и половой
- 3. Онто - филогенетически обусловленные пороки развития систем органов**

# Онтогенез - основа филогенеза

- **Морфологические различия между таксонами, как и внутривидовая изменчивость, обусловлены генетическими различиями.**
- Мы знаем, однако, что гены кодируют не готовые признаки, а пути их развития в онтогенезе.

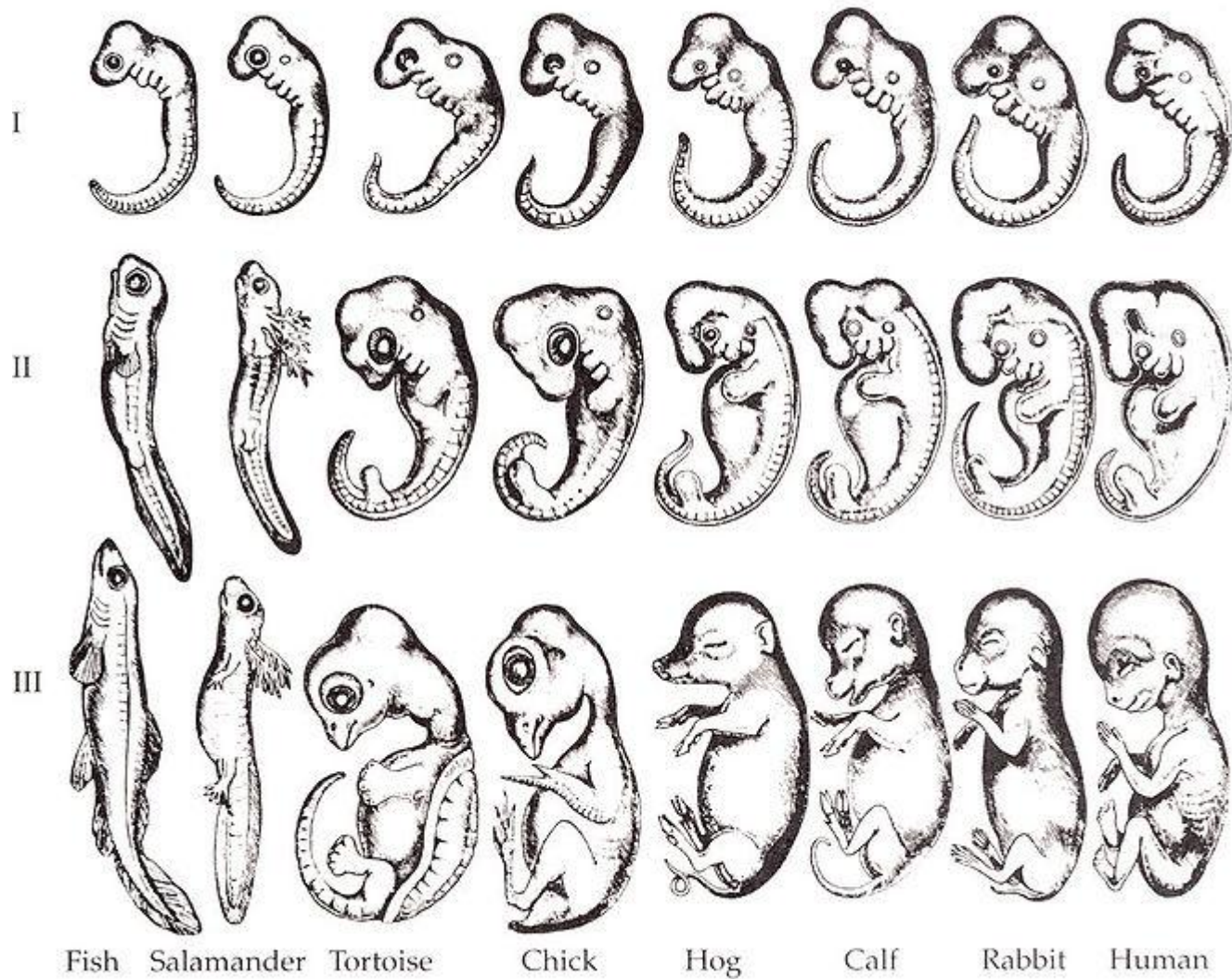
# Биогенетический закон Геккеля-Мюллера

- Называют также «закон Геккеля», «закон Мюллера-Геккеля», «закон Дарвина-Мюллера-Геккеля», «основной биогенетический закон»:
- **Каждое живое существо в своем индивидуальном развитии (онтогенез) повторяет в известной степени формы, пройденные его предками или его видом (филогенез)**



**Схема последовательного усложнения онтогенеза многоклеточных в процессе эволюции:**

**А** – размножение свободноживущих одноклеточных; **Б** – онтогенез колонии одноклеточных (*Volvox* – происходит дифференцировка клеток на половые (чёрные) и соматические; **В** – онтогенез кишечнополостных (прибавляются стадии бластулы и гастролы); **Г** – онтогенез плоских червей (прибавляется мезодерма); **Д** – онтогенез высших двустороннесимметричных животных (по А.Н. Северцову, 1935).



### **Зародыши по Геккелю.**

Рисунок из книги Ремане (1892), воспроизводящий исходную иллюстрацию Геккеля

- По современной трактовке биогенетического закона, предложенной А. Н. Северцовым в начале XX века:
- **в онтогенезе происходит повторение признаков не взрослых особей предков, а их зародышей.**
- ◆ **Закон зародышевого сходства (К.Бэр)**  
**Чем более ранние стадии индивидуального развития исследуются, тем большие сходства проявляются между различными организмами**

# Онтогенетические явления

Палингенезы

Признаки повторения организации предков

Ценогенезы

Эмбриональные адаптации

Гетеротопии

Смещения органов по месту закладки

Гетерохронии

Смещения органов по времени закладки

Филэмбриогенезы

Преобразование органов как материал для эволюционных направлений



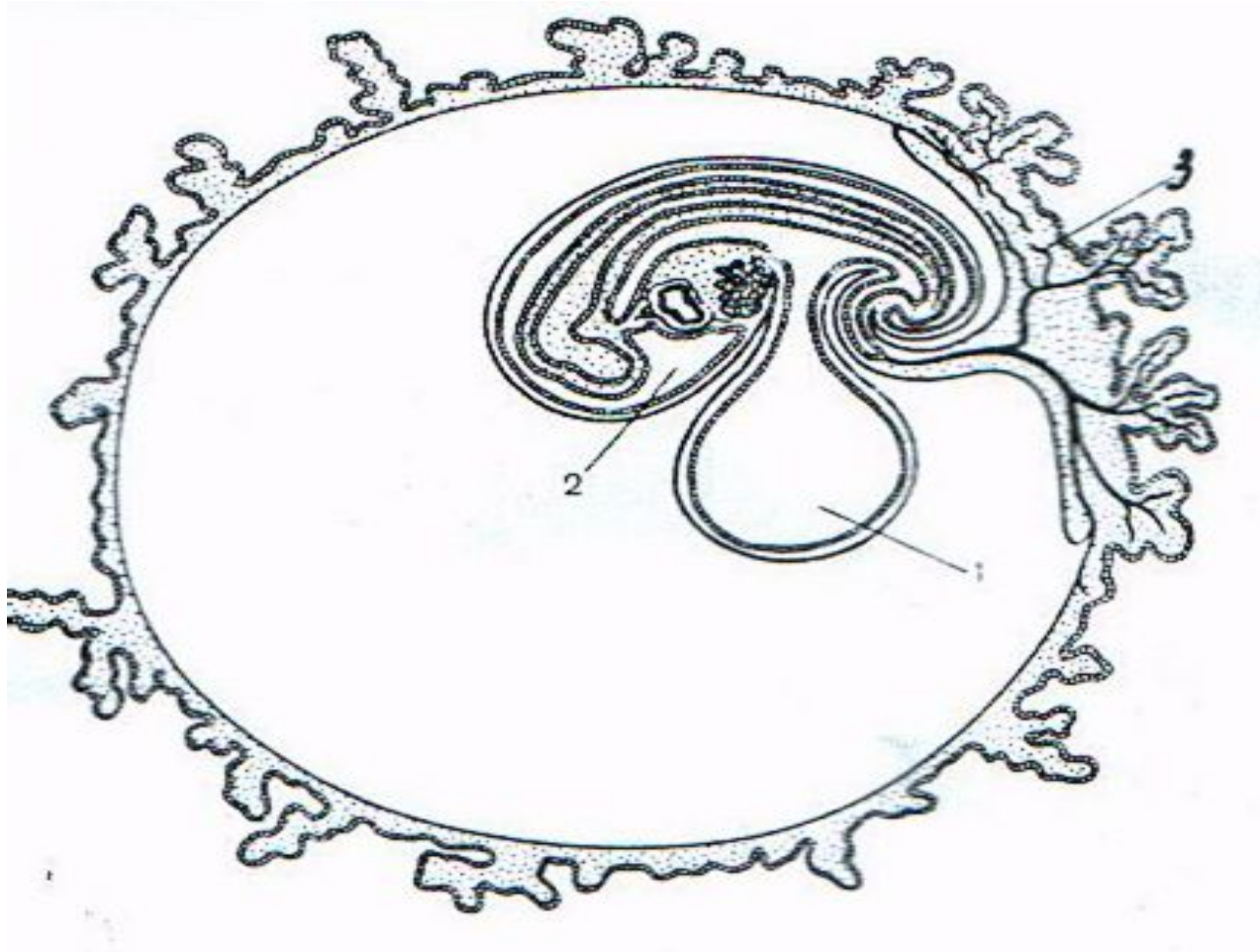
# Онто-филогенетические механизмы:

- **Рекапитуляция**- это процесс повторения структур, характерных для предков в ходе эмбриогенеза.
- **Параллелизмы** – независимое развитие сходных признаков в эволюции близкородственных групп организмов.

- А. Н. Северцов в 1912—1939 гг разработал теорию филэмбриогенезов.
- Все эмбриональные и личиночные признаки делятся на **ценогенезы** и **филэмбриогенезы**.

# Ценогенезы

- **Признаки, которые служат приспособлениями к эмбриональному или личиночному образу жизни и у взрослых форм не встречаются, так как не могут иметь для них адаптивного значения.**
  - К ценогенезам Северцов относил, например, зародышевые оболочки амниот (амнион, хорион, аллантоис), плаценту млекопитающих



1. Желточные мешок
2. Амнион
3. Хорион

# Филэмбриогенезы

- **Изменения онтогенеза, которые проявляются в эмбриогенезе и имеют адаптивное значение у взрослых форм.**
- **Эволюционно закрепляются и передаются поколениям**

# Северцов разделил филэмбриогенезы на анаболии, девиации и архаллакисы

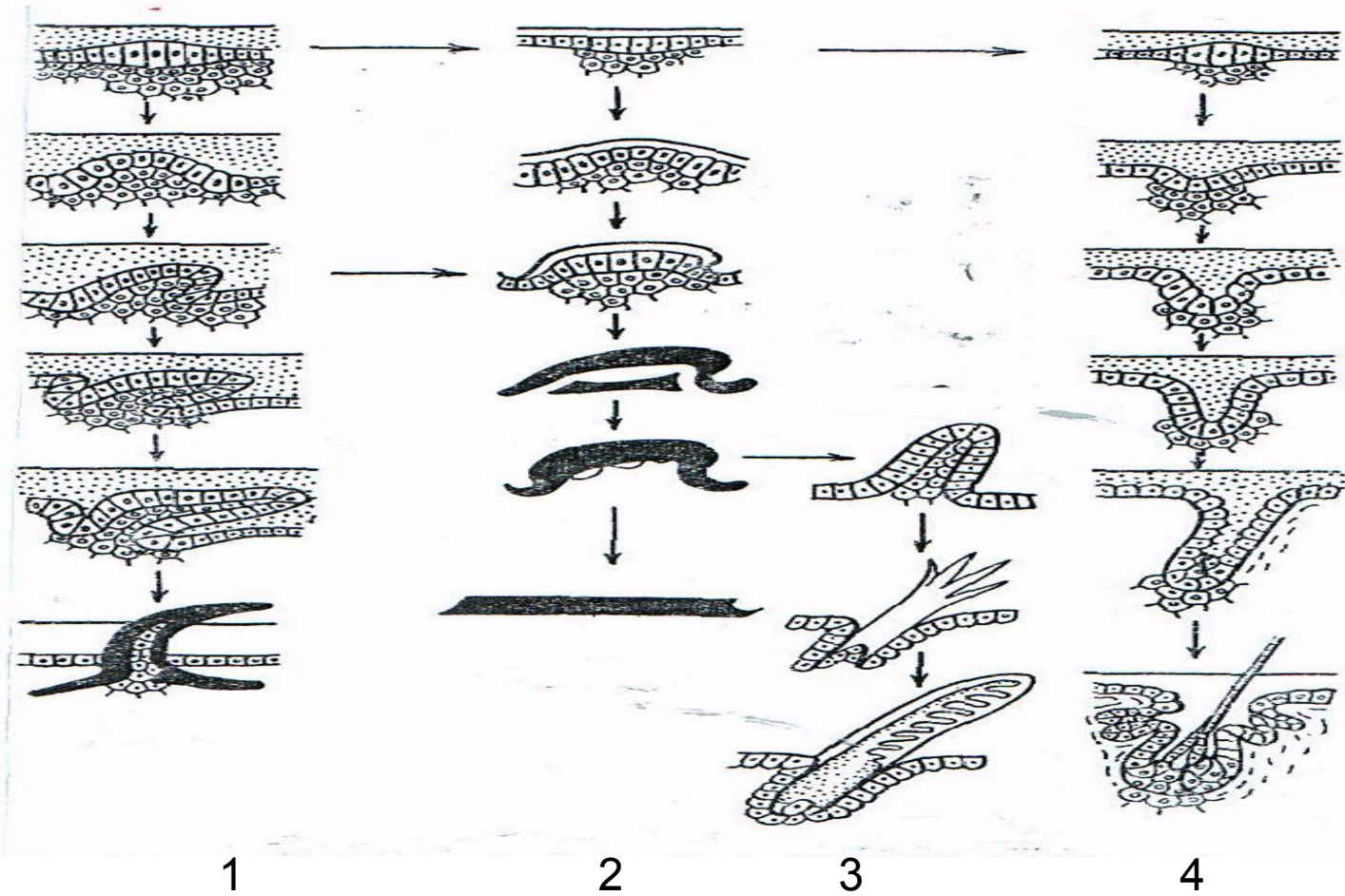
- Анаболия — удлинение онтогенеза, сопровождающееся надставкой стадий.
- Только при этом способе эволюции наблюдается рекапитуляция — признаки зародышей или личинок потомков напоминают признаки взрослых предков

- **Примером может служить формирование четырехкамерного сердца у млекопитающих.**
- У земноводных сердце трехкамерное: два предсердия и один желудочек.
- У пресмыкающихся в желудочке развивается перегородка (первая анаболия), однако эта перегородка у большинства из них неполная — она только уменьшает перемешивание артериальной и венозной крови.
- У крокодилов и млекопитающих развитие перегородки продолжается до полного разделения правого и левого желудочков (вторая анаболия).
  - У детей иногда как атавизм межжелудочковая перегородка бывает недоразвитой, что ведет к тяжелому заболеванию, требующему хирургического вмешательства.

- **Девииации - уклонения, возникающие в процессе морфогенеза органов**
- При девиации происходят изменения на средних стадиях развития, что приводят к более резким изменениям в строении взрослого организма, чем при анаболии.
- При этом способе эволюции онтогенеза рекапитулировать признаки предковых форм могут лишь ранние стадии потомков.



- Например, у рыб и у пресмыкающихся чешуи возникают как утолщения эпидермиса и подстилающего его соединительно-тканного слоя кожи — кориума. Постепенно утолщаясь, эта закладка выгибается наружу.
- Затем у рыб кориум окостеневает, формирующаяся костная чешуя протыкает эпидермис и выдвигается на поверхность тела.
- У пресмыкающихся, напротив, кость не образуется, но эпидермис ороговеет, образуя роговые чешуи ящериц и змей. У крокодилов кориум может окостеневать, образуя костную основу роговых чешуй.
- **Девииации приводят к более глубокой, чем анаболии, перестройке онтогенеза, поэтому они встречаются реже**



1 – чешуя акулы; 2 – чешуя пресмыкающегося ;  
 3 – перо птицы ; 4 – волосы млекопитающего

- **Архаллаксысы – изменения на уровне зачатков, изменяют весь ход эмбриогенеза.**
- При архаллаксистах изменения происходят на самых ранних стадиях онтогенеза, изменения в строении взрослого организма наиболее часто существенны, а рекапитуляции невозможны.

- **Примером может служить развитие тел позвонков у земноводных.**

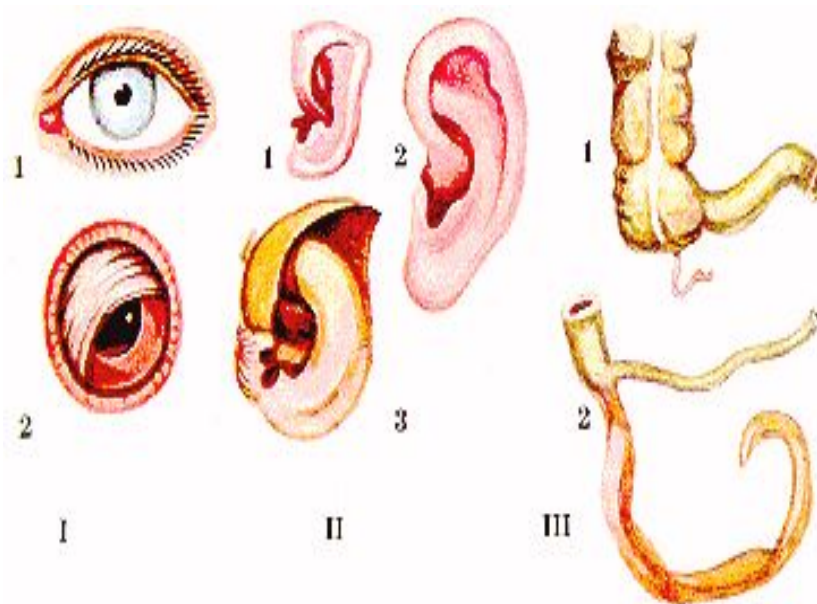
- У ископаемых земноводных — стегоцефалов и у современных бесхвостых земноводных тела позвонков формируются вокруг хорды из нескольких, обычно трех с каждой стороны тела, отдельных закладок, которые затем сливаются, образуя тело позвонка.
- У хвостатых земноводных эти закладки не возникают. Окостенение разрастается сверху и снизу, охватывая хорду, так что сразу образуется костная трубка, которая, утолщаясь, становится телом позвонка.

- **Редукция органов, утративших свое адаптивное значение, тоже происходит путем филэмбриогенеза, главным образом, посредством отрицательной анаболии — выпадения конечных стадий развития.**
- При этом орган либо недоразвивается и становится рудиментом, либо претерпевает обратное развитие и полностью исчезает.

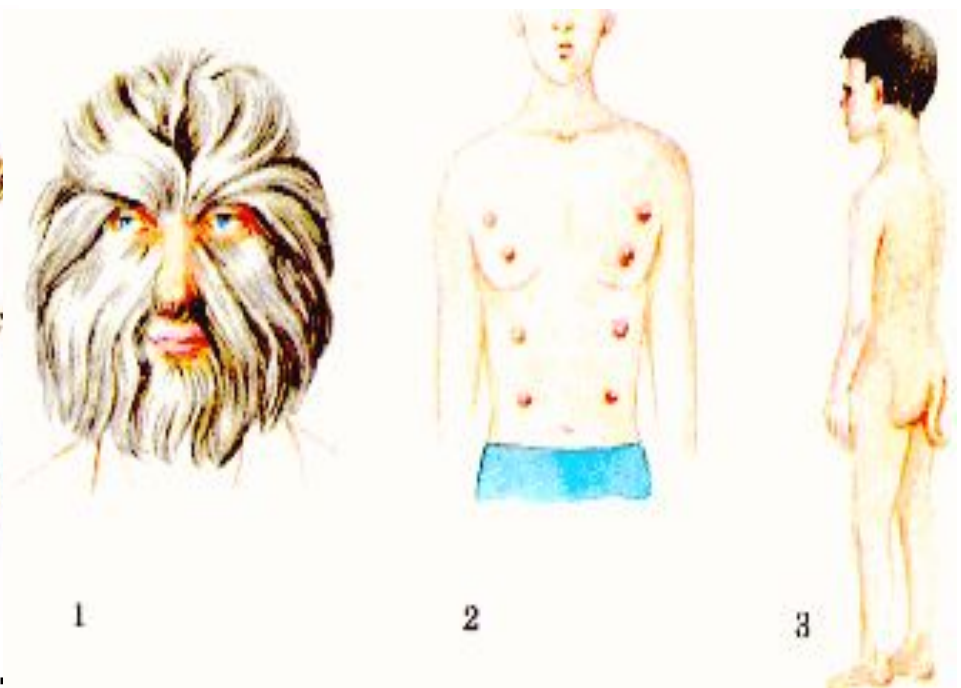
- **Примером рудимента может служить аппендикс человека — недоразвитая слепая кишка.**
- **Примером полного исчезновения — хвост головастиков лягушек.**
  - В течение всей жизни в воде хвост растет, на его конце добавляются новые позвонки и мышечные сегменты.
  - Во время метаморфоза, когда головастик превращается в лягушку, хвост рассасывается, причем процесс идет в обратном порядке — от конца к основанию.

**Рудименты - недоразвившиеся органы**

**Атавизмы-признаки, в норме присутствующие у отдаленных предков**



**I - третье веко; II - ушная раковина; III – слепая кишка**



**1-волосатость; 2 – многососковость; 3 – хвостатый мальчик**

- **Филэмбриогенез — основной способ адаптивного изменения строения организмов в ходе филогенеза.**



# **Способы эволюционных преобразования органов**

- 1) смена функций: (плавательный пузырь кистеперых рыб превращается в орган дыхания, рука человека).**
- 2) расширение функций;**
- 3) усиление и интенсификация;**
- 4) активация функций;**
- 5) субституция органов и функций.**

- **Примером расширения функций органов является эволюция плавников рыб** - удержание тела, устойчивость, руль глубины, направление движения; у донных - передвижение и опора.
- **Усиление и интенсификация** сопровождаются увеличением числа основных функциональных единиц, из которых состоят органы. Примером расширения служит развитие переднего мозга позвоночных, эволюция молочных желез путем увеличения числа долей.

- **Активация функций - или превращение пассивных органов в активные, например, развитие подвижных плавников рыб из боковых кожаных складок).**
- **Субституция или замещение органов и функций –** в процессе филогенеза один орган заменяется другим, принимающим на себя функции первого. **Заменяемый орган исчезает или становится рудиментарным. Так, хорда замещается позвоночником, головная почка позвоночных - туловищной.**

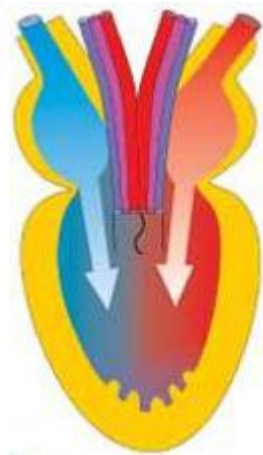
# Основные направления эволюции сердечно – сосудистой системы

- Появление и дифференцировка сердца (от двухкамерного к четырех камерному)
- Увеличение кругов кровообращения (от одного круга кровообращения к двум)
- Более полное разделение артериального и венозного кровотока
- Уменьшение числа и преобразование жаберных артерий (артериальных дуг).

# Эволюция сердечно-сосудистой системы ПОЗВОНОЧНЫХ



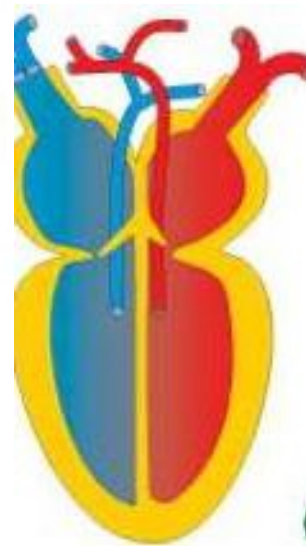
РЫБЫ



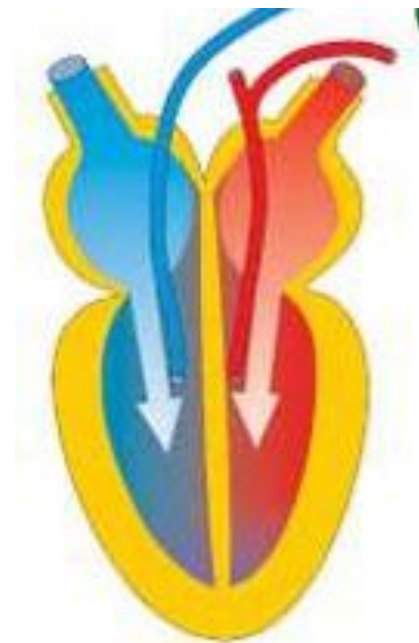
ЗЕМНОВОДНЫЕ



РЕПТИЛИИ



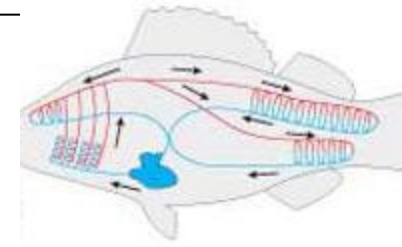
ПТИЦЫ



МЛЕКОПИТАЮЩИЕ



# РЫБЫ



Имеется 1 круг кровообращения.

Сердце **2-х камерное** (предсердие и желудочек),  
Содержит только **венозную** кровь.

От желудочка отходит *артериальный конус*,  
переходящий в **брюшную аорту**

Во время эмбриогенеза закладывается 5-7  
жаберных артерий, затем 1, 2, 7 редуцируются.

С 3-й по 6 жаберные артерии преобразуются в  
**4 пары жаберных сосудов.**

Внутренние органы и головной мозг рыб  
снабжаются **артериальной кровью.**

# ЗЕМНОВОДНЫЕ

2 круга кровообращения

Сердце 3-х камерное находится ближе к легким (два предсердия и один желудочек). Оба предсердия сообщаются с желудочком общим отверстием;

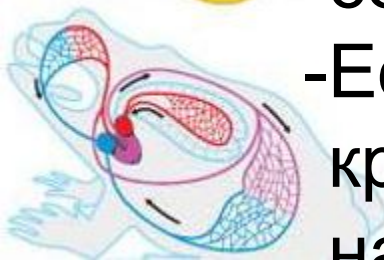
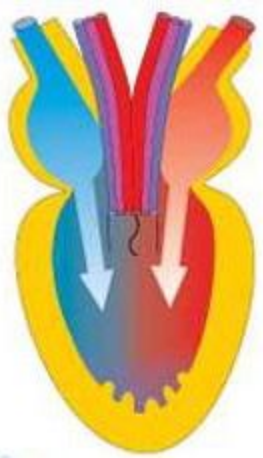
-от правой части желудочка отходит один сосуд.

-Есть **спиральный клапан**: распределяет кровь по 3 парам артериальных сосудов, на которые делится короткий брюшной сосуд:

а) **кожно-легочные**

б) **левая и правая дуги аорты**

в) **сонные артерии**



# ЗЕМНОВОДНЫЕ

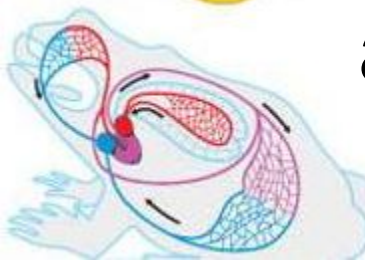
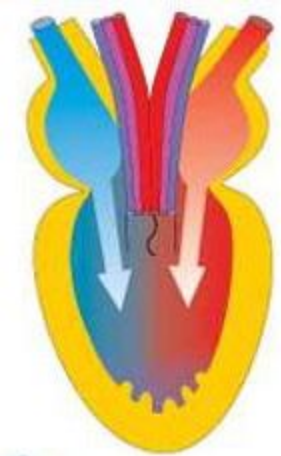
У земноводных во время эмбриогенеза закладывается 6-7 пар жаберных артерий.

1, 2, 5 и 7 пары редуцируются.

Из 3-й развиваются **сонные** артерии.

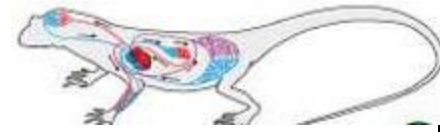
Из 4-й - **дуги аорты**.

Из 6-й - **кожно-легочные** артерии.





# РЕПТИЛИИ



Сердце 3-х камерное, но в желудочке появляется неполная перегородка (затрудняет смешение крови)

От сердца отходят 3 сосуда:

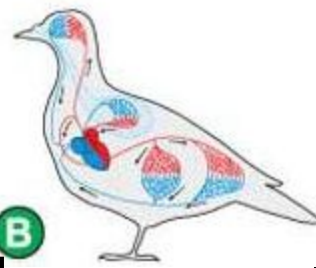
- от **левой** части желудочка – **правая дуга аорты**, несет **артериальную** кровь
- от **средней** части – **левая дуга аорты** несет **смешанную** кровь
- от **правой** части желудочка – **легочная артерия** несет **венозную** кровь к легким.

Сердце расположено каудально в связи с появлением шеи.





# ПТИЦЫ



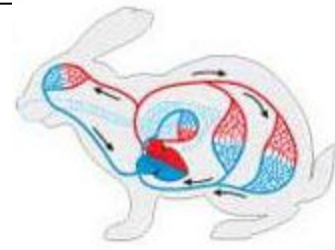
У теплокровных животных **птиц и млекопитающих**

Наблюдается:

- полное разделение сердца на **правую и левую** половины (в правой части в предсердии и желудочке венозная кровь, в левой в предсердии и желудочке – артериальная)
- сердце **4-х** камерное (2 предсердия + 2 желудочка)

Б

# МЛЕКОПИТАЮЩИЕ



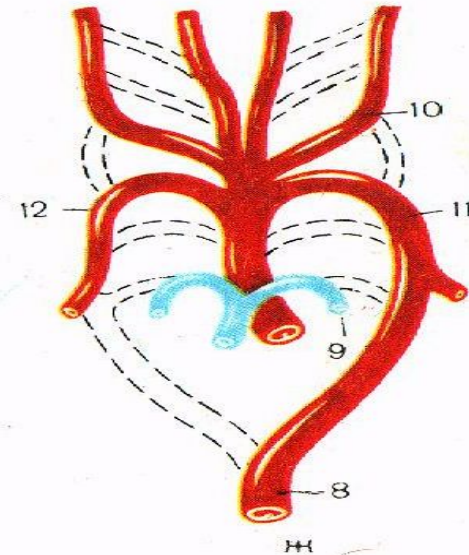
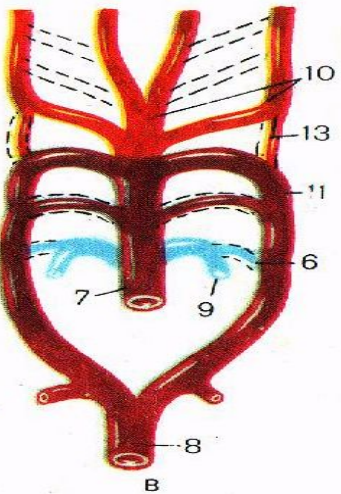
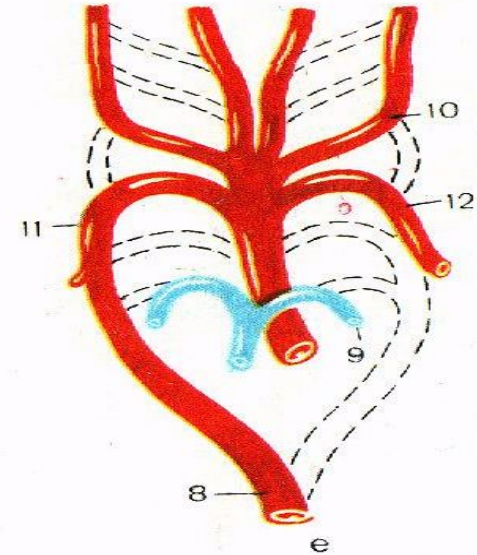
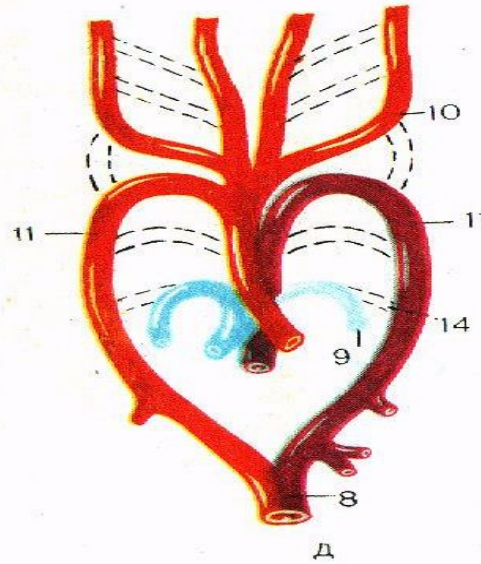
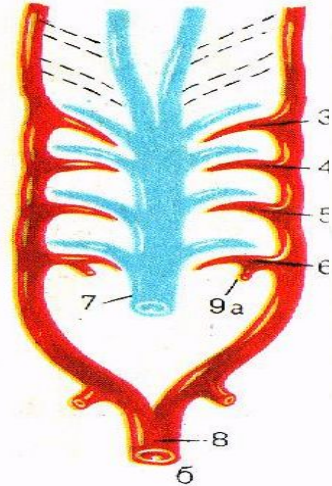
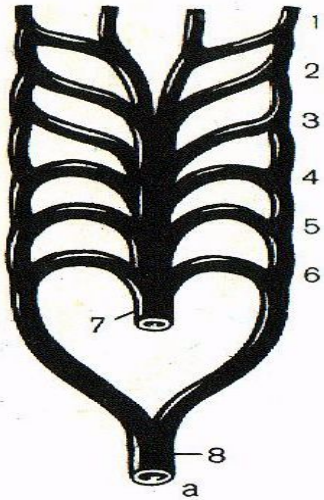
2 круга кровообращения: малый от правого желудочка легочной артерией; большой круг – из левого желудочка дугой аорты (у птиц **правой**, у млекопитающих-**левой**).

полное разделение артериальной и венозной крови

от сердца отходят 2 сосуда (дуга аорты и легочная артерия)

все органы кроме печени снабжаются артериальной кровью

# Эволюция артериальных дуг



## **Онтогенетически обусловленные пороки, связанным с нарушением развития сердца**

- Дефект межпредсердной перегородки (1случай на 1 тыс. новорожденных)
- Дефект межжелудочковой перегородки (2,5 –5 случаев на 1 тыс. новорожденных)
- 3-х камерное сердце с 1 желудочком
- Шейная эктопия сердца (гибель после рождения).





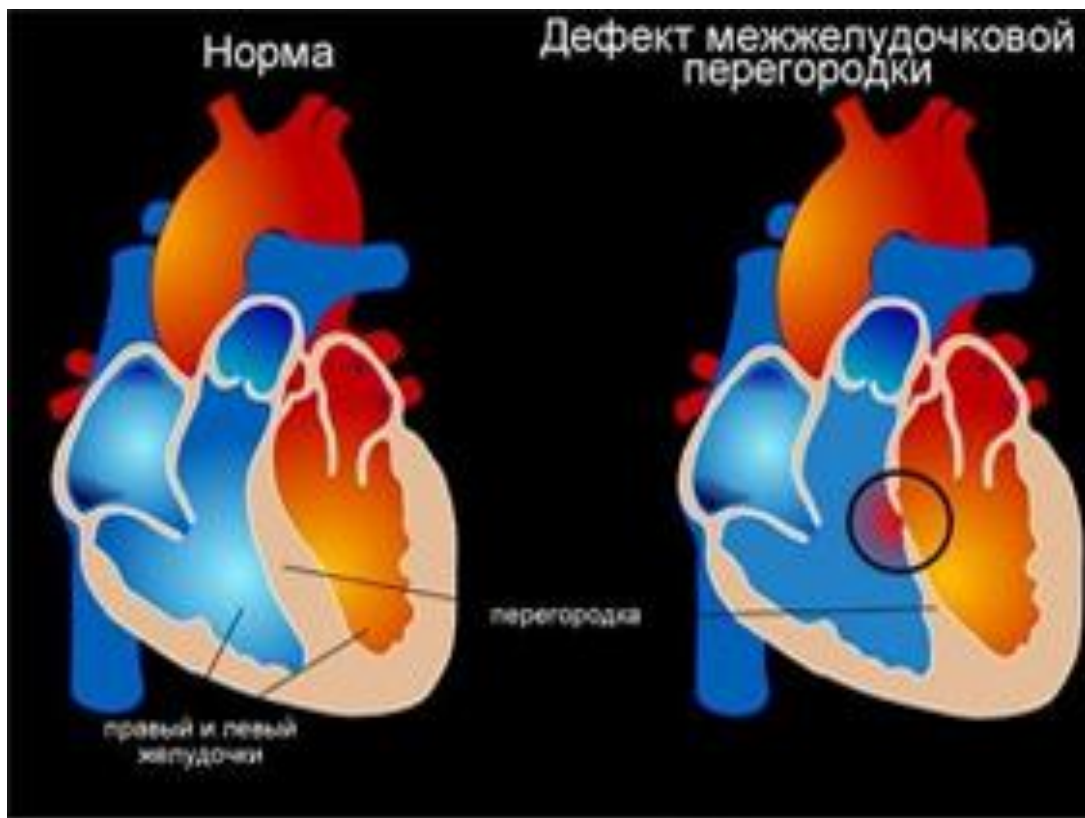
ВПВ-верхняя полая вена  
НПВ-нижняя полая вена  
ПП-правое предсердие  
ПЖ-правый желудочек  
ЛП-левое предсердие  
ЛЖ-левый желудочек  
Ао-аорта  
ЛА-легочная артерия

направление  
сброса крови из  
левого  
предсердия

рисунок № 2

Дефекты межпредсердной перегородки (ДМПД) – это группа врождённых пороков сердца (ВПС), для которых характерно наличие аномального сообщения между двумя предсердиями (рисунок №2). В норме камеры правых и левых отделов сердца разделены герметичными перегородками. При ДМПД вследствие нарушения развития формируется одно или несколько отверстий в перегородке.

- Давление крови в левых отделах сердца выше, чем в правых, а растяжимость и податливость ткани в них ниже, поэтому возникает сброс (шунт) крови из левого предсердия в правое, где венозная кровь, поступающая из полых вен, смешивается с артериальной, поступающей через ДМПП .
- При этом в правый желудочек и в лёгочную артерию, а затем в лёгкие поступает избыточный объём переобогащённой кислородом крови.
- В результате длительной и нарастающей перегрузки малого круга кровообращения сосуды малого круга кровообращения спазмируются, а затем, вследствие переизбытка кислорода, в них происходят изменения, называемые склерозом (стенка сосуда теряет эластичность, мышечная ткань замещается соединительнотканной фиброзной), и возникает лёгочная гипертензия.
- При этом у ребёнка возникает синюшность кожных покровов в области носогубного треугольника, сначала преходящая, при кашле, физической нагрузке, затем постоянная.
- В поздних стадиях порока происходит изнашивание миокарда правого желудочка и развивается сначала правожелудочковая, а затем и тотальная сердечная недостаточность, вследствие которой пациент погибает.



Дефект межжелудочковой перегородки (ДМЖП) - один из относительно часто встречающихся врожденных пороков сердца. При этом в перегородке между правым и левым желудочками сердца имеется отверстие (дефект), через которое из левого желудочка кровь, обогащенная кислородом, перетекает в правый, где она смешивается с кровью, бедной кислородом. Маленький размер дефекта в межжелудочковой перегородке может никак не проявляться у ребенка. При более обширном размере дефекта смешивание этих двух типов крови более выраженное, что проявляется синюшностью кожи, особенно на губах и кончиках пальцев. Дефекты межжелудочковой перегородки маленьких размеров могут зарастать сами по себе, или не вызывать каких-либо осложнений. При большем размере дефекта межжелудочковой перегородки требуется хирургическая коррекция.



# Атавистические пороки развития сосудов

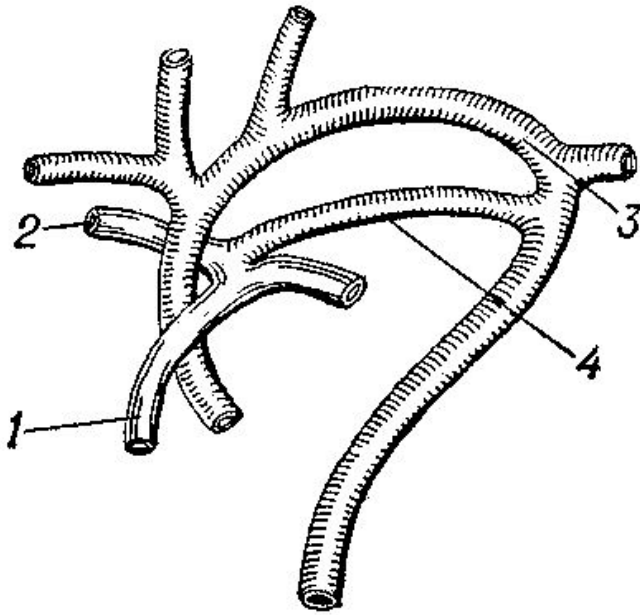
- В эмбриогенезе человека рекапитуляции артериальных жаберных дуг происходят с особенностями: все шесть пар дуг никогда не существуют одновременно.
- В то время, когда две первые дуги закладываются, а затем перестраиваются, последние пары сосудов еще не начинают формироваться.
- Кроме того, пятая артериальная дуга уже закладывается в виде рудиментарного сосуда, присоединенного обычно к 4-й паре, и редуцируется очень быстро.

- Отметим наиболее частые из атавистических пороков развития сосудов, развивающихся из артериальных жаберных дуг:
- С частотой 1 случай на 200 вскрытии детей, умерших от врожденных пороков сердца, встречается персистирование ° обеих дуг аорты 4-й пары.
- **При этом обе дуги, так же как у земноводных или пресмыкающихся, срастаются позади пищевода и трахеи, образуя нисходящую часть спинной аорты.**
- Порок проявляется нарушением глотания и удушьем. Несколько чаще (2,8 случая на 200 вскрытии) встречается нарушение редукции правой дуги аорты с редукцией левой. Эта аномалия часто клинически не проявляется.

---

---

○ **Персистирование** — в морфологии — замедленное обратное развитие какого-либо органа, в норме подвергающегося атрофии

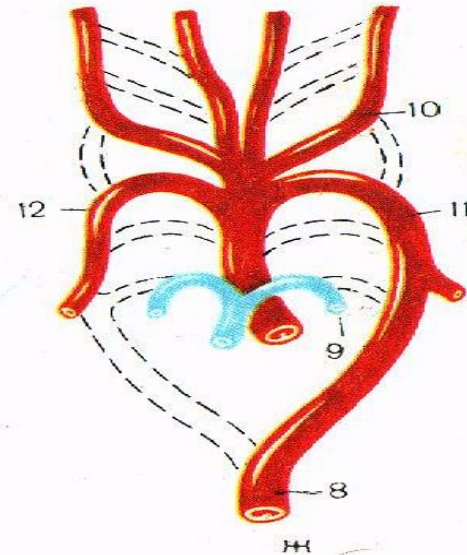
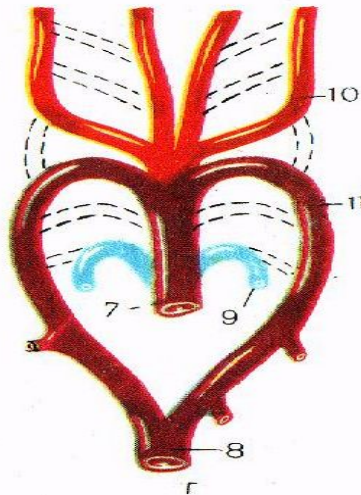
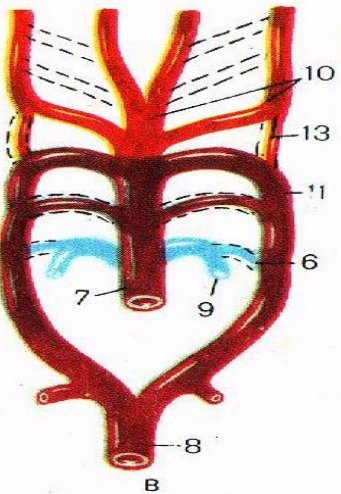
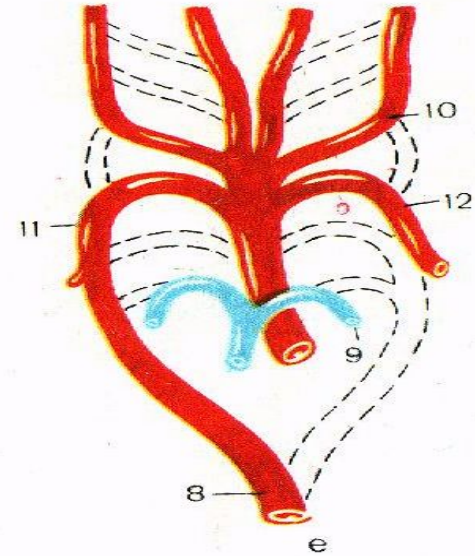
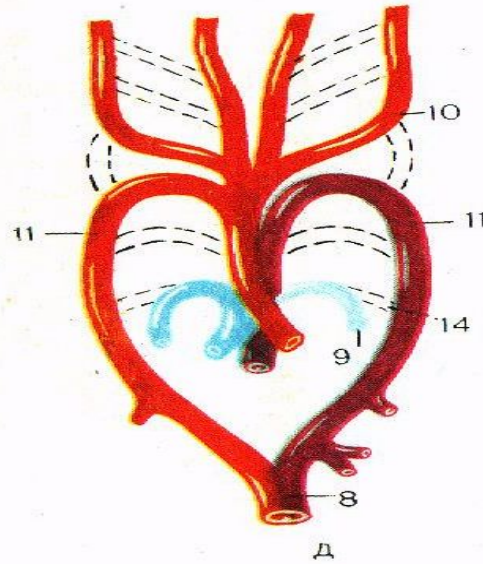
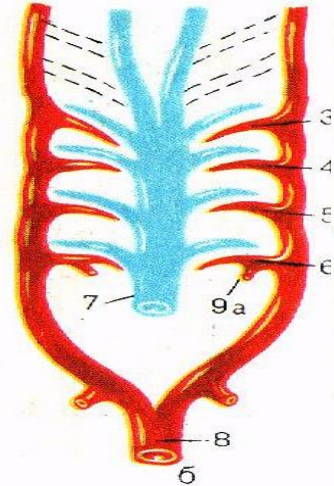
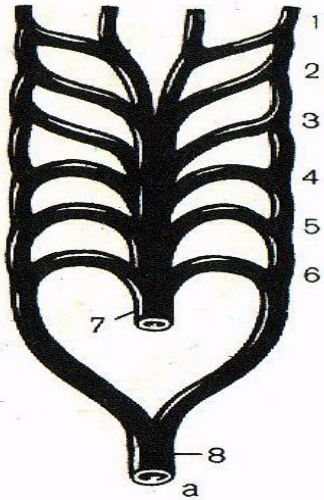


Расположение боталлова протока (схема): 1 — легочная артерия; 2 — правая ветвь легочной артерии; 3 — дуга аорты; 4 — боталлов (артериальный) проток.

- Наиболее частый порок (0,5—1,2 случая на 1000 новорожденных) — персистирование артериального, или баталлова, протока, представляющего собой часть корня спинной аорты между 4-й и 6-й парами артерий слева.
- Проявляется сбросом артериальной крови из большого круга кровообращения в малый.

- Боталлов проток – артериальный проток, верхний отдел 6-й артериальной дуги, соединяющий у эмбрионов наземных позвоночных лёгочную артерию со спинной аортой.
- Боталлов проток принимает большую часть крови из правого желудочка сердца (или из правого отдела единого желудочка) и отводит её в аорту, минуя не функционирующий ещё малый круг кровообращения.
- У большинства животных после рождения Боталлов проток перестаёт функционировать, зарастает, превращаясь в связку; лишь у хвостатых и безногих земноводных, гаттерии, аллигатора и некоторых черепахах Боталлов проток сохраняется и во взрослом состоянии.
- У человека с началом лёгочного дыхания (при рождении) Боталлов проток запусеивается и превращается в соединительнотканый тяж (связку). **В редких случаях, когда Боталлов проток остаётся открытым, вследствие резкого нарушения кровообращения и необходима хирургическая операция.**

# Эволюция артериальных дуг



# Основные направления эволюции мочевыделительной системы

- Последовательная смена трех типов почек:  
**Pronephros – Mesonephros – Metanephros;**
  - Увеличение выделительной поверхности;
  - Усложнение элементарной функциональной единицы почек – нефрона;
  - Развитие механизмов, стимулирующих обратное всасывание воды;
  - Закладки, развития и дифференцировки выделительных протоков.

# Преобразование нефрона

- Пронефрос:
  - Нефрон начинается воронкой, обрамленных ресничками по краю.
  - Выделительный каналец короткий и прямой.
  - Сосудистый клубочек не связан с выделительным канальцем.
  - Сосудистый клубочек находится в выемке целома.



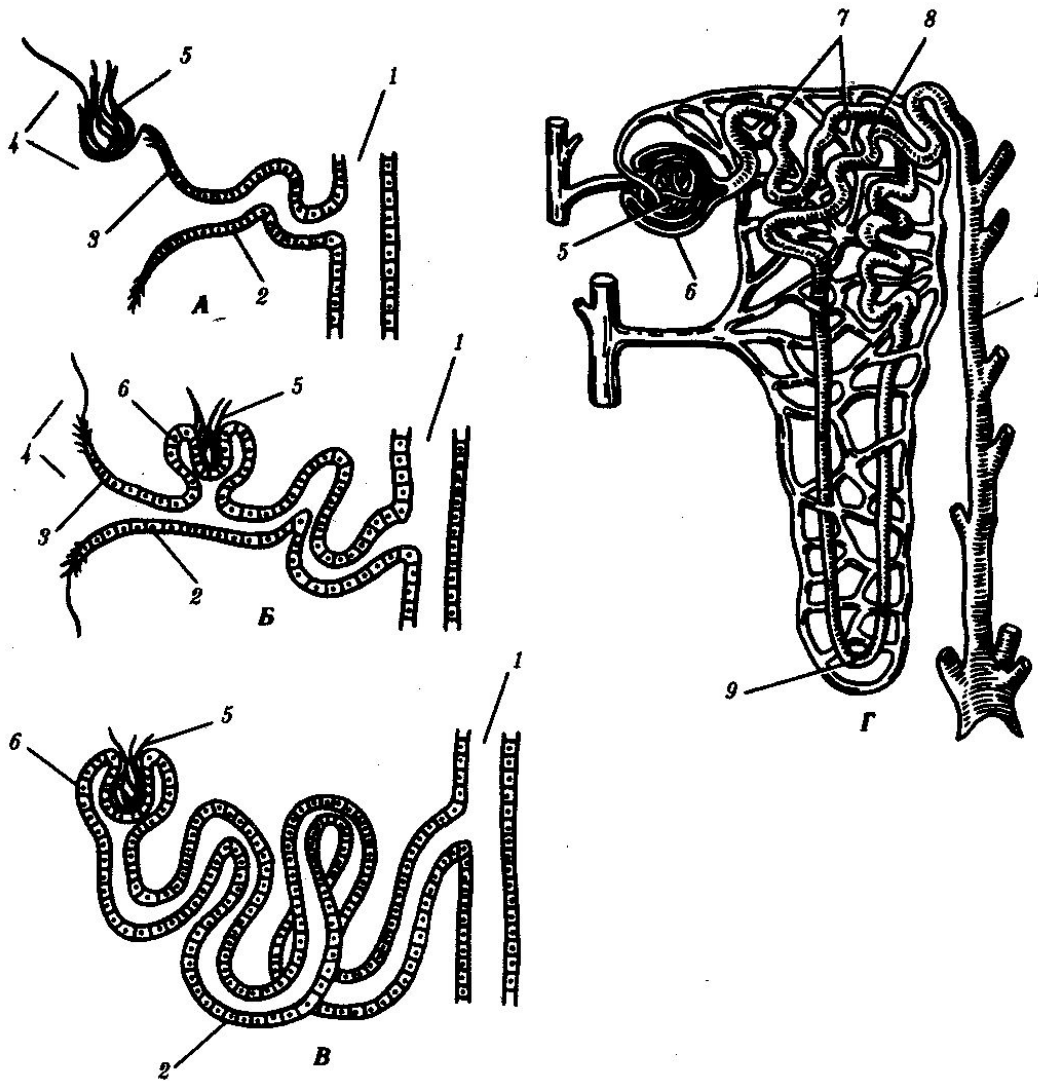
# Преобразование нефрона

- Мезонефрос:
  - Нефрон сохраняет воронку.
  - В стенке воронки выделительного канала формируется углубление (шарообразное расширение – капсула Шумлянского), где размещается крупный сосудистый клубочек- мальпигиево тельце.
  - Удлинение выделительного канала.



# Преобразование нефрона

- **Метанефрос:**
  - Нефрон начинается с капсулы Шумлянско-Боумена, воронка редуцирована.
  - Хорошо выражены дистальный и проксимальный извитые отделы канальца.
  - Формируется петля Генле (у птиц, млекопитающих), обеспечивает обратное всасывание воды – реабсорбцию.



А—предпочка;  
 Б, В—первичная почка;  
 Г—вторичная почка:

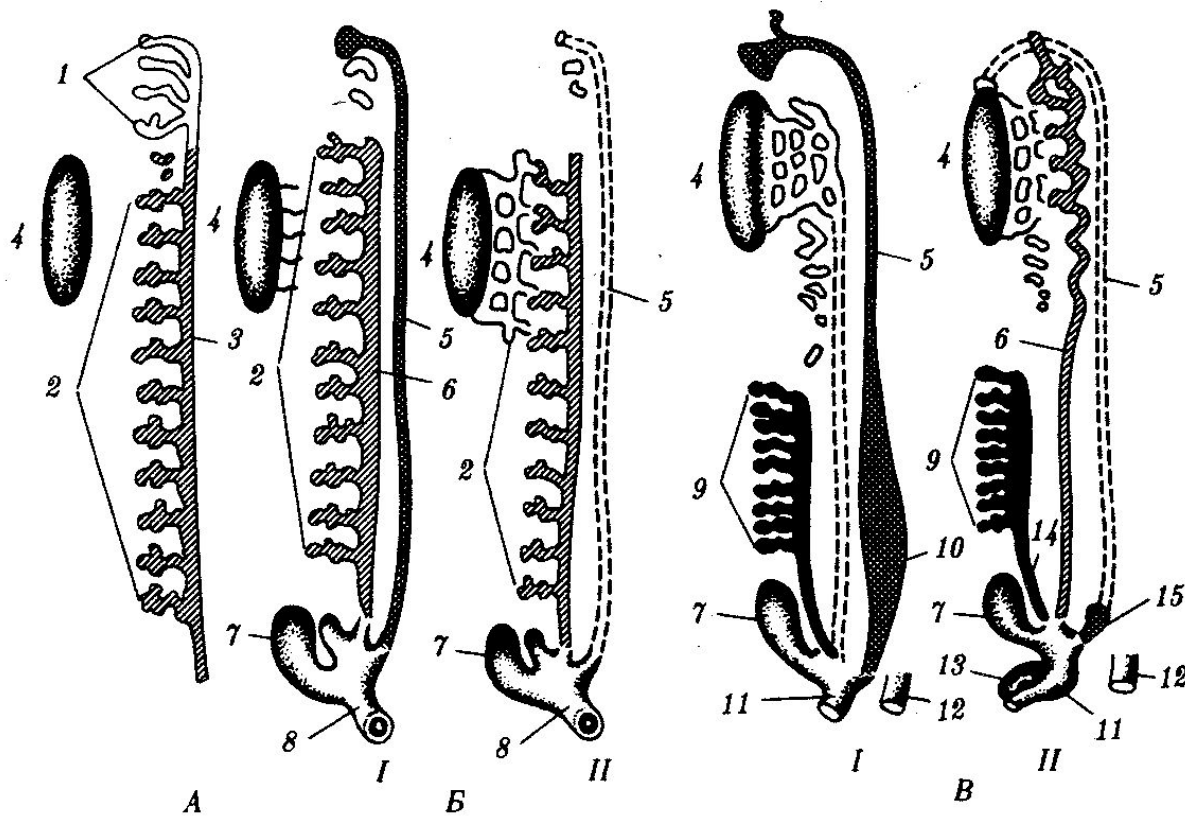
1—собирательная  
 трубочка,  
 2—выделительный  
 канадец,  
 3—нефростом,  
 4—целом,  
 5—капиллярный клубочек,  
 6—капсула,  
 7, 8—извитой канадец,  
 9—петля нефрона

## Преобразование нефрона

# Преобразование Вольфова и Мюллера каналов

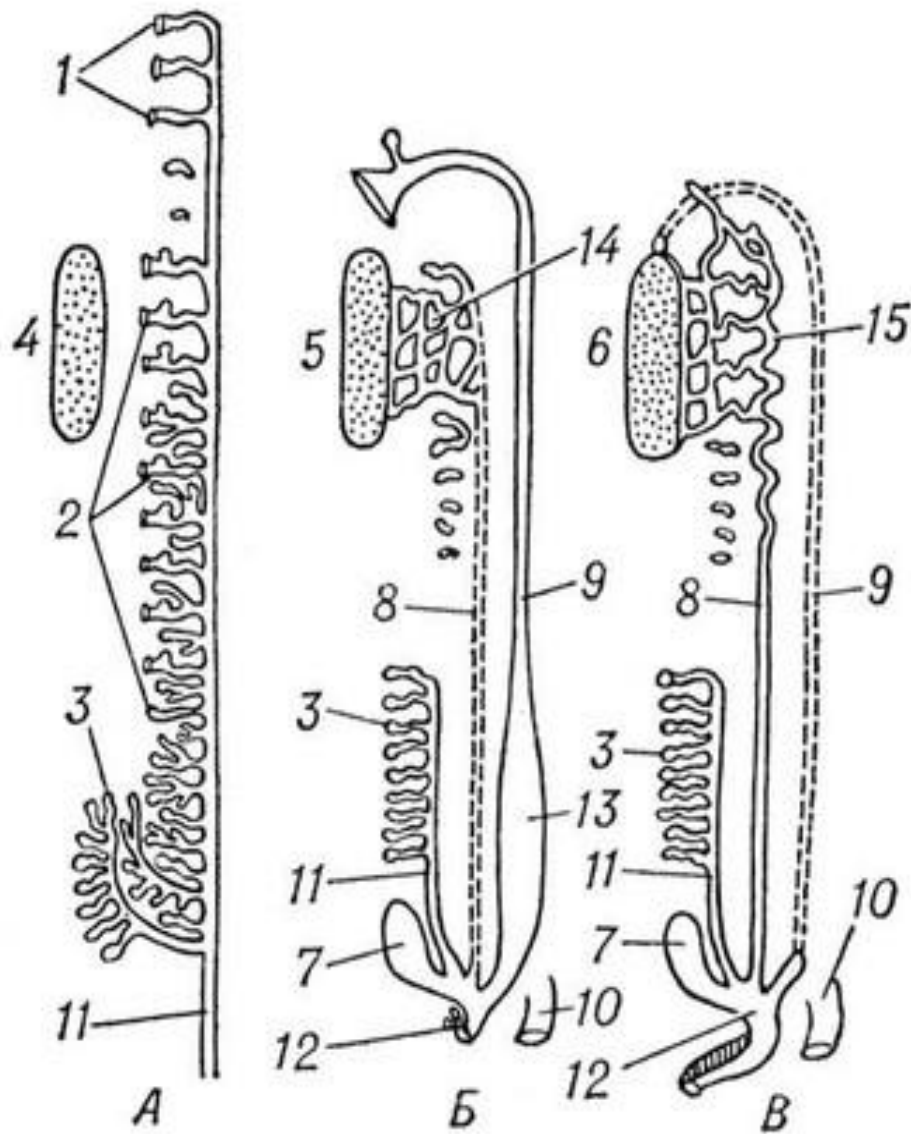
- У **НИЗШИХ**
  - У самок - **в мочеточник**;
  - У самцов – **смешанную функцию**: мочеточника и семяпровода;
- У **ВЫСШИХ**
  - У самок - редуцируется, мочеточник – из задней стенки Вольфова канала;
  - У самцов – семяпровод; мочеточник - как у самок.

## Эволюция почки и мочеполовых каналов



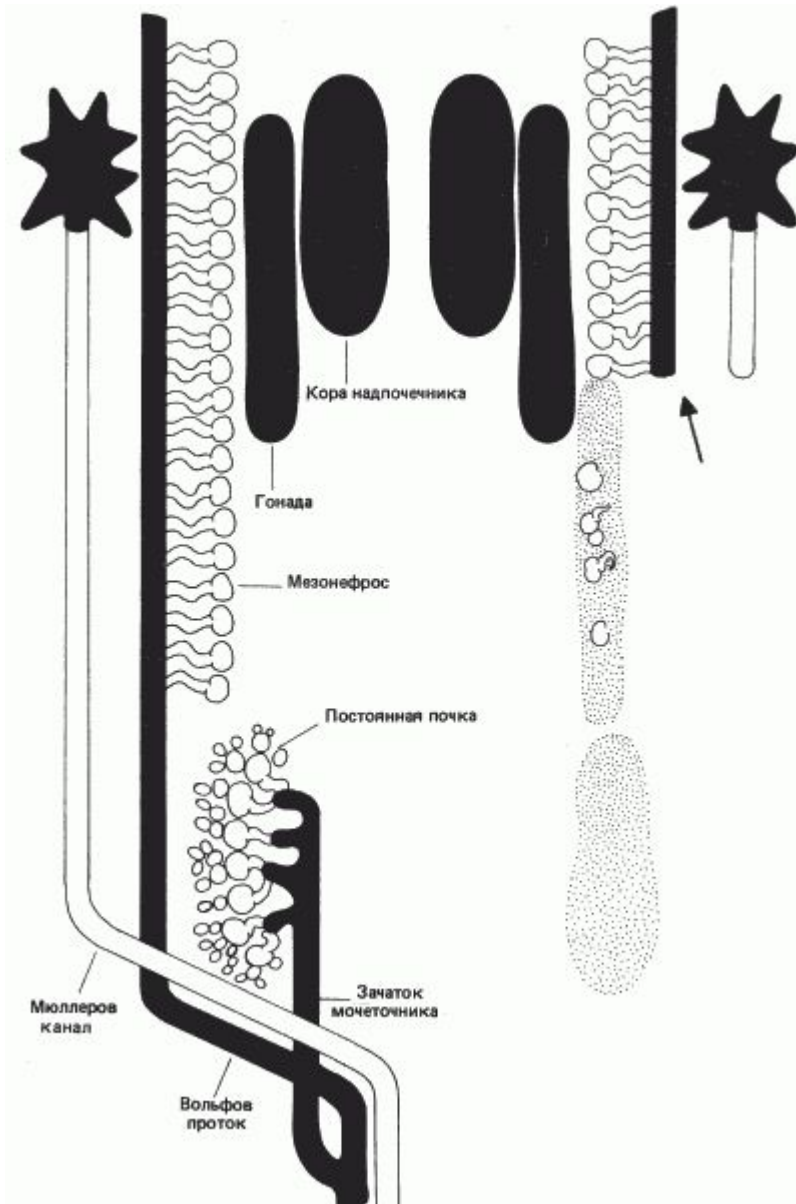
А — нейтральное зародышевое состояние; Б — анамнии; В — амниоты;  
 I—самки, II—самцы;

1—предпочка, 2—первичная почка, 3—канал предпочки, 4—половая железа,  
 5—мюллеров канал, 6—вольфов канал, 7—мочевой пузырь, 8—клоака, 9—вторичная  
 почка, 10—матка, 11—мочеполовой синус, 12—задняя кишка, 13—половой член,  
 14—мочеточник вторичной почки, 15—мужская «маточка»



- А — исходная стадия;  
 Б — мочеполовой аппарат самки;  
 В — мочеполовой аппарат самца):  
 1 — предпочка (пронефрос);  
 2 — первичная почка (мезонефрос);  
 3 — вторичная почка (метанефрос);  
 4 — гонады; 5 — яичник;  
 6 — семенник; 7 — мочевого пузыря;  
 8 — вольфов канал;  
 9 — мюллеров канал;  
 10 — прямая кишка;  
 11 — мочеточник;  
 12 — мочеиспускательный канал;  
 13 — матка;  
 14 — придаток яичника (остаток  
 первичной почки);  
 15 — придаток семенника  
 (видоизмененная первичная почка).

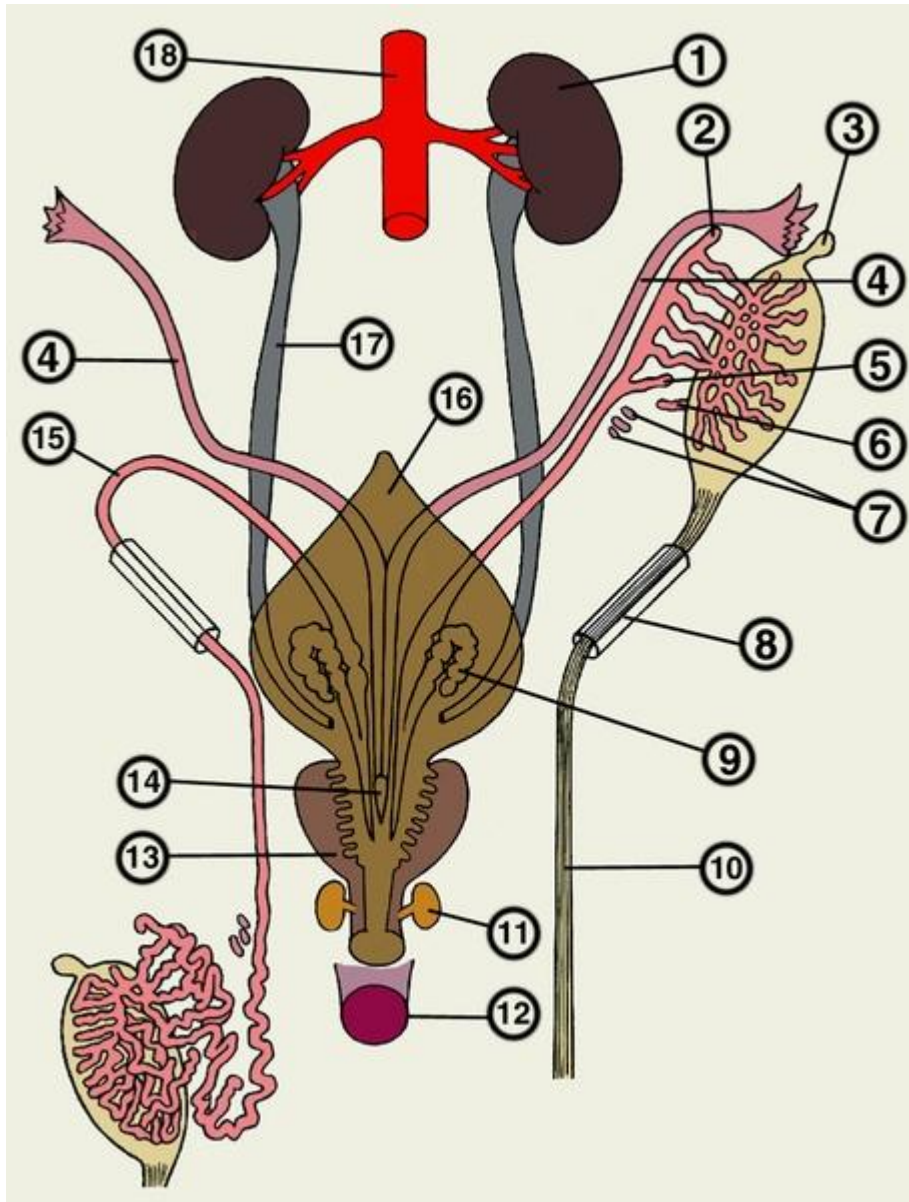
## Схема развития мочеполовой системы амниот





# Амниоты – самец

## Мочевыделительная система



1— почка;

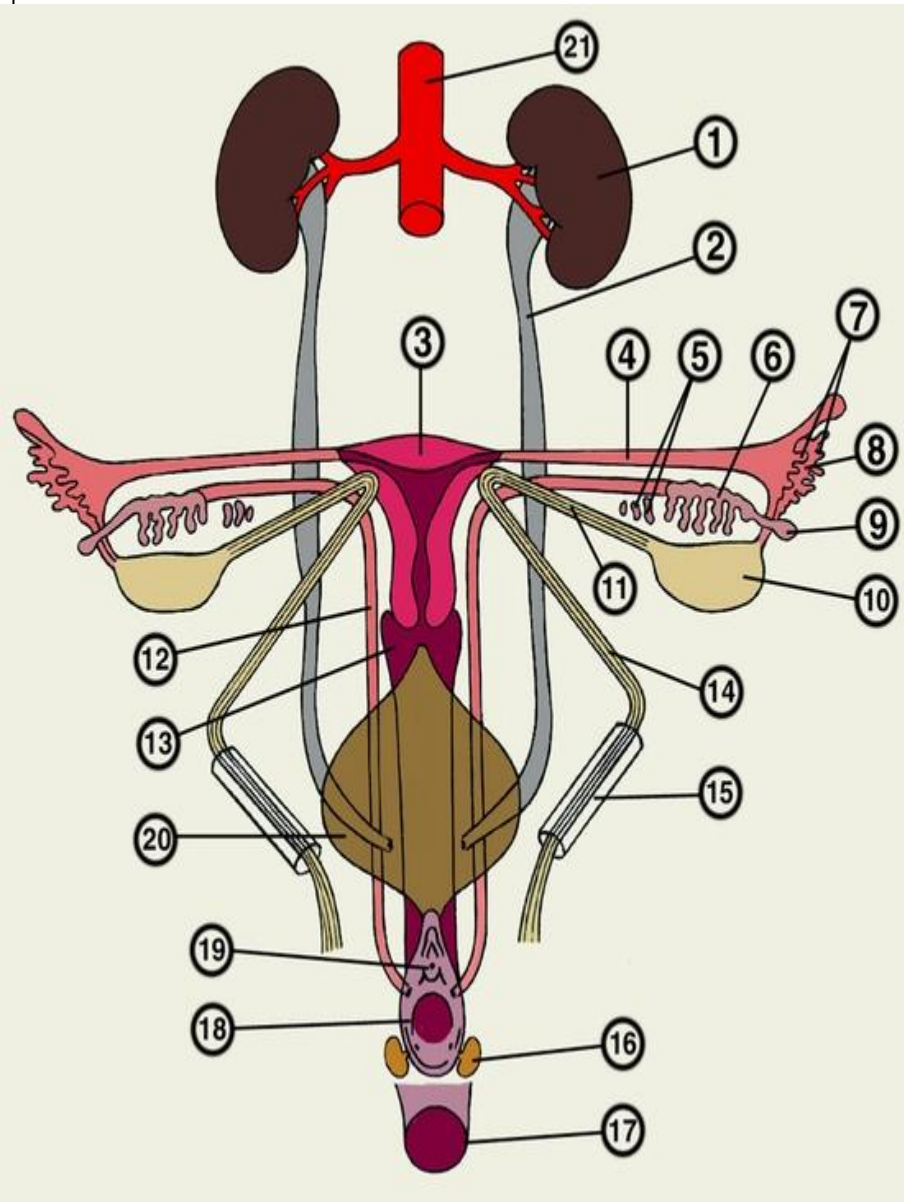
4— парамезонефральный проток (редуцируется);

15— мезонефральный проток; 16— мочевого пузыря;

17— мочеточник

# Анамнии – самка

## Мочевыделительная система



1— почка;

2— мочеточник;

12— мезонефральный проток (редуцируется);

19— наружное отверстие мочеиспускательного канала;

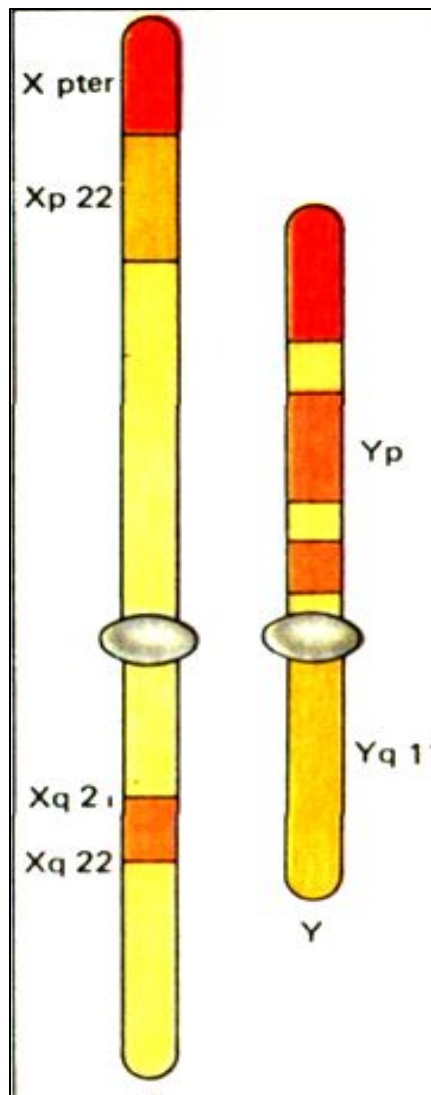
20— мочевой пузырь



- В коротком плече **Y**- хромосомы имеется ген, отвечающий за синтез фактора **TDF**, определяющего дифференцировку семенников.

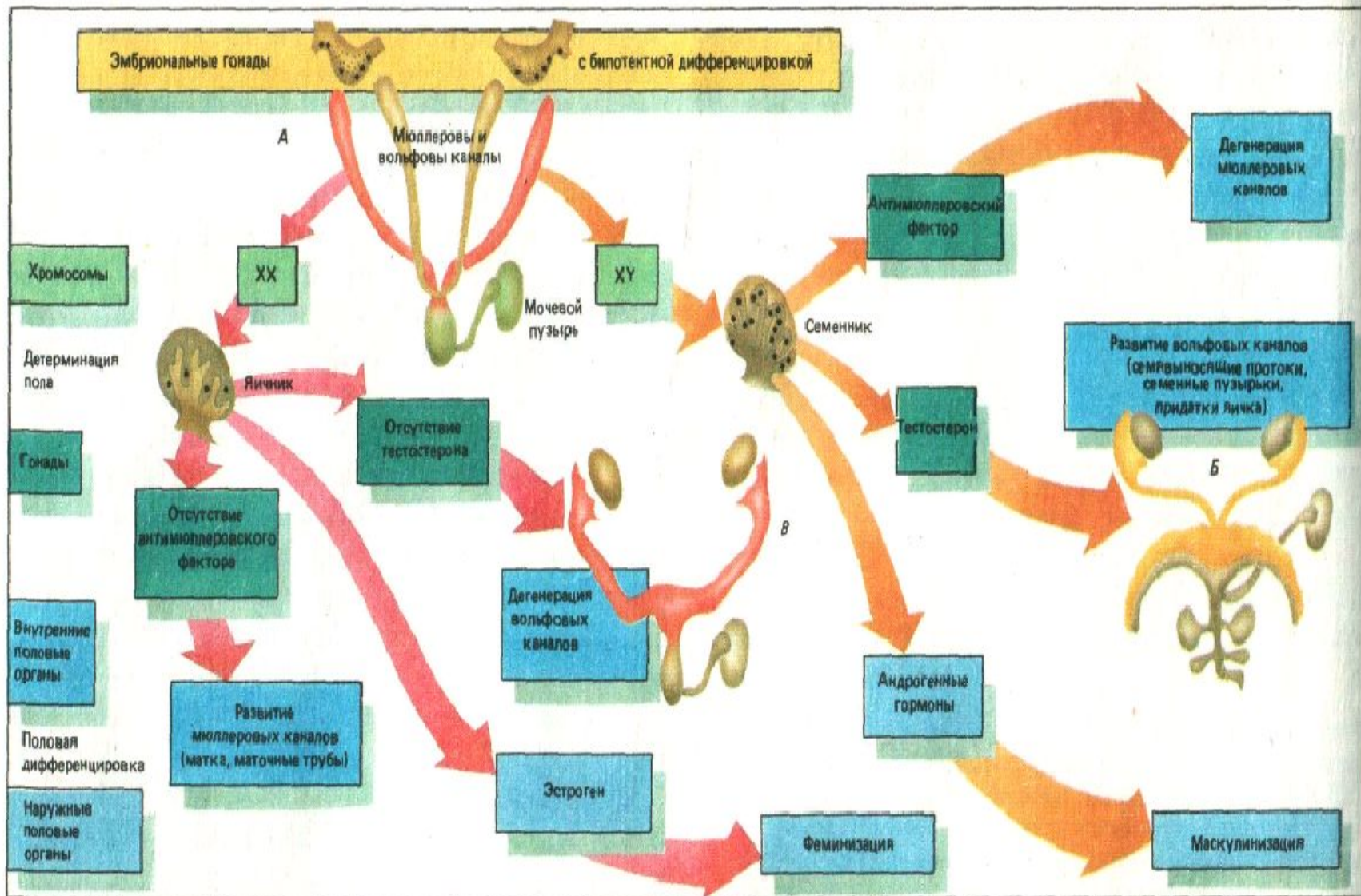
- **Фактор TDF** представляет собой ДНК-связывающий белок, который усиливает действие других факторов транскрипции или сам по себе является фактором транскрипции.
- Экспрессия этого гена прямо или косвенно приводит к появлению первичных половых тяжей, которые позднее развиваются в семенные канальцы.

- Эмбриональные гонады не дифференцированы.
- В таких прогонадах одновременно присутствуют Мюллеров проток и Вольфов канал -зачатки половых путей соответственно самок и самцов.
- Первичная детерминация пола начинается с появления в прогонадах специализированных клеточных линий - клеток Сертòли и Лèйдига.



- Фактор **TDF** обеспечивает дифференцировку зачатка половой железы и образование двух групп клеток: клеток **Сертоли и Лейдига**.
  - Клетки Сертоли выделяют **антимюллеровский гормон**
  - Клетки Лейдига вырабатывают тестостерон и определяют **дифференцировку Вольфового канала**

# Формирование пола у человека



- В эмбриогенезе человека закладываются парные вольфовы и мюллеровы каналы.
- Позже в зависимости от пола происходит их редукция.
- Рудимент мюллерова канала у мужчин располагается в предстательной железе и называется *мужской маточкой* — *utrunculus masculinus*.
- Канальцы передней части первичной почки у них вступают в связь с семенниками и преобразуются в придаток семенника.

- У плодов женского пола возможно *нарушение редукции вольфовых каналов*, которые располагаются по бокам от влагалища.
- Эта аномалия опасна возможностью образования кист и злокачественного перерождения.
- Распространенными пороками развития являются также различные формы *удвоения матки* (1 случай на 1000 перинатальных вскрытии).
  - Они развиваются как результат нарушения срастания мюллеровых каналов.

- Нарушение срастания парных зачатков полового члена в эмбриогенезе человека может привести к формированию такого порока развития, как его *удвоение*.



# Онтофилогенетически обусловленные пороки

- **Необычное положение почек (в области их эмбриональных закладок)**
- **Кистозная почка**
- **Удвоение мочеточника (с одной или двух сторон)**
- **Недоразвитие почек (причина: недостаточность анаболий)**

**● Назовите основные  
направления эволюции  
выделительной системы**