

**МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО
СПЕЦИАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ РЕСПУБЛИКИ
УЗБЕКИСТАНА**

ГУЛИСТАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ



КАФЕДРА БИОЛОГИИ
УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС ПО
ЗООЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ

Область знаний:	500 000 -	Естественные науки, математика и статистика
Область образования:	510 000 -	Биология и смежные предметы
Направления образования:	60510100-	Биология (по видам)

Данный учебно-методический комплекс предназначен студентам обучающимся по направлению биология – 60510100. Учебно-методический комплекс подготовлен согласно требованиям типовой программы по Зоологии утвержденной 28.08.2021 года (протоколом №1) Учебно-методическим советом Гулстанского государственного университета.

Составитель:

А.Т.Каримкулов – доцент кафедры Биологии ГулГУ, кандидат биологических наук.

Рецензент:

А.Пазилов – профессор кафедры Биологии ГулГУ, доктор биологических наук.

Учебно-методический комплекс представлен к утверждению Учебно-методическим советом факультета Естественных наук Гулистанского государственного университета (протоколом № ____ от “____” августа 2022 года).

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ.....	4
ЛЕКЦИОННЫЕ МАТЕРИАЛЫ.....	5
ПРАКТИЧЕСКИЕ ЗАНЯТИЯ.....	217
САМОСТОЯТЕЛЬНОЕ ОБУЧЕНИЕ.....	315
ГЛОССАРИЙ.....	316
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	339
Типовая программа.....	340
Рабочая учебная программа.....	354
Тесты.....	362
Вопросы промежуточного и итогового контроля.....	368

ПРЕДИСЛОВИЕ

Зоология — наука о животных. Исторически современная зоология сложилась как система научных дисциплин о животных. В зоологии выделяют, с одной стороны, дисциплины, изучающие отдельные крупные систематические группы животных, а с другой — науки о строении, жизнедеятельности, развитии животных, их связях с окружающей средой, об их эволюции и др.

К первой группе зоологических дисциплин относятся: протозоология — наука об одноклеточных животных, гельминтология — наука о паразитических червях, малакология — наука о моллюсках, арахнология — наука о паукообразных, энтомология — наука о насекомых, ихтиология — наука о рыбах, герпетология — наука о земноводных и пресмыкающихся, орнитология — наука о птицах, териология, или маммология — наука о млекопитающих и др.

Причем все эти науки объединяются в два раздела: зоологию позвоночных, изучающую всего один тип — хордовых, и зоологию беспозвоночных, исследующую все остальные типы животных.

Ко второй группе зоологических дисциплин относятся: морфология животных, изучающая строение и преобразование формы, включающая также соподчиненные дисциплины, как цитология, гистология, анатомия, эмбриология, изучающие строение клеток, тканей, внутренних систем органов, индивидуальное развитие; физиология животных, изучающая жизненные процессы; экология, исследующая взаимосвязи животных с окружающей средой; зоогеография — наука о пространственном распределении животных на Земле; зоологическая систематика — наука о многообразии животных и их классификации; филогенетика животного мира — наука об историческом развитии животных.

Морская, пресноводная, почвенная зоологии входят как составные части в комплексные биологические науки: гидробиологию, педобиологию. К экологическому циклу дисциплин относятся: экологическая морфология и физиология животных, популяционная экология животных, зооценология, этология — наука о поведении. Существует цикл наук об ископаемых животных — палеозоология и палеоэкология животных и др. На зоологическом материале решаются актуальные проблемы в области общебиологических наук: молекулярной биологии, генетики, экологии, эволюционной теории.

Прикладная зоология связана с практической деятельностью человека и включает такие дисциплины, как селекция животных, зоотехнология (разведение диких животных), сельскохозяйственная, лесная, медицинская зоологии, паразитология и др.

Наряду с дифференциацией зоологии на более частные дисциплины, углубляющие специальные знания, происходит процесс интеграции дисциплин при решении крупных научных проблем, что приводит к формированию новых научных школ и направлений.

ЛЕКЦИОННЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Лекция 1. Введение.

План

1. Специфические черты строения хордовых и их биологическое значение
2. Краткая история и основные направления изучения.
3. Система типа, подтипы
4. Теоретическое и практическое значение хордовых

Зоология позвоночных (точнее, зоология хордовых) - завершающий раздел систематической зоологии, посвященный типу хордовых (Chordata). Среди других типов царства Животных хордовые представляют особый интерес. Это наиболее высокоорганизованная и сложная группа животных, представленная большим числом (около 40 тыс.) видов, живущих в разнообразных условиях. Распространены они по всему земному шару. Если учесть, что организм и условия его жизни тесно взаимосвязаны, то станет очевидным, что сложность организации хордовых заключается не только в особенностях и разнообразии их строения и физиологических отправлениях, но и в сложности их взаимоотношений с условиями обитания.

Хордовые имеют огромное и разнообразное значение в различных областях хозяйственной деятельности человека. Так, почти все виды домашних животных относятся к хордовым. Среди них есть животные, используемые для получения продуктов питания, кожи, шерсти, для транспортных, сторожевых, спортивных и других целей. Хордовые представляют огромный природный резерв для выведения новых хозяйственно полезных пород домашних животных. Процесс одомашнивания идет непрерывно и дает результаты в течение жизни одного поколения. На наших глазах происходит одомашнивание лисицы, песца, норки, оленей-маралов, лосей, страусов и др.

Добыча диких позвоночных животных позволяет получать ценные продукты: мясо, жир, кожу, пушнину и т.п. Обработкой и использованием продуктов, получаемых от хордовых, заняты многие отрасли промышленности: мясомолочная, текстильная, кожевенная, меховая, медицинская и др. Эксплуатация диких хордовых и разведение их домашних пород занимают важное место в народном хозяйстве.

Наряду с положительным значением хордовых велика и отрицательная их роль. Многие виды вредят сельскому хозяйству. Таковы суслики, мыши, полевки и др. Многие виды служат носителями и распространителями опасных инфекций: чумы, туляремии, энцефалита, бруцеллеза и др.

Хордовые всегда служили и служат важным материалом для разнообразных по характеру и назначению исследований. На примере этой группы решались многие общие вопросы систематики, сравнительной анатомии, эмбриологии, экологии, биогеографии, палеонтологии, филогенетики, эволюционной теории, медицины. Дальнейшее развитие зоологии позвоночных требует решения вопросов, связанных с охраной природы и рациональным использованием ее богатств.

Совершенствование преподавания зоологии, общей биологии и экологии в школе требует от учителя высокого уровня знаний по зоологии позвоночных. В этой связи существенное значение приобретают знания строения и функционирования систем органов, экологии и филогении позвоночных животных. Студенту-биологу следует отчетливо сознавать, что такие курсы, как общая экология, эволюционное учение, физиология человека и животных, основывают свои выводы в значительной мере на сведениях, сообщаемых в курсе зоологии позвоночных. Поэтому знание материалов этого курса имеет широкое многогранное назначение.

Краткие сведения по истории зоологии позвоночных в России. Многочисленные, но разрозненные, научно не систематизированные сведения есть в летописях и донесениях

служилых людей еще в XV-XVII вв. Научные сведения по зоологии позвоночных были получены в результате работ Великой Северной экспедиции (1733-1743), из которых особо следует отметить сочинения участника этой экспедиции Степана Крашенинникова “Описание земли Камчатки” (1755). В этой книге приведено очень много научных сведений по фауне. Следует учесть, что К.Линней в своем epochального значения труде “Systema Nature” (12-е издание, 1767) широко использовал итоги зоологических исследований Великой Северной экспедиции.

В 1811 г. появилось первое описание фауны позвоночных нашей страны (Паллас П. *Zoographia Rosso-Aziatica*). Исключительное значение имело фундаментальное сочинение академика А.Ф.Миддендрофа (1815-1894) “Путешествие на север и восток Сибири”, содержащее оригинальные сведения по экологии и зоогеографии позвоночных. Большую роль в развитии экологического направления в зоологии имела деятельность профессора Московского университета К.Ф. Рулье (1814-1858). Его ученик Н.А.Северцов (1827-1885) успешно развивал идеи своего учителя в работах, посвященных экологии наземных позвоночных европейской части России и зоогеографии Туркестана.

Велика роль русских ученых в развитии систематики рыб (Л.С. Берг, 1867-1950), амфибий и рептилий (П.В. Терентьев, 1903-1970; И.С. Деревский), птиц (М.А. Мензбир, 1855-1935; П.П. Сушкин, 1868-1928; Г.П. Дементьев, 1898-1969), млекопитающих (С.И. Огнев, 1889-1951; В.Г. Гептнер, 1901-1975).

Общие вопросы экологии животных, преимущественно позвоночных, успешно разрабатывались профессорами Д.Н.Кашкаровым (1878-1941), В.В.Станчинским (1882-1942), академиками С.С.Шварцем (1919-1976), В.Е.Соколовым (1930-1998), И.А.Шиловым, профессорами А.И.Ивановым (1902-1987), Н.П.Наумовым (1902-1987), А.Г.Банниковым (1915-1987), В.Р.Дольником, С.П.Наумовым (1905-1982), А.В.Михеевым (1907-1999). Ими созданы крупные монографии и учебники. Наряду с этим следует отметить обширный цикл исследований профессоров Московского университета Б.М.Житкова (1872-1943), А.Н.Формозова (1899-1973) и Г.В.Никальского (1910-1977) по экологии рыб, птиц и млекопитающих. Особое внимание эти ученые уделяли промысловым животным и видам, имеющим эпизоотологическое значение.

Наконец, укажем на блестящие исследования по сравнительной анатомии и филогении академика И.И.Шмальгаузена (1884-1963), его учителя академика А.Н.Северцова (1866-1936) и профессора Б.С.Матеева (1889-1973), на исследования высшей нервной деятельности позвоночных школой профессора Л.В.Крушинского (1911-1984). Их общепаразитологические идеи успешно развиваются в настоящее время многочисленными последователями и учениками.

Академик Е.Н.Павловский (1884-1965) разработал теорию природноочаговых инфекционных болезней человека и домашних животных и заложил научные основы борьбы с носителями и переносчиками этих болезней.

Лекция 2. ТИП ХОРДОВЫЕ (CHORDATA) ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

План

1. Положение хордовых в системе животного мира.
2. Связь с другими типами животного мира: билатеральная симметрия, вторичная полость тела, вторичноротость.

Тип Хордовые объединяет животных, весьма разнообразных по внешнему виду, образу жизни и условиям обитания. Представители хордовых встречаются во всех основных средах жизни: в воде, на поверхности суши, в толще почвы и, наконец, в воздухе. Географически они распространены по всему земному шару. Общее число видов современных хордовых равно примерно 40 тыс.

В тип Хордовые входят бесчерепные (ланцетники), круглоротые (миноги и миксины), рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие. К хордовым, как показали блестящие исследования А.О.Ковалевского, относится и своеобразная группа морских, в значительной мере сидячих, животных - оболочников (аппендикулярии, асцидии, сальпы). Некоторые признаки сходства с хордовыми обнаруживает немногочисленная группа морских животных - кишечнодышащие (Enteropneusta), которых иногда также включают в тип хордовых.

Несмотря на исключительное разнообразие хордовых, все они обладают рядом общих черт строения и развития. Основные из них таковы:

1. У всех хордовых имеется осевой скелет, первоначально возникающий в виде спинной струны, или хорды. Хорда представляет собой упругий нечленистый тяж, эмбрионально развивающийся путем отшнуровывания его от спинной стенки зародышевой кишки: хорда имеет энтодермальное происхождение.

Последующая судьба хорды различна. Пожизненно она сохраняется только у низших хордовых (за исключением асцидий и сальп). У большинства представителей хорда в той или иной мере редуцируется в связи с развитием позвоночного столба. У высших хордовых в той или иной мере вытесняется позвонками, в связи с этим осевой скелет из сплошного нечленистого тяжа становится сегментированным. Позвоночник, как и все другие скелетные образования (кроме хорды), имеет мезодермальное происхождение и формируется из соединительнотканного чехла, окружающего хорду и нервную трубку.

2. Над осевым скелетом располагается центральная нервная система, представленная полый трубкой. Полость нервной трубки носит название невроцеля. Трубчатое строение центральной нервной системы характерно практически для всех хордовых. Исключение составляют лишь взрослые оболочники.

Почти у всех хордовых передний отдел нервной трубки разрастается и образует головной мозг. Внутренняя полость сохраняется в этом случае в виде желудочков головного мозга.

Эмбрионально нервная трубка развивается из спинной части эктодермального зачатка.

3. Передний (глоточный) отдел пищеварительной трубки сообщается с наружной средой двумя рядами отверстий, получивших название висцеральных щелей. У низших форм на их стенках располагаются жаберы. Жаберные щели пожизненно сохраняются только у низших водных хордовых. У остальных они появляются лишь как эмбриональные образования, функционирующие на некоторых стадиях развития или не функционирующие вовсе.

Наряду с указанными тремя основными особенностями хордовых должны быть упомянуты следующие характерные черты их организации, которые, однако, кроме хордовых имеются и у представителей некоторых других групп.

Хордовые, так же как и иглокожие, имеют вторичный рот. Он образуется эмбрионально путем прорыва стенки гастролы на конце, противоположном гастропору. На месте же зарастающего гастропора формируется анальное отверстие.

Полость тела у хордовых вторичная (целом). Этот признак сближает хордовых и иглокожими и кольчатыми червями.

Метамерное расположение многих органов особенно четко выражено у зародышей и низших хордовых. У высших их представителей в связи с общим усложнением строения метамерия выражена слабо.

Хордовым свойственна двусторонняя (билатеральная) симметрия тела. Как известно, этим признаком кроме хордовых обладают многие группы беспозвоночных животных.

Эволюционно хордовые характеризуются морфофизиологической преемственностью во всех системах органов, прослеживающейся в изменении гомологичных органов.

Тип Хордовые (Chordata) подразделяется на подтип Оболочники (Tunicata), подтип Бесчерепные (Acrania), подтип Позвоночные, или Черепные (Craniata, или Vertebrata).

Контрольные вопросы

1. В чем значение зоологии позвоночных для изучения общих вопросов биологии?
2. Назовите крупнейших отечественных ученых?
3. Расскажите о значении зоологии для сельского и лесного хозяйства, животноводства, защиты растений, рыбного хозяйства, здравоохранения, охраны природы?
4. В чем главное отличие скелетной системы хордовых от скелета беспозвоночных?
5. В чем главные отличия строения центральной нервной системы хордовых?
6. В чем проявляется метамерия у хордовых?
7. Как подразделяется тип хордовых?

Лекция 3.

ПОДТИП I. ЛИЧИНОЧНОХОРДОВЫЕ (UROCHORDATA), ИЛИ ОБОЛОЧНИКИ (TUNICATA)

План

1. Основные черты организации подтипа
2. Биологические особенности асцидий: одиночные и колониальные, сидячие и плавающие формы. Строение асцидий. Размножение и развитие: бесполое и половое размножение, строение личинки.
3. Систематика личиночнохордовых.
4. Роль исследований А.О.Ковалевского в понимании места оболочников в системе и эволюции хордовых.
5. Взгляды А.Н.Северцова и В.В.Зелинского на происхождение и эволюцию оболочников

Подтип содержит 3 класса: асциды (Apsididae), сальпы (Salpae), аппендикулярии (Appendiculariae).

Сравнительно многочисленная (около 1500 видов) группа исключительно морских животных, резко отличных от других хордовых тем, что во взрослом состоянии у подавляющего большинства видов отсутствуют хорда и нервная трубка. В личиночном возрасте, наоборот, все основные признаки типа выражены у оболочников вполне отчетливо.

Многие виды оболочников ведут прикрепленный образ жизни, обитая одиночно или колониально; есть и свободноплавающие виды, населяющие пелагические части тропических и субтропических морей. Вертикальное распространение велико: от поверхностных слоев воды до глубины более 5 тыс. м. В пределах России отсутствуют в Каспийском и Азовском морях. Всего у нас обитает около 150 видов.

Форма тела обычно мешковидная или бочонкообразная. Снаружи тело одето особой, у большинства видов толстой, оболочкой-туникой, имеющей студенистую или хрящеватую консистенцию. Туника возникла, видимо, в связи с переходом к сидячему или малоподвижному образу жизни и имеет защитное значение. Приспособлением оболочников к таким условиям существования является, вероятно, и способность размножаться не только половым, но и бесполом путем - почкованием. Оболочники - гермафродиты.

Более подробное описание организации оболочников приводится на примере одиночной асцидии, так как расшифровка ее онтогенеза интересна с позиций изучения возможных филогенетических связей хордовых.

КЛАСС АСЦИДИИ (ASCIDIAE)

К этому классу принадлежит большинство оболочников, представленных чаще всего сидячими формами, как одиночными, так и колониальными. Колониальные формы иногда ведут свободноплавающий образ жизни.

Взрослая одиночная асцидия внешне похожа на двугорлую банку. Основанием своего тела (так называемой подошвой) она прикреплена к выступам дна. На верхней части тела

расположен трубкообразный вырост с отверстием, ведущим в огромную мешковидную глотку (рис. 6). Это ротовой сифон. Другое отверстие расположено ниже сбоку - это клоакальный сифон. Глотка пронизана большим числом мелких отверстий - жаберных щелей, или стигм, через которые циркулирует вода. На дне глотки находится отверстие, ведущее в короткий пищевод. Пищевод переходит в мешковидный желудок. Короткая кишка открывается в атриальную полость, которая сообщается с наружной средой через отверстие - атриопор, располагающееся на клоакальном сифоне.

Питание пассивное. Как и у ланцетников, есть эндостиль. Пищевые частицы, попавшие с водой в глотку, осаждаются на нем.

Эндостиль начинается на дне глотки и по ее брюшной стороне поднимается вверх к ротовому отверстию. Здесь он раздваивается, образуя окологлоточное кольцо, и переходит в тянувшийся по спинной стороне глотки спинной вырост, или спинную бороздку. Пищевые комочки перегоняются реснитчатыми клетками эндостилия вверх к окологлоточному кольцу, откуда они по спинному выросту спускаются к пищеводу. Есть желудок, короткая кишка открывается в атриальную полость вблизи клоакального сифона.

Кровеносная система незамкнутая, лакунарная.

Нервная система состоит из лишенного внутренней полости ганглия, расположенного между ротовым и клоакальным сифонами. Органов чувств нет.

Репродуктивная система. Асцидии гермафродиты: в теле одной особи есть и яичник, и семенник. При бесполом размножении на брюшной стороне тела материнской особи появляется колбовидное выпячивание - почкородный столон. Почка вскоре обособляется и превращается в сидячую форму: у колониальных асцидий почка остается на столоне и сама начинает размножаться почкованием. В почках формируются все органы материнской формы.

Половое размножение асцидии благодаря исследованиям А.О.Ковалевского (1840-1901) стало основой для понимания филогенетических связей оболочников с другими хордовыми. Из оплодотворенного яйца быстро формируется свободноплавающая личинка (рис. 7). Внешне она слегка напоминает головастика: ее "голова" содержит все органы, а хвост позволяет быстро перемещаться. В хвосте кроме мускулатуры и плавниковой складки закладываются хорда и нервная трубка. Жизнь личинки коротка по времени (не более суток), вскоре она прикрепляется двумя выростами головы к субстрату и подвергается регрессивному метаморфозу. Хорда исчезает. Уменьшаются в размерах, а затем исчезают нервная трубка, светочувствительный глазок пузырька, которая образует ганглий, упомянутый при описании взрослой формы асцидий. Наоборот, глотка разрастается, число жаберных отверстий резко увеличивается. Ротовое и анальное отверстия перемещаются наверх. Тело принимает типичный для взрослой особи мешковидный облик. На поверхности тела быстро формируется туника.

Филогения оболочников во многом еще неясна. Основываясь на классических работах А.О.Ковалевского о развитии асцидий и на филогенетических исследованиях А.Н.Северцова (1866-1936), можно предполагать, что оболочники и прочие хордовые имели, вероятно, общих предков. Предки оболочников были свободноплавающими животными, передвигающимися в воде при помощи длинного хвостового плавника. Они имели развитую нервную трубку с расширенным мозговым пузырем на переднем конце, органы чувств в виде слухового пузырька и пигментированного глазка, хорошо развитую хорду. Позднее большинство видов перешло к сидячему образу жизни и строение их тела значительно упростилось (нервная система, органы чувств, хорда, мускулатура). Наоборот, прогрессивно развились приспособления, обусловленные сидячим образом жизни: толстая туника-надежная защита для внутренних органов, сложный жаберный аппарат, эндостиль, размножение не только половым путем, но и (у большинства) почкованием.

Таким образом, с изменением условий и образа жизни изменилась и общая организация оболочников. Онтогенез асцидий наглядно указывает на взаимосвязь условий жизни и строения их личинок на разных стадиях развития.

Контрольные вопросы

1. Какие животные относятся к оболочникам?
2. Почему, несмотря на совершенно своеобразную внешность и образ жизни, их относят к хордовым?
3. Главнейшие отличия оболочников от остальных хордовых животных?
4. Каковы происхождение и основные направления эволюции оболочников?
5. Опишите внутреннее строение асцидии?
6. Опишите устройство центральной и периферической нервной системы у взрослой асцидии?
7. Как происходит половое размножение
8. Опишите строение и метаморфоз личинки?

Лекция 4 ПОДТИП II. БЕСЧЕРЕПНЫЕ (ACRANIA)

План

1. Биология, строение и развитие ланцетника
2. Черты организации бесчерепных, характеризующие их как группу, близкую к предкам позвоночных
3. Специфические черты строения, связанные с придонным образом жизни

Подтип включает один класс Головохордовые (Cephalochordata). В этом классе один отряд - ланцетникообразные (Amphioxiformes) с одним семейством ланцетниковые и тремя подсемействами: обыкновенные ланцетники (Branchiosmidae), эпигонихты (Epigonichtys) и амфиоксиды (Amphioxidae).

Бесчерепные - немногочисленная группа (примерно 30 видов) наиболее примитивных исключительно морских хордовых животных. Общее распространение их приурочено к умеренным и теплым морям Атлантического, Индийского и Тихого океанов. Встречаются в Черном и Японском морях. Предпочитают температуру воды +17 ... +30⁰С при солености 20-30⁰/оо.

Ланцетники-бранхиостомы и эпигонихты живут в прибрежных мелководных участках морей, преимущественно зарывшись задним концом тела в субстрат дна. Грунт предпочитают песчаный. Потрясенный прикосновением или светом ланцетник быстро выскакивает из убежища и зарывается вновь. Ланцетники-амфиоксиды встречаются только в планктоне открытых частей океана.

Питаются ланцетники диатомовыми водорослями, детритом, зоопланктоном. Размножаются в теплое время года, к примеру в Черном море - с конца мая до начала августа. Оплодотворение у них наружное: половые продукты одновременно выбрасываются самками и самцами в воду.

Ланцетник - популярный объект исследования зоологов, что объясняется особенностями его строения. Все основные признаки типа сохраняются у представителей этой группы пожизненно. Изучение его строения важно для понимания принципов организации хордовых, а также происхождения и формирования позвоночных животных в эволюции. Считают, что предки позвоночных были близки по организации к ланцетнику.

Рассмотрим организацию бесчерепных на примере обитающего в Черном море европейского ланцетника (*Branchiostoma lanceolatum*).

ОРГАНИЗАЦИЯ БЕСЧЕРЕПНЫХ (на примере ланцетника)

Внешний вид. Ланцетник - полупрозрачное животное с телом рыбообразной формы, сжатым с боков, длиной 5-8 см. По спинной стороне тянется складка - спинной плавник.

Продолжаясь на хвостовой отдел, она образует ланцетовидный хвостовой плавник. По бокам нижней части тела располагаются две метаплевральные складки. Срастаясь, они ограничивают атриальную, или околожаберную, полость и тянутся назад до атриального отверстия. На передней части тела снизу располагается большое предротовое углубление, окруженное 10-20 парами щупалец. Этим углублением (предротовой воронкой) начинается пищеварительный тракт (рис. 1).

Кожные покровы ланцетника состоят из двух слоев: наружного-эпидермиса и внутреннего - кутиса. Эпидермис у ланцетника однослойный и прикрыт снаружи тонким слоем кутикулы. Клетки эпидермиса цилиндрические. В этом же слое имеются бокаловидные железистые клетки, некоторые клетки имеют чувствующие волоски. Кутис выражен слабо и представлен студенистой рыхлой соединительной тканью.

Мускулатура метамерна и малодифференцирована, обеспечивает лишь несложные движения животного при плавании и зарывании в песок. Она распределена по телу неравномерно: ее большая часть находится на спинной стороне и в хвостовой области. Мышечный слой состоит из двух продольных долей, разделенных на сегменты - миомеры. Миомеры отграничены друг от друга соединительнотканными прослойками - миосептами, создающими опору мышечным волокнам. Последние изогнуты под острыми углами вершины которых направлены к переднему концу тела. В этой связи миомеры представляют собой как бы вложенные друг в друга конусы. Миомеры левой и правой сторон тела расположены асимметрично: против цельного миомера одной стороны располагаются две половинки смежных миомеров противоположной стороны. Такая позиция мышечных сегментов облегчает при плавании изгибание тела в горизонтальной плоскости. Мышечный слой, расположенный на брюшной стороне тела (точнее, на передних двух третях ее), плоский и тонкий.

Скелет представлен хордой, расположенной по продольной оси тела. Вокруг хорды лежит толстый соединительнотканый слой, который окружает и лежащую над хордой нервную трубку (рис.2.). Отростки этого футляра связаны с миосептами и с подкожной соединительной тканью. В области жаберных щелей располагается сложная сеть опорных перекадин из волокнистого бесклеточного вещества. Опорой для плавников служат стержни плотной студенистой ткани; сходные образования составляют скелет предротовой воронки и щупалец.

Нервная система. Центральная нервная система представлена дорсально расположенной продольной нервной трубкой. Внутренняя полость ее называется невроцелем. Края трубки на спинной стороне не срастаются, и невроцель имеет здесь вид узкой щели. На переднем конце нервной трубки невроцель несколько расширяется. Предполагают, что это расширение соответствует третьему желудочку головного мозга позвоночных. Разрушение переднего отдела нервной трубки вызывает расстройство координации движений. На ранних стадиях развития ланцетника полость нервной трубки сообщается с наружной средой посредством отверстия, именуемого невропором. У взрослых особей на месте невропора, т.е. на передневерхней части головного отдела тела, остается углубление, называемое обонятельной ямкой.

Вдоль всей нервной трубки, по краям невроцеля, располагаются светочувствительные образования - глазки Гессе. Каждый из них представляет собой комбинацию из двух клеток: светочувствительной и пигментной. В итоге весь мозг ланцетника оказывается светочувствительным.

Периферическая нервная система представлена нервами, отходящими от нервной трубки. При этом на один мышечный сегмент приходится две пары нервов - спинная и брюшная. Спинные нервы в функциональном отношении являются смешанными - двигательными-чувствующими, брюшные же - чисто двигательными. Спинные и брюшные ветви нервов у ланцетника, в отличие от подавляющего большинства позвоночных, не связаны между собой, таким образом, предполагается отсутствие рефлекторных дуг, которые существуют у позвоночных.

Органы чувств весьма примитивны. Световые раздражения воспринимаются глазками Гессе. Обонятельная ямка, видимо, воспринимает химические свойства воды. По всему телу в эпидермисе разбросаны чувствующие клетки, воспринимающие волновые раздражения.

Питание и дыхание в значительной мере пассивные. Ланцетники кормятся взвешенными в воде мелкими животными и растительными организмами. Щупальца, расположенные по краю ротовой воронки, взмучивают детрит (см. рис. 1), а мерцательный эпителий, выстилающий ротовую воронку изнутри, направляет поток воды с пищей к ротовому отверстию. В глубине воронки расположен рот. Он окружен направляющими складками - парусом. Объемистая глотка прободена многочисленными (около 100 пар) косо расположенными жаберными щелями. Последние открываются не наружу, а в так называемую атриальную, или околожаберную, полость. Атриальная полость ограничена сросшимися метаплеуральными складками. Только у своего заднего края складки не срастаются, и здесь образуется отверстие, именуемое атриопором. Таким образом, вода из глотки через жаберные щели поступает в атриальную полость и из нее через атриопор в наружную среду. Околожаберная полость обеспечивает защиту дыхательного аппарата от засорения его частичками грунта, что очень важно для ланцетников. Есть мнение, что дыхание осуществляется и через кожу.

По средней линии брюшной стороны глотки тянется желобок, или борозда, - эндостиль. Он выстлан железистыми и мерцательными клетками. У ротового отверстия эта борозда раздваивается и двумя мерцательными полосками поднимается на спинную сторону глотки. Здесь проходит наджаберная борозда, которая тянется назад до кишечника. Функция эндостиля заключается в следующем. Железистые клетки выделяют слизь, которая обволакивает пищевые частицы, осаждающиеся из воды на эндостиль. Движением ресничек эпителия эндостиля возбуждается ток, который увлекает слизь и пищевые комочки вперед к ротовому отверстию. У ротового отверстия пищевая масса поднимается вверх и по наджаберной борозде транспортируется в кишечник, тем самым удлиняется путь движения пищи. Кроме того, считают, что складки жаберных щелей тоже участвуют в движении пищи.

Кишечник прямой и не подразделен на отделы. От брюшной стороны передней части кишки отходит полый слепой вырост, именуемый печеночным, так как он гомологичен печени более высокоорганизованных позвоночных животных.

Кровеносная система ланцетника замкнутая, она примитивна и представлена потоками артериальной и венозной крови (рис. 3). Сердца у ланцетника нет.

Артериальная система. Под глоткой тянется сократимая брюшная аорта. В обе стороны от нее отходят парные жаберные артерии, проходящие в перегородках между жаберными щелями. Жаберные артерии тонкостенны и не образуют капиллярных разветвлений, на спинной стороне глотки уже окисленная кровь поступает в парные наджаберные сосуды, или корни спиной аорты. На уровне заднего конца глотки они сливаются и образуют основной артериальный ствол - спинную аорту, которая, располагаясь под хордой, идет вдоль тела до его заднего конца. На своем пути спинная аорта распадается на сосуды, идущие к внутренним органам. Вперед от корней аорты отходят сонные артерии, снабжающие кровью головной отдел тела.

Венозная система. От переднего конца тела кровь собирается в парные яремные (или передние кардинальные) вены, несущие кровь назад. От заднего конца тела кровь выносятся парными задними кардинальными венами; по ним кровь течет вперед. Позади глотки передние и задние кардинальные вены соответствующих сторон сливаются и образуют два (левый и правый) широких тонкостенных кьюьеровых протока. Из кьюьеровых протоков кровь изливается в венозный синус, откуда берет начало брюшная аорта. Венозная кровь от внутренних органов собирается в подкишечную вену, которая, достигнув печеночного выроста, распадается в нем на сеть капилляров, образуя воротную систему печеночного выроста. Далее кровь течет по печеночной вене, впадающей в венозный синус.

В связи с отсутствием у ланцетника сердца ток крови обусловлен пульсацией брюшной аорты и нижних частей жаберных сосудов (“жаберные сердца”).

Кровь бесцветна: она не содержит ни форменных элементов, ни пигмента.

Выделительная система представлена многочисленными (до 90 пар) нефридиями, расположенными в области глотки. Один конец нефридиальной трубочки имеет ряд отверстий, сообщающих ее с полостью тела - целомом, которая у ланцетника тянется над глоточной областью в виде парных продольных каналов. Отверстия - нефростомы одеты булавовидными клетками - соленоцитами. Соленоцит имеет внутри тонкий стенок полости тела в непосредственной близости от нефридиальных трубочек находится густая сеть капилляров кровеносных сосудов, через которую в целом, видимо, происходит фильтрация жидкостей, содержащих продукты обмена. Другой конец нефридиальной трубочки открывается в атриальную полость, куда и выводятся продукты выделения для выбрасывания наружу.

Выделительная система ланцетника очень близка к выделительной системе некоторых кольчатых червей.

Контрольные вопросы

1. Какие животные относятся к бесчерепным? Много ли их? Где они живут?
2. Особенности организации ланцетника: общий план строения и важнейшие отличия от позвоночных и оболочников?
3. Особенности строения кожи ланцетника?
4. Почему бесчерепные называются головохордовыми?
5. Что составляет центральную нервную систему ланцетника?
6. Что такое глазки Гессе, как они устроены, расположены, действуют?
7. Перечислите особенности кровеносной системы ланцетника?

Лекция 5.

ПОДТИП II. БЕСЧЕРЕПНЫЕ (ACRANIA)

План

1. Эмбриональное развитие ланцетника
2. Черты организации бесчерепных, характеризующие их как группу, близкую к предкам позвоночных.
3. Особенности строения и биологии, сближающая их с беспозвоночными.

Репродуктивная система. Ланцетники - раздельнополые животные. Их половые железы характеризуются многочисленностью и посегментным расположением. Они лежат в целоме и вдаются в атриальную полость в виде двух рядов округлых (яичники) или слегка вытянутых (семенники) тел - около 25 пар. Созревшие половые продукты через временно возникающие половые протоки выделяются в околожабрную полость, а затем через атриопор выносятся наружу. Оплодотворение у ланцетников наружное, яйца мелкие (диаметр - 0,1 мм), бедные желтком.

Рассмотрим развитие ланцетника подробнее.

Развитие ланцетника впервые было изучено А.О.Ковалевским. Вопрос этот имеет большой интерес, так как анализ стадий развития примитивнейшего из современных хордовых животных дает некоторые основания для суждения о ранних этапах филогении хордовых. Кроме того, развитие ланцетника представляет упрощенную схематическую картину эмбрионального развития и других хордовых.

На рисунках 4 и 5 изображены последовательные стадии эмбрионального развития ланцетника вплоть до формирования личинки.

Дробление оплодотворенного яйца полное и почти равномерное: при образовании бластулы видно, что на ее нижней стороне, соответствующей вегетативной (“растительной”) части яйца, клетки крупнее, чем на верхней. В силу этого внутренний слой следующей затем

стадии гаструлы представлен более крупными клетками. Дробление происходит очень быстро. В эктодерме верхней стороны зародыша обособляется медуллярная пластинка, края которой свертываются, а затем и смыкаются. Возникающая таким путем нервная трубка сохраняет на переднем конце (через невропор) некоторое время сообщение с внешней средой, а на заднем конце (через нервно-кишечный канал) - с полостью гаструлы, т.е. с первичной кишкой. В дальнейшем нервно-кишечный канал исчезает вовсе, а на месте невропора остается обонятельная ямка.

Одновременно наблюдается дифференцировка энтодермы. На спинной стороне первичной кишки появляется продольное выпячивание. В последующем оно отделяется и превращается в плотный тяж - хорду.

Примерно в это же время по бокам от зачатка хорды появляются два ряда симметрично расположенных выпячиваний первичной кишки: по мере разрастания они отделяются от нее и образуют парный ряд зачатков мезодермы - метамерно расположенных целомических мешков. По мере дальнейшего развития каждый целомический мешок делится на два отдела: верхний - сомит и нижний - боковую пластинку. Впоследствии полости сомитов не сливаются между собой, а исчезают; полости же боковых пластинок, сливаясь между собой, образуют вторичную полость тела, или целом.

При дальнейшей дифференцировке сомита возникают следующие зачатки: 1) склеротом (нижняя внутренняя часть сомита) даёт начало клеткам, образующим соединительнотканное влагалище хорды и нервной трубки, опорные лучи в плавниках и, видимо, миосепты; 2) миотом (часть сомита, прилегающая к хорде) формирует туловищную мускулатуру; 3) кожный листок, верхняя и наружная часть сомита образует соединительнотканную часть кожи, т.е. кутис.

Из баковой пластинки развиваются брюшина, брыжейки (в которых в виде продольных каналов возникают основные кровеносные сосуды), мускулатура кишечника. Нефридиальные каналцы развиваются в виде пальцевидных выпячиваний стенок вторичной полости тела. Гонады развиваются как выпячивания той части стенок полости тела, которая соответствует месту разделения сомита и боковой пластинки-гонотому.

Рот образуется путём выпячивания первичной кишки на конце, противоположном гастропору (первичному рту), и встречного выпячивания эктодермы. Закладка рта и жаберных щелей происходит асимметрично. Ротовое отверстие закладывается на нижней левой стороне зародыша. Левые жаберные щели (их 14) первоначально возникают на брюшной стороне, а затем перемещаются на правую сторону зародыша. Затем здесь появляется еще один ряд щелей (их 8), расположенных выше упомянутых ранее 14 щелей. Впоследствии нижний ряд щелей смещается на брюшную сторону и лишь после этого - на левую сторону тела. Число их при этом сокращается с 14 до 8. Число жаберных щелей с обеих сторон затем резко возрастает. Впоследствии рот смещается на брюшную сторону.

Атриальная полость возникает первоначально в виде желобки на нижней поверхности тела. Формирующие этот желобок метаплевральные складки растут навстречу друг другу и, смыкаясь, образуют полость, открывающуюся наружу лишь в задней своей части, где упомянутые складки не срастаются. В целом личиночное развитие ланцетника длится около трех месяцев.

ПРЕДКИ БЕСЧЕРЕПНЫХ

Палеонтология не располагает материалами о предках современных бесчерепных. О происхождении этой группы приходится судить по сравнительно-анатомическим и эмбриологическим данным. Согласно А.Н.Северцову, предки бесчерепных были свободно плавающими, двусторонне-симметричными животными. У них не было атриальной полости, хорда не доходила до головного конца тела. Жаберных щелей было меньше (17-20), и располагались они, видимо, симметрично. Эта группа дала начало двум ветвям. Одна сохранила свободноплавающий образ жизни и привела к позвоночным. Другая приспособилась к малоподвижному, придонному или роющему образу жизни. Наблюдаемая

на известных стадиях онтогенеза современных бесчерепных асимметрия в расположении жаберных щелей, возможно, и есть отголосок того этапа филогенеза, когда предки Astrapia были придонными животными, лежавшими на дне на одном боку. Жаберные щели их были смещены на верхнюю сторону.

В последующем некоторые бесчерепные перешли к жизни в грунте дна, в связи с чем в качестве приспособительного образования, защищающего жаберные щели от засорения твердыми частицами, у них развились метаплеуральные складки и околожаберная (атриальная) полость. Таковы ныне обыкновенные ланцетники и эпигонихты. Другая же часть осталась жить в толще воды, став частью планктона (амфиоксиды).

В настоящее время учеными высказана и иная точка зрения на происхождение бесчерепных. Предполагают, что ланцетники - это неотенические формы некогда существовавших прикрепленных к дну животных (возможно, подтип Оболочников), которые приобрели возможность к размножению в личиночной стадии.

Как уже было сказано ранее, подтип Бесчерепные содержит один класс - головохордовые (Cephalochordata), один отряд - ланцетникообразные (Amphioxiformes) и, по мнению современных систематиков, одно семейство - ланцетниковые (Branchiostomidae), включающее примерно 30 видов. Некоторые зоологи выделяют в нем 3 подсемейства.

Обыкновенные ланцетники (Branchiostoma), на примере которых описан подтип, характеризуются симметричным строением. Половые железы у них парные, метаплеуральные складки одинаковой длины. Длина их тела до 8 см. Известно около 20 видов.

Ланцетники эпигонихты (Epigonichtys) мельче, длина тела до 5 см. У них проявляются некоторые черты асимметричного строения: половые железы находятся только на правой стороне тела, правая метаплеуральная складка длиннее левой. Известно 6 видов.

Ланцетники амфиоксиды (Amphioxidae) характеризуются некоторыми чертами личиночного строения: атриальной полости у них нет, рот смещен на левую сторону и почти лишен щупалец. Длина их тела до 16 мм. В отличие от других ланцетников они ведут не бентосный, а планктонный образ жизни. Допускают, что они являются личинками эпигонихтов.

В некоторых районах ланцетники многочисленны. У побережья Юго-Восточной Азии местами развита добыча ланцетников путем промывания на ситах песка, взятого с поверхности дна. В целом же они имеют значение в морских биоценозах, включаясь в пищевые связи животных, обитающих в бентосе и в планктоне.

Контрольные вопросы

1. Как устроены семенники и яичники, где и как они располагаются? Раздельны ли полы у ланцетника?
2. В каких двух направлениях вероятно эволюционировали бесчерепные?

Лекция 6. ПОДТИП III. ПОЗВОНОЧНЫЕ (VERTEBRATA), ИЛИ ЧЕРЕПНЫЕ (CRANIATA).

План

1. Общая характеристика подтипа позвоночные
2. Основные черты организации: осевой скелет, череп, скелет конечностей; пищеварительная система; кровеносная система; органы дыхания; центральная нервная система и головной мозг; выделительная и половая системы.
3. Основное условие прогрессивной эволюции позвоночных.
4. Деление на классы: объединение классов в таксономические (надклассы, разделы) и нетаксономические (анамнии и амниоты, пойкилотермные и гомойотермные) группы

Позвоночные - высший подтип хордовых. По сравнению с бесчерепными и оболочниками они характеризуются значительно более высоким уровнем организации, что наглядно выражено как в их строении, так и физиологических отправлениях. Среди позвоночных нет видов, ведущих сидячий (прикрепленный) образ жизни. Они перемещаются в широких пределах, активно разыскивая и захватывая пищу, находя для размножения особей другого пола, спасаясь от преследования врагов.

Активные перемещения обеспечивают позвоночным животным возможность смены мест обитания в зависимости от изменений условий существования и потребностей на разных этапах их жизненного цикла, например при развитии, половом созревании, размножении, зимовках и т. д. Указанные общебиологические черты позвоночных прямо связаны с особенностями их морфологической организации и с физиологией.

Нервная система позвоночных значительно более дифференцирована, чем у низших хордовых. У всех животных этого подтипа развит головной мозг, функционирование которого обуславливает высшую нервную деятельность - основу приспособительного поведения. Для позвоночных характерно наличие разнообразных и сложно устроенных органов чувств, служащих основной связью между живым организмом и внешней средой.

С развитием головного мозга и органов чувств связано возне нежных и важных органов. В качестве осевого скелета взамен хорды у подавляющего большинства животных функционирует более совершенное и прочное образование - позвоночный столб, который выполняет роль не только опорного стержня тела, но и футляра, заключающего себе спинной мозг.

В области переднего отдела кишечной трубки возникают подвижные части скелета, из которых формируется ротовой, а у огромного большинства - челюстной аппарат, обеспечивающий схватывание, удержание пищи, а у высших позвоночных и измельчение ее.

Общий обмен веществ у позвоночных несравненно более высокий, чем у низших хордовых. В этой связи надо указать на характерные черты организации: наличие сердца обуславливает быстрый кровоток; в выделительной системе почки надежно обеспечивают выведение из организма возросшего количества продуктов обмена. Схема строения позвоночного представлена на рисунке 8.

Указанные черты высокой жизненной организации обусловили широкое распространение позвоночных и проникновение их во все жизненные среды.

Позвоночные появились на рубеже ордовика - силура, а в юре существовали уже представители всех известных ныне их классов. Общее число современных видов около 40 тыс. В обобщенном виде их классификация изложена ниже.

КЛАССИФИКАЦИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Подтип Позвоночные, или Черепные (Vertebrata, или Craniata), условно подразделяется на **две группы**: *Анамния* (Anamnia) - первичноводные и *Амниота* (Amniota) - наземные животные.

Группа первичноводных позвоночных - Анамния (Anamnia). В качестве органов дыхания в течение всей жизни или в личиночном состоянии у них функционируют жабры; **при развитии яйца не образуется зародышевых оболочек.** Общая схема их классификации следующая.

Раздел А. Бесчелюстные (Agnatha)

Надкласс I. Бесчелюстные (Agnatha)

Класс Круглоротые (Cyclostomata)

Раздел Б. Челюстноротые (Gnathostomata)

Надкласс II. Рыбы (Pisces)

Класс Хрящевые рыбы (Chondrichthyes)

Класс костные рыбы (Osteichthyes)

Надкласс III. Четвероногие (Tetrapoda)

Класс Земноводные (Amphibia)

Группа наземных позвоночных - Амниота (Amniota). Жаберного дыхания нет ни на одной из стадии жизни; при развитии яйца **формируются зародышевые оболочки.** Группа включает 3 класса.

Класс Пресмыкающиеся (Reptilia)

Класс Птицы (Aves)

Класс Млекопитающие (Mammalia)

ОРГАНИЗАЦИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Позвоночные объединены общностью морфофизиологической организации. Во всех системах органов этих животных можно проследить черты преемственных изменений в связи с эволюционным преобразованием гомологичных органов. Ниже излагается общий план строения, функционирования и закладки в онтогенезе отдельных систем органов.

Кожные покровы представляют собой весьма важную в функциональном отношении систему. Кожа непосредственно контактирует с внешней средой и испытывает прямое ее воздействие. Кожа и мускулы оформляют тело животного с поверхности, придают ему форму и удерживают все внутренние органы. Кожные покровы защищают тело от внешних механических и химических повреждений, воздействия температуры, иссушения, проникновения микробов. Кожа принимает участие в терморегуляции, газообмене и выведении продуктов распада. Производные кожи могут принимать участие в формировании органов передвижения (копыта), служить для хватания (когти), нападения и защиты (рога, иглы и др.), полета (складки), плавания (перепонки).

Кожа содержит рецепторы органов осязания, в ней много желез разного назначения (слизистые, жировые, пахучие, потовые и пр.).

Для кожи позвоночных характерна двуслойность. Наружный слой - *эпидермис* - имеет эктодермальное происхождение. Он всегда многослоен. Нижний слой его пожизненно остается живым и деятельным и продуцирует новые слои клеток. Верхние слои эпидермиса составлены обычно уплощенными клетками, которые у наземных позвоночных ороговевают, отмирают и постоянно слущиваются. Эпидермис дает начало роговым производным кожи - роговым чешуям, перьям, волосанному покрову, когтям, копытам, полым рогам. В эпидермисе развиваются разнообразные кожные железы.

Внутренний волокнистый слой кожи - *кориум*, иначе именуемый *кутисом*, или собственно кожей, развивается из мезодермального зачатка - кожного листка сомита. Слой кориума толст, он составляет основную часть кожи, обладающую большой прочностью. В кориуме развиваются разнообразные окостенения в виде чешуй рыб, покровных костей, образующих так называемый кожный скелет (в отличие от хондрального скелета). За счет собственно кожи развиваются также костные рога оленей. В нижней части кутиса накапливается подкожный слой жира.

Мускулатура. Располагающийся под кожей слой мышц представляет собой основную массу мускулатуры, именуемую *мускулатурой тела*, или *соматической*. Она обеспечивает животным возможность движения в среде и состоит из поперечно-полосатой мышечной ткани. У низших позвоночных, как и у бесчерепных, мускулатура имеет сегментированный характер. У высших позвоночных в связи с общим усложнением телодвижений, с развитием конечностей сегментация нарушается, и туловищная мускулатура группируется, оформляя такие части тела, как торс, голову, органы движения.

Кроме *соматической мускулатуры* у позвоночных есть мускулатура кишечника и некоторых других внутренних органов (сосудов, каналов). Эта *мускулатура* носит название *висцеральной*. Она сложена гладкой мышечной тканью и обеспечивает, в частности, движение пищи в кишечнике, сокращение стенок кровеносных сосудов.

Туловищная мускулатура эмбрионально возникает из внутреннего листка миотома, т.е. спинного отдела мезодермы. Висцеральная мускулатура - это производное боковой пластинки, т.е. брюшного отдела мезодермы.

Внутренний скелет - это опорная основа тела позвоночного животного. Кроме того, скелет участвует в движении тела, осуществляет защиту внутренних органов.

Топографически скелет позвоночных может быть разделен осевой, висцеральный, скелет поясов конечностей и свободных конечностей.

Осевой скелет в первоначальном виде представлен *хордой*, окруженной толстой соединительнотканной оболочкой. Последняя охватывает не только хорду, но и лежащую над ней нервную трубку. Хорда развивается из зачатка спинной стороны первичной кишки, т.е. имеет энтодермическое происхождение.

У большинства позвоночных хорда вытесняется и замещается хрящевым или костным скелетом. Хрящевой и костный скелеты развиваются как производные указанной выше соединительнотканной (мезодермальной по происхождению) оболочки. Оболочка эта является, таким образом, скелетогенной.

В осевом скелете различают *позвоночный столб* и мозговой череп. При развитии позвонков первоначально закладываются метамерно расположенные парные хрящи, прилегающие к поверхности хорды. Это зачатки верхних и нижних дуг позвонков. Разрастание и смыкание наружных концов верхних дуг приводит к формированию *спинномозгового канала*, в котором располагается нервная трубка нижние дуги смыкаются в хвостовом отделе (у рыб) и ограничивают *гемальный канал*, где проходят спинная аорта и хвостовая вена. В результате смыкания внутренних концов верхних и нижних дуг образуются тела позвонков, внутри них и между ними в той или иной мере может сохраняться хорда. В туловищном отделе к отросткам нижних дуг позвонков причленяются *ребра*.

Мозговой череп, или черепная коробка, закладывается в виде двух пар хрящей, лежащих под зачатком головного мозга. Задняя их пара - *парахордали* - располагаются по бокам переднего конца хорды; передняя пара - *трабекулы* - впереди от нее. В них преобразуются зачатки первых позвонков и отчасти дуги висцерального скелета. Разрастание и смыкание парахордали и трабекул приводят к образованию основной пластинки черепа, подстилающей головной мозг. Одновременно вокруг закладывающихся органов чувств (обоняния, зрения, слуха) возникают хрящевые капсулы. Они располагаются несколько выше уровня основной пластинки черепа и закрывают головной мозг с боков. В последующем развитие капсулы органов чувств соединяются и срастаются с основной пластинкой черепа. При хрящевом состоянии черепа полной крыши у мозговой коробки не возникает. Остающиеся между перемычками крыши черепа отверстия - *фонтанели* - затянуты соединительнотканной перепонкой. Сплошная крыша черепа возникает лишь в связи с образованием накладных (кожных) костей (лобных, теменных).

Таким образом, мозговой череп возникает в связи с развитием головного мозга и органов чувств как защитное их образование.

Висцеральный скелет филогенетически формируется независимо от мозгового черепа. Его закладка происходит в соединительной ткани вблизи передней части пищеварительной трубки. Первоначально висцеральный скелет - это ряд многочисленных однообразных дуг, расположенных между жаберными щелями. Они служат опорой дыхательному аппарату.

С последующим преобразованием висцерального скелета связано приобретение позвоночными таких органов, как верхние и нижние первичные челюсти, среднее ухо, дно мозгового черепа, гортань.

Понятие “висцеральный скелет” рассматривается в основном применительно к низшим позвоночным животным. У высших оно заменяется понятием “висцеральный череп”, “лицевой череп”.

Скелет поясов конечностей и свободных конечностей. У позвоночных животных различают конечности парные и непарные. В свою очередь парные конечности могут быть или плавниками, или конечностями наземного типа.

Скелет непарных конечностей - *спинного, хвостового, анального плавников* - состоит из ряда хрящевых или костных лучей, не связанных с другими частями скелета.

Скелет парных конечностей подразделяется на скелет поясов конечностей и скелет свободной конечности. Пояса конечностей всегда располагаются внутри тела животного. Скелет свободной конечности у позвоночных бывает двух типов: *плавник рыб* и *пятипалая конечность* наземных позвоночных. В первом случае скелет представлен несколькими рядами хрящиков или косточек которые перемещаются относительно пояса как единый рычаг. Скелет пятипалой конечности состоит из ряда рычагов, способных перемещаться и совместно относительно пояса конечностей, и отдельно - один относительно другого. Закладка скелета конечностей происходит в соединительнотканном слое кожи.

Органы пищеварения. Система пищеварительных органов представлена трубкой, начинающейся ротовым отверстием и заканчивающейся анальным отверстием. Пищеварительный тракт формируется из энтодермальной трубки гастролы. В связи с этим эпителий пищеварительного тракта является энтодермальным. Только в области ротового и анального отверстий энтодермальный эпителий незаметно переходит в эктодермальный. Это связано с впячиванием стенок тела (а следовательно, и эктодермы) при образовании указанных выше отверстий.

Пищеварительный тракт подразделяется на следующие основные отделы: 1) *ротовая полость*, служащая для принятия пищи; 2) *глотка* - отдел, всегда связанный с органами дыхания: у рыб в глотку открываются жаберные щели, у наземных позвоночных в глотке располагается гортанная щель; глотку справедливо называют дыхательным отделом пищеварительной трубки; 3) *пищевод*; 4) *желудок* - расширение кишечного тракта, имеющее в некоторых случаях весьма сложное устройство; 5) *кишечник*, в типичном случае подразделяющийся на переднюю, или тонкую, среднюю, или толстую, и заднюю, или прямую кишку. Морфологическое усложнение кишечного тракта в ряду позвоночных идет по пути его удлинения и дифференцировки на отделы. В пищеварительную трубку открываются протоки трех видов пищеварительных желез: *слюнных, печени, поджелудочной*.

Слюнные железы - приобретение наземных позвоночных. В них преобразуются слизистые железы ротовой полости. Секрет их смачивает пищу и способствует расщеплению углеводов.

Печень и поджелудочная железа развиваются путем выпячивания переднего отдела эмбриональной кишки. *Печень* возникает из слепого выроста брюшной стенки кишечника. Протоки печени впадают в передний отдел тонкой кишки. *Поджелудочная железа* развивается из нескольких, чаще из трех, зачатков, представляющих собой также выросты кишечника. Эта железа, в отличие от печени, обычно не имеет вида компактного тела, и ее дольки рассеяны по брыжейке переднего отдела тонкой кишки.

Функции обеих указанных желез шире, чем только пищеварительные. Так, печень кроме выделения желчи, эмульгирующей жиры и активизирующей действие других пищеварительных ферментов, служит важным органом обмена веществ. Здесь нейтрализуются некоторые вредные продукты распада, накапливается гликоген. Ферменты поджелудочной железы расщепляют белки, жиры и углеводы. Одновременно поджелудочная железа служит органом внутренней секреции. Расстройство этой функции приводит к потере способности организма использовать сахар. В результате возникает тяжелое заболевание - диабет.

Органы дыхания позвоночных бывают двух типов - жабры и легкие, и у значительной части позвоночных существенное значение в дыхании имеет кожа.

Жаберный аппарат представляет собой систему парных, обычно симметрично расположенных, щелей, служащих для сообщения глотки с наружной средой. Передние и задние стенки жаберных щелей выстланы слизистой оболочкой, образующей пластинчатые выросты; выросты поделены на лепестки, носящие название жаберных. Каждая жаберная пластинка выше лепестков носит название полужаберы. В промежутках между жаберными щелями (в жаберных перегородках) располагаются висцеральные жаберные дуги (см. с.27 о

висцеральном скелете). Таким образом, каждая жаберная дуга связана с двумя полужабрами двух разных жаберных щелей.

Жаберные щели закладываются в виде системы парных энтодермальных выпячиваний, растущих из глотки кнаружи. Одновременно появляются эктодермальные выпячивания наружных покровов. Зачатки растут навстречу друг другу и затем соединяются. Следовательно, жаберные щели имеют смешанное энто- и эктодермальное происхождение. Жаберные лепестки обычно развиваются из эктодермального зачатка щели, и только у бесчелюстных они имеют энтодермальное происхождение.

Органы дыхания наземных позвоночных - легкие - в схеме представляют собой пару мешков, открывающихся в глотку через гортанную щель. Эмбрионально легкие возникают в виде выпячивания брюшной стенки глотки в задней части жаберного аппарата, т.е. имеют энтодермальное происхождение. На ранних стадиях развития эмбрионов зачатки легких напоминают пару внутренних (энтодермальных) жаберных щелей. Эти обстоятельства, а также общие для легких и жабр черты кровоснабжения и иннервации заставляют считать легкие гомологами задней пары жаберных мешков.

Кожа участвует в дыхании в случаях, когда в ней отсутствуют плотные роговые или костные чешуи, например у земноводных, голокожих рыб.

Функционально дыхательная система участвует в обогащении крови кислородом и в удалении углекислого газа. Через дыхательную систему у низших водных животных происходит сбрасывание аммиака. У теплокровных животных она участвует в процессах терморегуляции. Принцип работы дыхательной системы обмен CO_2 и O_2 между потоками газа и крови, направленными противотоком навстречу друг другу.

Органы кровообращения. Кровеносная система у позвоночных, как и у бесчерепных, замкнутая. Закладывается кровеносная система из внутренних листков боковых пластинок (см. развитие ланцетника). Она состоит из сообщающихся между собой кровеносных сосудов, которые в грубой схеме могут быть сведены к двум стволам: спинному, где кровь течет от головы к хвосту, и брюшному, по которому она движется в обратном направлении. В отличие от бесчерепных у позвоночных движение крови связано с деятельностью сердца.

Сердце представляет собой толстостенный мускульный мешок, разделенный на несколько отделов-камер. Основными отделами сердца являются предсердие, принимающее кровь, и желудочек, направляющий ее по телу. Число камер сердца различно у разных классов позвоночных.

Эмбрионально сердце возникает как расширение задней части брюшной аорты, которая в этом месте свертывается в изогнутую петлю. Передний отдел петли дает начало желудочку сердца, задний-предсердию.

Сердце имеет поперечно-полосатую мускулатуру, работающую в автоматическом режиме, и сокращение его не подчинено волевым импульсам. Размеры сердца связаны с интенсивностью его работы, и его размеры относительно размеров тела увеличиваются в ряду позвоночных (табл. 1.)

Кровеносные сосуды подразделяются на две системы: артериальную, в которой кровь течет от сердца, и венозную, по которой кровь возвращается к сердцу. В процессе усложнения позвоночных наблюдается переход от животных, имеющих один круг кровообращения, к обладателям двух кругов кровообращения.

По своей природе кровь относится к соединительной ткани, проникающей в кровеносное русло из межклеточного пространства.

Таблица 1.

Сердечный индекс у позвоночных разных классов

Классы позвоночных	Сердечный индекс	
	мода	максимум
Хрящевые рыбы	0,1-0,2	0,3
Костные рыбы	0,2-0,3	0,6

Амфибии	0,3-0,4	1,0
Рептилии	0,3-0,4	2,1
Птицы	1,0-1,5	2,5
Млекопитающие	1,0-1,5	1,7

Кровь позвоночных состоит из бесцветной жидкости-плазмы, в которой находятся форменные элементы крови: красные кровяные тельца, или эритроциты, содержащие красящее вещество-гемоглобин, и белые кровяные тельца-лейкоциты. С эритроцитами связано окисление крови, так как они переносят кислород. Лейкоциты участвуют в уничтожении попавших в тепло микроорганизмов. Кроме того, в крови есть тромбоциты, играющие важную роль в свертывании крови, а также прочие клетки. Масса крови в эволюционном ряду позвоночных увеличивается (табл. 2).

Таблица 2.

Относительная масса крови к массе тела у позвоночных разных классов (по Проссеру и Брауну, 1967; по Проссеру, 1978)

Классы позвоночных	Относительная масса крови (в %)
Хрящевые рыбы	2-7
Костные рыбы	2-7
Амфибии	3-9
Рептилии	4-15
Птицы	6-10
Млекопитающие	6-13

Кровеносная система полифункциональна. Она участвует в получении органами, тканями, клетками кислорода, органических и минеральных веществ, жидкостей и выносе продуктов распада, шлаков, углекислого газа, в переносе гормонов желез внутренней секреции и т.д.

Наряду с кровеносной системой у позвоночных есть другая, связанная с ней, сосудистая система - лимфатическая. Она состоит из лимфатических сосудов и лимфатических желез. Лимфатическая система незамкнута. Только крупные ее сосуды имеют самостоятельные стенки, в то время как их разветвления открываются в межклеточные пространства различных органов. Лимфатических сосудов содержат бесцветную жидкость - лимфу, в которой плавают лимфоциты, образующиеся в лимфатических железах. Движение лимфы обуславливается сокращением стенок, некоторых участков крупных сосудов (так называемых лимфатических сердец) и периодически изменяющимся давлением на сосуды различных органов.

Лимфатическая система служит посредницей в обмене веществ между кровью и тканями.

Нервная система. Функции нервной системы - восприятие внешних раздражений и передача возникающих возбуждений к клеткам, органам, тканям, а также объединение и согласование деятельности отдельных систем органов и организма в целом в единую функционирующую живую систему. Эмбрионально нервная система позвоночных возникает, так же как и у бесчерепных, в виде закладывающейся в эктодерме на спинной стороне зародыша полый трубки (рис. 13). В последующем происходит ее дифференцировка, приводящая к образованию: а) центральной нервной системы, представленной головным и спинным мозгом, б) периферической нервной системы, состоящей из нервов, отходящих от головного и спинного мозга, и в) симпатической нервной системы, состоящей в основе из нервных узлов, расположенных около позвоночного столба и связанных продольными тяжами.

Головной мозг представлен у позвоночных животных пятью отделами: передним, промежуточным, средним, мозжечком и продолговатым мозгом. Он закладывается эмбрионально в виде вздутия переднего отдела нервной трубки, которое вскоре делится на

три первичных мозговых пузыря (рис. 14). В дальнейшем первый мозговой пузырь дает начало спереди переднему мозгу; задняя его часть преобразуется в промежуточный мозг. Из второго мозгового пузыря формируется средний мозг. Путем выпячивания крыши третьего мозгового пузыря формируется мозжечок, под которым располагается продолговатый мозг. Передний мозг, кроме того, подразделяется на левую и правую половины.

Одновременно с разрастанием и дифференцировкой головного отдела нервной трубки происходит соответствующее преобразование невроцеля. Два его расширения в полушариях переднего мозга известны под названием боковых желудочков мозга. Расширенная часть невроцеля в промежуточном отделе мозга обозначается как третий желудочек, полость среднего мозга - как силвиев водопровод, полость продолговатого мозга - как четвертый желудочек, или ромбовидная ямка (рис. 14). От головного мозга отходят 10 или 12 пар черепномозговых нервов.

Передний мозг имеет впереди два симметрично расположенных выступа, от которых отходит первая пара головных нервов - обонятельные (I). От дна промежуточного мозга отходят зрительные нервы (вторая пара головных нервов, II).

На крыше промежуточного мозга развиваются два сидящих на ножках выступа: передний - теменной орган и задний - эпифиз.

От дна промежуточного мозга отрастает непарный выступ - воронка, к которой прилежит сложное по строению и функции образование - гипофиз. Передний отдел гипофиза развивается из эпителия ротовой полости, задний - из мозгового вещества. Там же расположен гипоталамус.

Крыша среднего мозга образует парные вздутия - зрительные доли (бугры). От среднего мозга отходит третья пара головных нервов (глазодвигательные, III). Четвертая пара головных нервов (блоковые, IV) отходит на границе между средним и продолговатым мозгом, все остальные головные нервы (V-X-XII) отходят от продолговатого мозга.

Спинной мозг не отграничен резко от продолговатого мозга. В центре спинного мозга (по главной оси органа) сохраняется невроцель, известный у позвоночных под названием спинномозгового канала.

От спинного мозга метамерно (по числу сегментов) отходят спинномозговые нервы. Они начинаются двумя корешками: спинным-чувствующим и брюшным - двигательным. Эти корешки вскоре по выходе из спинного мозга сливаются, образуя спинномозговые нервы, которые затем вновь делятся на спинную и брюшную ветви.

Органы чувств. Эта группа органов возникает как производные разных частей зародыша и на разных этапах его развития. Это органы обоняния, зрения, слуха, вестибулярный аппарат, органы боковой линии, органы вкуса, осязания, специфические органы, воспринимающие магнитное поле Земли, электрические поля, тепловые излучения и пр.

Органы обоняния. Предполагают, что обоняние - одна из самых древних функций мозга. Органы обоняния закладываются как утолщение эктодермы одновременно с нервной пластинкой. Параллельно формируется скелет обонятельных капсул, которые входят в состав мозгового черепа. Поначалу обонятельные капсулы сообщаются только с внешней средой и имеют наружные ноздри. Впоследствии в связи с наземным существованием ноздри становятся сквозными.

Органы зрения также принадлежат к древним чувствующим органам. Светочувствительная рецепция возникает на очень раннем этапе эволюции хордовых (вспомним ланцетника) и формируется в раннем эмбриогенезе. Органы зрения позвоночных подразделяют на парные и непарные. И те и другие есть выросты промежуточного мозга. Парные глаза закладываются как выросты боковых частей промежуточного мозга, непарные - как последовательно расположенные в крыше промежуточного мозга (эпифиз и теменной орган). Закладка парных глаз сопровождается формированием около них зрительных капсул, входящих в состав мозгового черепа (рис. 15,16).

Органы слуха имеют у позвоночных животных сложное происхождение. Наиболее рано в эволюции формируется внутреннее ухо, которое закладывается в эктодерме зародыша, углубляется в виде ямки и оформляется как слуховой пузырек, лежащий в слуховой капсуле. Слуховой пузырек делится перетяжкой на две части. Верхний отдел превращается в вестибулярный аппарат. Это орган равновесия. Он позволяет ощущать положение тела в трехмерном пространстве Земли. Этот орган - 3 полукружных канала во внутреннем ухе (рис. 17, 18). Нижний отдел слухового пузырька представляет собой собственно внутреннее ухо - слуховой мешок.

Среднее и наружное ухо формируются на поздних этапах возникновения позвоночных животных в связи с выходом на сушу.

Органы боковой линии свойственны только первично-водным позвоночным, закладываются также в эктодерме. Они представляют собой желобки, тянущиеся по бокам головы и вдоль тела. Эти желобки могут быть прикрыты (или нет - у голокожих) костной чешуей. Органы боковой линии воспринимают легкие движения и колебания воды вблизи от источников колебаний: скорость и направление течений, движений собственного тела и наличие предметов на пути движения животного в воде. Они представляют собой сейсмодатчик систему.

Органы вкуса закладываются в энтодерме и воспринимают вкус потребляемой пищи в диапазоне: сладкая, горькая, кислая, соленая. Они располагаются на вкусовых сосочках в пределах ротовой полости.

Органы осязания. Чувствующих клеток не имеют, а представляют собой разветвленные в коже нервные окончания, которые и воспринимают предметы среды на ощупь.

Органы выделения. У всех позвоночных выделительные органы представлены *почками*, предназначенными для выведения из тела излишков воды, минеральных солей и продуктов распада азотистого обмена в виде мочевины или мочевой кислоты. Они имеют мезодермальное происхождение, закладываясь на внешней стенке сомитов. Однако строение и механизм функционирования почек у разных групп позвоночных не одинаковы. В процессе эволюции позвоночных животных происходит смена трех типов почек: *головная*, или *предпочка (пронефрос)*, *туловищная*, или *первичная почка (мезанефрос)* и *тазовая*, или *вторичная почка (метанефрос)*. Разные типы почек имеют разные принципы процесса выделения: выделение из полости тела, смешанное выделение (из полости тела и из крови) и, наконец, только из крови. Одновременно происходят изменения в механизме реабсорбции воды. Выделение воды и растворенных в ней продуктов белкового обмена из полости тела оказывается возможным благодаря множеству воронковидных нефростом, открывающихся в полость тела. Выделение из крови происходит через мальпигиевы тельца почек. Выводные каналы из почек называются *вольфовы каналы*, их сменяют *мочеточники*. У большинства позвоночных есть *мочевой пузырь*. У первичноводных возможно сбрасывание аммиака через жабры.

Половые органы. Половые железы позвоночных - яичники у самок и семенники у самцов - как правило, парные. Они развиваются из отдела мезодермы в месте подразделения этого зачатка на сомит и боковую пластинку.

Первоначально (у бесчелюстных) половые железы не имели выводных протоков и половые продукты выпадали через разрывы стенок гонад в полость тела, откуда выводились в наружную среду через специальные поры. Впоследствии возникли половые пути, которые у самцов связаны с выделительными органами (вольфов канал). А у самок в качестве яйцевода функционирует *мюллеров канал*, который сохраняет связь целома с внешней средой.

Контрольные вопросы

1. Какие отличия в организации позвоночных возникли в связи с их более активным образом жизни по сравнению с другими подклассами – по внешности, опорно-

- двигательной системе, центральной нервной системе, пищеварительной системе и др.?
2. На какие классы разбивается подтип позвоночных?
 3. Каковы главнейшие особенности – отличия каждого класса?

Лекция 7 ПОДТИП ПОЗВОНОЧНЫЕ. РАЗДЕЛ А. БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ (AGNATHA)

План

1. Характеристика класса круглоротых
2. Строение скелета, органов дыхания и пищеварения, кровеносной системы
3. Биологические и морфологические особенности миног и миксин, их географическое распространение и промысловое значение.
4. Эволюция круглоротых и их место в системе подтипа позвоночных.

Бесчелюстные - самые примитивные из известных позвоночных. Наибольшее многообразие в эволюции этой группы отмечено дважды: они были первоначально широко и многолико представлены в силуре - девоне и затем получили распространение в антропогене, в том числе и в настоящее время. Их характерные особенности - отсутствие челюстей, рот сосущего типа, отсутствие парных конечностей, непарная обонятельная капсула с одной ноздрей, два полукружных канала во внутреннем ухе, жаберные мешки энтодермального происхождения.

В прошлом бесчелюстные - обитатели морей. Нынешние их представители живут и в морских, и в пресных водоемах.

Известны два класса в надклассе Бесчелюстные - *Щитковые* (Ostracodermii), вымершие во второй половине девона, и *Круглоротые* (Cyclostomata).

КЛАСС КРУГЛОРОТЫЕ (CYCLOSTOMATA)

В настоящее время класс Круглоротые представлен двумя отрядами: 1 - Миксины (Muxiniiformes); 2 - Миноги (Petromyzoniformes).

Круглоротые - чрезвычайно интересная группа позвоночных животных. по внешнему виду и отчасти по биологии они близки к рыбам, но ряд черт показывает их большую примитивность в сравнении с ними, обособленность и принадлежность к другой ветви позвоночных. Одновременно им свойственны весьма своеобразные черты связанные с полупаразитическим и паразитическим образом жизни.

Круглоротые не имеют челюстей и парных конечностей, что подчеркивает примитивность их организации. Обонятельная капсула непарная, открывается наружу одной ноздрей. Жаберный аппарат представлен своеобразными жаберными мешками, несущими лепестки энтодермального происхождения (отсюда одно из названий круглоротых - *мешкожаберные*). Внутреннее ухо имеет два полукружных канала. В качестве адаптивных к паразитическому существованию признаков имеются присасывательная воронка, роговые зубы и голая, очень богатая железами кожа.

СТРОЕНИЕ КРУГЛОРОТЫХ

(на примере обыкновенной, или речной миноги)

Внешний вид. Тело удлиненное, угреобразное, без парных конечностей. Спереди на голове широкая *присасывательная воронка*, по краям которой расположены кожистые выросты. Внутри воронки и на конце мощного языка сидят *роговые зубы*. Кожа плотная, голая, эпидермис чрезвычайно богат железистыми клетками, выделяющими на поверхность тела обильную слизь. *Непарное ноздревое отверстие* расположено у миног наверху головы, между глазами, у миксин оно находится на переднем конце головы. Позади ноздри имеется

светочувствительное пятно. По бокам переднего конца тела ряд округлых (а не щелевидных, как у рыб) жаберных отверстий. Тип хвостового плавника - *процоцеркальный*.

Скелет. Осевой скелет в туловищной и хвостовой областях представлен *хордой*, которая окружена толстой соединительнотканной оболочкой, окружающей не только хорду, но и лежащую над ней нервную трубку. В соединительнотканной оболочке имеется парный ряд хрящиков, представляющих собой *зачатки верхних дуг позвонков*. Эти хрящики примыкают к верхнему краю хорды и спинной мозг расположен внутри образовавшегося канала.

Ч е р е п имеет весьма примитивное и своеобразное строение. Он состоит из трех отделов: черепной коробки, скелета предротовой воронки и висцерального аппарата.

Черепная коробка (капсула) окружает головной мозг снизу, с боков и лишь отчасти сверху. Дно ее составляет *основная пластинка*, которая соединена с черепом только волокнистой тканью. Посредине пластинки находится отверстие, через которое проходит *гипофизарный вырост*. С боков к пластинке примыкают (но не срастаются с ней) хрящевые *слуховые капсулы*, а спереди расположена хрящевая обонятельная капсула. С боков задней части мозговой коробки располагаются парные *слуховые капсулы*. В противоположность всем прочим классам позвоночных они не включены в стенку мозговой коробки, а лишь приращены к ней. Эти капсулы составляют самую заднюю часть черепа, так как затылочный отдел у круглоротых совсем не развивается. Таким образом, черепная коробка круглоротых как бы пожизненно остается на разной стадии эмбрионального развития черепной коробки вышестоящих классов позвоночных.

Скелет предротой воронки, свойственный только круглоротым, крайне своеобразен. Он состоит из ряда хрящей, поддерживающих стенки воронки сверху и с боков: из них главным является *кольцевой хрящ*, а из хрящей, поддерживающих язык, - *подъязычный* и др.

Висцеральный скелет образован *жаберной коробкой* и расположенными впереди нее *стилевидным хрящом* и *подглазничной дужкой*, которые, как показывает история их развития, представляют видоизмененные дорзальные отделы жаберных дужек. Жаберная коробка представляет собой нежную хрящевую решетку, образованную девятью тонкими, изогнутыми, поперечно расположенными дужками, четырьмя парными продольными хрящевыми полосками, соединяющими жаберные дужки, и *околосердечным хрящом*, охватывающим сердце сзади и с боков. Располагается жаберный скелет, в противоположность представителям всех вышестоящих классов, непосредственно под кожей, что связано с энтодермическим происхождением жабер круглоротых.

Хвостовой и спинные плавники поддерживаются рядом длинных тонких хрящевых лучей.

Мышечная система. Мышечная система туловища и хвоста круглоротых имеет очень примитивное строение и состоит из правильного ряда мышечных сегментов – миомеров, разделенных соединительнотканными миосептами. В жаберной области на уровне жаберных отверстий мускулатура миотомов расходится на спинные и брюшные мышечные ленты. В голове, кроме того, имеется сложная мускулатура сосательного аппарата, состоящая из большого числа отдельных мышц. Язык также имеет сложную собственную мускулатуру.

Органы пищеварения начинаются широкой *предротовой воронкой*, вооруженной роговыми зубами. Мощный язык несет самый крупный зуб - “терку”. Собственно *ротовое отверстие* лежит на дне воронки и ведет в глотку. У миног *глотка разделена* на две части: верхнюю, по которой проходит пища, и нижнюю-она оканчивается слепо и связана с жаберными мешками. Желудок не развит, и *пищевод* проходит непосредственно в *кишку*, от который он отделен клапаном. Кишка не делится на отделы и не образует петель. Внутри нее располагается слабо изгибающаяся складка, именуемая *спиральным клапаном*: она увеличивает поверхность кишки и замедляет прохождение пищи. Этим достигается более

полное переваривание пищи. Круглоротым свойственно выделять пищеварительные соки в тело жертвы, где и начинается химическая обработка пищи (внекишечное пищеварение).

Имеется *печень*, она развивается как вырост переднего отдела кишки (сравните с печеночным выростом у ланцетника). Поджелудочная железа зачаточном состоянии.

Органы дыхания представлены жаберными лепестками. Однако жаберный аппарат своеобразен. Узкие округлые наружные жаберные ходы ведут в обширные линзообразные жаберные мешки, стенки которых покрыты многочисленными пластинками, где обильно ветвятся кровеносные сосуды. На противоположной стороне жаберных мешков расположены внутренние жаберные ходы, ведущие в глотку (рис. 24). Важно подчеркнуть, что жаберные мешки и их лепестки у круглоротых имеют энтодермальное происхождение, тогда как у всех остальных жаберно-дышащих современных позвоночных жаберные лепестки развиваются из эктодермальных зачатков.

В связи с паразитическим типом питания путем присасывания к телу жертвы ток воды при дыхании идет через наружные жаберные отверстия в жаберные мешки и выходит обратно этим же путем. У миксин в акте дыхания есть некоторые особенности, описанные ниже. Число жаберных мешков у круглоротых варьирует от 5 до 15 (у обыкновенной миноги их 7).

Органы кровообращения устроены в основе по тому же плану, что и у ланцетников. Но у круглоротых имеется *сердце*, состоящее из двух камер-*предсердия* и *желудочка*. Она расположено в начале *брюшной аорты* и способствует усилению кровотока. К предсердию примыкает тонкостенный *венозный синус* (венозная пазуха), куда впадают все венозные сосуды. От брюшной аорты отходят парные *приносящие жаберные артерии*. *Выносящие жаберные артерии* впадают в непарный *корень аорты*, от которого отходят вперед *сонные артерии*, а назад корень аорты продолжается в основной артериальный ствол-*спинную аорту*. Последняя расположена непосредственно под осевым скелетом (в данном случае под хордой). Кровь от спинной аорты поступает ко всем органам тела. От головы венозная кровь собирается в *парные передние кардиальные (яремные) вены*, впадающие в венозную пазуху. Сюда же поступает кровь из задних *кардиальных вен*, собирающих кровь от туловища. От кишечника кровь собирается в *подкишечную вену*, попав в печень, она образует воротную систему кровообращения. Из печени кровь по печеночной вене изливается в венозную пазуху. Воротной системы почек нет. У миксин есть в венозной системе три *дополнительных сердца*: в области головы, печени и хвоста. Они усиливают венозное кровообращение.

Нервная система. *Головной мозг* имеет четыре типичных для позвоночных отдела: *передний, промежуточный, средний, продолговатый*. *Мозжечок* почти не развит. Размеры мозга относительно малы. Все отделы расположены в одной плоскости, т.е. не образуют типичных для более высокоорганизованных позвоночных изгибов. Крышка мозга не имеет нервного вещества и целиком эпителиальная.

Головных нервов 10 пар. Спинномозговые нервы отходят двумя корешками-спинным и брюшным, которые, в отличие от других позвоночных, не соединяются и не образуют общего смешанного нерва.

Органы чувств устроены очень просто. Орган слуха представлен внутренним ухом-перепончатым лабиринтом с двумя (у миног) или одним (у миксин) полукружными каналами. Глаза развиты слабо. У миног недоразвита роговица, у миксин глаза дегенерируют а связи с паразитическим образом жизни. Орган обоняния непарный. В коже с обеих сторон тела проходит боковая линия. Она представлена неглубокими ямками, на дне которых расположены окончания блуждающего нерва (х пара головных нервов).

Органы выделения представлены *мезонефрическими почками*, к переднему концу которых примыкают остатки *пронефроса* (некоторые считают, что у рода миксин *Bdellostoma* сохраняется функционирующий пронефрос). Мочеточниками служат *вольфовы каналы*, впадающие в *мочеполовой синус*.

Половые железы непарные и не имеют специальных протоков. Половые продукты через разрывы стенок гонады выпадают в полость тела, откуда попадают в мочеполовой синус и через канал мочеполового сосочка наружу.

СИСТЕМАТИКА И ЭКОЛОГИЯ КРУГЛОРОТЫХ

Современные круглоротые делятся на два хорошо обособленных отряда-Миноги и Миксины. Некоторые систематики выводят их в ранг подклассов.

ОТРЯД МИКСИНЫ (MYXINIFORMES)

Миксины в наибольшей мере паразитические круглоротые. ОНИ не только присасываются к жертве, но и внедряются в ее тело через проделанное отверстие или через жаберные щели, проникая глубоко внутрь. Таким образом, это временные внутренние паразиты. Они характеризуются рядом черт упрощенного строения. Кожа голая, с обильными слизистыми железами. Число жаберных отверстий от 1 до 15. Глаза недоразвиты. Миксины практически слепы и ориентируются с помощью органов обоняния и осязания. Во внутреннем ухе имеется только один полукружный канал. Дыхательные отверстия отнесены далеко к середине тела.

Развитие, в отличие от миног, прямое, т.е без личиночной стадии. Питаются они рыбой, преимущественно попавшейся в рыболовные снасти, и могут причинять вред рыболовству. Распространены исключительно в морях и океанах. Найдены в Атлантическом, Тихом и Индийском океанах.

Обыкновенная миксина (*Myxine glutinosa*), наиболее полно изученная, имеет длину около 50 см. Она распространена в северной части Атлантического океана и держится обычно в шельфовой зоне на глубине от 20 до 350м, редко до 1000м. Более крупные размеры (около 1м) имеют некоторые виды *бделлостом*, или *пияв-которых миксин* (*Bdellostoma*, или *Eptatretidae*), обитающие в Индийском и Тихом океанах, у берегов Северной и Южной Америки, Японии, Африки и Новой Зеландии. Они отличаются прожорливостью и наносят большой вред рыбоводству.

ОТРЯД МИНОГИ (PETROMYXINIFORMES)

Паразитический образ жизни у *миног* выражен слабее, чем у миксин. Миноги часто присасываются к рыбам и питаются их кровью и мясом. Наряду с этим некоторые виды иногда поедают икру рыб; в кишечнике миног угреобразной формы, покрыто голой кожей. Глаза развиты сравнительно хорошо. Наряду с парой глаз есть зачаточный -теменной, им минога получает лишь световые ощущения. Обонятельная капсула одна. Орган слуха-внутреннее ухо с двумя полукружными каналами. Жаберных отверстий 7 пар, все они самостоятельно открываются наружу. Глотка разделена на две трубки: верхнюю, выполняющую роль пищевода, и нижнюю, слепую, куда открываются внутренние жаберные отверстия. Рот имеет присасывательную воронку, язык буравящий, с роговыми зубами. Хорошо развит осевой и висцеральный скелет.

В отличие от миксин развитие миног происходит с превращением: из яйца вылупляется личинка, известная под названием *пескоройка*. Она существенно отличается от взрослой миноги. Рот у нее в виде воронки с нависающей верхней губой. Глотка не разделена на дыхательный отдел пищевод, на ее брюшной стороне находится железисторесничная бороздка, вполне гомологичная эндостилю ланцетника: как и эндостиль, она улавливает взвешенные в воде пищевые частицы и направляет их в пищевод. Личинка значительную часть времени проводит зарывшись в грунт дна, образом жизни напоминая ланцетника. Весь период метаморфоза у миног занимает обычно несколько (2-5) лет. Размножаются все миноги в пресной воде, а живут в морях, озерах, реках и ручьях.

Отряд содержит одно семейство *Petromyzonidae* с семью родами, распространенными почти космополитично.

Морская минога (*Petromyzon marinus*) имеют длину 50-100 см. Она распространена в морях Атлантического океана, вблизи европейского и американского побережий, обитая на различных глубинах, иногда до 500м. Питается чаще рыбой, изредка придонными беспозвоночными. Для нереста заходит в реки, не поднимаясь по ним далеко вверх по течению. Нерестовых стай не образует. Икру откладывает в ямки, которые выкапывает в грунте дна. Размножается весной. Промысловое значение невелико.

Типично проходные также *каспийская минога* (*Caspiomyzon wagneri*) и речная минога (*Lampetra fluviatilis*).

Речная минога имеет длину тела до 40 см, обитает в морях Европы, севера Азии и Северной Америки. Нерестится в реках. В Неву заходит стаями с мая по июнь и в конце июня нерестится. Идущие на нерест миноги перестают питаться, кишечник их атрофируется. Кроме весеннего хода бывает еще большой нерестовый ход осенью. Эти миноги перезимовывают в реках и мечут икру на следующее лето. Речная минога имеет промысловое значение, хотя и меньшее, чем каспийская.

Ручьевая минога (*Lampetra planeri*) имеет длину тела менее 30 см. Она распространена в реках Европы и никогда в морях не бывает. Нерестится в мае, после нереста погибает. Промыслового значения не имеет.

Контрольные вопросы

1. Какие животные относятся к круглоротым?
2. В чем особенности скелета круглоротых?
3. Опишите внешний вид головного мозга круглоротых
4. Как устроен жаберный аппарат у миног и миксин?
5. Какова общая схема расположения кровеносных сосудов и сердца?

Лекция 8.

РАЗДЕЛ Б. ЧЕЛЮСТНОРОТЫЕ (GNATHOSTOMA) НАДКЛАСС. РЫБЫ (PISCES)

План

1. Общая биологическая и морфологическая характеристика надкласса рыб как первичноводных челюстноротых позвоночных
2. Обзор организации по системам органов у хрящевых рыб

Биологически рыбы стоят на значительно более высокой, чем круглоротые, ступени. Это выражается в энергичных передвижениях, в активном захватывании найденной пищи, в большем разнообразии общего поведения и реагирования на условия среды и в более разнообразных приспособлениях к ней. Названные биологические черты связаны с более совершенным развитием многих органов, в первую очередь нервной системы, органов чувств, скелета. В отличие от круглоротых рот рыб вооружен подвижными челюстями. Имеются парные конечности, представленные грудными и брюшными и плавниками и их поясами. Органами дыхания у большинства пожизненно служат жабры, жаберные лепестки имеют эктодермальное происхождение. Обонятельные органы парные. Внутреннее ухо имеет три полукружных канала. Тело, как правило, покрыто чешуей.

Рыбы имеют громадное значение в общей экономике природы как основные потребители создающейся в воде растительной массы и низших животных, существующих за счет этого растительного вещества. Следовательно, рыбы продуцируют хозяйственно ценные продукты (мясо, жир и т.п.) за счет биомассы, непосредственно не вовлеченной пока в хозяйственный оборот.

Рыбы возникли, видимо, в пресных водоемах в силуре, а в девоне они представляли господствующую группу животных во всех водных бассейнах. Уже в начале девонского

периода (или даже в силуре) наметилось разделение рыб на ряд ветвей, из которых до настоящего времени дожили два имеющих значение класса: класс *Хрящевые рыбы* (Chondrichthyes) и класс *Костные рыбы* (Ostichthyes).

КЛАСС ХРЯЩЕВЫЕ РЫБЫ (CHONDRICHTHYES)

Это сравнительно немногочисленная современная (около 730 видов) группа рыб, в организации которых сочетаются примитивные черты (преимущественно) с чертами прогрессивности.

Скелет пожизненно остается хрящевым.

Кожа покрыта наиболее примитивным типом чешуи-плакоидной (реже кожа голая). Жаберных щелей относительно много (5-7), и каждая открывается наружу самостоятельным щелевидным отверстием (исключение составляют плащеносная акула и химеры).

Наряду со сказанным для них характерны такие прогрессивные признаки, как наличие нервного вещества в крыше переднего мозга, внутреннее осеменение, а у многих видов живорождение.

Размеры тела весьма различны: от 20 см до 15 и даже 20 м. Распространены во всех морях (кроме Каспийского) и океанах, преимущественно в тропических широтах. Некоторые виды заходят в реки. Имеют значение в промысловом рыболовстве.

Хрящевые рыбы подразделяются на два подкласса: *Пластинчатожаберные* (Elasmobranchii) и *Цельноголовые*, или *Химеровые* (Holocephali).

ПОДКЛАСС ПЛАСТИНЧАТОЖАБЕРНЫЕ (ELASMOBRANCHII)

К этому подклассу принадлежат два отряда-Акулы (Selachomorpha) и Скаты (Batomorpha). Некоторые ученые выделяют их в ранг надотрядов. Для них характерно наличие плакоидной чешуи. Каждое наружное жаберное отверстие открывается на поверхности тела самостоятельно. Есть клоака. В связи с наличием у большинства видов выроста на переднем конце головы, так называемого рострума, ротовое отверстие расположено на нижней стороне головы в виде поперечной щели. Череп чаще *гиостилический* реже *амфистилический*.

Для более детального уяснения черт организации пластинчатожаберных рассмотрим строение акулы.

СТРОЕНИЕ ПЛАСТИНЧАТОЖАБЕРНЫХ (на примере акулы)

Внешний вид. Форма тела большинства акул удлинённая, веретенообразная. Голова спереди имеет носовой вырост-*рострум*.

Хорошо развиты глаза. По бокам головы видны жаберные щели, обычно по 5 с каждой стороны; лишь у немногих современных акул их бывает 6-7. Позади глаз видны два отверстия, ведущие в глотку. Это так называемые *брызгальца*, представляющие собой рудименты жаберных щелей, располагавшихся между 3-й (челюстной) и 4-й (подъязычной) дугами. На нижней поверхности тела у корня хвоста расположена клоака. Хвостовой плавник неравнолопастный. Ось скелета заходит в верхнюю, большую лопасть плавника. Такой тип хвостового плавника носит название *гетероцеркальный*.

Парные конечности представлены *грудными* и *брюшными* плавниками, которые расположены горизонтально. У самцов внутренние части брюшных плавников образуют пальцеобразные выросты, служащие *копулятивными органами*.

Кожные покровы содержат *эпидермис* и *кутис* (или кориум). Эпидермис многослойный, с многочисленными железистыми клетками, выделяющим свой секрет на поверхность кожи. Кориум плотный, волокнистый. Кожа покрыта *плакоидными чешуями*, каждая из них в схеме представляет собой пластинку, лежащую в волокнистом слое кожи, и

сидящий на этой пластинке зубец; его вершина направлена назад. Чешуя развивается в кориуме и состоит из костного вещества остеодентина, близкого к дентину зубов других позвоночных. Зубец чешуи снаружи покрыт тонким чехликом эмали, производной одноименной железы, расположенной во внутренних слоях эпидермиса. Чешуя покрывает все тело рыбы и заходит по краям ротовой щели на челюсти. Здесь она крупнее чем на других частях тела, и выполняет функцию зубов. Сходство в развитии зубов и плакоидных чешуй подчеркивает их гомологию.

Органы пищеварения. *Подвижные челюсти*, ограничивающие *ротовые отверстие*, несут обычно довольно крупные зубы. Ротовая полость переходит в глотку, прободенную жаберными щелями. В глотку открываются и упомянутые ранее брызгальца, представляющие рудиментарные жаберные щели. Короткий *пищевод* открывается в дугообразно изогнутый *желудок*, от которого отходит короткая *тонкая кишка*. В ее брыжейке лежит *поджелудочная железа*. *Толстая кишка* имеет значительный диаметр и снабжена *спиральным клапаном*. Последний у акул имеет тоже значение, что и у круглоротых, но в строении его характерны более крутые извивы складки клапана, в связи с чем они образует большее, у круглоротых, число оборотов. Двулопастная печень снабжена желчным пузырем, желчный проток впадает в начальный отдел тонкой кишки. Кишечник заканчивается клоакой.

Как видим, общей морфологической особенностью пищеварительного тракта хрящевых рыб, характеризующей его усложнение, является большая, чем у круглоротых, расчлененность на отделы и общее удлинение всего тракта, что связано с образованием изгибов пищеварительной трубки.

В полости тела, вблизи желудка, лежит селезенка-кроветворный орган.

Нервная система. Головной мозг относительно велик. Хорошо развиты все его отделы: *передний, промежуточный, средний, мозжечок и продолговатый*. Нервное вещество имеется на дне, боках и крыше переднего мозга. Боковые отделы полушарий носят название *обонятельных долей* и являются первичными центрами органов обоняния. Ось головного мозга в области среднего мозга образует резко выраженный изгиб, свойственный и всем высшим позвоночным. От воронки (infundibulum) промежуточного мозга отходят пара полых боковых выступов – *нижние доли* (lobi inferiores) и задний непарный выступ – *сосудистый мешок* (saccus vasculosus), оплетенный кровеносными сосудами. С нижней стороны ко дну воронки прилегает нижняя мозговая железа – *гипофиз*. К крыше промежуточного мозга прикрепляется верхняя мозговая железа – *эпифиз*, сидящая на длинной ножке. Крыша среднего мозга, как и у всех высших позвоночных, состоит сплошь из нервного вещества и имеет типично выраженные зрительные доли (lobi optici). Мозжечок очень велик. Этот отдел мозга служит центром, координирующим движение животного, поэтому его большие размеры следует поставить в связь с тем, что акулы – быстрые и ловкие пловцы.

Головных нервов одиннадцать пар: I пара – обонятельный (n. olfactorius), II – зрительный (n. opticus), III – глазодвигательный (n. oculomotorius), IV – блоковый (n. trochlearis), V – тройничный (n. trigeminus), VI – отводящий (n. abducens), VII – лицевой (n. facialis), VIII – слуховой (n. acusticus), IX – языкоглоточный (n. glossopharyngeus), X – блуждающий (n. vagus), XI – добавочный нерв (n. accessorius) у акул, как и у всех рыб, отсутствует, но имеется XII пара – подъязычный нерв (n. hypoglossus), который несколькими корешками пронизывает череп позади X пары. Все эти нервы имеют типичные для позвоночных место отхождения: обонятельный нерв отходит от обонятельных долей, зрительный – от задних рогов промежуточного мозга и образует характерный для позвоночных перекрест (хиазму), глазодвигательный – от брюшной поверхности среднего мозга, блоковый – на границе между средним и продолговатым мозгом, а все прочие – от продолговатого мозга. Как и у всех водных позвоночных, III, IV и VI пары иннервируют мышцы глазного яблока, V – челюстную дугу, VII – подъязычную дугу и лицевую мускулатуру, VIII – орган

слуха, IX – первую жаберную дугу и язык, X – остальные жаберные дуги, сердце, органы боковой линии, желудок, XII – подъязычную мускулатуру.

Спинные и брюшные корешки спинномозговых нервов, как и у всех вышестоящих групп позвоночных, с каждой стороны попарно соединяются в общий смешанный нерв. В связи с развитием парных конечностей, как и у всех вышестоящих позвоночных, у акул имеются *плечевое и пояснично-крестцовое нервные сплетения*. Они представляют собой соединение нескольких нервов в общий ствол, идущий в соответствующие парные конечности.

Органы чувств. Обонятельные мешки парные и имеют складку, которая делит ноздрю на вводное и выводное для воды отверстия. Акулы имеют чрезвычайно чувствительные органы обоняния и запах крови улавливают примерно за 0,5 км до объекта. Парные глаза имеют типичное для рыб строение: *роговица* плоская, *хрусталик* шарообразный, век нет. У немногих видов есть *мигательная перепонка*, могущая затягивать глазное яблоко от нижневнутреннего его края к верхнему. У большинства акул и скатов отсутствуют сетчатка колбочки, поэтому цветов они, видимо, не различают, что отражается и на фоне общей окраски этих рыб. Орган слуха представлен внутренним ухом-*перепончатым лабиринтом*. *Полужирных каналов* три. Направление водных потоков рыба ощущает через *сейсмосенсорную систему*, представляющую собой систему каналов, расположенных вдоль головы и виде *боковой линии* на двух сторонах тела. У большинства она представляет канал, лежащий в коже и сообщающийся с наружной средой через довольно часто расположенные отверстия. У примитивных акул (*Chlamydoselachus*) боковая линия представляет собой канал, открытый сверху, - борозду.

Контрольные вопросы

1. Опишите строение плакоидной чешуи, ее развитие
2. Что размещается в переднем мозге?
3. Что находится на промежуточном мозге?
4. Как развит мозжечок у акуловых рыб, в связи с чем?
5. Опишите органы чувств акуловых?
6. Как устроен, для чего служит спиральный клапан?

Лекция 9. СТРОЕНИЕ ПЛАСТИНЧАТОЖАБЕРНЫХ (на примере акулы)

План

1. Принципы организации опорно-двигательной системы
2. Органы дыхания, кровеносная и выделительная системы рыб как водных животных.

Скелет. У акул скелет пожизненно остается хрящевым, хотя в некоторых его участках и происходят отложения известковых солей.

Осевой скелет состоит из позвоночного столба и мозговой части черепа. Позвоночник делится на два отдела: туловищный и хвостовой.

Позвонки оформлены полностью и имеют тело и две дуги. Тела позвонков вогнуты спереди и сзади (*амфицельные позвонки*). В образующихся между телами соседних позвонков полостях, а также в узком отверстии в центре тел позвонков сохраняется хорда. В канале верхних дуг проходит спинной мозг.

Причленяющиеся к позвоночнику ребра коротки и ограничивают полость тела только сверху и лишь немного с боков.

Мозговой череп состоит из мозговой коробки, капсул органов чувств и роострума. Все капсулы органов чувств парные; они плотно срастаются с основной пластинкой черепа. Формируется *хрящевая крыша* мозговой коробки, которая, однако, не бывает полной, так

как в передней ее части остается большой участок, затянутый перепонкой (передняя фонтанель) Путем врастания в череп первого позвонка формируется *затылочный отдел* черепа. *Рострум* состоит из трех палочковидных хрящей, примыкающих к передней части черепа.

Висцеральный скелет существенно преобразуется, и дуги не связаны между собой горизонтальными хрящами. Это сделало возможным их функциональные изменения, в частности образование челюстей. Висцеральный скелет включает жаберные дуги, подъязычную и челюстную дуги и две пары губных хрящей.

Челюстная дуга слагается из парных хрящей. Верхняя пара хрящей, именуемых *небно-квадратными хрящами*, выполняет роль нижних челюстей. Нижняя пара хрящей, выполняющая роль нижних челюстей, называется *меккелевыми хрящами*. У большинства акул небно-квадратный хрящ причленяется к мозговому черепу лишь в передней своей части. Задний же отдел этого хряща непосредственно с черепом не связан, а прикрепляется к нему через посредство верхнего элемента подъязычной дуги-*гиомандибулярного хряща (гиостилия)*.

Впереди от челюстной дуги расположены две пары маленьких хрящиков, именуемых губными. Они представляют собой остатки первой и второй висцеральных дуг древних примитивных позвоночных. Следовательно, челюстная дуга состоит из парного *гиоидного хряща* и непарного соединяющего хряща-*копулы*. Гиомандибулярный хрящ сочленяется с черепом и гиоидом, а также с челюстной дугой. Копула связывает гиоиды левой и правой сторон.

Жаберные дуги, которых обычно бывает пять, состоят из четырех парных хрящей и одного непарного, лежащего на брюшной стороне дуги и связывающего ее левую и правую части. Вдоль заднего края жаберных дуг сидят хрящевые лучи, служащие опорой для *межжаберных перегородок*.

Скелет парных конечностей включает *пояс конечностей*, лежащий в корпусе тела и служащий опорой конечностей, и *скелет свободных конечностей*.

Пояс передних конечностей (грудных плавников) представлен хрящевой дугой, которая лежит свободно в толще мускулатуры. Своей вершиной она обращена к брюшной поверхности. В середине каждой (левой и правой) половины дуги находятся выступы, к которым прикрепляется скелет свободной конечности. Отделы пояса, лежащий кверху от указанного выступа, называются *лопаточными*, а лежащие книзу-*коракоидными*.

Скелет свободной передней конечности состоит из трех отделов. В основе плавника лежат три хрящика-*базалии*, причленяющиеся к поясу. К базалиям прикрепляются палочковидные хрящи-*радиалии*, располагающиеся в несколько рядов. Такой плавник носит название унисериального. Наконец, к радиалиям прикрепляются длинные и тонкие эластоидиновые нити кожного происхождения.

Пояс задних конечностей (брюшных плавников) состоит из парного хряща, расположенного в мускулатуре поперек тела перед клоакой. В скелете самого брюшного плавника имеется только одна или две базалии. Радиалии прикрепляются к их наружному краю.

Скелет непарных плавников состоит из радиалий и эластоидиновых нитей.

Органы дыхания. Каждая жаберная щель внутренним краем открывается в глотку, а наружным-самостоятельно на поверхность тела. Жаберные отверстия отграничены друг от друга широкими межжаберными перегородками, в толще которых залегают хрящевые жаберные дуги. Жаберные лепестки сидят на передней и задней стенках жаберных щелей, где они образуют полужабры. Для дыхания характерно противоточное движение крови и водной массы.

Кровеносная система. *Сердце* хрящевых рыб двух камерное, оно состоит из *предсердия и желудка*. К предсердию прилегает широкий тонкостенный венозный синус, в который вливается венозная кровь. К конечной (по току крови) части желудочка прилегает артериальный конус, являющийся по существу частью желудочка, хотя внешне он выглядит

как начало брюшной аорты. Принадлежность артериального конуса к сердцу доказывается наличием в нем (как и в остальных частях сердца) поперечно-полосатой мускулатуры.

От артериального конуса берет начало *брюшная аорта*: от нее к жабрам отходят пять пар жаберных артерий. Части этих артерий до жаберных лепестков называют *приносящими жаберными артериями*, части же их, идущие от жабр и несущие уже окисленную кровь, именуют *выносящими жаберными артериями*. Последние впадают в парные продольные сосуды-*корни аорты*, которые, сливаясь, образуют основной артериальный ствол-*спинную аорту*, лежит позвоночником и снабжает кровью внутренние органы. Вперед от корней аорты отходят *сонные артерии*, несущие кровь к голове. *Венозная кровь* от головы собирается в парные *яремные* (иначе называемые кардиальными) вены. От туловища кровь собирается в *парные задние кардиальные вены*, которые на уровне сердца сливаются с яремными венами соответствующей стороны, образуя парные *кьюверовы протоки*, впадающие в *венозный синус*. Кардиальные вены образуют в почках воротную систему кровообращения. От кишечника кровь поступает в *подкишечную вену*, которая образует в печени *воротную систему* кровообращения. Из печени кровь по *печеночной вене* изливается в *венозный синус*.

Органы выделения. Органами выделения служат первичные почки-*мезонефрос*. В качестве их выводных протоков функционируют парные *вольфовы каналы*, впадающие в клоаку. Продукты выделения удаляются и из полости тела (через нефростомы), и из крови (через мальпигиевые тельца). Через жабры выводится аммиак.

Органы размножения. Яичники у большинства акул парные. Парные *яйцеводы* (*мюллеровы каналы*) не соединены с яичниками, а открываются в полость тела в непосредственной близости от них. В верхнем отделе яйцеводов расположены *скорлуповые железы*. Расширенные нижние отделы яйцеводов открываются в клоаку. Половые и мочевые пути у самок на всем протяжении разделены. Наряду с откладыванием яиц акулам свойственно яйцеживорождение, при котором развивается желточная плацента.

Парные *семенники* связаны системой канальцев с передними отделами почек. Указанные канальцы проходят через вещество почек и впадают в *вольфовы каналы*. Таким образом, эти последние служат у самцов не только *мочеточниками*, но и *семяпроводами*. Передние отделы почек не обладают выделительной функцией и служат *придатками семенников*. Только задние отделы почек функционируют как выделительные органы.

Вольфовы каналы в нижнем отделе расширены и образуют тонкостенные *семенные пузыри*. Оба вольфова канала впадают в *мочеполовой синус*, который открывается в клоаку.

Контрольные вопросы

1. Как упрочняется хрящ в скелете акул?
2. Как устроена и какую роль выполняет у акул хорда?
3. Из чего развиваются и как устроены позвонки акул?
4. Назовите элементы висцеральных дуг.
5. Какие типы подвески челюстей бывают еще, кроме гиостилического?
6. Опишите строение скелета непарных и парных плавников и их происхождение.
7. Что такое брызгальце и каково его происхождение?
8. Назовите главные артерии и главные вены.

Лекция 10. СИСТЕМА КЛАССА ХРЯЩЕВЫЕ РЫБЫ

План

1. Система класса, подклассы.
2. Покласс Акуловые (Elasmobranchii)
 - а) Акулы (Selachiiiformes)
 - б) Скаты (Rajiformes)

3. Подкласс Химеровые, или цельноголовых (Holocephali)
 - а) Химеровые (Chimaeriformes)
4. Происхождение и эволюция хрящевых рыб

ПОДКЛАСС АКУЛОБЫВЫЕ (ELASMOBRANCHII) ОТРЯД АКУЛЫ (SELACHIFORMES)

Известно около 20 семейств, около 350 видов акул. Они распространены во всех океанах и морях, отсутствуют только в Каспийском море.

Своеобразный отряд *Плащеносных акул* (Chlamydoselachiformes) представлен видом *Chlamydoselachus anquineus*. Шесть жаберных щелей с каждой стороны тела покрыты парными кожистыми складками, которые, сходясь на нижней стороне головы, образует подобие плаща. Форма тела угреобразная, его длина достигает 2 м. В хвостом плавнике развита нижняя лопасть. Рот, в отличие от большинства акул, расположен на переднем конце головы, а не снизу в виде поперечной щели. Ее считают одной из наиболее древних акул. Размножается яйцеживорождением. Распространена в умеренных и субтропических водах Атлантического, Индийского и Тихого океанов.

К отряду *Ковровых акул* (Orectolobiformes) относится семейство *Китовых акул* (Rhincodontidae) с одним видом-Rhincodon typus. Это самая крупная современная рыба, длина тела до 20м. Питается планктоном и мелкой рыбой. Для человека не опасна. Размножение изучено плохо. Найденное яйцо имело длину несколько более 0,5 м. Распространена в субтропических и тропических водах всех океанов.

Семейство *Азиатских кошачьих акул* (Hemiscylliidae) включает мелких акул, обитающих в Индийском океане. Для отряда *Кархаринообразных* (Carcharhiniformes) характерно наличие двух спинных плавников. Обитают преимущественно прибрежном мелководье (около 80 видов). Среди них укажем обыкновенную *кошачью акулу* (Scyliorhinus canicula), длина тела которой равна примерно 0,5 м. Обитает у атлантических берегов Европы и Северной Америки. Питается бентосом (моллюсками, ракообразными, червями). Откладывает от 2 до 20 яиц, одетых плотной скорлупой.

Отряд *Катранообразные* (Squaliformes) включает семейство *Колючих акул* (Squalidae) с 20 видами. Для них характерны колючие шипы, расположенные перед спинными плавниками. *Катран* (Squalus acanthias) распространен в умеренных водах обоих полушарий. Обитает в Черном, Баренцевом, Белом, Японском, Охотском и Беринговом морях у берегов России. Длина тела около 1 м. Яйцеживородящая. Образ жизни стайный, держатся в прибрежных водах. Питаются рыбой, ракообразными, моллюсками. Для человека не опасна. Местами вредит рыболовству. В ряде районов (например, в Японии, Англии и др.) -объект регулярного промысла.

К семейству *Пилоносных акул* (Pristiophoridae) принадлежат 4-5 видов весьма своеобразным некрупных рыб. Длина тела до 1,5 м. На передней части головы располагается длинный плоский вырост, края которого усажены зубцами. Эта черта придает им внешнее сходство с пилорылыми скатами-рыбами-пилами. Распространены в тропических водах Индийского и Тихого океанов. Японская *акула-пилонос* (Pristiophorus japonicus) встречается у берегов Кореи. Питаются мелкими рыбами и бентосными беспозвоночными. Живородящи.

Среди самых опасных для людей -семейство *Серые акулы* (Carcharhinidae). Один из наиболее широко распространенных видов-*тигровая акула* (Galeocerdo cuvier). Она обитает в тропических и субтропических водах всех океанов. Крупная -до 4,8 м. Яйцеживородящая и очень плодовита-до 80 детенышей. Случаи нападения на человека часты, так как держатся акулы вблизи берега. К кошачьим акулам близки *куньи акулы* (Triakadae).

ОТРЯД СКАТЫ (BATOMORPHA)

Хрящевые рыбы с уплощенным в спинно-брюшном направлении телом и сильно развитыми грудными плавниками. В связи с такой формой тела жаберные отверстия расположены на его брюшной стороне. Брызгальца развиты лучше, чем у акул, и поток воды

для дыхания идет через эти отверстия. Скаты приспособились к малоподвижному придонному образу жизни. Хвостовой плавник-важнейший орган поступательного движения-развит у них довольно слабо. Питаются скаты в основном малоподвижными донными животными-моллюсками, ракообразными. Зубы у них обычно тупые, приспособленные к перемалыванию раковин моллюсков и хитиновых покровов членистоногих.

В отряде *Пилорылообразных скатов* (Pristiformes) семейство *Пилорылые скаты* (Pristidae) дает пример конвергентного сходства с пилообразными акулами, описанными выше. Их тело уплощено, грудные плавники сращены с головой, жаберные щели открываются на нижней стороне тела. Рыло несет уплощенный вырост, усаженный по краям зубцами. Эти крупные рыбы, длиной до 4-5 м, распространены в тропических и субтропических водах всех океанов. Кормятся бентосом и придонными стайными рыбами, которых предварительно оглушают ударами пилообразного рыла. Яйцеживородяща.

Отряд *Рамбообразные скаты* (Rajiformes)-многочисленные (до 100 видов трех семейств), имеют типичные для скатов широкое сплюснутое тело. Хвост длинный, тонкий, с едва выраженным плавником. Это типичные обитатели дна, распространенные в умеренных и северных, реже в тропических морях. Типичные виды: *морская лисица* (*Raja clavata*) в морях Атлантики на наибольших глубинах, у нас в Черном море его добывают для выработки жира; *звездчатый скат* (*Raja radiata*) населяет воды Северной Атлантики, у нас обычен в Баренцевом море, держится на глубине до 900 м.

Представители отряда *Хвостоклообразные* (Dasyatiformes) отличаются округлыми плавниками, страстающимися впереди рыла. У основания длинного хвоста находится зазубренная ядовитая игла. Обороняясь, скат наносит этой иглой сильный удар. Распространены хвостоколы в умеренных и южных морях. У нас в Азовском и Черном морях встречается, например, *морской кот* (*Dasyatis pastinaca*). Семейство *Мантовые скаты* (Mobulidae) включает в себя наиболее крупных из ныне живущих скатов. Самый крупный (до 6 м в диаметре) - *гигантский морской дьявол*, или *манта* (*Manta birostris*), встречается в тропических водах всех океанов, часто видимый лежащим в поверхностных слоях или выпрыгивающим из воды.

Отряд *Электрические скаты* (Torpenidiformes) характеризуются округлой формой тела без рострума; хвост сравнительно короткий, с относительно развитым плавником. Кожа гладкая. Электрические органы, лежащие между грудными плавниками и головой, способны генерировать сильные разряды (до 70 В), поражающие животных более крупных размеров, чем сами скаты. Обитают в тропических, субтропических и умеренных водах океанов, например обыкновенный *электрический скат* (*Torpedo marmorata*).

ПОДКЛАСС ХИМЕРОВЫЕ, ИЛИ ЦЕЛЬНОГОЛОВЫЕ (HOLOCERHALI) ОТРЯД ХИМЕРОВЫЕ (CHIMAERFORMES)

Немногочисленная и хорошо обособленная от пластинчато жаберных группа хрящевых рыб, отличается сочетанием примитивных черт и признаков узкой специализации, возникающих в связи с приспособления к глубоководному образу жизни.

Большинство представителей имеют удлинненное веретенообразное тело, заметно утончающееся к хвосту. Рострум развит не у всех видов. Кожа голая, почти лишенная чешуи. Хорошо заметна боковая линия, представляющая собой открытую борозду.

Наружные жаберные отверстия прикрыты кожистой складкой, в связи с чем снаружи видна только одна щель, ведущая в полость, куда открываются жаберные отверстия.

Осевой скелет примитивный, представлен в основном хордой. Череп аутостилический, т.е. небно-квадратный хрящ срастается с мозговой частью черепа. Зубы малочисленны, пластинчатой формы. Пищеварительная трубка дифференцирована слабо.

Оплодотворение внутреннее. Химеровые откладывают, как правило, по два яйца, одетых толстой сложной оболочкой.

Распространение и экология. Небольшое число современных видов (около 30) объединено в три семейства. Распространены они в морях Атлантического, Индийского и Тихого океанов в северном и южном полушариях.

Большинство видов химер держится на больших глубинах (1000 м и более) и питается донными беспозвоночными. Численность всех видов малая. Промыслового значения не имеют. В наших водах у мурманского побережья встречается *химера*, или *морская кошка* (*Chimaera monstrosa*), длиной около 1,5 м, распространена от Исландии, Баренцева моря до Средиземного моря.

Контрольные вопросы

1. Какие подклассы рыб относятся к группе хрящевых?
2. Какие отряды рыб относятся к акулным рыбам?
3. Каковы особенности формы тела у акул?
4. Какие представители относятся к цельноголовым?
5. В чем состоят отличия строения скелета химерных от акулных рыб (в осевом скелете, черепе и т.д.).
6. Что такое автостилия?

Лекция 11. КЛАСС КОСТНЫЕ РЫБЫ (OSTEICHTHYES) ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

План

1. Общая биологическая и морфологическая характеристика класса костные рыбы
2. Обзор организации по системам органов у костных рыб

Класс костных рыб включает в себя подавляющее большинство (более 20000) видов всего надкласса Рыб. Костные рыбы распространены в самых разнообразных водоемах. Разнообразие условий жизни обуславливает богатство этой группы видами и крайнее их многообразие. Основные общие признаки класса следующие.

Скелет всегда в той или иной мере *костный*. Костный скелет возникает двумя путями. Первоначальным типом окостенений являются так называемые *кожные*, или *покровные*, *кости*. Эмбрионально они возникают в соединительнотканном слое кожи независимо от хрящевых элементов скелета, к которым они лишь прилегают. В связи с указанными особенностями развития покровные кости, как правило, имеют вид пластинок.

Кроме покровных костей в скелете рыб имеются *хондральные*, или *хрящевые кости*. Эмбрионально они возникают в результате последовательной замены хряща костным веществом, которое продуцируют *остеобласты*. Гистологически сформировавшиеся хондральные кости существенно не отличаются от покровных костей. Окостенение скелета, возникающее путем появления хондральных костей, не вносит значимых изменений в общую структуру скелета. Образование же покровных окостенений приводит к появлению новых элементов скелета, а следовательно, к общему его усложнению.

Межаберные перегородки в дыхательном аппарате редуцируются, и жаберные лепестки сидят непосредственно на жаберных дужках. Всегда имеется костная жаберная крышка, прикрывающая снаружи жаберный аппарат. У подавляющего большинства видов есть плавательный пузырь. Эмбрионально он возникает как вырост спинной стенки кишечника. У примитивных групп он пожизненно сохраняет связь с пищеварительной трубкой. *Плавательный пузырь* - важнейший гидростатический орган; изменение объема газов в нем меняет плотность тела рыбы, что, в свою очередь, имеет приспособительное значение при перемещениях рыб из одного горизонта воды в другой.

У подавляющего большинства костных рыб оплодотворение наружное, икра мелкая, лишенная рогообразных оболочек. Живорождение бывает у ничтожного числа видов.

Это многочисленный и широко распространенный надотряд современных рыб. Его представители встречаются во всех морях и океанах, где заселяют различные горизонты. Многие виды обитают в пресных водоемах: реках, озерах, прудах.

В связи с многообразием условий существования и образа жизни внешний вид этих рыб крайне разнообразен. Вместе с тем они характеризуются рядом общих черт организации. Так, скелет их почти целиком костный, и хрящ сохраняется лишь наибольшими участками между вытесняющими его костями. Скелет парных плавников упрощен; в грудных плавниках, как правило, нет базалий и костные радиалии причленяются непосредственно к поясу. В брюшных плавниках нет не только базалий, но и радиалий, и скелет плавников состоит из одних костных лучей.

Грудные плавники расположены относительно тела вертикально. Тело покрыто костной чешуей, представляющей собой тонкие костные пластинки, черепицеобразно налегающие одна на другую. Рот расположен на переднем конце головы. Нет клоаки. Хвостовой плавник гомоцеркальный.

Особенности организации подкласса Лучепёрые рассмотрены на примере костных рыб, представляющих наиболее многочисленную и типичную их группу.

Кожные покровы. Тело покрыто *костной чешуей*. Она формируется за счет собственно кожи (кориума) и представляет собой тонкие полупрозрачные пластинки с ровным (*циклоидная* чешуя) или зазубренным (*ктеноидная* чешуя) наружным краем. Снаружи чешуйчатый покров покрыт тончайшим слоем эпидермиса, в котором много одноклеточных желез, выделяющих слизь на поверхность тела.

Размеры чешуй увеличиваются по мере роста тела рыбы, продолжающегося практически в течение всей жизни особи. Скорость роста чешуи неодинакова в разные периоды года (подробнее см. далее). Есть рыбы с голой слизистой кожей, лишенной чешуи.

В коже расположена *боковая линия*, представляющий собой парный канал, идущий по бокам тела и сообщающийся с наружной средой рядом отверстий, прободающих чешую.

Плавательный пузырь характерен для большинства костных рыб. Эмбрионально он возникает как вырост спинной стороны пищеварительной трубки. У многих видов связь пузыря с пищеводом утрачивается (*закрытопузырные* рыбы), но у некоторых она сохраняется пожизненно (*открытопузырные* рыбы). Плавательный пузырь выполняет в основном гидростатическую функцию, что обусловливается изменением объема газов в пузыре и, следовательно, ведет к изменению плотности тела рыбы. У открытопузырных рыб изменения объема пузыря достигается путем его сжатия или, наоборот, расширения при заглатывании воздуха; у закрытопузырных - путем поглощения или, наоборот, выделения газов специальной сетью капилляров *газовой железы* ("чудесное сплетение"). Газ, наполняющий плавательный пузырь - преимущественно азот.

У некоторых рыб плавательный пузырь связан системой косточек (так называемым *веберовым аппаратом*) с внутренним ухом - *перепончатым лабиринтом*. При его участии изменения объема пузыря, связанные с изменениями положения рыбы в толще воды, передаются в слуховой орган (перепончатый лабиринт).

В целом же появление плавательного пузыря, вероятно, обусловлено утяжелением тела рыбы в связи с образованием костного скелета.

Органы пищеварения. У большинства видов рыб кости, окружающие *ротовую полость*, вооружены многочисленными одновершинными коническими *зубами*. Они расположены не только на челюстных костях-зубных, верхнечелюстных и предчелюстных, ног и на небных, крыловидных костях, на сошнике и на парасфеноиде.

Ротовая полость не ограничена ясно от *глотки*, ведущей в короткий пищевод. *Желудок* бывает разнообразных форм и размеров, у некоторых выражен сравнительно слабо. *Кишечник* морфологически менее дифференцирован, чем у хрящевых рыб. Спирального клапана нет. В самом начале кишечника у многих видов имеются *спелые отростки*, называемые *пилорическими*. Они увеличивают пищеварительную поверхность кишечника и, возможно, замедляют прохождение пищи, как спиральный клапан у хрящевых рыб. Число

пилорических отростков у разных видов рыб неодинаково; у окуня-3, у лосося-40, у скумбрии -около 200.

Печень имеет несколько лопастей и снабжена желчным пузырем. Желчный проток впадает в передний петлеобразный отдел кишки. *Поджелудочная железа* выражена слабо, в виде очень мелких долек, разбросанных по брыжейке.

Нервная система и органы чувств. Головной мозг костных рыб по ряду признаков имеет более примитивное строение, чем хрящевых рыб. Его общие размеры относительно меньше, особенно мал передний мозг; крышка переднего мозга у большинства видов эпителиальная и не содержит нервного вещества. Впереди видны обонятельные доли. Боковые желудочки не подразделены даже неполной перегородкой (как это свойственно хрящевым рыбам). Промежуточный мозг, средний и мозжечок, наоборот, относительно увеличены. Имеется 10 пар черепномозговых нервов.

Орган зрения имеет типичное для рыб строение: плоскою *роговицу* и круглый *хрусталик*. Фокусировка осуществляется у них исключительно хрусталиком- в покое он обеспечивает близкую видимость, для дальнего зрения специальной мышцей он смещается слегка в глубь глазного яблока, т.е. аккомодация глаза у рыб достаточно примитивна. Костистые рыбы имеют *цветное зрение*. В их сетчатке наравне функционируют *палочки* и *колбочки*. Видимо, этим обусловлено и удивительное богатство окраски покровов многих костистых рыб. Правда, глубоководные формы, как и акулы, имеют только палочковое (неокрашенное) зрение.

Орган слуха у костистых рыб представлен внутренним ухом-перепончатым лабиринтом и тремя *полукружными каналами*. Они воспринимают звуки в широком диапазоне 30Гц-12кГц. В восприятии звуков им помогают уже упомянутые плавательный пузырь и веберов аппарат. В воспроизводстве звуков у них участвуют подвижные жаберные крышки, кости головы, движение плавников. Как выяснилось, рыбы чрезвычайно “говорливы”. Звуковая сигнализация обеспечивает связь особей одного и разных видов при разыскивании корма, половых контактах, для оповещения о врагах, о занятости удобного участка. Звуки, издаваемые рыбами, весьма разнообразны: цоканье, шепот, скрип, щелчки, трели, стоны и т.д.

Во внутреннем ухе расположен еще один из органов чувств-орган равновесия. Чувство равновесия обеспечивается полукружными каналами, наполненными жидкостью с плавающими в ней твердыми включениями. Чувство равновесия-одно из самых древних чувств позвоночных животных.

Органы обоняния у большинства костистых рыб представлены парными *обонятельными мешками*, расположенными в передней верхней части головы. Полость каждого обонятельного мешка сообщается с водной средой двумя (передним и задним) отверстиями. Вода прогоняется через них, а в складках обонятельного мешка происходит химическая рецепция. С ротовой полостью у костистых рыб обонятельный мешок не сообщается.

Об исключительной тонкости обоняния свидетельствуют гистологические и физиологические данные. Так, гольяна на 1мм² обонятельного эпителия приходится примерно 95 тыс. рецепторных клеток. В конце 70-х годов опытом установлено, что угри безошибочно реагируют на фенилэтиловый спирт в разведении до 2,8 *10¹⁸, а форель -9,9*10⁹.

Органы вкуса представлены *вкусовыми почками*, состоящими из групп клеток, оплетенных окончаниями нервов. Вкусовые почки расположены не только в ротовой полости, но и разбросаны по многим участкам тела в наружном слое кожи.

Органы боковой линии представляют собой парные длинные каналы, лежащие в коже по бокам тела рыбы. Спереди на голове они переходят в сложную сеть каналов. Чувствующие клетки лежат на дне этих каналов, а с окружающей средой они сообщаются множественными отверстиями в чешуе и костях головы. Эти видимые отверстия мы называем боковой линией.

Органами боковой линии рыба воспринимает волновые движения, распространяющиеся в воде и информирующие рыбу о предметах, находящихся вблизи от нее.

Контрольные вопросы

1. Какие подклассы рыб относятся к группе костных?
2. Как устроена кожа и кожный скелет у костистых рыб?
3. Что такое "костная" чешуя, в каких двух формах она встречается?
4. Какими особенностями отличается головной мозг костистых рыб от акуловых?
5. Охарактеризуйте особенности устройства глаза.
6. Чем доказывается наличие слуха у рыб?
7. Биологическое значение свечения?
8. Для чего служит плавательный пузырь, как осуществляется его гидростатическая функция?
9. Назовите и охарактеризуйте отделы пищеварительного тракта костистых рыб.
10. У каких рыб имеются пилорические выросты, где они располагаются?

Лекция 12. КЛАСС КОСТНЫЕ РЫБЫ (OSTEICHTHYES) ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

План

1. Принципы организации опорно-двигательной системы
2. Органы дыхания, кровеносная и выделительная системы рыб как водных животных.

Скелет. *Осевого скелет*, как и у хрящевых рыб, включает *позвоночник* и *мозговой череп*. Позвоночник представлен костными амфицельными позвонками и разделен на туловищный и хвостовой отделы. Позвонки несут *верхние* и *нижние дуги*. Верхние дуги смыкаются, образуя спинномозговой канал, вверх направлены остистые отростки. Нижние дуги туловищного отдела не смыкаются, к ним причленяются *ребра*, ограничивающие полость тела сверху и с боков. В хвостовом отделе остистые отростки имеются не только на верхних, но и на нижних дугах. В сомкнутых нижних дугах лежит гемальный канал.

Мозговой череп в большей части костный. Он образован накладными и хондральными костями.

Хондральные окостенения отражают стиль строения мозгового черепа хрящевых рыб. Затылочная область включает четыре *затылочные кости*: *основную*, *две боковые* и *верхнюю*. Они ограничивают затылочное отверстие. В области парных ушных капсул формируется по 5 *ушных костей*. Область глазниц оформлена непарной *основной клиновидной*, *парными крылоклиновидными* и *глазноклиновидными костями*. В области парных обонятельных капсул развиваются непарная *срединная обонятельная кость* и парные *боковые обонятельные кости*.

Таким образом, хондральные окостенения формируют заднюю часть, бока и отчасти дно мозгового черепа.

Покровные, или накладные, кости формируют в мозговом черепе его крышу, отчасти бока и дно. Крыша черепа сложена последовательно расположенными парными *носовыми*, *лобными* и *теменными костями*.

Дно черепа складывается непарным *парасфеноидом* и лежащим впереди него также непарным *сошником*. Вокруг глазницы мелкие покровные косточки образуют *окологлазничное кольцо*.

Изменение в *висцеральном скелете* существенны. Висцеральный скелет также содержит хондральные и покровные окостенения.

Верхняя часть челюстной дуги, гомологичная нёбно-квадратному хрящу, у костных рыб, потеряв функцию верхней челюсти, входит в комплекс дна черепа. Она замещается в передней части смешанной по происхождению *нёбной костью*, в середине - тремя *крыловидными костями* (два из них покровные, одна-хондральная) и в задней части-хондральной *Квадратной костью*. Роль верхней челюсти выполняют парные, кожного происхождения, кости *-верхнечелюстные* и *предчелюстные*. Это -новообразования в висцеральном скелете.

Нижняя челюсть представлена большой, кожного происхождения, *зубной костью*: она покрывает меккелев хрящ. Кожного же происхождения угловая кость образует нижнезадний угол челюсти, а единственная хондральная кость *-сочленовная*-сочленяется с квадратной костью.

Подъязычная дуга представлена теми же элементами, что и у хрящевых рыб, т.е. парными *подвесками (гиомандибуляре)*, *гиоидами* и непарной *копулой*. Все эти кости имеют хондральное происхождение. К заднему краю нижней части подъязычной дуги причленяется ряд длинных костей-лучей жаберной перепонки.

Костные *жаберные дуги* имеют такое же строение, как у хрящевых рыб, но последняя (пятая) дуга сильно редуцирована. Новоприобретением костных рыб является *жаберная крышка*, представленная четырьмя плоскими накладными костями.

Конечности и их пояса. Скелет грудных плавников не имеет базалий и состоит из костных радиалей, которые соединяются непосредственно с поясом, и костных лучей. Пояс передней пары состоит из маленьких, хондрального происхождения, *коракоидов* и *лопатонок*. К указанным хондральным костям, составляющим *первичный пояс*, присоединяются кожные кости *вторичного пояса*. Основная из них-большая серповидная кость, или *клеитрум*. Через посредство более мелких костей она сочленяется с мозговой частью черепа.

Пояс задних конечностей лежит в толще мускулатуры и представлен непарной вытянутой пластинкой. Скелет брюшных плавников состоит только из кожных костных лучей.

Органы дыхания. Костные рыбы преимущественно жабернодышащие. В отличие от хрящевых рыб, межжаберных перегородок нет, и *жаберные лепестки* сидят непосредственно на одноименных дужках. Имеются четыре пары жаберных лепестков. Кроме того, на внутренней стороне жаберной крышки сидит так называемая *ложная жабра* - один ряд зачаточных лепестков. Акт дыхания осуществляется благодаря движениям *жаберных крышек* и рта, нагнетающих воду в жаберные полости и выталкивающих ее наружу. Быстроходным рыбам свойственна таранная вентиляция жабр. У рыб, лишенных чешуи, жаберное дыхание дополняется кожным.

Органы кровообращения. У большинства видов брюшная аорта в самом начале имеет *вздутие-артериальную луковичку*. Внешне она похожа на артериальный конус, но состоит не из поперечно полосатой, а из гладкой мускулатуры и не способна к самостоятельному пульсированию. Число приносящих и выносящих жаберных артерий (артериальных дуг) равно четырем. Для венозной системы большинства видов характерна непрерывность правой кардинальной вены; только левая кардинальная вена образует в соответствующей почке *воротную систему* кровообращения.

Органы выделения представлены длинными парными лентовидными *мезонефрическими почками*. Они лежат по бокам позвоночника над плавательным пузырем. По внутренним краям почек тянутся мочеточники, гомологичные вольфовым каналам. Перед выходом наружу *мочеточники* объединяются в непарный канал, который открывается на конце *мочеполюска сосочка*. У некоторых видов имеется *мочевой пузырь*. Через почки выводится продукт азотистого обмена -*мочевина*, растворенная в воде.

Основным конечным продуктом азотистого обмена является *аммиак*. Он обладает высокой токсичностью, и накопление его в крови в больших концентрациях нежелательно, вредно для организма. Благодаря растворимости аммиака в воде внепочечный путь выделения продуктов обмена возможен через жабры и отчасти через кожу.

Органы размножения имеют иное строения, чем у хрящевых рыб. У самок нет мюллеровых каналов, служащих у хрящевых рыб *яйцеводами*, а у самцов *семенники* не связаны с почками, и вольфовы каналы выполняют роль только *мочеточников*. Парные семенники и *яичники* (у окуня яичник непарный) имеют внутри полость и особые каналы, которые открываются на мочеполовом сосочке отдельно от мочевого отверстия.

Икра мелкая, с тонкой студенистой оболочкой; оплодотворение, как правило, наружное.

Контрольные вопросы

1. Как устроен осевой скелет костистых рыб (как устроены позвонки в разных отделах позвоночника, что значит термин “амфицельный” и т.д.)?
2. Чем интересно с троение черепа костистых рыб?
3. Какими костями окостеневает мозговая коробка – ее затылочный отдел, дно, боковые стенки, межглазничная перегородка?
4. Из каких костей состоит жаберная крышка?
5. Как устроен скелет плечевого пояса?
6. Опишите особенности скелета грудных и брюшных плавников.
7. Как осуществляется жаберное дыхание у костистых рыб, какова роль жаберной крышки?
8. Какие изменения произошли в строении сердца костистых рыб?
9. Чем отличается луковица аорты от артериального конуса?
10. Какие особенности отличают репродуктивную систему костистых рыб от системы акул и амфибий?

Лекция 13. СИСТЕМА КЛАССА КОСТНЫЕ РЫБЫ

План

1. Система класса, подклассы.
2. Подкласс 1. Лучеперые (Actinopterygii)
 - а) Надотряд хрящевые ганоиды или костнохрящевые (Chondrostei)
 - б) Надотряд костные ганоиды (Holostei)
 - в) Надотряд Костистые рыбы (Teleostei)
3. Подкласс 2. Многоперые (Brachiopterygii)
4. Подкласс 3. Кистеперые (Crossopterygii)
5. Подкласс 4. Двоякодышащие (Dipnoi)
6. Происхождение и эволюция хрящевых рыб

Классификация костных рыб крайне трудна, в настоящее время существует несколько взглядов на систематику этой группы. Современных костных рыб разделяют на 4 подкласса; двоякодышащие, кистеперые, многоперы и лучеперые. Мы принимаем один из них за основу и выделяем *два подкласса* Лучепёрые (Actinopterygii) и Лопастепёрые (Sarcopterygii).

ПОДКЛАСС 1. ЛУЧЕПЁРЫЕ (АКТИНОПТЕРЫГИИ)

Эта наиболее процветающая из живущих в акваториях Земли группа рыб включает в себя свыше 20000, или 95 % всех видов рыб.

Одна из заметных черт организации -отсутствие кожистой лопасти в основании парных плавников. Разработка классификации подкласса еще не завершена. Мы приняли систему, при которой подкласс включает в себя два надотряда. Надотряд *Ганоидные* (Ganidomorpha) с основными отрядами: *Осетрообразные* (Acipenseriformes); *Многопёрообразные* (Polypteriformes); *Амиеобразные* (Amiiformes); *Панцирнικοобразные*

(Lepisosteifomes) и надотряд *Костистые рыбы* (Teleostei), включающий в себя около 36 отрядов. Отдельные отряды рассматриваются далее.

НАДОТРЯД А). ХРЯЩЕВЫЕ ГАНОИДНЫ (CHONDROSTEI) ОТРЯД ОСТРЕОБРАЗНЫЕ (ACIPENSERIFORMES)

Немногочисленная древняя группа примитивных в некоторых отношениях рыб, имеющих ряд черт организации, общих с хрящевыми рыбами. По внешнему виду они несколько похожи на акул. Имеется рострум, в связи с чем ротовое отверстие смещено на нижнюю сторону головы и имеет вид полулунной поперечной щели. Хвостовой плавник, как и у акул, неравнолопастный - *гетероцеркальный*. Парные плавники располагаются горизонтально. Мозговой череп почти сплошь хрящевой.

Основу осевого скелета составляет пожизненно сохраняющаяся хорда, одетая толстым соединительнотканым футляром. Тела позвонков не развиваются, но есть хрящевые верхние и нижние дуги позвонков. Есть спиральный клапан в кишечнике и артериальный конус близ сердца.

Чертами костистых рыб следует считать наличие покровных костей в мозговом черепе. Они формируют крышу (носовые, лобные, теменные), бока и дно черепа (парасфеноид, сошник). Тело покрыто пятью рядами крупных костных пластин (жучек). Есть костная жаберная крышка, плавательный пузырь, сообщающийся с кишечником. Оплодотворение наружное, икра мелкая и многочисленная.

Немногие виды этого отряда распространены в северном полушарии, преимущественно в умеренных его широтах отряде осетрообразных имеются два семейства.

У представителей семейства *Осетровые* (Acipenseridae) рострум чаще заостренный, рот маленький, зубов у взрослых особей нет. К этому семейству принадлежит большинство современных видов. Среди них упомянем несколько видов осетров: *русский осетр* (Acipenser guldenstadti), распространенный в бассейнах Черного и Каспийского морей; *сибирский осетр* (A. baeri), в водный бассейн в наших северных реках от Печоры на западе до Колымы на востоке и в предустьевых пространствах морей Северного Ледовитого океана; *амурский осетр* (A. schrenki), населяющий Амур. *Севрюга* (A. stellatus) водится в Азовском, Черном и Каспийском морях. К осетрам близка *стерлядь* (A. ruthenus), обитающая во многих реках бассейнов Каспийского, Черного морей и Северного Ледовитого океана (на восток до Енисея включительно). Особый род осетровых составляют два вида белуги: *европейская белуга* (Huso huso) обитает в бассейнах Каспийского, Черного и Адриатического морей; *дальневосточная белуга* (H. dauricus), чаще называемая *калугой*, живет в бассейне Амура. Это наиболее крупные пресноводные рыбы, достигающие массы более 1000 кг возраста более 100 лет.

Есть виды осетровых (менее многочисленные) в Северной Америке.

У рыб из семейств *Веслоносы* (Polyodontidae) рыло вытянуто и расширено в веслообразную лопасть, рот большой, челюсти несут мелкие зубы, кожа голая. Два вида распространены в Северной Америке и Юго-Восточной Азии, в Бассейнах Миссисипи, Хуанхе и Янцзы.

Осетровые - частью пресноводные, частью проходные рыбы. Стерлядь и американский озерный осетр всю жизнь проводят в пресных водах и больших миграций не совершают. Белуга, русский осетр, севрюга откармливаются в прибрежных водах морей, а на нерест заходят реки, по которым нередко поднимаются далеко вверх.

Основу их питания составляет животные. Белуга - хищник, поедающий рыб, а иногда нападающая на молодых тюленей. Осетры едят много моллюсков. Стерлядь кормится главным образом личинками насекомых.

Осетровые имеют большое промысловое значение: высоко ценятся их вкусное мясо и черная икра. Запасы этих рыб в Западной Европе и Северной Америке, а теперь и в России сильно истощены. У нас в стране наибольшее значение имеет лов осетровых в бассейнах Каспийского и Черного морей.

НАДОТРЯД Б). КОСТНЫЕ ГАНОИДЫ (HOLOSTEI)

В мезозойскую эру костные ганоиды были представлены многочисленными видами, широко распространенному по земному шару. В меловом периоде они начинают вымирать. И только представители двух отрядов – панцирные щуки и амии – дожили до наших дней, как и хрящевые ганоиды, весьма примитивная группа современных лучеперых. У них сохраняется артериальный конус с несколькими рядами клапанов и в кишечнике спиральный клапан, правда, рудиментарного характера. Жаберные крышки представлены полным комплексом жаберных костей, лучи, поддерживающие жаберную перепонку, развиты еще сравнительно слабо. В нижней челюсти имеется сплениальная косточка. Есть плавательный пузырь. Верхнезатылочная кость отсутствует. Хвост укороченный гетероцеркальный почти гомоцеркальный.

ПАНЦИРНЫЕ ЩУКИ (LEPIDOSTEIFORMES)

Содержит только один современный род *Lepidosteus* – панцирные щуки или каймановые рыбы, с несколькими видами. Панцирные щуки имеют удлиненное тело с длинным рылом и покрыты, в отличие от всех прочих лучеперых, прочным панцирем из ромбической ганоидной чешуи. Имеются выпуклые спереди и вогнутые сзади – опистоцельные тела позвонков, что представляет единственный случай среди современных рыб. Это крупные хищные рыбы, достигающие 2,5 – 3 м, а как исключение 6 м длины, обитатели больших озер и рек. водятся только в водах Северной и Центральной Америки и на Кубе.

Эти отряды включают сохранившихся поныне древних рыб с примитивными чертами организации: есть остатки спирального клапана в кишечнике, тело покрыто (или утратило у амий) ганоидной чешуей, есть артериальный конус. *Амия* распространена в бассейне Миссисипи Северной Америки. Из панцирников – известные ныне *каймановые рыбы* (7 видов) населяют пресные водоемы Северной и Центральной Америки. Типичный представитель – *пятнистая панцирная щука* (*Lepisosteus oculatus*).

ОТРЯДЫ АМИЕОБРАЗНЫЕ (AMPHIFORMES)

Содержит только одного современного представителя – амия, или ильную рыбу. Она занимает до известной степени промежуточное положение между панцирными щуками и костистыми рыбами.

Ильная рыба имеет амфицельные позвонки, зачаточную луковицу аорты. Тело покрыто уже костной – циклоидной, крепкой чешуей. Однако кишечный тракт у нее с зачаточным спиральным клапаном, есть рудиментарный артериальный конус и непарная югулярная пластинка под нижней челюстью. Нижняя челюсть состоит из ряда костей, многие из которых отсутствуют у костистых рыб. Эти признаки свойственны типичным костным ганоидам.

Плавательный пузырь ячеистый и служит для дыхания атмосферным воздухом. Хищник. Питается главным образом рыбой, частично раками и моллюсками. Живет амия в пресных стоячих или медленно текущих водах Северной Америки от Великих озер до Флориды и Техаса.

НАДОТРЯД В). КОСТИСТЫЕ РЫБЫ (TELEOSTEI)

Надотряд Костистые рыбы (Teleostei) включает в себя более 30 отрядов. Рассмотрим некоторые из них.

ОТРЯД СЕЛЬДЕОБРАЗНЫЕ (CLUPEIFORMES)

Наиболее примитивные современные костистые рыбы со сравнительно слабо окостеневшим черепом и легко спадающей чешуей. Лучи плавников мягкие, членистые. Чешуя циклоидная. Основные семейства – *сельдевые* и *лососевые*. Их плавательный пузырь пожизненно сохраняет связь с пищеводом.

Семейство *Сельдевые* (Clupeidae) включает большое число видов, обитающих преимущественно в морях; некоторые виды для размножения входят в реки. Сельдовые-это некрупные и мелкие стайные планктоноядные рыбы. Они широко распространены от Арктики до Субантарктики, особенно обильны в тропических водах. Общее число видов около 100. В наших водах встречается *атлантическая сельдь* (Clupea harengus), которая держится в Белом и Баренцевом морях на восток до Новой Земли, *тихоокеанская сельдь* (C. pallasii) характерна в морях Дальнего Востока. Этот вид широко мигрирует в связи со стадиями жизненного цикла.

На Дальнем Востоке распространена *сардинка иваси* (Sardinops sabax). Это типично морская, широко мигрирующая рыба, появляющаяся у берегов Приморья весной, во время нагула. Сардины отличаются пятнистостью спины.

В Балтийском и Черном морях водятся *кильки* (Sprattus sprattus) они знакомы нам под названием шпроты, а в Каспийском и Черном морях -близкие к ним *тюльки* (Clupeonella cultriventris и C. macrophthalma). Эти маленькие рыбки близкородственны настоящим сельдям.

Из семейства *Анчоусовые* (Engraulidae) в Черном море обитает *черноморский анчоус*, или *хамса* (E. encrasicolus).

ОТРЯД ЛОСОСЕОБРАЗНЫЕ (SALMONIFORMES)

Включает рыб средней и крупной величины. Для них характерно наличие на спине мягкой кожной складки, так называемого жирового плавника. Распространение этой группы - преимущественно в умеренных и северных широтах. Лососевые в большинстве проходные рыбы, растущие и созревающие в морях, а для нереста идущие в реки. Особенно богаты лососевыми моря Дальнего Востока. Здесь водятся кета (Oncorhynchus keta), горбуша (O. gorbuscha,) нерка (O. nerka) и др. Нерестятся эти рыбы в верховьях рек, а нерка заходит в озера. К лососевым принадлежат мелкие рыбки - корюшки, снетки.

Среди настоящих лососей надо указать семгу (Salmo salar), распространенную в морях северной части Атлантического океана в Баренцевом и Белом морях. К нам семга заходит для нереста в реки севера европейской части России. Нерестовые миграции бывают летом и осенью. В северных морях, а также в Черном и Каспийском водится близкая к семге кумжа (Salmo trutta). Она размножается в реках, но для нагула далеко в море не уходит, а некоторые особи созревают в реках. В реках возникла карликовая раса кумжи - форель (Salmo trutta morpha fario) (рис. 41), держащаяся кроме рек в некоторых горных озерах. Среди лососевых есть и настоящие оседлые пресноводные виды. Таковы, например, сиги, некоторые омули и таймени.

Лососевые имеют очень большое промысловое значение. В пищу используют их мясо и икру (красная икра).

Низкая эффективность размножения лососевых и высокая их ценность обусловили широкое применение мероприятий по искусственному разведению этих рыб. (см. ниже).

ОТРЯД ЩУКООБРАЗНЫЕ (ESOCIFORMES)

Немногочисленная группа хищных рыб с сильно вытянутыми челюстями, вооруженными острыми зубами. Плавательный пузырь сообщается с кишечником. В наших реках, озерах и в опресненных участках южных морей распространена обыкновенная щука (Esox lucius). Образ жизни оседлый. Держится обычно среди зарослей водоплавающих птиц. Промысловое значение невелико, Крупные экземпляры достигают массы более 35 кг и более 1,5 м длины. Нерестится весной на мелководье в прибрежной зоне.

ОТРЯД УГРЕОБРАЗНЫЕ (ANGUILLIFORMES)

Представители отряда имеют сильно удлинненное, змеевидное тело; брюшных, а иногда и грудных плавников нет; анальный, хвостовой и спинной плавники сливаются друг с другом. Плавательный пузырь сообщается с кишечником. Распространены

преимущественно в субтропической и тропической зонах. Среди угрей есть морские и проходные виды. Всего около 350 видов. У нас встречается обыкновенный, или европейский, угорь (*Anguilla anguilla*), распространенный от бассейна Балтийского моря для Черного и Средиземного морей. Образ жизни угря описан ниже.

ОТРЯД КАРПООБРАЗНЫЕ (CYPRINIFORMES)

Как и сельдеобразные, это сравнительно примитивные костистые рыбы, но окостенение черепа развито у них сильнее. Плавательный пузырь сообщается с кишечником. Плавники обычно мягкие. Имеется веберов аппарат - система косточек, соединяющих переднюю часть плавательного пузыря с перепончатым лабиринтом внутреннего уха. Преимущественно пресноводные, реже проходные рыбы, а отличие от лососевых, населяющие главным образом умеренные и тропические области. Живут в самых разнообразных водоемах - от горных рек до заболоченных прудов. Большинство ведет оседлый образ жизни (плотва, язь, линь, карась), но некоторые при размножении мигрируют (вобла, тарань). Основу отряда карпообразных составляют два семейства - Карповые и Сомовые.

Семейство Карповые (Cyprinidae) характеризуются отсутствием зубов на челюстях и наличием так называемых глоточных зубов, сидящих и известковых покровов животных, которыми они питаются. Это наиболее многочисленные и разнообразные рыбы наших пресных водоемов. К ним принадлежат обитатель рек и озер плотва (*Rutilus rutilus*), проходная каспийско-волжская вобла (*R. rutilus caspius*), проходная черноморская тарань (*R. r. heckeli*), речной язь (*Leuciscus carassius*), линь (*Tina tinca*) и др.

Семейство Сомовые (Siluridae) включает рыб без настоящей чешуи, с зубатым ртом. Это хищники. У нас 2 вида, населяющие реки южной половины страны и прибрежные части морей. Наиболее крупные экземпляры достигают 250-300 кг, чаще ловят сомов меньшего размера.

Наряду с названными видами к этому же отряду принадлежат пираньи, вьюны и прочие.

ОТРЯД КЕФАЛЕОБРАЗНЫЕ (MUGILIFORMES)

Своеобразные, чаще морские рыбы, способные далеко выпрыгивать из воды, а некоторые - парить над водой. Среди них есть двукрылые, имеющие очень большие грудные плавники и четырехкрылые, формы. Пользуясь плавниками, рыбы выскакивают из воды и пролетают планирующим полетом около 150-200 м. Распространены преимущественно в тропических морях. У нас найдены близ Владивостока. Большую группу составляют рыбы с длинным телом, например обыкновенный сарган (*Belone belone*), обитатель Черного моря, который быстро плавает, но не способен подниматься в воздух.

ОТРЯД ТРЕСКООБРАЗНЫЕ (GADIFORMES)

Многочисленная и важная в промысловом отношении группа (около 700 видов.). Обычно - крупные рыбы с мягкими лучами плавников. Распространены в умеренных и арктических морях и даже в реки; таковы, например, навага, сайка, полярная треска. Образ жизни преимущественно придонный. Треска (*Gadus morhua*) распространена у нас в Балтийском, Баренцевом, белом морях и в северных морях Дальнего Востока. Треска широко мигрирует, нерестится в основном у Лофотенских островов и у побережья Кольского полуострова. После нереста треска уходит в восточную часть Баренцева моря, где откармливается на банках (повышенные участки морского дна). Треска обладает огромной плодовитостью, она мечет от 2,5 до 10 млн икринок. Кроме трески надо упомянуть пикшу (*Melanogrammus aeglefinus*), сайду (*Pollachius virens*), сайку (*Boreogadus saida*), минтая (*Theragra chalcogramma*), путассу (*Micromesistius poutassou*) и др., которые тоже служат важными объектами нашего тралового промысла в северных морях. При добыче тресковых рыб используют не только их мясо, но и жир печени, который богат витамином D и известен под названием медицинского рыбьего жира.

В наших северных морях и на Дальнем Востоке распространена навага (*Eleginus nawaga*). Зимой она часто заходит в устья рек, где ее и добывают.

Единственным пресноводным видом разбираемого отряда является налим (*Lota lota*), населяющий реки Евразии и Северной Америки.

ОТРЯД КОЛЮШКООБРАЗНЫЕ (GASTEROSTEIFORMES)

Семейство Колюшковые (*Gasterosteiformes*) - небольшие рыбки длиной от 3,5 до 30 см, у которых передняя часть спинного плавника превращена в острые шипы, а брюшные плавники - в виде острых колючек. Чешуя в виде костных пластинок. Обитают в пресных и солоноватых водах северного полушария. Интересны тем, что икру откладывают в гнездо, сделанное из растений. Самка мечет всего около 100 икринок. У нас водится несколько видов колюшек, распространенных в Балтийском, Баренцевом, Черном, Азовском, Каспийском морях и в некоторых реках.

Семейство Игольчатые (*Syngnathidae*). Очень своеобразная группа мелких морских рыбок. Жабры редуцированы до маленьких пучков, прикрепленных к рудиментарным жаберным дугам. Тело покрыто кольцевыми костными пластинками. Голова с длинным трубкообразным рылом; рот маленький, беззубый. Самцы имеют на брюхе особые выводковые сумки, в которых они вынашивают оплодотворенные яйца. Распространены преимущественно в теплых и тропических морях. Представлены морскими коньками (*Hippocampus*) и морскими иглами (*Syngnathus*). У нас встречаются в Черном, Каспийском, Балтийском и Японском морях (рис. 42).

ОТРЯД ОКУНЕОБРАЗНЫЕ (PERCIFORMES)

Обширная группа (около 6000 видов) довольно разнообразных морских и пресноводных рыб, у которых часть лучей плавников имеет вид нерасчлененных острых шипов. Брюшные плавники обычно расположены под грудными, а иногда и впереди них. Плавательный пузырь не сообщается с кишечником.

Систематика отряда сложна и представлена множеством подотрядов, семейств, родов.

Семейство Окуневые (*Percidae*) включают 160 видов рассматриваемого отряда, многие из которых имеют важное промысловое значение. Среди наших представителей надо упомянуть судаков (*Lucioperca*), несколько видов которых живет в бассейнах Черного и Каспийского морей. Некоторые из них постоянно обитают в реках, другие - в морях, третьи являются полупроходными рыбами, выходящими для нагула из рек в моря. Крупные особи достигают массы 10-12 кг. Имеют большое промысловое значение. Окунь (*Perca*) широко распространен в реках и озерах нашей страны. Образ жизни у них оседлый. Достигают массы 1 кг, редко более, и длины 50 см. Местами являются важными объектами промысла.

Семейство Лабиринтовые (*Anabantidae*)- своеобразные рыбы, характерные наличием мешковидных выростов жаберной полости, служащих для временного дыхания воздухом. Рыбы эти, например анабас (*Anabas testudineus*), нередко выползают на берег, влезает на деревья. Обитают в пресных и солоноватых водоемах тропической Африки, Азии и островов Малайского архипелага.

Семейство Скумбрии (*Scombridae*) - морские, главным образом тропические рыбы, населяющие толщу воды открытых частей моря. У нас встречаются несколько видов, распространенных в Балтийском и Черном морях. Широко мигрируют. Важный объект промысла (особенно в Черном море) - обыкновенная скумбрия (*Scomber scombrus*).

Систематически близки к скумбриям тунцы (*Thunnus*). Размеры их варьируют от 40 см до 3 м. Они распространены в прибрежных и открытых водах Мирового океана на север до побережья Скандинавии и на юг до южной оконечности Африки и Австралии. Тунцы - очень энергичные пловцы, способные развивать скорость до 90 км/ч. Вероятно, в этой связи боковая мускулатура их тела обладает исключительно сильно развитой системой кровеносных сосудов, питающих эту мускулатуру. Тунцы - важный объект промысла.

Семейство Бычковые (Gobiidae) - небольшие, чаще прибрежные морские, реже пресноводные рыбы. Характерны слиянием брюшных плавников в присасывательную воронку. Образ жизни придонный, кормятся донными беспозвоночными. У некоторых видов самцы во время размножения устраивают гнезда для откладывания самками икры, которую. Они охраняют. У нас распространены главным образом в южных морях и реках. В Черном, Азовском и Каспийском морях являются объектами промысла.

ОТРЯД КАМБАЛООБРАЗНЫЕ (PLEURONECTIFORMES)

Донные рыбы, лежат и плавают на боку. Тело сильно сжато с боков, глаза расположены не по бокам головы, а смещены на одну ее сторону. Плавательного пузыря нет. Верхняя сторона рыбы пигментирована, нижняя - обычно белая. Личинки камбал первоначально плавают в толще воды, но в последующем, по мере перехода к донному образу жизни, их тело уплощается в боковом направлении, а глаза перемещаются на одну из сторон тела - "верхнюю". Известно около 500 видов, широко распространенных по морям земного шара. У нас встречаются в морях палтусы (*Hippoglossus*), камбалы (*Limanda*). Камбалы сравнительно мало мигрируют; их передвижения, связанные с выбором мест для нереста, зимовок и с поисками корма, обычно не превышают 100-200 км. мечут икру часто у берегов или на банках. Плодовитость очень большая - до нескольких миллионов икринок. Питаются донными беспозвоночными. Важный объект тралового промысла.

ПОДКЛАСС 2. МНОГОПЁРЫЕ (BRACHIOPTERYGII ИЛИ POLYPTERI) ОТРЯД МНОГОПЕРЫ (POLYPTERIFORMES)

Многопёры-немногочисленная, но весьма своеобразная группа пресноводных рыб. В настоящее время известно немногим более 10 видов многопёров, распространенных в тропической Африке. Тело покрыто крупными ромбическими, подвижно сочлененными между собой чешуями. Спинной плавник состоит из ряда маленьких плавников, в связи с чем и возникло название этих рыб. Грудные плавники имеют в основании широкую мясистую лопасть, что внешне сближает многопёрых рыб с кистепёрыми. Однако скелеты плавников этих рыб резко различны.

Крайне своеобразных их плавательный пузырь. Он двойной и состоит из большего правого и меньшего левого отделов. Эти два отдела пузыря сообщаются с кишечником общим каналом; они служат дополнительным органом дыхания. Однако внутренних ноздрей, в отличие от двоякодышащих и кистепёрых рыб, у многопёров нет. Есть парные брызгальца.

Систематическое положение многоперых еще очень неясно. До последнего времени их рассматривали как доживших до наших дней представителей ископаемых кистеперых рыб (*Crossopterygii*). Но теперь исследователи склоны сближать их с лучеперыми, относя к группе древних лучеперых (*Paleopterygii*) вместе с осетровыми рыбами и палеонисцидами.

Многопёры в ископаемом состоянии неизвестны. Главнейшие признаки, сближающие их с лучеперыми, - типичная ганоидная чешуя и отсутствие хоан, тогда как наличие легких сближает их с кистеперыми, древние представители которых, несомненно имели эти органы.

Многопёры представляют рыб, специализированных к жизни в тропических водоемах. Некоторые общие признаки с двоякодышащими и кистепёрыми рыбами возникли конвергентно.

ПОДКЛАСС 3. КИСТЕПЁРЫЕ РЫБЫ (CROSSOPTERYGII) ОТРЯД ЦЕЛАКАНТИНИ (COELACANTHIFORMES)

Древняя и почти нацело вымершая группа рыб. Сравнительно широкое распространение кистепёрые имели в девоне и карбоне. Их ископаемые остатки в соответствующих слоях обнаружены в пресных и морских водах всей планеты, от

Шпицбергена и Новой Земли до Южной Африки, Австралии и Антарктиды. В мезозое число видов и широта распространения их сохранились.

Первый экземпляр этих удивительных рыб в наше время был добыт в 1938 г. в Индийском океане, у южных берегов Африки, близ устья реки Халумна, на глубине около 70 м. Это была крупная рыба длиной 150 см и массой 57 кг. Она была названа латимерией (*Latimeria chalumnae*) по имени госпожи Латимер, смотрительницы местного краеведческого музея, обнаружившей удивительную рыбу в улове траулера и сохранившую ее для науки. В последующем в этом районе неоднократно ловили кистепёрых рыб. Местное население ловит их систематически и употребляет в пищу (рис.46).

Все современные кистепёрые - латимерии, или целоканты, обнаружены только в районе Коморских островов, где они держатся на глубине 400-1000 м при температуре воды +10...+14⁰С. Длина тела у половозрелых особей 125-180 см, масса 25-80 кг. Позвонки зачаточны, пожизненно хорошо развита хорда. Первичный череп в значительной мере хрящевой. Целоканты - хищники: их рот вооружен многочисленными острыми зубами.

В полости тела обнаружено окруженное жиром дегенерировавшее легкое. Внутренних ноздрей у целокантов нет, и они, в отличие от мезозойских кистепёрых, не способны к дыханию атмосферным кислородом.

Тело кистепёрых покрыто чешуями, представляющими собой толстые костные пластинки округлой или ромбической формы, одетые сверху слоем видоизмененного дентина и тонким слоем эмали.

Весьма своеобразное устройство имеют парные плавники. В основании их расположена широкая мясистая (мышечная) лопасть, внутри которой находится скелет основной части самого плавника.

Кистепёрые, несомненно, близки к двоякодышащим и возникли, видимо, от одного с ними корня. Они обитали первоначально в пресных водоемах, в которых, вероятно, периодически испытывали недостаток кислорода: в связи с этим развилось двойное дыхание. Засоренность водоемов отмершей растительностью явилось, видимо, предпосылкой для развития своеобразных парных конечностей, которые имели мускулатуру на самой конечности и могли использоваться не только для гребли, но и для опоры о твердый субстрат: дно, стебли, стволы деревьев.

Развитие древних кистепёрых рыб пошло по крайней мере двумя самостоятельными путями. Один из них - возникновение целокантов (отряд Целокантообразные - *Caelocantiformes*) - привел этих рыб в океан. Эта линия развития дожила до настоящего времени и предстала в облике латимерии. Другая группа кистепёрых - рипидистиеобразные (*Rhipidistiiiformes*) - в одной из своих эволюционных линий развития (остеолепиформные рипидистии) сочетала в своей организации черты приспособления к дыханию в наземной среде (легкие, внутренние ноздри) и движению по твердому субстрату (унисериальный тип плавников, близкий к пятипалой конечности). Вероятно, их потомками стали наземные позвоночные.

ПОДКЛАСС 4. ДВОЯКОДЫШАЩИЕ (DIPNOI)

Двоякодышащие - немногочисленная группа пресноводных рыб, совмещающая примитивные признаки с чертами высокой специализации к жизни в объединенных кислородам водоемах. Так, большая часть скелета у современных представителей пожизненно остается хрящевой. Сохраняется хорошо развитая хорда. Позвоночный столб представлен зачатками верхних и нижних дуг позвонков. Череп в основе хрящевой, с немногими покровными костями и с костными зубными пластинками. Как и у хрящевых рыб, в кишечнике имеется спиральный клапан, а в сердце-пульсирующий артериальный конус. Все это четыре примитивной организации.

Наряду с этим у двоякодышащих рыб нёбно-квадратный хрящ прирастает непосредственно к черепу (аутостилия). Хвостовой плавник сливается со спинным и анальным (дифицеркальный). Парные конечности имеют широкую кожистую лопасть, но

построены по типу бисериальных плавников. У протоптерусов они сильно утончаются и приобретают усовидную форму. Наконец, самая замечательная особенность двоякодышащих - наличие кроме жаберного еще и легочного дыхания. В качестве органов легочного дыхания функционируют один или два пузыря, открывающиеся на брюшной стороне пищевода. Образования эти, видимо, не гомологины плавательному пузырю костных рыб. Ноздри сквозные, ведут в ротовую полость и служат для легочного дыхания. Кровь поступает в легкие по специальным сосудам, отходящим от четвертой пары жаберных артерий. Сосуды эти, видимо, гомологичны легочным артериям. От "легких" идут специальные сосуды, несущие кровь в сердце: их можно считать гомологами легочных вен (рис. 44). В предсердии есть небольшая перегородка, частично делящая его на левую и правую половины. В левую часть предсердия поступает кровь из легочных вен, в правую - вся остальная кровь из кьюберовых протоков и из задней полой вены. Надо подчеркнуть, что полая вена отсутствует у лучепёрых и сосуд этот характерен для наземных позвоночных. Полая вена возникает путем расщепления правой кардинальной вены.

К прогрессивным признакам двоякодышащих относится также сильное развитие переднего мозга. Наконец, мочеполовая система близка к таковой хрящевых рыб и амфибий.

Надотряд Двоякодышащие представлен ныне одним отрядом Рогозубообразные (Ceratodontiformes) с двумя семействами: Рогозубовые, или Однолегочные (Ceratodontidae, или Monopneumones), и Чешуйчатниковые, или Двулегочные (Lepidosirenidae, или Dipneumones).

ОТРЯД А). ОДНОЛЕГОЧНЫЕ (MONOPNEUMONES)

Единственный современный представитель – австралийский рогозуб, или неоцератод (Neoceratodus forsteri). Это самая крупная из современных двоякодышащих рыб, достигающая в длину 175 см. Распространена в реках Квинсленда Северо-Восточной Австралии. В строении характерно наличие непарного легочного мешка. Жабры развиты хорошо. Неоцератод способен дышать одновременно используя жабры и легкое, и каждым из них в отдельности. В связи с этим он может жить в сильно зарастающих водоемах. Летом, в связи с усыханием водоемов и гниением растительных остатков и сильным обеднением водоемов кислородом, неоцератод преимущественно или даже исключительно использует легочное дыхание. Рыба часто поднимается к поверхности воды и заглатывает воздух, производя в это время громкий чавкающий звук. Осенью, по мере наполнения водоем свежей водой, значение легочного дыхания падает, и окисление крови обеспечивается прохождением ее только через жабры. Неоцератоды живут в непересыхающих водоемах и в спячку не впадают. Держатся в придонных слоях воды, часто лежат на дне. Питаются ракообразными, моллюсками и червями. Размножаются откладывая яйца среди водных растений.

ОТРЯД 2). ДВУЛЕГОЧНЫЕ (DIPNEUMONES)

В этом семействе - 5 видов: четыре вида принадлежат к роду протоптеров (Protopterus) и обитают в тропической Африке и один вид рода чешуйчатников (Lepidosiren) - житель центральной части Южной Америки, бассейна реки Амазонки (рис. 45).

Характерна их способность существовать в течение всей жизни в водоемах, пересыхающих на длительный - до 9 месяцев - срок. Они впадают в спячку, зарываясь в грунт дна, а протоптеры при этом даже инкасулируются.

Местные жители промысляют и протоптеров, и лепидосиринов, так как у этих рыб вкусное мясо.

ЭКОЛОГИЯ РЫБ

НЕКОТОРЫЕ УСЛОВИЯ ЖИЗНИ РЫБ В ВОДНОЙ СРЕДЕ

Жизненная арена рыб исключительно велика. При общей поверхности земного шара, равной примерно 510 млн км², 71%, или около 361 млн км² всей площади, занято поверхностью океанов и морей. Около 2,5 млн км², или 0,5% площади земного шара, занято внутренними водоемами. Обширность жизненного пространства рыб определяется, кроме

того, и большим протиранием его по вертикали. Максимальная известная глубина океана равна примерно 11 тыс. м. Океаны с глубиной более 3 тыс. м занимают примерно 51-58% от всей площади морских вод. Рыбы живут в областях, расположенных от экватора морских вод. Рыбы живут в областях, есть в горных водоемах на высоте более 6 тыс. м над уровнем моря и в океанах на глубине более 10 тыс. м. Все это создает большое разнообразие условий существования.

Вода как жизненная среда обладает рядом специфических особенностей, создающих своеобразные условия для обитания в ней животных, и способствует их широчайшему видовому и экологическому многообразию.

Рассмотрим некоторые черты водной среды применительно к населяющим ее рыбам.

Подвижность водной среды связана с постоянными течениями в реках и морях, местными течениями в мелких замкнутых водоемах, вертикальными перемещениями слоев воды, вызываемыми различным их прогреванием.

Подвижность воды обуславливает в значительной мере пассивные перемещения рыб. К примеру, личинки норвежской сельди, которые выводятся у берегов Западной Скандинавии, увлекаются одной из ветвей течения Гольфстрим на северо-восток и за 3 месяца относятся вдоль побережья на 1000 км (рис. 48). Мальки многих лососевых рыб выводятся в верховьях притоков крупных рек, а основную часть жизни проводят в морях. Переход из рек в моря совершается также в значительной мере пассивно благодаря течениям рек. Наконец, подвижность воды обуславливает пассивных передвижения кормовых объектов - планктона, что в свою очередь влечет за собой и перемещение рыб.

Колебания температуры в водной среде значительно меньше, чем в воздушно-наземной. В подавляющем большинстве случаев верхний предел температуры, при которой встречаются рыбы, лежит ниже $+30...+40^{\circ}\text{C}$. Особенно характерен нижний предел температуры воды, который даже в сильно соленых частях океанов не опускается ниже -2°C . Следовательно, реальная амплитуда температур среды обитания рыб $35...45^{\circ}\text{C}$. Однако и эти сравнительно ограниченные колебания температуры имеют в жизни рыб большое значение.

Рыбы принадлежат к пойкилотермным животным. Температура их тела находится в прямой зависимости от температуры окружающей среды и меняется вслед за ее изменениями. Температура воздействует на организм рыб как прямо, так и косвенно благодаря способности воды растворять газы и менять газообмен.

Наличие кислорода в воде. Известно, что способность воды растворять газы, в частности кислород, обратно пропорциональна ее температуре и солености. Это видно из таблицы 3. Вместе с тем по мере повышения температуры воды потребность рыб в кислороде увеличивается.

Таблица 3

Количество O_2 , $\text{см}^3/\text{л}$

Температура воды	Соленость, $\text{мг}/\text{л}$		
	0‰	20‰	35‰
0	10,3	9,0	8,0
10	8,0	7,1	6,4
20	6,6	5,9	5,4
30	5,6	5,0	4,5

Выявлена минимальная концентрация кислорода, ниже которой рыба погибает. Для карпа при температуре $+1^{\circ}\text{C}$ она будет равна $0,8 \text{ мг}/\text{л}$, при $+30^{\circ}\text{C}$ - $1,3 \text{ мг}/\text{л}$ а при $+40^{\circ}\text{C}$ - около $2,0 \text{ мг}/\text{л}$.

Неодинакова и потребность разных видов рыб в кислороде. По этому признаку они могут быть разбиты на четыре группы: 1) требующие очень много кислорода - $7-11 \text{ см}^3/\text{л}$: кумжа (*Salmo trutta*), голянь (*Phoxinus phoxinus*), арктический голец (*Salvelinus alpinus*); 2) требующие много кислорода - $5-7 \text{ см}^3/\text{л}$: хариус (*Thymallus thymallus*), голавль (*Leuciscus cephalus*), пескарь (*Gobio gobio*); 3) потребляющие сравнительно небольшое количество

кислорода - около 4 см³/л: плотва (*Rutilus rutilus*), пескарь (*Gobio gobio*); 3) потребляющие сравнительно небольшое количество кислорода - около 4 см³/л: плотва (*Rutilus rutilus*), окунь (*Perca fluviatilis*), ерш (*Acerina cernuus*); 4) выдерживающие очень слабое насыщение воды кислородом и живущие даже при 0,5 см³/л: сазан, линь, карась.

Отсюда и постоянная потребность в обновлении воды для одних видов, и способность других жить в относительно спокойных, слаботекущих или стоячих водоемах.

Огромное значение в жизни рыб, как положительное, так и отрицательное, имеет сезонное образование льда в водоемах.

Ледяной покров изолирует нижележащие слои воды от низких температур воздуха и тем самым предотвращает промерзание водоема до дна. (Лишь иногда мелководные водоемы промерзают до дна). Это делает возможным распространение рыб в областях с очень низкими зимними температурами воздуха. Такого положительного значения ледяного покрова.

Однако покров льда играет в жизни рыб и отрицательную роль. Он затемняет водоемы, а это замедляет и даже приостанавливает жизненные процессы у многих водных организмов, прямо или косвенно имеющих для рыб пищевое значение. В первую очередь это касается зеленых водорослей и высших растений, которыми кормятся сами рыбы и те беспозвоночные животные, которые служат рыбам пищей.

Ледяной покров резко снижает возможность пополнения воды кислородом из воздуха. Зимой во многих водоемах в результате процессов гниения полностью расходуется кислород, растворенный в воде. Возникает явление, известное под названием “замора” водоемов. У нас в стране оно имеет широкое распространение и происходит в бассейнах, водосборная площадь которых связана в значительной мере с торфяными болотами. Большие заморы наблюдались, например, в бассейне реки Обь. Болотные воды, питающие здесь реки, богаты гуминовыми кислотами и оксидами железа. Последние, окисляясь, отбирают из воды растворенный в ней кислород. Возмещение же его из воздуха невозможно в связи со сплошным покровом льда, надолго нарушающим жизнь водоемов.

Заморы бывают и в реках европейской части России. С ними ведут успешную борьбу путем создания прорубей, путем усиления проточности прудов и озер. В прудовых хозяйствах с высокой технической оснащенностью употребляют компрессоры, нагнетающие воду, обогащенную кислородом.

Звукопроводимость - еще одно свойство воды. Это явление широко используется рыбами для получения всесторонней информации о пище, хищниках, об аномальных явлениях. Среди рыб хорошо развита звуковая сигнализация. Она обеспечивает обмен информацией как между особями одного вида, так и между особями разных видов. Издаваемые рыбами звуки имеют безусловно и эхолокационное значение (см. раздел об органах чувств).

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ РЫБ. МИГРАЦИИ

Жизненный цикл рыб складывается из ряда последовательно сменяющих друг друга этапов: созревания, размножения, нагула, зимовки. Во время каждого из этапов жизненного цикла рыбы нуждаются в специфических условиях среды, которые они находят в различных, зачастую далеко отстоящих друг от друга, местах водоема, а иногда и в разных водоемах.

Так, условия, необходимые для нереста, отличны от условий, обеспечивающих наилучший нагул рыб. Своеобразные требования предъявляют рыбы к условиям зимовки и т.д. Это приводит к тому, что в поисках мест, подходящих для каждого жизненного отправления, рыбы совершают более или менее значительные перемещения. У видов, населяющих мелкие замкнутые водоемы (пруды, озера) или реки, перемещения имеют ничтожные масштабы, хотя и в этом случае они все же выражены вполне отчетливо. Выделяют нерестовые, кормовые, зимовальные миграции.

Степень развитости нерестовых миграций неодинакова у разных видов. Некоторые рыбы, и их большинство, ежегодно (или через некоторые интервалы) нерестятся, повторяя одни и те же передвижения. Другие в течение жизненного цикла только один раз проходят

стадию созревания половых продуктов, один раз предпринимают нерестовую миграцию и только однажды в жизни размножаются. Таковы некоторые виды лососевых (кета, горбуша), речные угри.

Особенно сильно развиты миграции у морских, тем более у проходных рыб. Многие чисто морские рыбы совершают в связи с нерестом длительные перемещения, переходя из открытого моря к берегам или, наоборот, от побережий в глубину моря. Таковы морские сельди, треска, пикша и др. Длина миграционного пути зависит от того, как далеко от мест нагула расположены места, подходящие для нереста.

Чрезвычайно сложны и разнообразны нерестовые миграции у проходных рыб: они связаны с переходом из морей в реки - анадромные миграции (чаще) или, наоборот, из рек в моря (реже) - катадромные миграции.

Переход для размножения из морей в реки свойствен многим лососевым, видов, кормящихся в реках и для нереста идущих в моря. Они свойственны, например, угрям.

Протяженность нерестовых миграций весьма различна. Так, виды полупроходных карповых северной части Каспия (вобла, тарань) поднимаются вверх по рекам всего на несколько десятков километров. Громадные по протяженности миграции совершают многие лососевые. У дальневосточного лосося - кеты - миграционный путь достигает местами 2 тыс. км и более, а у сибирского вида - нерки - около 4 тыс. км. Семга поднимается по Печоре до ее верховьев. Несколько тысяч километров проходит на пути к местам нереста европейский речной угорь, размножающийся в западной части Атлантического океана, в Саргассовом море.

Вариабельно и время нерестовых миграций. У рыб оно вообще не может быть указано столь же определенно, как, например, сроки миграций птиц на гнездовые. Так, например, семга Белого моря входит в реки в два срока. Осенью идут особи со сравнительно слабо развитыми половыми продуктами. Они зимуют в реке и размножаются на следующий год. Наряду с осенней есть и другая биологическая раса беломорской семги, которая входит в реки летом. Половые продукты у летних особей хорошо развиты, и они мечут икру в том же году. Такое поведение способствует экологической дифференцировке вида на две сезонные группы. У дальневосточной кеты также бывает два нерестовых хода. В Амур "летняя" кета заходит в июне-июле, "осенняя" - в августе - сентябре. В отличие от семги обе биологические расы кеты нерестуют в год захода в реку. Вобла заходит в реки каспийского бассейна для нереста весной, некоторые сики в Сибири, наоборот, мигрируют к местам размножения только осенью.

Приведем обобщенные описания нерестовых миграций некоторых видов рыб.

Морская норвежская сельдь перед размножением нагуливается далеко к северо-западу от Скандинавии, у Фарерских островов, и даже в водах у Шпицбергена. В конце зимы косяки сельди начинают двигаться к берегам Норвегии и достигают их в феврале-марте. Нерест происходит в фьордах близ берега на мелких местах. Выведшиеся личинки лишь отчасти остаются в фьордах, большая же их масса увлекается северо-восточной ветвью Гольфстрима-Нордкапским течением вдоль берегов Скандинавии на север. Такую пассивную миграцию личинки начинают зачастую в еще очень раннем возрасте, когда у них сохраняется желточный пузырь. За 3-4 месяца, до конца июля - начала августа, они проделывают путь в 1000-1200 км и достигают берегов Северной Норвегии (рис. 48).

Обратный путь молодые сельди проходят активно, но медленно - за 4-5 лет. Они продвигаются на юг этапами ежегодно, то приближаясь к берегам, то отходя в открытое море. В четырех- или пятилетнем возрасте сельди становятся половозрелыми и достигают к этому времени района икрометания - мест, где родились. Этим заканчивается первый, "юношеский", этап их жизни - период далекого путешествия на север. Второй период-период зрелости - связан с ежегодными миграциями от места нагула к местам нереста и обратно.

Нерестовые миграции проходных рыб рассмотрим на примере дальневосточных лососевых. Жизнь их в море в период полового созревания недостаточно изучена. Однако известно, что лососи держатся не распыленно по огромной акватории севера Тихого океана, а концентрируются в определенных его районах.

Ход кеты в реке Амур был хорошо изучен в свое время В.К.Солдатовым и его последователями. Как уже было сказано, там наблюдаются два ее хода: летний - с конца июня и осенний - в августе-сентябре.

Кета двигается из океана вверх по течению Амура со значительной скоростью - 30- 35 км, а по некоторым данным даже 47 км в сутки. Заходя в притоки Амура и двигаясь вверх по мелким речкам, рыба вынуждена преодолевать перепады и пороги, где струи воды несутся с очень большой силой. Лососи вполне успешно перепрыгивают водопады высотой до 1 м. Перед препятствием они обычно отдыхают и набираются сил в местах со спокойной водой, затем быстро устремляются к водопаду и делают прыжок, вылетая из воды. При неудаче, отдохнув, рыбы вновь повторяют свою попытку.

Преодолевая препятствия, рыба, естественно, расходует огромное количество энергии. По П.Ю.Шмидту, расход энергии в сутки у кеты равен у самцов 103240 кДж, у самок - 113560 кДж на 1 кг живой массы. При этом надо учесть, что, заходя в реки, рыбы перестают питаться и расход энергии происходит целиком за счет накопленных в теле питательных веществ. Это приводит к резким изменениям внешнего вида и физиологического состояния мигрантов.

По мере движения к местам нереста происходит созревание половых продуктов. Так, у кеты, проходящей в районе Амурского лимана, масса гонад самки составляет 7% от общей массы тела рыбы; на расстоянии 300 км от устья реки масса гонад увеличивается до 10% от массы тела, на расстоянии 570 км - до 12%, на расстоянии 1000 км - до 17% и у места нереста (на расстоянии 1190 км)- до 19%.

В местах нереста в притоках Амура, большей частью в их верховьях, в участках со спокойным течением, галечным грунтом и глубиной воды 0,5-1,2 м кета появляется с развитыми половыми продуктами и вскоре начинает нереститься. Рыба откладывает икру в специально вырытые ямки и засыпает их галькой.

Проделав огромный и трудный путь, израсходовав почти всю энергию на дорогу и процесс размножения, рыбы, за весь этот период ничего не евшие, вскоре после нереста погибают: одни на местах нереста, другие после сноса течением рек вниз, в море. Берега рек бывают усеяны трупами кеты, здесь скапливается большое количество зверей и птиц, которые поедают ослабевшую и уже погибшую рыбу. Таким образом, кета размножается один раз в жизни. Мальки кеты весной следующего года начинают двигаться вниз по течению реки и летом достигают моря. Здесь они взрослеют, нагуливают вес, становятся половозрелыми и через 3-5 лет отправляются в странствие к местам, где они родились.

Чрезвычайно сложны и интересны связанные с размножением миграции европейского угря (*Anguilla anguilla*). Этот вид распространен по берегам Европы и Северной Африки, где ручьях, прудах. Способность угрей расселяться очень велика, так как они могут переползать по суше из одного водоема в другой. Такие сухопутные миграции совершаются ночью, угри ползут по влажной траве иногда несколько километров.

В реках жизнь угрей начинается с появлением в их устьях небольших угревидных рыбок длиной 6-8 см и с совершенно прозрачным телом. Поднимаясь по рекам, угри темнеют и при длине около 20 см тело их покрывается чешуей. Продолжительность жизни их в реках различна, но во всяком случае не менее 6, а часто 10 лет и более.

Достигнув определенного возраста, угри приобретают брачный наряд и начинают мигрировать вниз по рекам в моря. Это явление внешне малозаметно, так как угри идут чаще ночью и по глубоким местам рек. По выходе в море угри становятся почти недоступными для наблюдений, поэтому долгое время значение этих миграций не было известно. Загадкой был и характер их размножения, так как у особей, живущих в реках, половые продукты незаметны. Это породило самые фантастические мнения. Только в конце XIX в. путем гистологических исследований удалось установить наличие у них семенников и яичников. Стало очевидным, что угри размножаются обычным половым путем. Но еще долгое время оставалось неясным, где же происходит их нерест. Ученные не знали ни зрелой икры угрей, ни их молоди.

Наряду со сказанным еще с начала прошлого столетия рыбкам и зоологам была известна маленькая прозрачная рыбка столь своеобразного строения, что ее выделили в особый род - Лептоцефалы (*Leptocephalus*). Эти рыбы различались размерами и строением; их было описано несколько видов. Только в 1987 г. опытным путем удалось установить, что лептоцефалы - это личинки угрей. Однако вопрос о месте их размножения оставался невыясненным.

Решить эту загадку удалось в начале XX в. знаменитому датскому ихтиологу Иоганну Шмидту. В схеме жизненный цикл угрей представляется так. Взрослые угри выходят из рек Европы и Северной Африки и, двигаясь на запад или юго-запад, достигают западных частей Атлантического океана. Они двигаются со средней скоростью 15 км в сутки, иногда их скорость достигнув области между Бермудскими и Багамскими островами, угри опускаются на глубину около 1000 м, нерестятся и погибают. Вышедшие личинки поднимаются из глубин, куда не проникает ни один луч света, на залитую тропическим солнцем поверхность океана и начинают обратное странствие на восток через весь океан. Они двигаются в значительной мере пассивно, влекомые струями Гольфстрима. Три года продолжается это путешествие, и вот у берегов Европы и Африки появляются прозрачные угри (лептоцефаль), которые входят в реки, где начинается вторая фаза их жизни. Через 6-9 (а иногда и через 10-20) лет, уже взрослыми, они вновь направляются в океан, где оставляют потомство, а сами погибают.

Как ориентируются рыбы, отыскивая места нереста, отстоящие от мест нагула на тысячи километров? Как и в связи с чем возникли явления нерестовых миграций? В общем виде дать ответ на первый вопрос сравнительно легко.

Несомненно, что в основе миграционных движений рыб лежит их нервно-чувствующая рефлекторная деятельность. При миграциях рыбы воспринимают закономерные и постепенные изменения условий среды, играющие роль своего рода сигналов-раздражителей. Так, проходные лососи ориентируются, видимо, на постепенные изменения химизма воды. Мигрирующие угри также руководствуются, видимо, закономерными изменениями температуры и солености воды. Дело в том, что место их нереста является областью самой теплой и соленой воды в океане. Вышедшие из любого пункта европейского или африканского побережья угри, если они будут ориентироваться на постоянно повышающуюся температуру и соленость воды, должны будут прийти кратчайшим путем к области наиболее теплой и соленой воды, т.е. к месту своего икрометания.

Руководит рыбами при их тысячеверстных странствиях удивительная по тонкости способность воспринимать особенности химического и физического состояния воды и связанная с этим феноменальная память на соответствующие раздражения.

В пользу доминирующего значения обонятельной ориентации рыб при миграциях говорят и экспериментальные данные: лососи с изолированными ноздрями теряли способность к отысканию верного пути и мигрировали в разных, несвойственных им направлениях.

Причины миграции угрей еще не получили должного объяснения. Согласно данным П.Ю. Шмидта, во время максимального оледенения распределение температур в Атлантике было иным и область наиболее теплой воды располагалась далеко к югу от современного ее положения и имела вид не овал ограниченных размеров в западных частях океана, как в настоящее время, а составляла более или менее широкую полосу, проходившую через весь океан на восток. Миграционный путь угрей, как европейских, так и американских, был в этой связи коротким. С окончанием ледникового периода, когда Гольфстрим принял свое современное северо-восточное направление и, с другой стороны, в восточную часть океана проникли холодные воды южного полушария, область максимальных температур сократилась и отодвинулась к западу. Угри по мере отодвигания ледника и появления на материках новых рек заселяли их. Расселение угрей на север и сокращение и отодвигание области наиболее теплой воды на запад и вызвали удлинение миграционных путей (рис. 49).

На миграции проходных лососей существуют два противоположных взгляда. То обстоятельство, что почти все проходные рыбы распространены в северном полушарии, делает весьма вероятной также зависимость возникновения миграций от явлений ледникового периода.

По одному из предложений, опреснение морских вод в период таяния ледников сделало возможным выход взрослых речных рыб в моря, более богатые кормом, чем реки. В реки рыбы возвращались для размножения. Условия для этого здесь более благоприятны: меньше хищников и конкурентов, лучше обеспеченность воды кислородом и др.

По другой гипотезе, проходные рыбы были исконно морскими и их заход в реки - явление вторичное, связанное с сильным опреснением морей во время таяния ледников, что в свою очередь позволило рыбам легче приспособиться к жизни в пресной воде. Несомненно, что проходные лососевые меняют места своего обитания в зависимости от биологического состояния. Взрослые рыбы населяют обширные пространства морей, богатые кормом. Их молодь выводится в тесных пресных водоемах (верховья рек). Здесь невозможно существование всей массы выросших рыб в силу ограниченности пространства и недостатка корма, однако для вывода молоди условия более благоприятны. Это обуславливается чистой, богатой кислородом водой, возможностью закапывания икры в грунт дна и ее успешным развитием в пористом грунте.

Природа кормовых миграций вполне понятна, если учесть, что в период нереста рыбы выбирают условия среды, которые, как правило, не представляют большой ценности в кормовом отношении. Кроме того, большинство рыб во время размножения перестают питаться и, следовательно, после нереста потребность в корме резко возрастает. Это заставляет рыб искать области с особо благоприятными кормовыми возможностями. Примеров кормовых миграций очень много. Рассмотрим некоторые из них.

Европейский лосось - семга, в отличие от своего тихоокеанского сородича - кеты, полностью после нереста не погибает, и передвижения отнерестившихся рыб вниз по реке должны рассматриваться как кормовые закономерные миграции в поисках мест, особо богатых пищей. Каспийское севрюга, вышедшая после нереста из Куры, пересекает Каспийское море и нагуливается преимущественно у его восточного побережья. Широко мигрирует в поисках пищи атлантическая треска. Одним из основных мест ее нереста служат отмели (банки) у Лофотенских островов в Атлантическом океане. После размножения треска становится чрезвычайно прожорливой, и в поисках пищи большие ее стаи направляются частью вдоль берегов Скандинавии на северо-восток и далее на восток через Баренцево море к острову Колгуеву и Новой земле, частью на север, к Медвежьему острову и далее к Шпицбергену (рис. 50). Эта миграция представляет для нас особый интерес, так как промышленный лов трески в районе Мурманска и в Канинско-Колгуевском мелководье в значительной мере базируется на добыче мигрирующих и кормящихся косяков. Треска при миграциях придерживается теплых струй Нордкапского течения, по которым проникает через Карские Ворота и Югорского Шар даже в Карское море. Наибольшее количество трески в Баренцевом море скапливается в августе.

Многие виды рыб при зимнем понижении температуры воды становятся малоактивными или даже впадают в состояние оцепенения. В этом случае они не остаются обычно в местах нагула, а собираются на ограниченных пространствах, где условия рельефа дна, грунта и температуры благоприятствуют зимовке. Это зимовальные миграции. Так, сазан, лещ, судак мигрируют в низовья Волги, Урала, Куры и других больших рек, где, скапливаясь в огромном количестве, залегают в ямы. Издавна известна зимовка осетров в ямах на реке Крал. В состоянии спячки рыбы лежат неподвижно. У многих видов поверхность тела в это время покрывается толстым слоем слизи, которая в известной мере изолирует рыб от отрицательного действия низких температур. Обмен веществ у зимующих таким образом рыб сильно понижается. Некоторые рыбы, например караси, зимуют, закапываясь в ил. Известны случаи, когда они вмерзают в ил и успешно перезимовывают, если "соки" их тела не подвергаются замораживанию. Опыты показали, что лед может

окружать все тело рыбы, но внутренние “соки” остаются незамерзшими и имеют температуру до 0,2...0,3⁰С.

Не всегда зимовальные миграции заканчиваются впадением рыб в состояние оцепенения. Так, азовская хамса по окончании нагула на зиму выходит из Азовского моря в Черное. Это обусловлено неблагоприятными условиями, возникающими зимой в Азовском море в связи с появлением ледяного покрова и сильным охлаждением этого неглубокого водоема.

Питание. Характер пищи у рыб чрезвычайно разнообразен. Рыбы кормятся почти всеми живыми существами, обитающими в воде, от мельчайших планктонных растительных и животных организмов до крупных позвоночных. При этом сравнительно немногие виды кормятся только растительной пищей, большинство же поедает животных или смешанную животно-растительную пищу. Деление рыб на хищных и мирных в значительной мере условно, так как характер пищи существенно варьирует в зависимости от условий водоема, времени года и возраста рыбы.

Особо специализированными растительноядными видами являются планктоноядные толстолобы (*Hypophthalmichthus*) и поедатели высшей растительности белые амуры (*Stenopharyngodon*) из отряда Карпообразные.

Преимущественно растительноядные краснопёрка (*Scardinius*), маринка (*Schizothorax*) и храмуля (*Varicorhinus*). Большинство рыб кормится смешанной пищей. Однако в молодом возрасте все рыбы проходят стадию мирного питания планктоном и по мере взросления переходят на свойственную им пищу (бентос, нектон, планктон). У хищников переход на рыбный стол происходит в различном возрасте. Так, щука начинает заглатывать личинок рыб, достигнув длины тела всего 25-33 мм, судак -33-35 мм; окунь же переходит на рыбное питание сравнительно поздно, при длине тела в 50-150 мм, при этом главную пищу окуня в течение 2-3 первых лет его жизни составляют беспозвоночные.

Среди современных черепных (или позвоночных) животных наиболее примитивны круглоротые (*Cyclostomata*). Однако хорошо известно, что они являются в то же время и весьма специализированными. К сожалению, палеонтология не дает прямого ответа на вопрос об особенностях организации предков позвоночных.

Сохранение остатков ранних позвоночных в ископаемом состоянии в палеонтологической летописи приурочено к тому историческому периоду, когда они стали способны образовывать костный скелет. Самых древних примитивных позвоночных объединяют в надкласс Бесчелюстные (*Agnatha*). Они известны под названием *Ostracodermii* (“Раковинокожие”, или Щитковые).

Они обладали мощным наружным скелетом в виде или сплошного панциря, или отдельных крупных костных пластин, или мелких чешуй, или, наконец, сочетания всех этих образований. Некоторые остракодермы с тяжелым скелетом, дорсовентрально уплощенные, часто с гипоцеркальным хвостовым плавником, вели, видимо, придонный образ жизни. Другие - с гибким веретеновидным телом, покрытым мелкими чешуями, вероятно, обитали в толще воды (рис. 59,60, 61).

Щитковые в целом были весьма разнообразной группой, включавшей так называемых костнощитковых, разнощитковых, бесщитковых и прочих. Первые описанные формы принадлежат ордовику. Своего расцвета они достигли в силуре-девоне. К концу девона большая часть их вымерла, предположительно из-за конкуренции со стороны челюстноротых, разнообразие которых к этому времени возросло. В последующей палеонтологической летописи их остатки не обнаружены. Вместе с тем ряд черт сближает с этой группой современных круглоротых - миног и миксин. Предполагают, что обе группы современных бесчелюстных появились в карбоне. Со щитковыми их сближает сходство организации: отсутствие челюстей и парных конечностей, рот сосущего типа, два полукружных канала во внутреннем ухе, внутренний скелетный тяж-хорда, энтодермальные жабры, непарный обонятельный орган. Бесчелюстные составили одну эволюционную линию позвоночных, весьма примитивную и специализированную.

Другая, ведущая, ветвь представлена Челюстноротыми (Gnathostomata - Ectobranchiata). Она дала рыб и всех более высокоорганизованных позвоночных. Непосредственные предки рыб пока неизвестны. Самые ранние ископаемые их остатки в виде чешуй обнаружены в верхнесилурийских отложениях. В девонских отложениях находят уже представителей весьма разнообразных групп.

Одной из наиболее ранних групп, известных с раннего силура, являются Панцирные рыбы (Placodermi), их тело было покрыто костным панцирем (рис. 62). Наряду с примитивными чертами они имели некоторые прогрессивные особенности: внутренний скелет их состоял главным образом из хряща, но они имели костные челюсти. Панцирные плавники (чаще только передние) были расчленены на отделы и прикрыты костными пластинками. Панцирные рыбы обитали как в пресных водах, так и в солоноватых. Они дожили до каменноугольного периода и затем вымерли. Другой группой, столь же древней (силур) и примитивной, были мелкие пресноводные акантодии (Acanthodii), тело которых было покрыто соприкасающимися костными пластинками. Плавники их имели широкое основание, и между грудными и брюшными плавниками находился ряд добавочных маленьких плавников, также с широкими основаниями. В этом можно видеть остатки некогда сплошной складки, находившейся на боках тела и давшей начало парным конечностям. Кроме того, на примитивность описываемых рыб указывает членистость их челюстных дуг, т.е. большее, чем у других рыб, сходство челюстных дуг с другими висцеральными дугами.

Упомянем о подклассе Первичных акул (Proselachii), из которых хорошо известна позднедевонская Cladoselache (рис. 63).

Собственно хрящевые рыбы (Chondrichthyes) известны с позднего силура - раннего девона. Пластинчатожаберные (Elasmobranchii) пережили два всплеска адаптивной радиации - в силуре-двоне и в раннем мезозое. С конца мезозоя оформились современные семейства этого подкласса. Цельноголовые (Holocerphalia) известны с раннего карбона и никогда не были многочисленными.

Класс Костные рыбы (Osteichthyes) рано оформился в две группы: подкласс Лучепёрые (Actinopterygii) и подкласс Лопастепёрые (Sarcopterygii).

Наиболее древними лучепёрыми были Палеонисциды (palaeoniscoidei) (рис. 64). Они характеризуются наличием главным образом наружных кожных окостенений, гетероцеркальным хвостом, наличием рострума, ганоидной чешуей и присутствием V-образных чешуек - фулькры на спинном и хвостовом плавниках. Все это дает повод считать их весьма близкими к современным хрящекостным, в частности к осетровым рыбам. От палеонисцид ведут свое начало и другие ганоидные (Ganoiomorpha), возникшие в триасе и занимающие промежуточное положение между палеонисцидами и костистыми рыбами. В середине мезозоя они были господствующей группой рыб, но к настоящему времени сохранились лишь два представителя - амия и кайманова рыба.

Собственно Костистые рыбы (Teleostei) возникли в мезозое. Их эволюция шла быстро и многообразно. В настоящее время это господствующая группа рыб (рис. 65, 66).

Подкласс Лопастепёрые (Sarcopterygii) содержит надотряды Кистепёрых (Crossopterygii) и Двоякодышащих (Dipnoi) рыб. Предки кистепёрых и двоякодышащих, несомненно, были близки между собой. Обе группы появляются в нижнем девоне и расцвета достигают в верхнем девоне и каменноугольном периоде. Дифференцировка этих двух групп легочногодышащих рыб была связана в значительной мере с характером питания. В то время как кистепёрые (рис. 67) оставались хищниками и сохранили перешли к питанию природными беспозвоночными, они утратили хорошо развитые, плавники и стали малоподвижными, что мы и наблюдаем у немногих современных представителей.

Кистепёрые рыбы представляют собой интерес в связи с тем, что из всех рыб они ближе всего стоят к исходной группе наземных позвоночных - панцирным амфибиям (Stegocephalia).

Рыбы возникли в пресных водоемах и только в последующем, хотя и довольно быстро, заселили Мировой океан.

Контрольные вопросы

1. Какие подклассы рыб относятся к группе костных?
2. В чем сходство и отличие во внешности акул и осетровых рыб?
3. Назовите виды осетровых, размеры, распространение.
4. Какие виды костных ганоидов встречаются в настоящее время, в каких странах и в каких водоемах?
5. Охарактеризуйте прогрессивные признаки костистых рыб.
6. Систематическое положение многоперых и их распространение.
7. Какие виды кистеперых рыб встречаются в настоящее время, где?
8. Значение кистеперых и двоякодышащих рыб для решения вопроса о происхождении наземных позвоночных.
9. Сколько видов двоякодышащих рыб известно в настоящее время?
10. Где водятся двоякодышащие рыбы, в каких странах и в каких условиях?

Лекция 14

НАДКЛАСС III НАЗЕМНЫЕ, ИЛИ ЧЕТВЕРОНОГИЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ (TETRAPODA) КЛАСС ЗЕМНОВОДНЫЕ, ИЛИ АМФИБИИ (AMPHIBIA)

План

1. Общая морфологическая и биологическая характеристика амфибий
 - а) внешнее строение;
 - б) кожные покровы;
 - в) скелет
 - г) органы пищеварения

К этому надклассу принадлежат позвоночные, ведущие в той или иной мере наземное существование: земноводные, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие. Некоторые подразделения указанных классов вторично стали частично или полностью водными животными.

В отличие от рыб они имеют легочное дыхание. Обязательно формируются хоаны - сквозные ноздри. Отсутствие этих органов имеет явно выраженный вторичный характер (например, безлегочные саламандры). Парные конечности - пятипалые, в схеме представляют собой многочленные рычаги. При таком принципе строения возможно перемещение не только всей конечности относительно корпуса тела, но и отдельных частей конечности (ее рычагов) относительно друг друга. Утрата конечностей также имеет вторичный характер (змеи, некоторые ящерицы). В кровеносной системе тетрапод имеются два круга кровообращения.

Надкласс содержит 4 класса: Земноводные, или Амфибии, Пресмыкающиеся, или Рептилии, Птицы, Млекопитающие, или Звери.

Земноводные - немногочисленная группа наиболее примитивных наземных позвоночных. Группа в целом демонстрирует черты переходности от водного образа жизни к наземному (что отражено в их названии). Подавляющее большинство амфибий обитают, в зависимости от стадий жизненного цикла, то в воде, то на суше. В течение жизни они, как правило, претерпевают метаморфоз, превращаясь из чисто водных личинок во взрослые формы, обитающие большей частью вне воды. В связи с этим в дыхательной системе происходит смена жаберного дыхания на легочное, и соответственно изменяется кровеносная система. В опорно-двигательной системе формируются пятипалые конечности,

существенно видоизменяется система органов чувств. Однако степень приспособления к жизни на суше у взрослых форм в общем невелика.

Общее число видов современных амфибий примерно 4500. Они объединяются в три отряда: Хвостатые (Caudata, или Urodela), Безногие (Apoda) и Бесхвостые (Anura, Ecaudata).

Кожные покровы. Кожа у всех земноводных голая, лишенная чешуй. Эпидермис богат многоклеточными железами (рис. 68). Значение кожных желез многообразно. Они обеспечивают наличие на поверхности кожи жидкостной пленки, без которой при кожном дыхании невозможен газообмен. Эта пленка в некоторой мере предохраняет тело от иссушения. Слизь помогает коагуляции инородных частиц на поверхности тела. Выделения некоторых кожных желез обладают бактерицидными свойствами и защищают тело от проникновения через кожу патогенных микробов. Ядовитые кожные железы в значительной степени защищают амфибий от хищников. Часто ядовитые формы имеют яркую окраску, предупреждающую хищников об опасности при охватывании добычи. Установлено, что у некоторых бесхвостых амфибий верхний слой эпидермиса ороговеет. Наиболее сильно это развито у жаб, роговой слой у которых на спине составляет примерно 60% всей поверхности эпидермиса. У большинства амфибий слабое ороговение эпидермиса не препятствует проникновению через кожу воды, и, находясь в водоеме, амфибии постоянно “пьют воду кожей”.

Скелет земноводных по сравнению с рыбами имеет ряд изменений. В осевом скелете **позвоночник** земноводных в связи с полуназемным образом жизни более расчленен. Он включает шейный, туловищный, крестцовый и хвостовой отделы (рис. 69). Шейный отдел представлен одним позвонком, его тело невелико и несет две сочленовные ямки, при помощи которых позвонок сочленяется с черепом. Число туловищных позвонков различно. Наименьшее число их у бесхвостых (обычно 7), наибольшее - у безногих (более 100). Единственный крестцовый позвонок (у безногих отсутствующий) несет длинные поперечные отростки, к которым причленяются подвздошные кости таза. Хвостовой отдел мал, а у бесхвостых представлен косточкой - уростилем: во время эмбрионального развития он закладывается в виде ряда отдельных позвонков, впоследствии срастающихся.

Форма позвонков у разных представителей в пределах класса земноводных чрезвычайно вариабельна. У низших амфибий (безногие, низшие хвостатые) она бывает амфицельной; в этом случае между позвонками пожизненно сохраняется хорда. У бесхвостых позвонки процельные, т.е. вогнутые спереди и выгнутые сзади; у высших хвостатых - опистоцельные, т.е. выгнутые спереди и вогнутые сзади. Вариантов отступления от данной характеристики много, к примеру у крайне примитивной новозеландской лягушки леопельмы (*Leopelma*) позвонки амфицельные. Настоящие ребра у бесхвостых не развиваются, очень короткие есть у безногих амфибий; у хвостатых развиваются короткие “верхние” ребра.

Мозговой череп. Мозговая коробка в значительной своей части пожизненно остается хрящевой (рис. 70). Это обусловливается слабым развитием хондральных и накладных окостенений. В первичном мозговом черепе развиваются следующие хондральные кости. В затылочной области только две боковые затылочные кости; места, соответствующие основной и верхней затылочным костям рыб, остаются хрящевыми. В области слуховой капсулы остается хрящевой. В передней части глазницы у бесхвостых развивается одна клинообонятельная кость; у хвостатых эта кость парная. Обонятельная капсула хрящевая.

Покровных костей также немного. Крышу черепа составляют темные и лобные кости, которые у бесхвостых срастаются в лобно-теменные кости. Впереди от них находятся носовые кости, у безногих они срастаются с предчелюстными костями.

По бокам задней части черепа расположены чешуйчатые кости, особенно сильно развитые у безногих. Дно черепа выстилает большой парасфеноид, а впереди от него лежат парные сошниковые кости.

В формировании дна черепа принимают участие и кости висцерального скелета - нёбные и крыловидные. Первые прилегают к сошникам, вторые - к чешуйчатым костям. Они

развиваются на нижней поверхности нёбно-квадратного хряща. Функции верхних челюстей выполняют, как у костных рыб, предчелюстные (или межчелюстные) и верхнечелюстные кости.

Нижняя челюсть представлена меккелевым хрящом, который прикрыт снаружи зубной и угловой костями.

Череп амфибий аутостилический, т.е. нёбно-квадратный хрящ непосредственно прирастает к мозговому черепу. В связи с аутостилией черепа подъязычная дуга не принимает участия в прикреплении челюстного аппарата к черепу. Верхний элемент этой дуги-подвесок (гиомандибуляре) - превращен упирается в слуховую капсулу, а наружным (дистальным) - в барабанную перепонку. В связи с формированием полости и выполняет роль слуховой косточки. Таким образом, гиомандибуляре (подвесок) выходит из системы четвертой (подъязычной) висцеральной дуги (рис. 70).

Нижние элементы подъязычной дуги и жаберных дуг видоизменяются в подъязычную пластинку и ее рожки. Эта пластинка расположена между ветвями нижней челюсти. Передние ее рожки, загигаясь вверх и охватывая с боков кишечную трубку, прикреплены к слуховым капсулам. Изменения в висцеральном скелете сопровождаются утратой жаберных крышек.

Таким образом, череп амфибий отличается от черепа большинства костных рыб: 1) слабым развитием хондральных и кожных окостенений; 2) аутостилией; 3) видоизменением подъязычной и жаберных дуг, превращенных частью в слуховой, частью в подъязычный аппарат; 4) редукцией жаберной крышки.

Пояса конечностей. Плечевой пояс имеет вид дуги, обращенной вершиной к брюшной поверхности животного (рис. 71). Каждая половина дуги (левая и правая) состоит из следующих основных элементов. Верхняя (спинная) часть представлена лопаткой с широким надлопаточным хрящом. Нижняя (брюшная) часть включает коракоид и лежащий впереди него прокоракоид. У бесхвостых между предгрудиной и лопаткой расположена тонкая палочковидная ключица. Перечисленные элементы пояса сходятся в точке прикрепления плечевой кости и формируют сочленовную ямку. Впереди от места соединения левого и правого коракоидов находится предгрудина, а сзади - грудина. Обе эти кости заканчиваются хрящами. Плечевой пояс в отличие от костных рыб лежит свободно в толще мускулатуры и не связан с черепом. В связи с отсутствием или неполным развитием ребер грудной клетки у амфибий нет.

Тазовый пояс (рис. 72) образован тремя парными элементами, сходящимися в области вертлужной впадины, которую они и образуют. Длинные подвздошные кости своими проксимальными (передними) концами прикреплены к поперечным отросткам единственного крестцового позвонка. Направленный вперед и вниз лобковый элемент пояса у лягушек остается хрящевым. Сзади него расположена седалищная кость. Такое расположение элементов тазового пояса характерно для всех наземных позвоночных.

Скелет свободных конечностей типичен для наземных позвоночных и существенно отличается от скелета конечностей рыб. В то время как конечности рыб представляют в схеме простые одночленные рычаги, перемещающиеся только относительно корпуса тела и не несущие мускулатуры, конечности наземных позвоночных представляют собой многочленные рычаги с достаточно мощными мышцами. В этом случае не только вся конечность перемещается относительно тела, но и отдельные элементы конечности перемещаются друг относительно друга.

В схеме пятипалая конечность состоит из трех основных отделов (рис. 72).

I- плечо в передней конечности, бедро- в задней; этот отдел всегда состоит из одной кости, которая проксимальным концом причленена к поясу;

II- предплечье в передней конечности, голень в задней. В типичном случае отдел состоит из двух параллельно расположенных костей: предплечье - из локтевой и лучевой, голень - из большой берцовой и малой берцовой;

III - кисть в передней конечности и стопа в задней; отдел состоит из трех подотделов:

1) запястье - в передней конечности, предплюсна - в задней; этот подотдел представлен в типичном случае 9-10 мелкими косточками, расположенными в три ряда;

2) пясть - в передней конечности, плюсна - в задней; в типичном случае подотдел состоит из 5 удлинённых костей, расположенных в один ряд, как бы веером, от запястья или предплюсны;

3) фаланги четырех - пяти пальцев представляют как бы продолжение пясти или плюсны и включают три - пять рядов косточек в каждом.

Скелет конечностей хвостатых амфибий почти полностью соответствует приведенной схеме. У лягушек наблюдаются некоторые отклонения. Основные из них следующие; оба элемента предплечья и голени срастаются в одну кость, срастается между собой и большая часть костей запястья и предплюсны, перед первым пальцем задней конечности имеется рудимент добавочного пальца. Эти особенности имеют вторичный характер и связаны, видимо, с приспособлением лягушек к передвижению прыжками.

Мышечная система. Существенно отличается от мышечной системы рыб двумя основными особенностями, связанными с передвижением животных при помощи пятипалых конечностей и в известной мере по твердому субстрату. Во-первых, развивается мощная и сложно организованная мускулатура на свободных конечностях. Во-вторых, в связи со сложными движениями мускулатура тела более дифференцирована, а характерная для рыб ее сегментация у амфибий нарушена. Метамерия мышечной системы бесхвостых ее можно увидеть только в немногих местах туловища у взрослых форм и в личиночном состоянии.

Органы пищеварения. Ротовая щель ведет в обширную ротоглоточную полость которая, сужаясь, переходит в пищевод. В ротоглоточную полость открываются хоаны, евстахиевы отверстия (полости среднего уха) и гортанная щель. Сюда же открываются отсутствующие пищевого комка и не воздействует на пищу химически. На дне ротоглоточной области расположен настоящий язык, имеющий собственную мускулатуру. Форма языка разнообразна. У некоторых хвостатых он прикреплен неподвижно, у других имеет вид гриба, сидящего на тонкой ножке. У лягушек язык прикреплен одним концом ко дну рта, а свободная его часть в спокойном состоянии обращена внутрь. У всех амфибий язык выделяет клейкое вещество и служит для ловли мелких животных. Некоторые амфибии не имеют языка.

На межчелюстных и верхнечелюстных костях, на сошнике, а у некоторых и на нижней челюсти сидят зубы. Они имеют вид мелких однообразных конусов, вершины которых несколько загнуты назад. Некоторые виды, например жабы, зубов на костях челюстей не имеют. При глоточной области в пищевод помогают глазные яблоки, которые отделены от этой полости только тонкой слизистой оболочкой и с помощью специальных мышц могут несколько втягиваться внутрь ротоглотки.

Короткий пищевод впадает в сравнительно слабо отграниченный желудок. Собственно кишечник относительно более длинный, чем у рыб. В петле переднего (тонкого) отдела лежит поджелудочная железа. Крупная печень имеет желчный пузырь, ее проток впадает в переднюю часть тонкой кишки (в двенадцатиперстную кишку). В желчный проток впадают и протоки поджелудочной железы, которая самостоятельного сообщения с кишечником не имеет (рис. 73). Второй отдел кишечника - толстый - отграничен от тонкого отдела нечетко. Наоборот, третий, прямой отдел обособлен хорошо. Он заканчивается клоакой.

Контрольные вопросы

1. Охарактеризуйте особенности строения кожи амфибий?
2. Опишите строение позвонков, особенности позвоночника и число позвонков у хвостатых, бесхвостых и безногих амфибий.
3. Почему элемент висцерального скелета мог стать элементом слухового аппарата?
4. В чем своеобразие строения плечевого и тазового поясов амфибий?
5. Назовите особенности скелета передней и задней ноги амфибий?
6. Каково устройство языка у лягушки и у других амфибий?

7. Опишите подразделение пищеварительного тракта у амфибий.
8. Какое участие принимают глаза в акте глотания?

Лекция 15. КЛАСС ЗЕМНОВОДНЫЕ, ИЛИ АМФИБИИ (AMPHIBIA)

План

1. Главные морфологические перестройки в связи с выходом позвоночных на сушу:
 - а) формирование легочного дыхания;
 - б) нервная система и органы чувств
 - в) системы кровообращения
 - г) органы выделения и размножения

Органы дыхания амфибий разнообразны. Во взрослом состоянии большинство видов дышат легкими и через кожу. *Легкие* представляют собой парные мешки с тонкими ячеистыми стенками. При относительно малой поверхности легких очень велико значение кожного *дыхания*. Отношение поверхности легких к поверхности кожи у амфибий равно 2:3 (в то время как у млекопитающих внутренняя поверхность легких в 50-100 раз больше поверхности кожи). У зеленой лягушки через кожу поступает 51 % кислорода. Важная роль кожи в выделении из организма углекислоты: через кожу выделяется 86 %, через легкие - 14 %.

Кожное дыхание имеет большое функциональное значение не только в связи с несовершенством легких, но и как приспособление, обеспечивающее окисление крови при длительном нахождении животного в воде, например во время спячки или затаивания в водоеме при преследовании наземными хищниками. В этих случаях осуществляется только кожное дыхание, и правое предсердие (куда через полую вену вливается окисленная кровь кожной вены) становится артериальным, а левое - венозным.

У американских безлегочных саламандр и у дальневосточного тритона легкие полностью атрофированы, и газообмен у них целиком происходит через кожу и слизистую ротовой полости.

Способность кожи и легких поглощать кислород (O_2) и выделять углекислый газ (CO_2) зависит у амфибий от температуры среды. В таблице 5 представлены данные для зеленой лягушки.

Как видно, при температуре окружающей среды $+5^{\circ}C$ через кожу поступает в 1,5 раза больше кислорода, чем через легкие. При температуре $+25^{\circ}C$, наоборот, через легкие поступает кислорода в 2 раза больше, чем через кожу. Иначе обстоит дело с выходом CO_2 . При повышении температуры от $+5$ до $+25^{\circ}C$ значение кожи в выходе углекислого газа возрастает только в 3,3 раза, а легких - в 7 раз. При любых температурах роль кожи для удаления CO_2 заметно больше, чем легких.

Таблица 5

Зависимость потребления O_2 и выделения CO_2 от температуры среды у зеленой лягушки (по Проссеру, 1977)

Температура среды, $^{\circ}C$	Потребление O_2 , мкл/(г.ч)		Выход CO_2 , мкл/(г.ч)	
	кожа	легкие	кожа	легкие
+5	15	10	15	5
+15	22	28	30	10
+25	40	80	50	35

Личинки амфибий дышат при помощи ветвистых наружных жабр, которые у подавляющего большинства видов в последующем исчезают, а у протеев и сирен сохраняются пожизненно. Амфиумы во взрослом состоянии наряду с легкими имеют и внутренние жабры.

В связи с отсутствием грудной клетки механизм легочного дыхания весьма своеобразен. Роль насоса выполняет ротоглоточная полость, дно которой то опускается

(воздух при открытых ноздрях засасывается), то поднимается (воздух при закрытых ноздрях проталкивается в легкие). Поэтому череп амфибий при небольшой высоте чрезвычайно широк: эффективность легочного дыхания тем больше, чем больше расстояние между ветвями нижней челюсти. К примеру, наибольшей ширины оно достигает у жаб, ороговевшая кожа которых имеет малую дыхательную нагрузку.

Кровеносная система. Сердце у всех амфибий трехкамерное, состоит из двух предсердий и одного желудочка (рис. 74). У низших форм (безногие и хвостатые) левое и правое предсердия разделены не полностью. У бесхвостых перегородка между предсердиями полная, но у всех земноводных оба предсердия сообщаются с желудочком одним общим отверстием. Кроме указанных основных отдела сердца имеется венозная пазуха. Она принимает венозную кровь и сообщается с правым предсердием. К сердцу примыкает артериальный конус, в него кровь изливается из желудочка. Артериальный конус имеет спиральный клапан, участвующий в распределении крови в выходящие из него три пары сосудов. Сердечный индекс (отношение массы сердца к массе тела в процентах) варьирует и зависит от двигательной активности животного. Так, у сравнительно мало перемещающихся травяной и зеленой лягушек он равен 0,35-0,55%, а у полностью наземной (кроме периода размножения) и активной зеленой жабы - 0,99%.

У высших - бесхвостых - амфибий от артериального конуса берут начало три пары артериальных дуг.

Первая пара (считая от головы к хвосту) несет кровь к голове, это - сонные артерии. Они гомологичны первой паре жаберных артерий рыб. Вторая пара, также отходящая от брюшной стороны артериального конуса, гомологична второй паре жаберных сосудов рыб и носит название системных дуг аорты. От нее отходят подключичные артерии, несущие кровь к плечевому поясу и передним конечностям. Правая и левая системные дуги, описав полукруг, соединяются вместе и образуют спинную аорту, расположенную под позвоночником и дающую начало артериям, идущим к внутренним органам. Последняя, третья, пара, гомологичная четвертой паре жаберных артерий рыб, отходит не от брюшной, а от спинной стороны артериального конуса. Она несет кровь в легкие и представляет собой легочные артерии. От каждой легочной артерии отходит сосуд, несущий венозную кровь в кожу: это кожные артерии.

У хвостатых амфибий, имеющих легкие, схема расположения артериальных сосудов в основном такая же. Но, в отличие от бесхвостых, у них сохраняется пара артерий, соответствующая третьей паре жаберных сосудов, и, таким образом, общее число парных артериальных стволов у них равно четырем, а не трем, как у бесхвостых. Кроме того, легочные артерии сохраняют связь с системными дугами аорты через посредство так называемых боталовых протоков (см. рис. 77 на с. 137).

У хвостатых амфибий, у которых пожизненно сохраняются жабры, схема кровообращения очень близка к таковой у рыб и личинок высших амфибий. У них от брюшной аорты отходят четыре пары артериальных дуг. Сонные артерии отходят от выносящей части первой дуги и сохраняются сонные протоки. С появлением же легких образуются легочные артерии, берущие начало от четвертой артериальной дуги. Схема кровообращения в этом случае почти тождественна таковой двоякодышащих рыб.

Венозная система низших амфибий похожа на венозную систему двоякодышащих рыб. Хвостовая вена делится на две воротные вены почек. Из них кровь поступает в непарную заднюю полую вену и в парные задние кардинальные вены. Последние на уровне сердца сливаются с парными яремными, подключичными и кожными венами и образуют ювьеровы протоки, изливающие кровь в венозную пазуху. От кишечника кровь собирается по подкишечной и брюшной венам, которые сливаясь, образуют воротную вену печени. Из печени кровь поступает в полую вену по печеночной вене.

У бесхвостых амфибий кардинальные вены не сохраняются, и вся кровь из туловищной области собирается в конечном счете в заднюю полую вену, впадающую в венозную пазуху. Как и в предыдущем случае, имеются брюшная и подкишечная вены,

образующие воротную систему кровообращения в печени. В связи с отсутствием кардинальных вен у бесхвостых не образуются и кювьеровы протоки. Яремные вены, сливаясь с подключичными, образуют в этом случае парные передние полые вены, впадающие в венозный синус, или пазуху. В верхние полые вены впадают и кожные вены соответствующей стороны, которые несут не венозную, а артериальную кровь.

Легочные вены несут кровь непосредственно в левое предсердие. Венозная кровь (с довольно значительной примесью окисленной крови, поступающей из кожных вен в передние полые вены) изливается в венозную пазуху (синус), а оттуда в правое предсердие. При сокращении предсердий венозная и артериальная кровь изливается через общее для обоих предсердий отверстие в желудочек. К его правой части примыкает артериальный конус, в который поступает сначала более венозная кровь, направляющаяся далее в открытое отверстие кожно-легочных артерий. Отверстия остальных артериальных дуг в это время закрыты спиральным клапаном артериального конуса. При дальнейшем сокращении желудочка давление в артериальном конусе возрастает, спиральный клапан сдвигается и открываются отверстия системных дуг аорты, через которые поступает смешанная кровь из центральной части желудочка. Дальнейшее сдвигание спирального клапана освобождает устья сонных артерий, куда и проходит наиболее окисленная кровь, выходящая в артериальный конус в последнюю очередь из левой части желудочка. При всем этом полного разделения потоков артериальной и венозной крови все же нет.

Скорость движения крови (важный показатель интенсивности метаболизма) у амфибий невелика. Об этом косвенно свидетельствует частота пульса. У травяной лягушки с массой тела 50 г она равна 40-50 ударам в минуту. Для сравнения укажем, что у сходной по размерам птицы этот показатель равен примерно 500. У водных форм наблюдается брадикардия. Уровень артериального давления у амфибий также низок. У хвостатых он равен примерно 22/12-30/25, у бесхвостых -30/20. Для сравнения: у чешуйчатых рептилий этот показатель составляет около 80/60 (Проссер, 1978).

Нервная система. Головной мозг характеризуется рядом прогрессивных черт. Это выражается в относительно более крупных, чем у рыб, размерах переднего мозга, в полном разделении его полушарий и в том, что не только дно боковых желудочков, но и их бока и крыша содержат нервные клетки. Таким образом, у земноводных имеется настоящий мозговой свод - архипаллиум, который среди костных рыб свойствен только двоякодышащим. Средний мозг сравнительно небольших размеров. Мозжечок очень мал, а у некоторых хвостатых (у протеев) он практически незаметен. Слабое развитие этой части головного мозга связано с крайне однообразными, несложными движениями амфибий. Завершает все продолговатый мозг. От головного мозга отходят десять пар головных нервов (I-X).

Спинномозговые нервы у хвостатых и бесхвостых образуют хорошо выраженные плечевое и поясничное сплетения. Хорошо развита симпатическая нервная система, представленная в основном двумя нервными стволами, расположенными по бокам позвоночника.

Органы чувств у земноводных более развиты, чем у рыб. Органы обоняния амфибий представляют парные обонятельные капсулы, внутренняя поверхность которых выстлана обонятельным эпителием. Они сообщаются с наружной средой парными наружными ноздрями; от обонятельных капсул отходят внутренние ноздри (хоаны), сообщающиеся с ротоглоточной полостью. У амфибий, как и у всех наземных позвоночных, указанная система служит для восприятия запахов и для дыхания.

Органы боковой линии свойственны личинкам всех амфибий. Во взрослом состоянии они сохраняются только у водных форм хвостатых амфибий и немногих, тоже водных, бесхвостых. В отличие от рыб, чувствующие клетки этого органа расположены не в углубленном канале, а лежат поверхностно в коже.

Органы вкуса. Расположены в ротовой полости. Предполагается, что лягушка воспринимает только горькое и соленое.

Органы зрения. Глаза амфибий имеют ряд особенностей, связанных с полуназемным образом жизни: 1) подвижные веки защищают глаза от высыхания и загрязнения; при этом кроме верхнего и нижнего век имеется еще третье веко, или мигательная перепонка, расположенная переднем углу глаза; 2) есть слезная железа, секрет которой омывает глазное яблоко; 3) выпуклая (а не плоская, как у рыб) роговица и линзовидный (а не круглый, как у рыб) хрусталик; обе последние особенности определяют более дальнзоркое зрение амфибий (интересно, что в воде роговица у амфибий становится плоской; 4) аккомодация зрения достигается, как у акул, смещением хрусталика под действием ресничного мускула. О цветовом зрении амфибий информации нет.

Орган слуха устроен значительно более сложно, чем у рыб, и приспособлен к восприятию звуковых раздражений в воздушной среде. Наиболее полно это выражено у бесхвостых амфибий. Кроме внутреннего уха, представленного, как и у рыб, перепончатым лабиринтом, у земноводных имеется еще среднее ухо. Последнее представляет собой полость, один конец которой открывается в ротоглотку, а другой подходит к самой поверхности головы и затянут тонкой перепонкой, которая называется барабанной перепонкой до перепончатого лабиринта носит название барабанной полости. В ней расположена палосковидная косточка - стремя, которая одним концом упирается в овальное окно внутреннего уха, другим - в барабанную перепонку. Нижняя часть полости среднего уха, отрывающаяся в ротоглотку, именуется евстахиевой трубой.

Данные сравнительной анатомии и эмбриологии показывают, что полость среднего уха гомологична брызгальцу рыб, т.е. рудиментарной жаберной щели, лежащем между челюстной и подъязычной дугами, а слуховая косточка гомологична верхнему отделу подъязычной дуги - гиомандибуляре. На этом примере видно, что важное изменение органа может достигаться путем видоизменения и смены функций образований, имеющих ранее у примитивных форм.

У безногих и хвостатых барабанная перепонка и барабанная полость отсутствуют, но слуховая косточка хорошо развита. Редукция среднего уха у этих групп, видимо, явление вторичное.

Органы боковой линии свойственны личинкам всех амфибий. Во взрослом состоянии они сохраняются только у водных форм хвостатых амфибий и немногих, тоже водных, бесхвостых. В отличие от рыб, чувствующие клетки этого органа расположены не в углубленном канале, а лежат поверхностно в коже.

Органы выделения (рис. 76) устроены по типу их организации у хрящевых рыб. В зародышевом состоянии органом выделения служит пронефрос, у взрослых - мезонефрос с его типичным выводным путем - вольфовым каналом. Мочеточники открываются в клоаку. Сюда же у высших наземных амфибий открывается мочевой пузырь. После его наполнения моча через то же отверстие выводится в клоаку и затем изгоняется наружу.

Число нефронов у низших (хвостатых) амфибий около 500, у высших (бесхвостых) - около 200. Такая заметная разница, видимо, определяется тем, что у хвостатых, которые теснее связаны с водоемами, имеет место и внепочечный (через кожу и жабры) путь выделения продуктов азотистого обмена. У хвостатых, в отличие от бесхвостых, нефроны (или хотя бы часть их) имеют нефростомы, т.е. воронки, сообщающие их с полостью тела (примитивный признак). Сосудистые клубки в боуменовых капсулах развиты хорошо, и амфибии выделяют много жидкой мочи. Укажем для примера, что у лягушек рода *Rana* скорость фильтрации крови составляет около 35 мл/(кг.ч).

Основным продуктом белкового обмена у амфибий служит мочевины, которая не очень токсична, но для выведения из организма требует большого количества воды, в которой она растворяется. Физиологически это вполне оправдано, так как поглощение воды организмом у амфибий в подавляющем случае не встречает затруднений.

Связь типа белкового обмена с условиями внешней среды доказывается и следующими двумя примерами. У тритона осенью на суше доля аммиака в общих продуктах азотистого обмена равна 13%, а при летнем водном существовании она возрастает до 26%. У

головастика доля аммиака равна 75%, а у лягушонка, утеравшего хвост, с развитыми ногами - всего 16%.

Органы размножения. У самцов парные семенники не имеют самостоятельных выводных путей. Семявыносящие каналы проходят через передний отдел почки и впадают в вольфов канал, который таким образом, служит не только мочеточником, но и семявыносящим каналом. Каждый вольфов канал у самцов перед впадением в клоаку образует расширение - семенной пузырек, в котором временно резервируется семя.

Над семенниками лежат жировые тела - образования неправильной формы желтого цвета. Они служат для питания семенников и развивающихся в них сперматозоидов. Величина жировых тел меняется по сезонам. Осенью они велики; весной же, во время интенсивного сперматогенеза, вещество их энергично расходуется и размеры жировых тел резко сокращаются. Копулятивных органов у подавляющего большинства амфибий нет.

У самок развиваются парные яичники, над ними также лежат жировые тела. Созревшие яйца попадают в полость тела, откуда они поступают в воронкообразные расширения парных яйцеводов - мюллеровых каналов. Яйцеводы - длинные, сильно извитые трубки, задний отдел которых открывается в клоаку.

Из изложенного видно, что, как и у хрящевых рыб, у самцов земноводных мочевой и половой проток объединены и представляют собой единый вольфов канал, у самки же вольфов канал выполняет функцию только мочеточника, а половые продукты выводятся через самостоятельный половой проток - яйцевод, или мюллеров канал.

Контрольные вопросы

1. Какова роль ротоглоточной полости в дыхании?
2. Объясните особенности дыхания амфибий?
3. Как наполняются легкие воздухом?
4. Охарактеризуйте основные особенности кровеносной системы амфибий: возникновение двух кругов кровообращения и трехкамерного сердца, строение артериальной и венозной систем.
5. Детально опишите строение сердца, его камер, клапанов.
6. Как устроен артериальный конус?
7. Головной мозг, его сходство и отличия от головного мозга рыб.
8. Сколько пар черепномозговых нервов у амфибий?
9. Как меняется строение глаза у амфибий в связи со зрением в воздушной среде?
10. Какие отделы образуются в органе слуха и равновесия в связи с наземным образом жизни?
11. Опишите строение полости среднего уха (происхождение полости среднего уха, происхождение слуховой косточки).
12. Что такое евстахиева труба, откуда и куда ведет, для чего она нужна?

Лекция 16

СИСТЕМАТИКА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ СОВРЕМЕННЫХ АМФИБИЙ

План

1. Строение и образ жизни хвостатых амфибий
2. Строение и образ жизни безногих амфибий
3. Строение и образ жизни хвостатых амфибий
4. Происхождение и эволюция земноводных
5. Географическое распространение и практическое значение земноводных

Современные амфибии представлены двумя подклассами: к подклассу Тонкопозвонковые (Lepospondyli) относятся два отряда: отряд Хвостатые (Caudata, или

Urodela) и отряд Безногие (Apoda); к подклассу Дугопозвонковые (Apsidospondyli) относится отряд Бесхвостые (Ecaudata, или Anura).

ПОДКЛАСС ТОНКОПОЗВОНКОВЫЕ (LEPOSPONDYLI) ОТРЯД ХВОСТАТЫЕ АМФИБИИ (CAUDATA, ИЛИ URODELA)

Хвостатые амфибии относительно примитивны. Они имеют удлиненное вальковатое тело с развитыми головным, туловищным и хвостовым отделами. Хвост в поперечном сечении круглый или сжатый с боков, иногда с кожной оторочкой в виде кия. Конечности у большинства хорошо развиты, при этом передняя и задняя пары обыкновенно одинаковой длины. У некоторых видов задних конечностей нет (сирены).

Позвонки амфицельные или опистоцельные. К туловищным позвонкам причленяются зачаточные верхние ребра. Костный череп более дифференцирован, чем у бесхвостых: лобные и теменные кости не слиты, имеются парные глазоклиновидные кости. Ключиц нет. В отличие от бесхвостых, предплечье и голень имеют типичное строение и состоят из двух костей (лучевой и локтевой, большой и малой берцовых).

Кровеносная система устроена сравнительно просто. Более или менее полная перегородка в предсердии свойственна только высшим хвостатым. Сохраняются все четыре дуги аорты (рис. 77). Наряду с задней полую веной сохраняются и кардинальные вены. У некоторых пожизненно сохраняются жабры, чаще наружные, реже внутренние. Очень сильно развито кожное дыхание.

При развитом стремечке барабанной полости и барабанной перепонки нет. У многих хвостатых, в отличие от других амфибий, пожизненно сохраняются органы боковой линии.

Оплодотворение у большинства видов этого отряда внутреннее. Размножение происходит путем откладывания оплодотворенной икры, личинок или живорождением. У ряда видов наблюдается способность размножаться в личиночной стадии (неотения).

Общее число современных видов хвостатых амфибий равно примерно 400. Распространены большей частью в умеренном поясе западного и восточного полушарий. В южном полушарии практически отсутствуют.

Наибольшее число видов относится к семейству настоящих саламандр (Salamandridae). Форма тела у них ящерицевидная, хвост длинный, округлый или сжатый с боков. Две пары конечностей развиты сравнительно хорошо. Личинки дышат наружными жабрами, взрослые жабр не имеют и дышат легкими и через кожу.

Обычными видами этого семейства являются различные тритоны, распространенные в Европе, на Кавказе. Обыкновенный и гребенчатый тритоны (*Triturus vulgaris* и *Triturus cristatus*) населяют летом небольшие стоячие и медленно текущие водоемы с хорошо развитой растительностью. В них происходит размножение и развитие личинок. В конце лета тритоны покидают водоемы и держатся под стволами деревьев, под камнями или в трещинах земли. Зимуют на суше под пнями, в дуплах лежащих деревьев, в кучах листьев. Весной, когда местами еще лежит снег, тритоны вновь переселяются в воду. Питаются животной пищей.

Несколько видов рода настоящих саламандр (*Salamandra*) распространены в Средней и Южной Европе, на Западном Кавказе, в Малой Азии и Северной Африке. Саламандры характеризуются неуклюжим телосложением, крупным, без кия, хвостом и обычно пятнистой окраской.

Пятнистая, или огненная, саламандра (*S. Salamandra*) обитает в сырых темных лесах Европы, Северной Африки и Малой Азии. Днем держится под корнями деревьев, под камнями или в норах. Активна обычно ночью и только после дождей выходит из убежищ днем. С водой связана меньше, чем тритоны. Оплодотворение внутреннее. Пятнистая саламандра обычно рождает личинок с жабрами, которые заканчивают метаморфоз в водоемах.

В Северной Америке широко распространены виды семейства амбистомовых (Ambystomatidae). Это сравнительно стройные животные с гладкой кожей, которая имеет вертикальные борозды, отчего туловище кажется кольчатым. Хвост толстый, без кожистой

оторочки. Общая окраска буро-коричневая с мелкими светлыми пятнами. Длина тела 15-23 см. личинки амбистом, известные под названием аксолотлей, способны размножаться (неотения). Они служат объектами научных исследований.

Семейство безлегочных саламандр (Plethodontidae), около 170 видов, распространено преимущественно в Северной Америке, но некоторые виды живут в Центральной и Южной Америке, а один или два вида - в Южной Европе. Все виды утратили легкие в связи с переходом к обитанию только в воде. Однако многие виды, особенно обитающие в тропиках и пещерах, вновь стали наземными. У всех видов дыхание осуществляется через слизистую глотки. Наземные виды откладывают яйца часто вне водоема: в норах или под корнями, в дуплах. Самка обвивается вокруг комка яиц и не покидает его до выхода из них молодых.

К семейству амфиумовых (Amphiumidae) принадлежат 3 вида. Это один из наиболее крупных современных амфибий. Длина тела некоторых видов достигает 1 м. Конечности у них развиты слабо и почти непригодны для хождения. Органами дыхания наряду с легкими служат внутренние жабры, в которые ведут жаберные щели (по одной с каждой стороны).

В озерах и болотах юго-востока Северной Америки распространена амфиума (*Amphiuma means*). Тело ее угревидной формы, длиной 70-100 см. Конечности рудиментарны и совершенно не пригодны для передвижения по суше. Большую часть жизни амфиумы проводят в воде. Яйца откладывают на суше в сырых местах, у воды. Самка свертывается спирально вокруг комка яиц и остается так почти весь период их развития.

В семействе протеевых (Proteidae) два рода и шесть современных видов. Один из них распространен в подземных водах Балканского полуострова, другие - в мелких заросших водоемах Северной Америки. Протеи европейский (*Proteus anguinus*) в течение всей жизни сохраняет наружные пучкообразные жабры. Глаза скрыты под кожей. Конечности очень маленькие, непригодные для передвижения по суше. Протеи населяют подземные водоемы, их кожа лишена пигмента и окрашена в мясо-красный цвет. Обитающие в открытых водоемах Северной Америки имеют серую или бурую с темными пятнами окраску. Ведут ночной образ жизни. Длина тела 25-35 см. размножаются путем откладывания оплодотворенных яиц. У балканского протейя наблюдали случаи живорождения при понижении температуры воды (ниже +15°C).

Семейство углозубов (Hynobiidae) включает в себя весьма примитивные виды (около 36), которые имеют амфицельные позвонки и наружное оплодотворение. Распространено это семейство преимущественно в таежной полосе Восточной Азии. Типичный вид сибирский углозуб (*Hynobius keyserlingi*) распространен от Камчатки на запад до республики Коми и Нижегородской области. В водоемах живет только в период размножения. Очень устойчив к низким температурам: даже при температуре +2...+4°C углозубы остаются активными.

К семейству скрытожаберных (Cryptobranchidae) принадлежат 3 вида наиболее примитивных современных хвостатых амфибий. Для примера укажем на японскую гигантскую саламандру (*Andrias japonicus*), длина тела которой около 150 см.

Обитает она в горных реках острова Ниппон (Япония), близкий к ней вид обитает в реках Центрального Китая. Держится под камнями и навесами подмытых берегов. Питается рыбой, лягушками, червями. Оплодотворение - наружное. Яйца откладывает в воде, в норах, на участках с тихим течением. Все виды редки и занесены в Международную Красную книгу.

ОТРЯД БЕЗНОГИЕ АМФИБИИ (APODA ИЛИ GIMNORHINA)

Весьма своеобразная группа крайне специализированных и в то же время примитивных амфибий. Специализация связана с подземным, роющим, образом жизни. Общая форма тела червеобразная, у многих видов с наружными кольцевидными перетяжками, что придает этим животным внешнее сходство с земляными червями. Ног нет. Кожа голая, очень богатая железами, и тело обильно покрыто слизью. Хвост очень короткий, отверстие клоаки открывается почти у самого конца тела. Глаза рудиментарны, слуховые нервы развиты слабо, барабанной перепонки нет. Имеется копулятивный орган - выпячивание стенки клоаки.

В коже безногих имеются островки костной ткани, которые считаются остатками панциря стегоцефалов. Покровные кости черепа развиты значительно сильнее, чем у других земноводных, что также сближает безногих с панцирными амфибиями. Позвонки амфицельные. Есть настоящие ребра. Слуховая косточка-стремя - еще сочленяется с квадратной костью. Перегородка между предсердиями недоразвита.

Отряд объединяет три семейства (163 вида): настоящих червей (Caecilidae), рыбозмеев (Ichthyophiidae), водных червяга (Typhlonectidae). Перове из них распространено главным образом в Южной Америке, отчасти в тропической Африке и на юге Азии. Кольчатая червяга (*Siphonops annulatus*), распространенная в Южной Америке, имеет длину около 40 см. Живет во влажных местах и в землю зарывается на глубину до 50 см.

Семейство рыбозмеев включает 44 вида. В Индостане, Индокитае, на Шри-Ланке и на Больших Зондских островах распространен цейлонский рыбозмей (*Ichthyophis glutinosus*). Длина его около 40 см. Держится в почве на глубине 20-30 см по берегам рек и озер.

В пресных водоемах Южной Америки распространены представители рода водные червяги (*Typhlonectes*).

Распространение безногих амфибий показано на рис. 79.

Размножаются безногие амфибий, откладывая всего 20-30 яиц, которые они помещают в земляных норах, под пнями. Самки обычно обвиваются вокруг яиц и обильным выделением кожных желез предохраняют яйца от высыхания (рис. 78).

Выведшиеся личинки мигрируют в воду, где заканчивают развитие. Наружные жаберы личинки теряют, еще находясь в яйце, и период их пребывания в воде краток. Некоторые виды живородящи. Оплодотворение у всех внутреннее. Питаются почвенными беспозвоночными. Некоторые виды живут в гнездах муравьев, личинками которых и питаются.

ПОДКЛАСС ДУГОПОЗВОНКОВЫЕ (APSAOSPONDYLI) **ОТРЯД БЕСХВОСТЫЕ АМФИБИИ (ECAUDATA, ИЛИ ANURA)**

Бесхвостые - наиболее высокоорганизованная обширная и широко распространенная группа современных амфибий. К ней принадлежит более 4000 видов, обитающих на всех материках, кроме Антарктиды. Особенно многочисленны бесхвостые в Южной Америке. Несмотря на обилие видов, все бесхвостые внешне довольно схожи: форма их тела лягушкообразная, без наружного хвоста; всегда имеются хорошо развитые передние и задние конечности, причем задние лапы развиты сильнее передних. Этим обуславливается своеобразное скачкообразное передвижение по земле.

В скелете характерны прочная форма позвонков (у большинства видов), отсутствие ребер, срастание лобных и теменных костей, а также лучевой и локтевой, большой и малой берцовых костей. Последнее связано с упомянутым выше типом движения по твердому субстрату. По той же причине частично срастаются кости запястья и предплюсны. Барабанная полость развита. У взрослых никогда не сохраняются наружные жаберы или жаберные щели. Осеменение обычно наружное, и копулятивных органов нет.

Многочисленные виды бесхвостых амфибий объединены в 19 семейств. Рассмотрим лишь некоторые из них.

К наиболее древнему и примитивному семейству глаконогих (*Leopelmidae*) относятся только 4 вида, один из которых распространен в Северной Америке, три - в Новой Зеландии. Самцы этих видов пожизненно сохраняют наружный хвост, при этом у новозеландского вида скелет хвостового отдела позвоночника сегментирован. Позвонки амфицельны. Большую часть времени глаконогие проводят в водоемах.

Представители семейства круглоязычных (*Discoglossidae*) отличаются круглым, без вырезки, языком. Всего в семействе 16 видов. В нашей фауне встречаются жерлянки (*Bombina*) - маленькие лягушки длиной 5 см. Верх тела у них темно-оливковый, почти черный; низ очень яркий - сочетание оранжевых и черных пятен. Железы кожи выделяют

едкий секрет. Держатся в небольших водоемах, часто в лужах. Распространены в средней полосе европейской части России и на юге Дальнего Востока.

К этому же семейству принадлежит и так называемая жабаповитуха (*Alytes*) - небольшая лягушка (около 5 см) пепельно-серого цвета, распространенная от Средней Европы до Пиренеев. Интересна особенностями размножения. Самка откладывает около 50 яиц, соединенных в виде четкообразного шнура длиной около 1 м. После оплодотворения икры самец наматывает ее на задние лапы и держится на суше в тенистых местах. Через 17-18 дней он переходит в воду. Развившиеся к тому времени личинки покидают яйцевые оболочки и ведут водной образ жизни.

Семейство настоящих жаб (*Bufo*) объединяет 365 видов. Они сравнительно мало связаны с водой и распространены даже в пустынных областях. Это обусловлено тем, что большинство жаб, будучи ночными животными, избегают дневной жары. Кроме того, клетки верхнего слоя эпидермиса кожи частично ороговевают. У некоторых жаб выработались приспособления к размножению вне водоемов. Так, австралийские жабы рода псевдофрина (*Pseudophryne*) откладывают яйца (икру) на землю во влажных местах.

Самая известная южноамериканская жаба - ага (*Bufo marinus*) длиной около 25 см. Не избегает устьев рек с соленой водой, имеет наиболее ороговевшую кожу и наиболее развитые легкие среди всех земноводных. Для борьбы с вредителями сахарного тростника она акклиматизирована во многих тропических районах.

Два вида жаб, обыкновенная и зеленая (*Bufo bufo* и *B. viridis*), в нашей стране встречаются преимущественно в средних и южных ее широтах. Зеленая жаба есть и в равнинной Средней Азии, где обитает в оазисах. Оба вида откладывают яйца в воду. Истребляют насекомых и моллюсков, чем приносят пользу сельскому хозяйству.

Многочисленные виды одного из самых обширных в отряде - семейства квакш (*Hylidae*) - мелкие лягушки, ведущие древесный образ жизни. Число видов - около 580. На концах пальцев, а у некоторых и не брюхе, имеются присоски, при помощи которых они удерживаются на стволах деревьев, на ветвях и других предметах. Распространены чрезвычайно широко (Европа, Юго-Восточная и Юго-Западная Азия, Северная Африка, Австралия, Северная и Южная Америка). Обыкновенная квакша (*Hyla arborea*) водится на Украине, в Крыму, на Кавказе. На Дальнем Востоке живет дальневосточная квакша (*Hyla japonica*). Обитает в широколиственных лесах, реже в тростниках или среди другой высокой травянистой растительности. Вне периода размножения квакша много времени проводит на деревьях, по которым лазает с удивительной быстротой и ловкостью. Икрометание происходит в воде.

У самок сумчатых квакш Южной Америки рода *Gastrotheca* на спине имеется кожистый карман, в который самец помещает оплодотворенные яйца. Развитие молоди происходит в сумке, причем у одних видов головастики уходят в воду и там заканчивают свое превращение, у других все стадии превращения проходят в сумке, и из нее выходят уже сформировавшиеся четвероногие лягушата. Южноамериканские квакши филломедузы (*Phyllomedusa*) размножаются на деревьях и яйца откладывают в свернутые трубочкой листья. Другие виды тропических квакш выметывают икру в воду, скопившуюся в дуплах, в пазухах листьев, на пнях.

Представители семейства настоящих лягушек (*Ranidae*) встречаются на всех материках, исключая Австралию и Антарктиду. Включает более 550 видов. Большинство видов размножаются в воде. В нашей стране обитают озерная лягушка (*Rana ridibunda*) и близкая к ней прудовая лягушка (*R. esculenta*). В европейской части России они распространены от юга таежной зоны. Очень привязаны к водоемам. Значительно менее связаны с водой травяная лягушка (*R. temporaria*), обитающая в Европе, Западной Сибири (на восток до Оби), на Дальнем Востоке, и остромордая лягушка (*R. arvalis*), имеющая обширный ареал на север местами до полярного круга, а на восток до бассейна Амура. В водоемах они держатся только во время размножения. Летом живут на суше, часто далеко сельского и лесного хозяйства.

Наиболее крупная африканская лягушка - голиаф (*R. goliath*) достигает длины 25 см и массы свыше 3 кг.

Хотя большинство лягушек - наземные или полуводные жители, есть виды, ведущие древесный образ жизни. Такова *яванская летающая лягушка* (*Rhacophorus reinwardti*) из семейства *веслоногих лягушек* (*Rhacophoridae*). большую часть времени она проводит на деревьях по которым хорошо лазают и легко перепрыгивают с дерева на дерево. Прыжок облегчается большими перепонками между пальцами, которые лягушка при прыжке широко раздвигает. При длине лягушки около 7 см поверхность перепонки между растопыренными пальцами равна примерно 20 см². Планируя, лягушка может перелетать расстояние в 10-15 м.

Древесные лазающие, но не летающие, лягушки есть также в Африке. Такова, например, хватаящая лягушка (*Ascaphus truei*) из семейства гиперолиид (*Hyperoliidae*), откладывающая икру на ветвях деревьев и на листьях, расположенных над водой. Вылупляющиеся личинки падают в воду и там заканчивают свое развитие.

В тропиках Южной Америки живет очень интересная лягушка - суринамская пипа (*Pipa pipa*), принадлежащая к особому эндемичному для Южной Америки семейству пиповых (*Pipidae*). Эта лягушка живет преимущественно в водоемах, и органы боковой линии у нее сохраняются и во взрослом состоянии. Крайне своеобразно размножение пипы.

Контрольные вопросы

1. Назовите число видов амфибий, основные систематические группы?
2. На какие подклассы делится класс амфибий?
3. Дайте характеристику отряда Хвостатых амфибий по следующему плану: а) отличительные особенности отряда; б) деление на подотряды; в) характеристика важнейших представителей подотрядов (внешний вид, образ жизни, географическое распространение).
4. Дайте характеристику отряда Бесхвостых амфибий по следующему плану: а) отличительные особенности отряда; б) деление на подотряды; в) характеристика важнейших представителей подотрядов (внешний вид, образ жизни, географическое распространение).
5. Дайте характеристику отряда Безногих амфибий по следующему плану: а) отличительные особенности отряда; б) деление на подотряды; в) характеристика важнейших представителей подотрядов (внешний вид, образ жизни, географическое распространение).

Лекция 17. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЗЕМНОВОДНЫХ

План

1. Древнейшие известные земноводные.
2. Условия жизни в палеозое.
3. Стегоцефалы
4. Происхождение современных групп

Происхождение земноводных представляет исключительный интерес. В данном случае мы имеем дело не только с возникновением еще одного нового класса животных, но и с появлением позвоночных в новой, наземной, среде обитания. Выход позвоночных из водной среды на сушу привел их к столкновению с новыми и значительно более разнообразными условиями жизни, обусловил новые, сложные пути их эволюционного развития, приведшие к появлению в последующем высших групп - рептилий, птиц и млекопитающих.

Переход позвоночных от водного к наземному образу жизни должен был сопровождаться появлением в основном двух решающих по твердому субстрату. Другими словами, жаберное дыхание должно было замениться легочным, а конечности типа плавника

- пятипалыми конечностями, представляющими собой многочленный рычаг, служащий для опоры тела о твердый субстрат. Параллельно изменялись и другие системы органов: покровы, кровообращение, органы чувств, нервная система.

Наметки на появление указанных приспособлений мы встречаем среди разнообразных групп рыб. Известны случаи, когда рыбы на то или иное время выходят из воды и кровь у них частично окисляется за счет кислорода атмосферы. Таков, например, ползун (*Anabas*), который, выходя из воды, даже взбирается на деревья и там подолгу сидит. Выползают на сушу некоторые бычки (сам. *Gobiidae*) и прыгуны (*p.Periophthalmus*). Последние свою добычу ловят чаще на суше, чем в воде. Хорошо известна способность находиться вне воды некоторых двоякодышащих. Однако все эти приспособления носят частный характер. Предков земноводных надо искать среди других, менее специализированных, групп пресноводных рыб.

Первые амфибии, появившиеся в пресных водоемах в конце девона, - ихтиостегиды (*Ichthyostegidae*). Они были настоящими переходными формами между кистепёрыми рыбами и земноводными (Шмальгаузен, 1964). Так, у них были рудименты жаберной крышки, настоящий рыбий хвост, сохранялся клейтрум. Кожа была покрыта мелкой рыбьей чешуей. Однако наряду с этим они имели парные пятипалые конечности наземных позвоночных. Ихтиостегиды жили не только в воде, но и на суше. Можно предположить, что они не только размножались, но и кормились в воде, систематически выползая на сушу (рис. 81).

В дальнейшем, в каменноугольном периоде, возник ряд ветвей, которым придают таксономическое значение надотрядов или отрядов. Надотряд лабиринтодонт (*Labyrinthodontia*) был очень разнообразен. Ранние формы имели сравнительно небольшие размеры и рыбообразное тело. Более поздние достигали весьма крупных размеров (1 м и более) в длину, тело их было уплощено и заканчивалось коротким толстым хвостом. Лабиринтодонты существовали до конца триаса и занимали наземные, околотовные и водные местообитания.

К некоторым лабиринтодонтам относительно близки предки бесхвостых - отряды *Proanura*, *Eoanura*, известные с конца карбона и из пермских отложений.

В карбоне возникла и вторая ветвь первичных амфибий - лепоспондилы (*Lepospondyli*). Они имели мелкие размеры и были хорошо приспособлены к жизни в воде. Некоторые из них вторично утратили конечности. Они просуществовали до середины пермского периода. Полагают, что они дали начало отрядам современных амфибий - хвостатых (*Caudata*) и безногих (*Apoda*). В целом все палеозойские амфибии вымерли в течение триаса.

Эту группу амфибий иногда именуют стегоцефалами (панцирноголовыми) за сплошной панцирь из кожных костей, покрывавший черепную коробку сверху и с боков, так что оставались отверстия только для ноздрей, глаз и теменного органа. Кроме того, у многих был брюшной панцирь из налегающих друг на друга костных чешуй. Предками стегоцефалов, несомненно, были костные рыбы, сочетавшие примитивные черты организации (например, слабое окостенение первичного скелета) с наличием дополнительных органов дыхания в виде легочных мешков. Их парные конечности могли служить не только для гребли, но и для опоры о твердый субстрат, и из них, следовательно, могли развиваться пятипалые конечности наземного типа (рис. 82).

Наиболее близки к стегоцефалам кистепёрые рыбы. Они обладали легочным дыханием, их конечности имели скелет, сходный с таковым у стегоцефалов (рис. 83). Проксимальный отдел состоял из одной кости, соответствующей плечу или бедру, следующий сегмент состоял из двух костей, соответствующих предплечью или голени; далее располагался отдел, состоявший из нескольких рядов костей, он соответствовал кисти или стопе. Обращает, наконец, внимание удивительное сходство в расположении покровных костей черепа у древних кистепёрых и стегоцефалов. Из всего многообразия кистепёрых рыб к ихтиостегидам наиболее близки были остеолепиформные рипидистии (*Osteolepiformes*).

Девонский период, в котором возникли стегоцефалы, видимо, характеризовался сезонными засухами, во время которых жизнь во многих пресных водоемах была для рыб затруднительна. Обеднению воды кислородом и затрудненности плавания в ней способствовала обильная растительность, произраставшая в каменноугольное время по болотам и берегам водоемов. Растения падали в воду. В этих условиях могли возникнуть приспособления рыб к дополнительному дыханию легочными мешками. Само по себе обеднение воды кислородом еще не было предпосылкой для выхода на сушу. В этих условиях кистепёрые рыбы могли подниматься на поверхность и заглатывать воздух. Но при сильном усыхании водоемов жизнь для рыб становилась уже невозможной. Неспособные к передвижению по суше, они погибали. Только те из водных позвоночных, которые одновременно со способностью к легочному дыханию приобрели конечности, могущие обеспечить передвижение по суше, могли переживать эти условия. Они выползали на сушу и переходили в соседние водоемы, где еще сохранялась вода. Вместе с тем передвижение по суше для животных, покрытых толстым слоем тяжелой костной чешуи, было затруднено, и костный чешуйчатый панцирь на теле не обеспечивая возможности кожного дыхания, столь характерного для всех амфибий. Указанные обстоятельства, видимо, явились предпосылкой для редукции костного панциря на большей части тела. У отдельных групп древних амфибий он сохранился (не считая панциря черепа) только на брюхе. Двигаясь по суше, они волочили тело по земле, и брюшной панцирь служил надежной защитой тела от механических повреждений.

Стегоцефалы дожили до начала мезозоя. Современные же отряды амфибий оформляются только в конце мезозоя (конец юры начало мела). Таким образом, непосредственной связи между ними установить пока не удастся. Схема на рис. 84 дает представление о предполагаемых эволюционных связях.

Адаптивная радиация, интенсивное видообразование современных земноводных начались в раннем мезозое.

1. Что известно о направлениях специализации древних амфибий и на какие главные группы делят подкласс стегоцефалов?

ЭКОЛОГИЯ ЗЕМНОВОДНЫХ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ

Условия существования и общее распространение. Земноводные - это пресноводные животные. Экологическое разнообразие амфибий достаточно велико. Среди них есть чисто водные формы, никогда не выходящие на сушу. Большинство их принадлежат к хвостатым амфибиям; таковы *протеи*, *сирены*, некоторые *амфиумовые*. Немногие бесхвостые также живут исключительно в воде - например, *африканские шпорцевые лягушки*, *волосатая лягушка*.

Большинство бесхвостых ведут полуводный образ жизни. Они живут в водоемах в период размножения. Многие зимуют также в воде. В остальное время эти виды живут на суше и часто уходят от водоемов на большие расстояния. Таковы *жабы*, *бурые лягушки*, *огненная* и *кавказская саламандры*. Много времени *зеленые лягушки* проводят вне воды, но от водоемов далеко не уходят и при опасности одним прыжком скрываются в воду.

Известны бесхвостые, живущие на деревьях. В большинстве это обитатели тропических лесов. Степень связанности с деревьями и приспособленности к древесному образу жизни у них различна. *Квакши* лазают по деревьям при помощи больших округлых присосок, расположенных на концах пальцев и богатых железами, выделяющими клейкий секрет. У других видов клейкий секрет выделяется на некоторых участках брюшной поверхности. У *филломедуз* пальцы приспособлены для обхватывания ветвей. Есть сведения, что если это животное ухватило за ветку, его невозможно оторвать, но повредив лапку. У *африканских хватающих лягушек* (*Chiromantis*) специализация лап еще большая: два внутренних пальца у них могут противопоставляться остальным, образуя своего рода клешни. Упомянем и *яванскую летающую веслоногую лягушку* (*Rhacophorus*), у которой между удлинёнными пальцами расположены перепонки, служащие для планирования.

Еще одна биологическая группа амфибий - это виды, роющиеся в земле. К ним относятся почти все *безногие* - обычные обитатели толщи почвы, редко выходящие днем на поверхность. Среди бесхвостых есть также виды, которые глубоко закапываются в почву. Такова, например, чесночница. Однако для подавляющего большинства лягушек почва служит лишь местом временного нахождения, а не постоянной средой обитания, как для безногих наземных земноводных.

Хотя амфибии и живут в разнообразных средах, их общее географическое распространение связано с наличием весьма специфических жизненных условий. Основные из них следующие: тепло, наличие водоемов, значительная влажность воздуха, определенный химизм воды и почвы.

Тепло - обязательное условие успешного существования земноводных. При температуре +7 ...+8⁰С большинство видов уже впадают в оцепенение, а при температуре - 2⁰С погибают. Низкая температура воды не обеспечивает развития яиц и личинок. Вот почему амфибии наиболее многочисленны в тропических областях. По мере движения к полюсам их становится все меньше. За Северный полярный круг немного заходит (и то в немногих местах) только травяная и остромордая лягушки, сибирский четырехпалый тритон и сибирский углозуб.

Весьма неблагоприятен для амфибий и засушливый жаркий климат. Верхний температурный предел жизнедеятельности для большинства видов лягушек равен примерно +40⁰С. Имея тонкую кожу, они теряют много влаги. При быстром высыхании лягушки умирают при потере 15% первоначальной массы, но при медленном высыхании выдерживают почти вдвое большую потерю массы. А вот у австралийской циклораны в мочевом пузыре содержится запас воды, который составляет до 50% массы тела.

Лучше других засушливые условия переносят жабы, что связано с ороговением их эпидермиса, защищающего тело от иссушения. Кроме того, жабы ведут ночной образ жизни и в силу этого избегают действия дневного зноя. Жабы обитают даже в пустынных областях Средней Азии, где встречаются, однако, только в оазисах.

Сухость воздуха имеет значение не только для эффективности дыхания, но и для поддержания температуры тела.

Важное значение для амфибий имеет химизм среды. Амфибии не могут жить в соленой воде или на сильно засоленных почвах.

Установлено, что раствор хлорида натрия концентрацией менее 1% губителен для личинок и для многих взрослых форм. Это обуславливается гипотоничностью тканевых растворов и крови амфибий по отношению к морской воде и большой проницаемостью их кожи. Поэтому морские проливы представляют непреодолимую преграду для расселения земноводных, и они отсутствуют на большинстве океанических островов, даже в тропических странах с их оптимальными для существования этих животных условиями.

Защитные приспособления у амфибий развиты сравнительно слабо, и в подавляющем большинстве случаев действие их не имеет активного характера.

Наиболее действенным защитным приспособлением, видимо, являются кожные железы, секрет которых ядовит. Особенно сильно развиты ядовитые железы у жаб, жерлянок, чесночниц и саламандр. По этой причине их почти не трогают птицы и звери. Попадая на слизистые оболочки, яд вызывает сильное раздражение и отравление. Лягушки, посаженные в одну банку с жерлянками, уже через несколько часов погибали, отравленные секретом их кожных желез. Еще сильнее действует этот секрет при попадании в кровяное русло. При значительной его дозе собаки, например, погибает менее чем через час.

Наиболее ядовиты представители рода листолазов (*Phyllobatus*), обитающие в лесах Колумбийских Анд. Их яд сильнее кураре - к ним опасно прикасаться. Индейцы использовали яд листолазов для отравленных стрел.

Ядовитые формы - саламандры, жерлянки - окрашены очень ярко, что, видимо, имеет предостерегающее значение. Неядовитые зеленые и бурые лягушки имеют криптическую окраску и малозаметны в окружающей обстановке. Некоторые виды квакш

меняют окраску в зависимости от места нахождения. Так, на листьях она ярко-зеленая, на стволах деревьев - бурая.

Активно защищаются лишь немногие виды. Крупные лягушки, например рогатые, бросаются на преследователя и делают попытку кусаться.

Упомянем, наконец, о способности к регенерации. Некоторые саламандры, будучи схвачены за хвост, отбрасывают его. В последующем хвост отрастает вновь - регенерирует. Установлено, что регенерируют и другие части тела, например конечности. Особенно наглядно эта способность выражена у личинок. Во взрослом метаморфоза эту способность утрачивают вовсе.

Питание амфибий довольно однообразно. Пищей служат почти исключительно животные организмы, и только личинки кормятся и растениями. Бесхвостые и большинство хвостатых ловят главным образом беспозвоночных: земляных червей, пиявок, моллюсков и различных насекомых. Зеленые лягушки нападают иногда на птенцов, мелких грызунов и рыб. Лягушка-бык и рогатая лягушка ловят птенцов, мышей, крыс, иногда хватают водяных змей. Гигантская саламандра питается в значительной мере рыбой и икрой. Икру едят и другие хвостатые. Безногие поедают земляных червей и муравьев, в гнездах которых они нередко селятся.

Личинки большинства бесхвостых кормятся в значительной мере растительной пищей. Они заглатывают плавающие водоросли, скоблят роговыми "хоботками" стебли подводных растений. Одновременно они захватывают и планктонных беспозвоночных: инфузорий, коловраток, мелких ракообразных. В связи с питанием растительной пищей кишечник личинок бесхвостых относительно длиннее, чем у взрослых. Личинки хвостатых и безногих амфибий питаются животными организмами.

Техника добывания пищи различна у разных групп. Бесхвостые ловят толькодвигающуюся добычу, которую они захватывают, выбрасывая клейкий язык. Реже (главным образом - зеленые лягушки) они хватают добычу челюстями и лапами. Распознают добычу они, видимо, только зрением, если объекты питания находятся в движении. Безногие и хвостатые отыскивают добычу при помощи обоняния и ловят не только двигающиеся, но и неподвижные объекты, которые захватывают челюстями или языком.

Размножение. Внешние различия между самцами и самками у амфибий выражены сравнительно слабо. У некоторых (главным образом у бесхвостых) самцы несколько мельче самок. Самцы бурых лягушек весной приобретают фиолетовый оттенок на спине и на горле. Яркая пятнистая окраска характерна для брачного наряда тритонов. Есть отличия и морфологического характера. Так, у самцов гребенчатого тритона кожистая фестончатая оторочка на спине и на хвосте разрастается весной особенно сильно, и в ней развивается густая сеть кровеносных сосудов (рис. 85). У самцов бесхвостых на внутренних пальцах передних ног имеются мозолистые утолщения, увеличивающиеся в брачный период, когда они помогают самцу плотнее обхватить самку и крепче ее удерживать. У некоторых видов брачные мозоли имеются и на других частях конечностей.

Стиль размножения большинства амфибий - "рыбий". Икра мелкая, многочисленная (рис. 86).

Общей особенностью размножения амфибий является их привязанность в этот период к воде, в которую они откладывают яйца, где происходит развитие личинок. Несомненно, что это было изначальной чертой земноводных, унаследованной от рыб. В последующем у ряда видов выработались новые приспособления, позволившие им размножаться и вне водоемов. Однако эти способности имеют явно вторичный характер и свойственны лишь немногим земноводным. Подробнее об этом будет сказано далее.

Оплодотворение у бесхвостых, за немногими исключениями, наружное. Самец, сидящий на спине самки, обхватывает ее передними лапками и сжимает с большой силой, выдавливая яйца. Объятия длятся долго, иногда несколько дней. Животные в это время держатся в воде. У большинства хвостатых и всех безногих оплодотворение внутреннее, однако только у последних бывает настоящее совокупление, и самцы у них имеют

копулятивные органы. У тритонов самец после довольно длительного ухаживания за самкой выпускает в воду семя, заключенное в продолговатые пакетики - сперматофоры. Они приклеиваются к подводным растениям, и самка, подплывая, захватывает их клоакой. У более наземных хвостатых (например, у саламандр) спаривание бывает на суше.

Как правило, оплодотворенные яйца земноводных развиваются в водоемах, где родители оставляют их на произвол судьбы. Однако известны и исключения. Так, безногие в большинстве случаев откладывают яйца в земляной норе, под корнями или камнями. Отложив около 20 яиц, самка обвивается вокруг них и остается в таком положении до выхода личинок. Личинки переселяются в воду, где очень быстро заканчивают метаморфоз.

У сумчатых квакш (*Gastrotheca*) оплодотворенные яйца помещаются в глубокую складку кожи на спине (рис. 87). У некоторых видов головастики после выхода из сумки заканчивают свое развитие в оде; у других все стадии развития проходят в сумке, откуда выходят уже закончившие превращение лягушата.

Самки суринамской пипы (*Pipa*) вынашивают яйца у себя на спине. К периоду размножения у них выпячивается клоака, образуя длинный яйцеклад, который самец, влезая на самку, заворачивает ей на спину и вдавливая яйца в сильно разбухающую к этому времени кожу спины самки так, что каждое яйцо располагается в своей ячейке. Число яиц в кладке бывает 50-100. Все стадии развития проходят в ячейках, и наружу выходят или лягушата, уже закончившие превращение, или личинки.

В очень своеобразных условиях развиваются яйца южноамериканской лягушки - ринодермы Дарвина (*Rhinoderma darwini*). Самец заглатывает оплодотворенные яйца и проталкивает их в длинный голосовой мешок, расположенный под кожей на груди и брюхе. Одновременно в мешке помещаются 20-30 яиц. Их развития первоначально идет за счет желтка. В последующем личинки стараются поверхностью спины и хвоста со стенками голосового мешка родителя и через богатую кровеносную сеть происходит обмен веществ. Наружу выходят лягушата, уже закончившие превращение.

Некоторые виды лягушек откладывает яйца в своего рода гнезда. Так, *южноамериканские филломедузы* спариваются на ветвях растений, свисающих над водой. Лягушки сближают края листьев и помещают в образовавшийся пакет оплодотворенные яйца. При этом края листьев склеиваются студенистыми оболочками яиц. Выведшиеся личинки некоторое время находятся в разжиженной массе оболочек, после чего вываливаются в воду где и заканчивают метаморфоз.

Немногим из амфибий свойственно живорождение, и чаще оно встречается у хвостатых, реже - у безногих и немногих видов пустынных жаб.

Так, *пятнистая саламандра* (*Salamandra salamandra*) обычно живородяща, но иногда (при содержании в неволе) она откладывает яйца, из некоторых тотчас же выходят личинки, снабженные уже наружными жабрами.

Вполне сформировавшихся детенышей рожают распространенные в Италии *пещерные саламандры* (р. *Hydromantes*) и некоторые виды безногих.

Все описанные случаи отклонения от типичного для амфибий стиля размножения представляют приспособления, обеспечивающие успех воспроизведения видов, обитающих в специфической жизненной обстановке. Напомним, что внутреннее оплодотворение, забота о потомстве, заключающаяся в предохранении яиц от высыхания, или живорождение свойственны безногим, обитающим в совершенно необычной для амфибий обстановке - под землей. В водоемах, менее пригодных для развития яиц, - в быстрых горных ручьях - живорождение возникает у некоторых саламандр. Наряду с этим многие виды их ведут преимущественно наземный образ жизни, и внутреннее оплодотворение, несомненно, является приспособительной особенностью в этих условиях.

Такие специфические формы, как вынашивание яиц в кожистой сумке (гастротекс), в голосовых мешках (ринодерма), устройство гнезд (филломедуза), присасывание личинок к телу взрослых при их миграциях (древотазы), свойственны видам, населяющим тропические области с их резкими чередованиями засушливых и дождливых периодов, и видам

древесным, т.е. заселившим новую, вторичную для земноводных, среду. Появление своеобразных приспособлений к размножению в этих необычных условиях вполне понятно.

Существует зависимость между совершенствованием приспособлений к размножению и плодовитостью. Наибольшее число яиц откладывают виды, мечущие их в воду и оставляющие на произвол судьбы. Травяная лягушка откладывает 1,5-3 тыс. яиц, зеленая лягушка - 3-8 тыс. икринок, жаба - около 10 тыс. Виды же с выраженной заботой о потомстве имеют меньшую плодовитость. Так, черная саламандра рождает одновременно только двух детнышей, а пятнистая саламандра - одного. Несколько большее число яиц имеют виды, вынашивающие их на теле или обвивающиеся вокруг яиц. Так, цейлонский рыбозмей откладывает 10-15 яиц, кольчатая червяга - 5-10 яиц, у пипы число яиц равно 50-100, у ринодермы Дарвина - 2-30. Еще больше яиц у видов, строящих для них гнезда: у летающей яванской лягушки - около 70, у филломедулы - около 100, у квакши-кузнеца - несколько десятков (рис. 89).

Развитие. Желток в яйцах амфибии распределен неравномерно и сконцентрирован на нижней, более светлой части яйца. Пигментированная шапочка на верхней (анимальной) части яйца, видимо, является приспособлением для защиты от вредного действия ультрафиолетовых лучей. Дробится яйцо полностью, но неравномерно. Через 8-10 суток после оплодотворения зародыш (у лягушек) прорывает яйцевые оболочки и в виде личинки - головастика - выходит наружу. Первоначально у головастика нет парных конечностей и органом движения служит хвост, окаймленный хорошо развитой перепонкой. Передние и задние конечности закладываются почти одновременно, но снаружи они долго незаметны и сначала становятся видны задние конечности. Вслед за этим у бесхвостых начинается укорачиваться, а затем и вовсе пропадает хвост (рис. 90).

Все личинки имеют в той или иной мере развитую боковую линию, которая у безногих и бесхвостых (за немногими исключениями) затем исчезает. Органами дыхания первоначально служат две-три пары наружных ветвистых жабр. Далее у большинства видов наружные жабры атрофируются и взамен развиваются жаберные щели с лепестками. Только у некоторых хвостатых наружные жабры сохраняются пожизненно. Поначалу головастик имеет двухкамерное сердце, так как в предсердии еще нет перегородки. Существует только один круг кровообращения, принципиально не отличимый от такового у рыб. В последующем из переднего (глоточного) отдела пищеварительной трубки путем парных выпячиваний формируются легкие. Они снабжаются кровью от четвертой артериальной дуги, однако четвертая пара жабр у земноводных не развивается. По мере развития легких внутренние жабры исчезают и, естественно, видоизменяется и кровеносная система. Первая пара жаберных сосудов превращается в сонные артерии, вторая - в системные дуги аорты, третья у большинства недоразвивается; четвертая становится легочными артериями.

Происходят изменения и в других системах органов. Пронефрические почки головастика исчезают и заменяются мезонефрическими. Кишечник укорачивается. Головастик становится лягушонком.

Неотения. Уже давно было замечено, что иногда головастики некоторых бесхвостых (лягушек, жаб, чесночниц, жерлянок) не заканчивают в обычный срок метаморфоза и остаются личинками и на следующий год жизни. Рост их при этом не прекращается, и личинки достигают необычно больших размеров. Однако размножаться они не способны. Такое явление получило название *неполной неотении*. Более своеобразное отклонение в развитии свойственно хвостатым. У некоторых видов личинки достигают размеров взрослых (а иногда и более) и у них созревают половые продукты. Животные начинают размножаться, сохранив все внешние личиночные признаки. Подобное явление, известное под названием *полной неотении*, свойственно некоторым видам тритонов и особенно американским амбистомам, неотенические формы которых широко известны под названием *аксолотлей*. Последних ученые долгое время считали самостоятельными видами. В естественных условиях известны случаи нормального развития амбистомы, когда животные, закончив превращение, после утраты наружных жабр и перехода от водного к наземному образу

жизни начинает размножаться. Однако чаще и природной обстановке встречаются неотенические формы амбистом, т.е. аксолотли.

В неволе превращение аксолотля в амбистому можно добиться путем соответствующих воздействий на развивающийся организм. Установлено, что у аксолотлей недоразвита щитовидная железа. Ее пониженная продукция и служит основной причиной неотении. При введении в организм аксолотлей гормона щитовидной железы тироксина начинается быстрый метаморфоз, превращению способствует также изменений условий их жизни. Затрудняя аксолотлям пребывание в воде и дыхание жабрами и стимулируя наземное существование и легочное дыхание, иногда удается вызвать метаморфоз без введения гормона. Видимо, при таких условиях жизни повышается активность щитовидной железы. Надо думать, что и в природной обстановке превращение аксолотля в амбистому происходит в тех случаях, когда условия жизни стимулируют повышенную гормональную активность щитовидной железы.

Годовой цикл. Сравнительно малая приспособленность амфибий к обитанию в наземной среде обуславливает резкие изменения их образа жизни в связи с сезонными изменениями условий существования. В густых тропических лесах относительно ровная температура и высокая влажность в течение всего года обеспечивают круглогодичное активное существование амфибий. Однако в некоторых областях тропической зоны чередование дождливых и засушливых сезонов приводит к резким изменениям условий жизни. В периоды засух амфибии исчезают. Они зарываются в ил, прячутся в норы, под корни или под камни. Например, на Яве такая летняя спячка длится около пяти месяцев.

В умеренных и северных широтах летней спячки не бывает, амфибии перестают быть активными зимой. Условия зимней спячки у разных групп амфибий различны. Наши лягушки собираются на места зимовок уже в сентябре, когда температура воздуха становится в среднем $+8...+12^{\circ}\text{C}$, а минимальная падает до $+3...+5^{\circ}\text{C}$. отдельные особи встречаются под Москвой и до середины октября.

Осенью наблюдается миграция амфибий к местам зимовок. Травяные лягушки в это время собираются в довольно значительные группы. Меняется и их суточная активность. Из ночных они становятся дневными, что связано с понижением температуры ночью. Надо учесть, что понижение температуры совпадает и с прекращением активности насекомых и червей, служащих лягушкам кормом.

Вопреки распространенному мнению бурые травяные лягушки (*Rana temporaria*) зимой обычно в ил не закапываются, а держатся на дне под камнями, в зарослях водорослей. Для зимовки выбирают ручейки с быстрым течением и глубокими бочагами. В глубоких канавах и ямах с торфяным дном лягушки зимуют реже, и здесь они зарываются в ил довольно глубоко.

Жабы и квакши зимуют на суше в нежилых норах грызунов, под корнями деревьев, под камнями, в подвалах под домами.

Тритоны и саламандры зимуют также на суше. Они зарываются в мох, залезают в норы, под корни деревьев или под камни, где нередко собирается по несколько десятку десятков экземпляров. Установлено, что тритоны переносят более низкие температуры, чем лягушки. Они способны выносить охлаждение до $-1,5^{\circ}\text{C}$, в то время как лягушки только до $-0,5...-0,8^{\circ}\text{C}$.

весной ранее всех пробуждаются бурые травяные лягушки. Под Москвой они появляются в первых числах апреля, иногда уже в конце марта. Зеленые лягушки выходят позднее - в первой половине мая. Тритоны пробуждаются довольно рано - в середине апреля, когда местами в центральной России еще лежит снег.

После весеннего пробуждения амфибии ведут очень активный образ жизни, что связано с периодом размножения. Подавляющее большинство их переселяется в воду, где происходит спаривание и откладывание икры. После размножения поведение амфибий существенно меняется. Жабы и травяные лягушки покидают водоемы. Жабы становятся активными только ночью, травяные лягушки также активны преимущественно в сумерках и

ночью. Тритоны остаются в воде около 2-3 месяцев, в это время они активны круглые сутки. В середине лета тритоны покидают водоемы и становятся сухопутными животными. В этот период они активны только ночью.

Смена условий жизни отражается и на морфологической организации животных. Так, у тритонов кожа тонкая, обильно увлажняемая выделениями желез только в период водного существования. При жизни на суше становится толстой и грубой, что, несомненно, носит приспособительный характер к жизни вне воды. Одновременно меняется и внешний вид животного. У обыкновенного тритона вовсе исчезает бахромчатый плавник, у гребенчатого тритона он заметно уменьшается. Установлено, что разрастающаяся в период водного существования кожистая оторочка на спине и на хвосте служит местом наибольшего ветвления кожных кровеносных сосудов (рис. 91) и способствует кожному дыханию.

Таким образом, сезонные изменения условий жизни вызывают резкие изменения биологии амфибий.

Значение и охрана земноводных. Земноводные занимают заметное место в биоценозах, в цепях питания. Лягушки и жабы уничтожают много беспозвоночных животных, в том числе вредителей сельского и лесного хозяйства, членистоногих, моллюсков. Водные виды поедают личинок вредящих человеку насекомых и животных, распространяющих болезни. Так, тритоны уничтожают личинок комаров, в том числе и тех видов, которые передают малярию. Польза амфибий, особенно жаб, усиливается тем, что они птиц. известны случаи преднамеренного завоза и выпуска амфибий (главным образом жаб) для биологической борьбы с вредителями сельского хозяйства.

В средней полосе России одна травяная лягушка съедает за сутки примерно 7 животных - вредителей сельского и лесного хозяйства (насекомых, их личинок, брюхоногих моллюсков), а за 6 месяцев периода активности - около 1200.

Сравнительно с другими позвоночными земноводные не имеют большого практического значения. В общем они очень полезны для человека. некоторые амфибии служат пищей для ценных пушных хищников, например для черного хоря и енотовидной собаки. Пища последней часто состоит более чем наполовину (до 65%) из лягушек и головастиков. Лягушками и головастиками кормятся многие птицы, например утки, цапли, журавли и др. Есть опыты разведения головастиков для откорма домашних уток. Наконец, в некоторых странах население употребляет в пищу мясо лягушек и крупных саламандр.

Лягушек в громадном количестве используют для научных и учебных целей. Однако в ряде стран добыча амфибий без специальных разрешений запрещена.

Реальная отрицательная роль земноводных практически не установлена. Номинально она проявляется лишь местами, в определенных условиях. Так, озерная зеленая лягушка поедает молодь рыб. В желудках лягушек, добытых в местах скопления молоди рыб, находили до 30-40 мальков сазан и воблы длиной 10-20 мм. Однако исследования В.К.Маркузе (1964), проведенные в низовьях Волги в условиях нересто-выростных хозяйств, показали, что вся популяция лягушек за время нахождения мальков в рыбхозе уничтожает менее 0,1% мальков.

Охрана земноводных. Состояние природных популяций многих видов амфибий на сильно измененных человеком территориях вызывает опасения из-за быстрого сокращения численности этих животных. Наибольшую опасность представляет разрушение естественных мест обитания. При хозяйственном освоении естественных природных территорий наибольшую угрозу для амфибий представляют вырубка лесов, осушение и загрязнение водоемов, использование удобрений и ядохимикатов. Сильно подорваны природные популяции видов, используемых человеком в гастрономических целях, для научных экспериментов и в учебной практике при подготовке медиков и биологов. Предпринимаются попытки разводить в неволе 30 видов амфибий.

В Красную книгу Международного Союза охраны природы (МСОП) включено немного видов амфибий из-за недостатка сведений о современном состоянии их природных популяций.

В Западной Европе численность одной трети видов амфибий находится в угрожающем состоянии.

Несомненно, что одним из наиболее редких эндемичных видов является европейский протей (*Proteus anguinus*), обитающий в водоемах карстовых пещер Югославии. Раньше его ловили в больших количествах, когда животных выносило из подземных водоемов во время паводков. Сейчас ловить его запрещено, он включен в Красную книгу МСОП.

Вызывает опасение состояние природных популяций техасской слепой саламандры (*Typhlomolge rathbuni*), также включенной в Красную книгу МСОП. Теперь она встречается очень редко в водоемах пещер и глубоких колодцах Техаса (США).

В Красную книгу Российской Федерации (1983) включены следующие эндемичные виды. Уссурийский когтистый тритон (*Onychodactylus fischeri*) - редкий, сокращающий свою численность вид юга Хабаровского и Приморского краев. Он также включен в Красную книгу МСОП.

Малоазиатский тритон (*Triturus vittatus*), обитающий в горных лесах у водоемов на юге Краснодарского края, - эндемик, Кавказская крестовка (*Pelodytes caucasicus*) - эндемик Кавказа, sporadически распространена в Краснодарском крае и Северной Осетии. В Красную книгу РФ включена камышовая жаба (*Bufo calamita*). Она обладает широким ареалом: обитает в Прибалтике, Белоруссии, Западной Европе, но на территории России встречается только в Калининградской области, где численность ее сокращается

Контрольные вопросы

1. Что известно о направлениях специализации древних амфибий и на какие главные группы делят подкласс стегоцефалов?
2. От кого и когда произошли древние амфибии?
3. Какие причины способствовали их возникновению?
4. К какому времени относятся находки современных амфибий?
5. Назовите основные экологические группы амфибий и характерных представителей?
6. Какую пользу человеку приносят амфибии своей деятельностью?

Лекция 18

КЛАСС ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ, ИЛИ РЕПТИЛИИ (REPTILIA)

План

1. Морфологические и экологические различия анамний и амниот.
2. Морфобиологическая характеристика рептилий как первого класса первичноназемных позвоночных
 - а) внешнее строение;
 - б) кожные покровы;
 - в) преобразования осевого скелета, черепа, конечностей.
 - г) органы пищеварения

Группу высших позвоночных, ведущих наземный образ жизни, составляют пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие. Хотя известны случаи обитания высших позвоночных в воде, все они представляют примеры вторичного приспособления к водной среде. Об этом говорят многие данные палеонтологии, эмбриологии и экологии.

Все высшие позвоночные имеют внутреннее оплодотворение. Их размножение происходит на суше, и только немногие живородящие виды (например, китообразные) размножаются в воде. При эмбриональном развитии высших позвоночных чрезвычайно характерно возникновение особых зародышевых оболочек. По названию одной из зародышевых оболочек - аниотической - высшие позвоночные именуются аминотами; низшие же позвоночные, у которых при эмбриональном развитии зародышевые оболочки не

формируются, носят название анамний. У видов, откладывающих яйца, зародышевые оболочки обеспечивают возможность развития зародыша в наземно-воздушной среде.

КЛАСС ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ, ИЛИ РЕПТИЛИИ (REPTILA)

Пресмыкающиеся - типичные наземные позвоночные животные, поэтому все основные черты Amniota у них ярко выражены.

Они дышат только легкими и имеют оформленные дыхательные проводящие пути; механизм дыхания - всасывательного типа при помощи грудной клетки; их тело покрыто кожей с ороговевшими щитками, лишенной желез. У пресмыкающихся прогрессивно изменяются скелет и мускулатура, обеспечивая движение по твердому субстрату и пищевую активность. Особенности размножения характеризуются внутренним оплодотворением, развитием яйцевых и зародышевых оболочек, усилением заботы потомстве.

Ряд особенностей рептилий свидетельствует о примитивности организации: пойкилотермия, низкий уровень обменных процессов, смешение крови в сердце и др. Общее число видов современных рептилий - 7000.

СТРОЕНИЕ ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ (на примере ящерицы рода *Lacerta*)

Кожные покровы рептилий существенно отличаются от кожных покровов амфибий. Верхний слой эпидермиса ороговевает и постоянно слущивается. Его регенерация обеспечивается деятельностью нижнего, живого, слоя эпидермиса. В нем формируются роговые щитки, или чешуи. Ороговение эпидермиса и наличие роговых чешуй имеют важное приспособительное значение, предохраняют тело животных от иссушения. Однако распространенное мнение о непроницаемости кожи рептилий для воды не совсем точно. Мало воды через кожу теряют виды, обитающие в пустынных засушливых областях. У крокодилов же до 75% всех влагопотерь осуществляется через кожу. .

У некоторых видов под роговыми чешуями залегают костные бляшки, развивающиеся как кожные окостенения в кутисе. Кожа рептилий, в отличие от амфибий, плотно прилегает к телу и не образует столь характерных, как, например, для лягушек, подкожных лимфатических мешков. Кожных желез у рептилий почти нет. У ящерицы по внутреннему краю бедер имеется ряд отверстий - бедренных пор, из которых в период размножения выделяется численные кожные железы развиты пор не выяснено. Немногочисленные кожные развиты у крокодилов, особенно у молодых. Они расположены на спине, на нижней челюсти, в области клоака. Есть зачатки кожных желез и у змей. Относительно хорошо кожные железы развиты у некоторых черепах.

Скелет. Позвоночник большинства ящериц составлен процельными позвонками. У низших форм (агамы, гекконы) тела позвонков амфицельные. Позвоночный столб более расчлененный и подвижной, чем у амфибий. Он состоит из четырех отделов: шейного, грудно-поясничного, крестцового и хвостового.

В шейном отделе у ящерицы 8 позвонков. Особенностью этого отдела осевого скелета является не только значительно большее, чем у амфибий, число позвонков, но и своеобразное строение (как и у прочих высших позвоночных) двух первых шейных позвонков. Первый шейный позвонок, атлас (или атлант), представляет собой костные кольцо, разделенное связкой на нижнюю и верхнюю половины. Верхнее отверстие служит для соединения головного мозга со спинным; в нижнее заходит зубовидный отросток второго шейного позвонка - эпистрофея. Атлас вращается вокруг этого зубовидного отростка. Данные эмбрионального развития показывают, что зубовидный отросток представляет собой тело первого шейного позвонка, сочленившееся (но у рептилий не срастающееся) с телом эпистрофея. Эта особенность шейного отдела позвоночника обеспечивает хорошую подвижность головы.

Грудно-поясничный отдел у ящерицы состоит из 22 позвонков. Все они несут ребра. Ребра первых пяти позвонков присоединены к груди и формируют настоящую грудную

клетку, свойственную большинству пресмыкающихся (полной грудной клетки нет, например, у змей, у которых нет и грудины). Грудина ящериц хрящевая, эмбрионально она возникает в результате срастания грудных концов ребер.

Крестцовый отдел состоит из двух позвонков. К их поперечным отросткам причленяются подвздошные кости таза.

Хвостовой отдел состоит из нескольких десятков позвонков. Передние из них несут остистые и поперечные отростки и даже зачаточные ребра. К концу хвоста позвонки утрачивают отростки и приобретают вид палочковидных косточек. Тела почти всех хвостовых позвонков разделены тонкой неокостеневающей прослойкой на передние и задние отделы. При отбрасывании хвоста (аутономии) разрыв происходит не между двумя позвонками, а посередине какого-либо позвонка, в области этой прослойки. Разрыв обусловливается сокращением специальных мышц хвоста, имеющих вид вставленных друг в друга конусов, вершины которых обращены к корню хвоста.

Из всего изложенного видно, что позвоночный столб рептилий характеризуется большей дифференцировкой, обуславливающей лучшую подвижность головы и более прочное прикрепление к осевому скелету поясов конечностей. Кроме того, возникновение грудной клетки делает возможным иной, чем у амфибий, механизм дыхания.

Череп. Общей особенностью черепа является почти полное окостенение первичного хрящевого черепа и развитие большого числа кожных костей, формирующих крышу, бока и дно черепа.

В затылочной области, сформированной четырьмя одноименными костями, характерно наличие только одного (а не двух, как у амфибий) затылочного мыщелка. Область слуховых капсул сложена тремя парными ушными костями. В височной области подчеркнем наличие чешуйчатой кости - важного звена в системе, прикрепляющей нижнюю часть верхней челюсти к мозговому черепу. Крыша черепа, составлена парными носовыми, теменными и непарной межтеменной костями.

Дно мозгового черепа формируют парные нёбные, крыловидные и квадратные кости. Последняя пара сверху прикрепляется к чешуйчатым костям, а снизу с ней сочленяется нижняя челюсть, состоящая из трех парных костей: зубных, угловых и сочленовных.

Плечевой и тазовый пояса, а также скелет конечностей не имеют принципиальных отличий от таковых у амфибий.

Мускулатура. Свойственное низшим позвоночным метамерное расположение мускулатуры у рептилий почти не сохраняется. Развитость пятипалых конечностей, появление шейного отдела и вообще большая расчлененность тела - все это приводит к сложной дифференцировке мышечной системы. Надо подчеркнуть появление межреберной мускулатуры, играющей важную роль в механизме дыхания у всех высших позвоночных.

Органы пищеварения устроены несколько сложнее, чем у амфибий. Это выражается в большей расчлененности пищеварительного тракта и в появлении некоторых новых образований. Ротовая полость заметно отграничена от глотки. У черепах и крокодилов носоглоточные ходы отделены от ротовой полости вторичным костным нёбом. Оно возникает путем разрастания нёбных отростков межчелюстных и верхнечелюстных костей и самих нёбных и крыловидных костей (рис. 96). На дне ротовой полости располагается подвижный мускулистый язык, способный далеко выбрасываться за пределы ротовой полости. Различна форма языка. У змей и многих ящериц он тонкий и часто раздвоенный на конце. У хамелеонов язык, наоборот, на конце расширен. Форма языка связана с характером пищи и способами ее добывания.

Зубы свойственны большинству рептилий. Они сидят на верхнечелюстных, межчелюстных, крыловидных и нижнечелюстных костях. Сошник лишен зубов (исключение составляет только гаттерия). Зубы прирастают к краям соответствующих костей, и только у крокодилов они сидят в альвеолах. Ротовые железы развиты сильнее, чем у амфибий.

Желудок хорошо выражен и снабжен сильной мускулатурой. На границе между тонкой и толстой кишкой расположена зачаточная слепая кишка. Только у растительноядных

сухопутных черепаха она хорошо развита. Поджелудочная железа располагается типично, в первой петле кишечника. Печень имеет желчный пузырь, проток которого впадает в кишечник вблизи протока поджелудочной железы.

Контрольные вопросы

1. В чем состоят главные различия анамний и амниот? Какие из свойств амниот позволили им стать настоящими наземными позвоночными?
2. Какие черты организации рептилий можно расценить как прогрессивные? Какие свидетельствуют о примитивности?
3. Как устроена кожа рептилий?
4. Есть ли у рептилий кожные железы? Что такое бедренные поры?
5. На какие отделы подразделяется позвоночник рептилий, сколько позвонков в каждом из них?
6. Какие преобразования произошли в поясах конечностей?
7. Что такое интертарзальный и интеркарпальный суставы?
8. Почему череп рептилий называется тропиобазальным?
9. Какие кости (хондральные, накладные) характерны для осевого и висцерального отделов черепа рептилий?
10. Перечислите кости, входящие в состав скуловых дуг у диапсидных и синапсидных рептилий?
11. Как осуществилось отделение носоглоточной полости от вторичной полости рта (расшифруйте, кстати, понятия “первичная” и “вторичная” полость рта), что оно дало для упрочения верхних челюстей и для осуществления процесса дыхания и питания?

Лекция 19

КЛАСС ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ, ИЛИ РЕПТИЛИИ (REPTILIA)

План

2. Главные морфологические перестройки в связи с выходом позвоночных на сушу:
 - а) нервная система и органы чувств
 - б) органы дыхания;
 - в) строение сердца и кровеносной системы
 - г) органы выделения и размножения

Нервная система более совершенна, чем у амфибий. Полушария переднего мозга относительно крупнее, они имеют тонкий слой коры. Однако последняя развита слабо, и большая часть переднего мозга состоит из полосатых тел. В связи со значительным развитием полушарий переднего мозга промежуточный мозг сверху почти не виден. Хорошо развиты теменной орган и эпифиз. Теменной орган своим строением напоминает глаз. В нем различают уплотненный прозрачный передний отдел, в известной мере подобный хрусталику, и бокалообразную заднюю часть, внутренняя стенка которой имеет чувствующие и пигментные клетки - она может быть уподоблена сетине. Теменной орган хорошо развит у гаттерий и некоторых ящериц. Он помещается в отверстии межтеменной кости и весьма эффективно воспринимает световые раздражения (рис. 100).

Сильно развит мозжечок. Продолговатый мозг образует в вертикальной плоскости ясный изгиб, что характерно для всех высших позвоночных.

Поведение рептилий по сравнению с амфибиями более сложное, демонстрирующее возможности более сложных приспособлений при проявлении врожденных рефлексов и инстинктов: у них в 2 раза быстрее формируется новые условные рефлексы.

Органы чувств пресмыкающихся в значительно большей мере, чем у амфибий, соответствуют наземному образу жизни. Механические раздражения воспринимаются так

называемыми осязательными “волосками”, расположенными на чешуйках и связанными с осязательными пятнами-скоплениями чувствующих клеток, лежащими под эпидермисом.

Высока чувствительность органов обоняния. В их строении обращает внимание довольно ясная дифференцировка срединной части носового хода на нижний, дыхательный и верхний, собственно обонятельный, отделы. В начале носового хода выражено обособленное преддверие, а его задний отдел, открывающийся в глотку, представляет собой носоглоточный ход (рис.101).

Есть специализированный яacobсонов орган- извитая и слепо заканчивающаяся полость, отходящая вверх от крыши ротовой полости. Считают, что это образование служит для восприятия запахов пищи, уже находящейся во рту. К тому же многие рептилии (например, ящерицы) ощупывают различные предметы при помощи далеко выдвигаемого языка. Втягивая язык в ротовую полость, они переносят мельчайшие частицы предметов в рот, где их запах воспринимается яacobсоновым органом.

Орган зрения-глаза. Они снабжены *подвижными веками*. Нижнее развито сильнее и более подвижно. Имеется третье веко - *мигательная перепонка*, закрывающая глаз из его переднего угла. У змей и gekконов верхнее и нижнее веки сращены и прозрачны. *Аккомодация* более совершенная, чем у амфибий. *Ресничная мышца* имеет поперечнополосатую мускулатуру и не только перемещает хрусталик, но и несколько меняет его форму, что в условиях наземной среды улучшает рассматривание предметов, находящийся на разном расстоянии.

Орган слуха, как и амфибий, представлен *внутренним и средним ухом*. Среднее содержит одну косточку - *стремя*. Перепончатый лабиринт более дифференцирован; в нем обособлен мешкообразный выступ - *улитка*. У некоторых ящериц намечается *наружный слуховой проход*.

У некоторых змей (удавов, гремучих) на щитках верхних и нижних челюстей имеются ямки, иннервируемые ветвями тройничного нерва. Они способны воспринимать *тепловые* излучения, исходящие от теплокровных животных (потенциальной добычи), на расстоянии 1-2 м. Полагают, что эти органы могут различать разницу температуры в $0,001^{\circ}\text{C}$.

Органы дыхания. Взрослые рептилии дышат легкими, в связи с развитием рогового покрова кожное дыхание у них отсутствует. Дыхательная система в целом претерпевает ряд изменений.

Общая форма легких, как у амфибий, мешковидная, однако внутренняя полость значительно уменьшена, так как от стенок легких внутрь отходит сложная сеть перегородок, делящих полость легкого на множество мелких ячеек. Особенно сильно развиты они у черепах и крокодилов. Наиболее примитивной современной рептилии - гаттерии - внутренняя полость легких еще велика.

У многих видов ящериц и особенно у хамелеонов задняя часть легких не имеет ячеек и перегородок и часто вытянута в виде тонкостенных пальцевидных выростов - легочных мешков. Окисления крови в них не происходит.

Характерна дифференцировка дыхательных путей. Оформляется гортань, поддерживаемая непарным перстневидным и парным черпаловидным хрящами. От гортани отходит длинная трахея, развитие которой обусловлено появлением шеи. Трахея делится на два *бронха*, идущих в легкие.

Механизм дыхания иной, чем у амфибий. Воздух не заглатывается ртом, а вытягивается в легкие и выталкивается обратно путем расширения и сужения грудной клетки, обусловленных движением ребер и межреберной мускулатуры. Такой тип дыхания, свойственны высшему позвоночному, а также более сложная структура легких обеспечивают и более совершенный газообмен.

Увеличивается частота вентиляции легких. Она меняется в зависимости от температуры внешней среды, что имеет некоторое терморегуляционное значение. Так, у некоторых ящериц при температуре воздуха $+15^{\circ}\text{C}$ частота дыхательных движений в минуту -26, при $+25^{\circ}\text{C}$ -31, а при $+35^{\circ}\text{C}$ -37. Однако это приспособление имеет ограниченное

значение и не может обеспечить постоянство температуры тела и поддержание ее на высоком уровне. У некоторых пустынных черепах (например, *Testudo sulcata*) при значительном повышении температуры воздуха резко возрастает отделение слюны, которая, вытекая изо рта, смачивает нижнюю часть головы, шею и конечности. Испарение слюны с этих поверхностей существенно увеличивает теплоотдачу.

В эмбриональном состоянии газообмен у рептилий осуществляется с помощью аллантоиса.

Органы кровообращения рептилий в значительно большей мере, чем у амфибий, соответствуют наземному образу жизни и связанному с ним легочному дыханию. Это выражается в первую очередь в более полном разделении артериального и венозного потоков, что обуславливается изменениями в сердце и в артериальной и венозной системах.

Сердце у большинства рептилий, как и у амфибий, трехкамерное. Перегородка между предсердиями всегда полная. В желудочке имеется неполная перегородка (рис. 97). Она отходит от брюшной стороны желудочка, и в состоянии систолы делит его на короткий момент на левую и правую части. У крокодилов эта перегородка почти полная, и сердце можно считать четырехкамерным.

Сердечный индекс заметно больше, чем у амфибий (до 2,1). Возрастает и частота пульса: у прыткой ящерицы она равна 65 ударам в минуту. Следовательно, кровоток у рептилий более быстрый, чем у амфибий, что является важной предпосылкой интенсификации обмена веществ.

Артериальная система имеет ряд существенных особенностей. Артериальный ствол разделен на три сосуда, самостоятельно отходящих от различных частей желудочка. От правой части желудочка (содержащей венозную кровь) отходит общий легочный сосуд, который вскоре делится на левую и правую легочные артерии. От левой части желудочка (содержащей артериальную кровь) отходит правая дуга аорты, от нее в свою очередь отходят сонные и подключичные артерии. Наконец, от середины желудочка отходит левая дуга аорты. Обогнув сердце, она соединяется с правой дугой аорты и образует спинную аорту.

В связи с такой дифференцировкой артериальных сосудов в легочные артерии поступает только венозная кровь; в правую дугу аорты, а следовательно, и в сонные и подключичные артерии - чистая артериальная кровь. Только в левую дугу аорты поступает смешанная кровь, и, следовательно, в спинной аорте кровь также смешанная, но с явным преобладанием артериальной. Спинная аорта тянется под позвоночником и отсылает ветви к внутренним органам и мускулатуре. В области таза от спинной аорты отходят крупные подвздошные артерии, несущие кровь к задним конечностям и к хвосту.

Венозная система не имеет столь существенных особенностей, как артериальная. Из хвостового отдела тела кровь собирается в хвостовую вену, которая в области клоаки делится на две тазовые вены. Тазовые вены принимают в себя вены от задних конечностей, после чего, отделив две воротные вены почек, они объединяются в брюшную вену. Последняя, приняв ряд вен от внутренних органов, впадает в печень где образует воротную систему кровообращения.

Вены, выносящие кровь из почек, образуются основной венозный сосуд туловищной области - нижнюю полую вену. Она тянется под позвоночником и изливает кровь в правое предсердие. В нее впадает печеночная вена, прошедшая через воротную систему сосудов печени.

От головы кровь собирается в парные яремные вены, которые, соединившись с парными подключичными венами, образуют две (левую и правую) передние полые вены. Они впадают в правое предсердие. В левое предсердие изливают кровь легочные вены. У некоторых видов перед впадением в сердце они объединяются в один сосуд (рис. 98).

Органы выделения взрослых рептилий представлен тазовыми почками (метанефрос). Они развиваются позади зачатков туловищных почек из общей с ними зачатковой ткани. Туловищные почки закладываются как зародышевый орган,

функционируют до вылупления молодых животных из яйца и некоторое время спустя после вылупления. При развитии тазовой почки от вольфова канала отщипывается канал, соединяющийся с выделительными трубками новой почки. Таким образом формируется мочеточник. Левый и правый мочеточники впадают со спинной стороны в клоаку, открывается мочевой пузырь. У крокодилов, змей и некоторых ящериц мочевой пузырь недоразвит.

После формирования тазовых почек туловищные почки редуцируются. У самок исчезает практически вся первичная почка, у самцов передняя ее часть (через нее проходят семявыносящие каналы) сохраняется и представляет собой придаток семенника.

Заметно изменяется структура тазовой почки. Возрастает число нефронов: в среднем у рептилий их около 5 тыс. Есть существенная разница в строении нефронов: достаточно развитые сосудистые клубки есть только у черепах и крокодилов, т.е. у форм, ведущих в той или иной мере полуводный образ жизни. У чешуйчатых сосудистые клубки развиты слабо. Мочеотделение в этом случае осуществляется преимущественно за счет секреции извитых канальцев. В соответствии со сказанным скорость фильтрации у рептилий значительно ниже, чем у амфибий. У черепах и крокодилов она находится в пределах 5-10 мл/(кг*ч), у чешуйчатых - 4-5 (для сравнения - у бесхвостых амфибий 34-35).

Моча у подавляющего большинства рептилий кашицеобразная. Основным продуктом азотистого обмена служит мочевая кислота - вещество, почти нерастворимое в воде, выведение ее требует ничтожно малого расходования воды. В общеизвестной триаде конечных продуктов азотистого обмена - аммиак-мочевина-мочевая кислота - эта последняя обладает наименьшей токсичностью. Важно подчеркнуть, что ее откладывание в системе яйца при развитии зародыша не грозит самоотравлением.

Такой тип обмена сложился в связи с принципиально иными сравнительно с амфибиями условиями эмбрионального развития рептилий и благодаря наличию зародышевых оболочек. В этом случае принято говорить о “замкнутых” яйцах, в отличие от “открытых” яиц рыб и амфибий.

Органы размножения. Половые железы самцов лежат в полости тела по бокам позвоночника. К семенникам примыкают придатки, представляющие, как сказано, остатки мезонефроса. Канальцы придатка впадают в вольфов канал, служащий у самцов рептилий (как и у остальных высших позвоночных) только семяпроводом.

Все рептилии, кроме гаттерии, имеют совокупительные органы. У ящериц и змей это парные выросты задней стенки клоаки, которые в период возбуждения выворачиваются наружу (рис. 99). У крокодилов и черепах копулятивный орган непарный.

У самок формируются парные гроздевидные яичники. В качестве яйцевода функционирует мюллеров канал, представляющий собой парную тонкостенную трубку, открывающуюся воронкой в полость тела, а другим концом - в клоаку. В среднем отделе яйцевода имеется железа, выделяющая белковую оболочку яйца. В нижней части яйцевода находятся железы, формирующие пергаментообразную, а у черепах и крокодилов - известковую оболочки яйца. Вольфовы каналы у самок не сохраняются.

Контрольные вопросы

1. Охарактеризуйте особенности строения всех отделов головного мозга рептилий?
2. Опишите детально, как устроен передний мозг (полушария, обонятельные доли, первичная кора).
3. Что появилось нового (по сравнению с амфибиями) в строении органа слуха у рептилий, в связи с чем образовалось круглое отверстие, где оно располагается?
4. Каково строение и функция Якобсонова органа?
5. Есть ли у рептилий кожное дыхание?
6. Как осуществляется дыхание у рептилий?
7. Опишите особенности строения легких, трахеи и бронхов рептилий.
8. Опишите особенности строения сердца рептилий.

9. Какие сосуды выходят из желудочка?
10. Что такое метанефрическая почка?
11. Как устроены и расположены семенники у рептилий?
12. Что такое фолликул и для чего он служит?
13. Проявляют ли рептилии заботу о потомстве?
14. Какие зародышевые оболочки образуются у рептилий?
15. У каких рептилий имеется настоящее живорождение?
16. Проявляют ли рептилии заботу о потомстве?
17. Какие зародышевые оболочки образуются у рептилий?
18. У каких рептилий имеется настоящее живорождение?

Лекция 20

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР СОВРЕМЕННЫХ ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ СИСТЕМАТИКА И РАСПРОСТРАНЕНИЕ СОВРЕМЕННЫХ АМФИБИЙ

План

1. Строение и образ жизни отряда черепах.
2. Строение и образ жизни отряда клювоголовые;
3. Строение и образ жизни отряда чешуйчатые (ящерицы, змеи, хамелеоны);
4. Строение и образ жизни отряда крокодилов;

Сравнительно с амфибиями класс пресмыкающихся - значительно более многочисленный. Его представители более разнообразны широко распространены. Общее число современных видов примерно 7000.

Современные рептилии, составляющие ничтожную часть класса, процветавшего в мезозойскую эру, группируются следующим образом:

Подкласс Анапсидные (Anapsida)

Отряд Черепахи (Testudines, или Chelonia)

Подкласс Лепидозавры (Lepidosauria)

Отряд Клювоголовые (Rhynchocephalia)

Отряд Чешуйчатые (Squamata)

Подкласс Архозавры (Archosauria)

Отряд Крокодилы (Crocodylia)

Рассмотрим некоторые группы.

ПОДКЛАСС АНАПСИДНЫЕ (ANAPSIDA)

ОТРЯД ЧЕРЕПАХИ (TESTUDINES, ИЛИ CHELONIA)

Среди современных рептилий черепахи представляют собой наиболее древнюю и специализированную группу. Основной их особенностью является наличие костного панциря, в который заключено туловище и в который в той или иной мере могут убираться шея, голова, конечности и хвост. Костный панцирь - весьма эффективное приспособление для пассивной защиты от врагов. Он состоит из верхней половины - карапакса, образованного костными пластинами кожного происхождения, с которыми сливаются ребра и большая часть позвоночника, и нижней половины - пластрона, образованного также костными пластинами (видимо, гомологичными брюшным ребрам) и из слившихся с ними грудины и ключиц. Сверху костный панцирь у большинства видов покрыт роговыми щитками, которые не сбрасываются при линьке и растут в течение всей жизни. По слоям на роговых щитках можно определить возраст черепахи.

Шейный и хвостовой отделы позвоночника, лопатка и коракоид свободны, остальные отделы скелета обычно срастаются с карапаксом или пластроном.

Кости таза прикреплены к карапаксу при помощи связок или срастаются с ним. В строении черепа характерно в той или иной мере развитое вторичное замещение роговыми чехлами, одевающими челюстные кости.

Мускулатура туловищного отдела в связи с наличием панциря развита слабо. Наоборот, мускулатура шеи, конечностей и хвоста очень мощная. Своеобразен механизм дыхания. Роль насоса выполняет ротовая полость, дно которой то опускается, то поднимается; воздух засасывается через ноздри в ротовую полость и оттуда проталкивается в легкие. Кроме того, механизм дыхания связан с движением шеи и конечностей, которые, выдвигаясь, растягивают легкие, а при втягивании давят на них и вытесняют воздух. Легкие черепах имеют сложное губчатое строение, что, видимо, связано с несовершенством механизма дыхания.

Черепahi распространены в областях с теплым климатом. Они живут во влажных тропиках и в жарких пустынях. В умеренной полосе их мало. В настоящее время насчитывается около 250 видов черепах, группируемых в 5 подотрядов и 12 семейств.

Подотряд Скрытошейные черепахи (CRYPTODIRA)

Скрытошейные - наиболее многочисленная группа современных черепах, включающая всех наземных и значительную часть водных видов. Втягивая голову в панцирь, они изгибают шею S-образно в вертикальной плоскости. В связи с этим шейные позвонки лишены поперечных отростков или имеют только зачатки их. Таз не сращен с панцирем. Конечности различного строения - в зависимости от того, водный или наземный образ жизни ведет черепаха. Спинной щит явно выпуклый, особенно у наземных видов.

Распространены по всему жаркому и умеренному поясу земного шара, кроме Австралии. Общее число видов равно примерно 85 (рис. 102).

В семействе сухопутных черепах (Testudinidae) упомянем обычную в Средней Азии и Казахстане среднеазиатскую степную черепаху (*Agriemys horsfieldi*). Она обитает в песчаных пустынях и глинистых степях, реже встречается на невысоких горах и в оазисах. Длина панциря у самок до 25 см, у самцов заметно меньше. Весной черепахи появляются после спячки в марте - начале апреля. В апреле - мае самки откладывают яйца (2-5) в ямку, которую вырывают в песке и затем засыпают. Развитие эмбриона длится 70-80 дней. Выведшиеся черепахи часто остаются в земляных камерах на зимовку, иногда выползают на короткое время на поверхность. Взрослые черепахи при выгорании растительности в середине лета впадают в спячку, закапываясь в песок. Спячка в песчаных пустынях длится 9-10 месяцев.

В прошлом столетии на безлюдных островах Индийского и Тихого океанов, особенно на Галапагосских островах, во множестве водились исполинские черепахи. Их подробно описал Ч. Даврин, посетивший эти острова в 1835 г. Систематически они близки к настоящим сухопутным черепахам и ведут наземную жизнь. Наиболее известна слоновая черепаха (*Geochelone elephantopus*), длина которой достигает 2 м, а масса - 200 кг. Большинство исполинских черепах истреблено. В настоящее время предпринимаются усилия по восстановлению их численности и расселению по местам прежнего обитания.

В степной полосе европейской части России, в Крыму и на Кавказе широко распространена болотная черепаха (*Emys orbicularis*). Она держится у стоячих или медленно текущих водоемов, хорошо плавает. Пищу составляют главным образом наземные беспозвоночные. Для отдыха часто вылезает на кочки и прибрежные участки берега, где остается часами. При опасности уходит в воду. Зимует в спячке. Яйца откладывает в песок прибрежья водоемов. Ее относят к семейству пресноводных черепах (Emydidae).

Подотряд морские черепахи (CHELONIOIDAE)

Подотряд включает в себя одно семейство с 4 видами высокоспециализированных черепах, приспособленных к жизни в море. Конечности у них превращены в ласты, причем кости кисти и стопы сплющены, удлинены и зачастую не имеют суставов, так как сращены

неподвижно. Панцирь менее развит, чем у других черепах. Так, у некоторых он состоит из отдельных костных пластинок, с которыми позвоночник и ребра не сращены. В связи со слабым развитием панциря голова и лапы не втягиваются в него полностью.

Типичный представитель - суповая, или зеленая, черепаха (*Chelonia mydas*) - крупное животное длиной несколько более 1 м, массой до 400 кг. Распространена в морях тропического и субтропического поясов. Местами многочисленна. Держится чаще в прибрежной зоне, изредка в устьях рек, иногда уплывает и далеко в море. Нередко образует стада. Кормится водорослями и разнообразными животными. Яйца откладывает на песчаных берегах островов. Одна самка откладывает до 200 яиц (в несколько приемов).

К описанному виду близка бисса, или караетта (*Eretmochelys imbricata*). Она меньше суповой черепахи, длина ее панциря достигает 60-80 см. Распространена в прибрежной зоне тропических морей обоих полушарий, где питается исключительно водными животными. Каретта почти повсеместно служит объектом промысла ради получения очень красивых щитков панциря.

Подотряд морские черепахи (TRIONYCHOIDAE)

Эта группа черепах включает 23 вида. Они резко отличаются от всех прочих отсутствием роговых пластинок на панцире. Наружные покровы представлены мягкой морщинистой или угарчатой кожей. Костный панцирь, лежащий под кожей, развит слабо. Только центральная часть спинного щита представляет собой костную пластинку, окаймленную хрящом. На голове характерно наличие длинного подвижного хоботка, на конце которого открываются ноздри. Ноги имеют плавательные перепонки.

Мягкокожистые черепахи - обитатели пресных вод. Распространены в Африке, Южной Азии и Северной Америке. Типичным видом является *китайский трионикс* (*Trionyx sihehsis*), распространенный в Китае и у нас на Дальнем Востоке, в бассейнах рек Уссури, Сунгари, на озере Ханка. Эта черепаха большую часть жизни проводит в воде. Плавает она очень быстро и может проплыть несколько километров. Долго остается под водой может дышать, используя глотку с обильной сетью кровеносных сосудов. На берег черепаха выходит для размножения и греться на солнце. Пищей служат рыбы, моллюски, ракообразные. От воды далеко не уходит и при опасности скрывается в водоем. На зимовку уходит в воду к началу октября. Весной появляется в середине мая. В начале июня происходит откладывание яиц. В ямку, вырытую на песчаной отмели, черепаха помещает 30-70 яиц. Период развития длится 45-60 дней, а массовый выход молодых особей на озере Ханка происходит в середине августа.

В России она стала редка и внесена в Красную книгу.

ПОДОТРИД БОКОШЕЙНЫЕ ЧЕРЕПАХЫ (PLEURODUIA)

Представители этого подотряда (около 50 видов), убирая голову в панцирь, изгибают шею в сторону, так что конец головы входит в правую или левую подмышечную впадину. Поэтому поперечные отростки шейных позвонков и связанная с ними мускулатура сильно развиты. Характерно неподвижное сращение таза с брюшным и спинным щитами панциря. Все виды этой группы ведут водной образ жизни и распространены в южном полушарии; в Африке, Австралии и Южной Америке.

В реках бассейна Ориноко и Амазонки живет своеобразный вид, именуемый по-местному *аррау* (*Podocnemis eximius*). Это крупная черепаха, длина панциря которой достигает 80 см. Держится по лесным речкам и болотам, местами образуя большие скопления. Яйца откладывает в песок отмелей.

ПОДОТРИД БЕСЩИТКОВЫЕ ЧЕРЕПАХИ (ATNESEA)

Состоит из одного вида - самого крупного среди ныне живущих видов - *кожистая черепаха* (*Dermochelys coriacea*). Длина тела крупных особей до 2 м и масса до 600 кг. Эта черепаха широко распространена в тропических и в субтропических водах трех океанов. Занесена в Международную Красную книгу.

ПОДКЛАСС ЛЕПИДОЗАВРЫ (LEPIDOSAURIA)

ОТРЯД КЛЮВООЛОВЫЕ (RHYNCHOCERPHALIA)

Отряд включает одну из наиболее древних групп рептилий, из которых до наших дней дожил один вид - *гаттерия* (*Sphenodon punctatus*). Внешне гаттерия похожа на крупную ящерицу, однако многие особенности ее организации указывают на архаичность вида. Длина тела около 50 см, старые самцы иногда достигают в длину 70 и даже 75 см. Туловище и голова сверху покрыты мелкими зернистыми чешуйками, представляющими собой примитивный тип роговых чешуй. Местами в складках кожи на спине и на брюхе чешуи имеют вид относительно крупных пластинок. По хребту тянется киль из треугольных роговых пластинок.

Позвонки гаттерии, как и у рыб и низших амфибий, амфицельные. Между телами позвонков сохраняется хорда. Имеются так называемые брюшные ребра - мелкие косточки кожного происхождения, лежащие под кожей на брюшной стороне тела и, возможно, представляющие остатки брюшного панциря предков наземных животных - стегоцефалов. У молодых особей зубы сидят не только на челюстных и небных костях, но, как и у амфибий на сошнике. У взрослых большинство зубов стирается. На поверхности головы между темными костями заметен теменной глаз. Он имеет роговицу, хрусталик и сетчатку. Барабанной полости и барабанной перепонки нет. Копулятивные органы отсутствуют, это единственный случай среди рептилий.

Гаттерия - малоподвижное животное, ведущее преимущественно ночной образ жизни. Чаще всего живет в норах альбатросов и других океанических птиц нередко в одной норе гнездится птица и живет гаттерия, которая не трогает ни яиц, ни птенцов. Пищу ее составляют черви, насекомые и улитки. Размножение начинается весной, в южном полушарии это в ноябре - декабре. Яйца откладывает в камеру, которую вырывает в земле и после яйцекладки ее засыпает. Яиц в кладке 8-12, редко 15-17. Развитие их идет долго - 12 - 14 месяцев и неравномерно: вначале быстро, а потом замедляется. Молодые достигают половой зрелости примерно в 20 лет. В настоящее время гаттерия сохранилась лишь на небольших островах, лежащих к востоку и северу от больших островов Новой Зеландии. В прошлом столетии она населяла и оба основных острова Новой Зеландии, но преследование людьми, а также истребление собаками и свиньями привели к уничтожению этого интереснейшего животного.

ОТРЯД ЧЕШУЙЧАТЫЕ (SQUAMATA)

Чешуйчатые - наиболее многочисленная группа современных пресмыкающихся. Он включает более 7 тыс. видов, распространенных по всем материкам и обитающих в самых разных условиях. К чешуйчатым относятся ящерицы, хамелеоны и змеи. Строение и внешний вид их весьма разнообразны, однако в один отряд их объединяет ряд общих признаков. Тело покрыто роговым покровом. Позвонки обычно процельные, у низших форм амфицельные. Вторичного костного неба нет. Зубы приращены к челюстным костям. В отличие от других рептилий квадратная кость подвижно соединена с черепом. Клоакальное отверстие в виде поперечной щели. Есть копулятивные органы.

Подотряд ЯЩЕРИЦЫ (SAURIA)

Общее число видов около 4300. Внешний вид ящериц весьма разнообразен. Большинство обладает умеренно вытянутым телом с длинным подвижным хвостом и четко выраженной шеей. У многих хорошо развиты конечности, но есть виды с редуцированными конечностями и вовсе лишенные ног. Внешне такие ящерицы похожи на змей, однако у безногих ящериц сохраняется грудина, а у большинства - и пояса конечностей. Кости верхней челюсти неподвижно прикреплены к черепу. Левая и правая половины нижней челюсти сращены. Имеются подвижные веки и заметная снаружи барабанная перепонка. Многие

виды способны отбрасывать часть хвоста (аутотомия). Через некоторое время хвост восстанавливается, но в укороченном виде.

Географически ящерицы очень широко распространены. Большинство видов обитают в тропиках, некоторые представители доходят до Полярного круга, а в горах поднимаются вверх до 4 тыс. м. Некоторые ящерицы ведут подземный и полудревесный образ жизни. В воде встречаются редко - это особи небольшой группы морских игуан (*Amblyrhynchus*).

Семейство *гекконов* (*Gekkonidae*) включает 900 видов мелких, наиболее примитивных ящериц в большинстве своем с двояковогнутыми позвонками. Это ночные животные, хорошо лазающие по скалам, стволам деревьев, стенам домов. Пальцы снизу снабжены расширенными пластинками на которых располагаются щеточки микроскопически мелких волосков, способных охватывать самые мельчайшие неровности субстрата. Это позволяет передвигаться по гладким, вертикальным поверхностям и даже по потолку. Днем большинство гекконов прячется в щели, под камни, под кору деревьев или закапываются в песок. Распространены в жарких пустынях, в тропиках и в субтропиках обоих полушарий. Встречаются в Крыму, Закавказье, Средней Азии и Казахстане.

Семейство *агам* (*Agamidae*) содержит 350 видов мелких средней величины ящериц с длинными пальцами. Агамы - наземные или древесные животные, населяющие в основном пустынные области Африки, Азии, Австралии. Есть агамы в горных странах и в тропических лесах. В Средней Азии обычна крупная (длиной 25-35 см) *степная агама* (*Agama sanguinolenta*), обитающая в глинистых и песчаных кустарниковых пустынях. Близкая к степной *кавказская агама* (*A. caucasicus*) живет в горах Дагестана, Закавказья, Копет-Дага. *Ушастая круглоголовка* (*Phrynoscephalus mystaceus*) характеризуются широкой выпуклой головой и большими кожными бахромчатыми выростами, расположенными в углах рта. Испуганная круглоголовка широко раскрывает рот и раздвигает эти выросты - "уши". Обитает в песчаных пустынях Средней Азии. *Песчаная круглоголовка* (*Ph. intranscularis*) - маленькая ящерица (длиной 6-8 см) - обитатель песчаных пустынь Средней Азии. Круглоголовки при опасности молниеносно закапываются в песок, совершая колебательные движения прижатым к песку телом.

Летающий дракон (*Draco volans*) замечателен приспособлением к планирующему полету благодаря расположенным по бокам тела кожным складкам, которые в полете поддерживаются 6-7 удлинненными ложными ребрами. Распространен в лесах Южной Азии. Прыгая с дерева на дерево, пролетает расстояние до 20 м.

Семейство *игуан* (*Iguanidae*) имеет около 700 видов крупных ящериц (до 1,5 м), во многом сходных с агамами, но распространенных почти исключительно в западном полушарии. Обитают игуаны в горах, лесах, пустынях; некоторые виды живут в воде, даже в море. Размножаются откладыванием яиц и яйцеживорождением. Мясо и яйца игуан местное население использует в пищу.

Семейство *веретеницевых* (*Anguidae*) - безобидные ящерицы характерные тем, что виды их образуют полный ряд переходов от форм с развитыми конечностями до безногих, внешне схожих со змеями. Большинство видов распространено в Северной Америке, немногие обитают в Южной Америке, Европе и Юго-Восточной Азии. В нашей стране встречаются два полностью безногих вида: *веретеница ломкая* (*Anguis fragilis*) и *желтопузик* (*Ophisaurus apodus*). Веретеница населяет леса европейской части России. Размножается живорождением. Более крупный (длиной до 1 м) желтопузик распространен в Крыму, на Кавказе и в Средней Азии. Держится в сухих степях, часто по склонам оврагов. Размножается откладыванием яиц.

Семейство *ядозубов* (*Helodermatidae*) - неуклюжие ящерицы с короткими конечностями и толстым тупым хвостом; длина тела до 60 см. Ядовиты, укус опасен для человека. Два вида встречаются на юго-западе Северной Америки.

Семейство *варанов* (*Varanidae*) очень крупные (длиной до 3,5 м), стройные ящерицы с длинным подвижным хвостом и хорошо развитыми ногами. Бегают быстро, держа тело высоко поднятым над землей. Распространены в Африке, Южной Азии, Австралии и на

островах Океании. Многие виды живут около воды и часто бывают в водоемах. В песчаных пустынях Туркмении и Узбекистане обитает *серый варан* (*Varanus griseus*). Самый крупный комодосский варан живет в Индонезии, на островах Комодо и Флорес. Длина его тела до 3,65 м. Он плотояден. Ловит мелких млекопитающих и птиц. Нередко поедает диких свиней, убитых охотниками. Всего около 30 видов.

Семейство *настоящих ящериц* (Lacertidae) - мелкие и средней величины стройные животные с длинным ломким хвостом и хорошо развитыми пятипалыми конечностями. Общее число видов около 200. Наибольшее число их обитает в степях, пустынях и предгорьях, а в лесной полосе они придерживаются участков с сухой, хорошо развитыми обогреваемой почвой. Известное исключение представляет *живородящая ящерица* (*Lacerta vivipara*), широко распространенная в России в затененных лесах, часто на влажной, покрытой мхом почве. Это единственный вид, проникающий за Полярный круг. В средней полосе России обычна *прыткая*, или *проворная*, ящерица (*L. agilis*); на Украине и на Кавказе распространена крупная *зеленая ящерица* (*L. viridis*). Ряд видов живет в Азии и Африке.

Семейство *сцинковые* (Scincidae) приспособлено к обитанию под землей. Конечности их более или менее редуцированы. Другие виды живут в горах и хорошо лазают по камням. Чешуя у сцинков в виде гладких черепицеобразно расположенных пластинок, похожих на чешую костистых рыб. Распространены в умеренном и жарком климате всего света. В Армении и на юге Средней Азии водятся *золотистая мабуя* (*Mabuia aurata*), конечности у которой хорошо развиты, и *пустынный гологлаз* (*Ablepharus deserti*) с несколько редуцированными конечностями.

Подотряд ЗМЕИ (OPHIDIA, ИЛИ SERPENTES)

Весьма специализированные безногие чешуйчатые, приспособившиеся к ползанию среди густой растительности, по ветвям деревьев и кустарников и к питанию сравнительно крупной добычей, которую заглатывают целиком. От безногих ящериц змеи отличаются подвижным сочленением левой и правой половин челюстного аппарата, отсутствием подвижных век и барабанной перепонки, отсутствием плечевого пояса и некоторыми другими признаками. Парных конечностей и их скелетов у змей практически нет. Только у удавов есть едва заметные рудименты бедренных и подвздошных костей (рис. 106 и 107). Остатки таза есть также у слепунов (*Typhlopidae*).

Тело змей покрыто мелкими роговыми чешуйками и щитками. Кожных желез нет (исключение - некоторых виды ужей). Линька протекает весьма своеобразно. Старый поверхностный слой кожи отделяется на челюстях и постепенно сходит с тела, выворачиваясь, как палец перчатки. При линьке сходит и поверхностный слой сросшихся век, поэтому после линьки глаза змей наиболее прозрачны.

В связи с характером движения позвоночник состоит из большого числа (140-435) однообразных позвонков. Их структура обеспечивает особую прочность и вместе с тем подвижность позвоночного столба, что важно при ползании посредством изгибания тела. Позвонки несут свободно заканчивающиеся ребра. Последние своими наружными концами упираются в слой мускулатуры, связанной с брюшными роговыми щитками. Движения ребер обеспечивают более совершенное передвижение тела, особенно когда змея движется в узкой норе.

Строение черепа весьма своеобразно и имеет ряд приспособительных черт. В первую очередь должно быть отмечено подвижное соединение костей челюстного аппарата и связанных с ними костей: небных, крыловидных и чешуйчатых. Эта особенность обеспечивает заглатывание целиком крупных животных. Механизм заглатывания состоит в попеременном движении левой и правой половин нижней челюсти. Змея как бы наползает на свою добычу. Заглатывание крупного пищевого комка облегчается обильной продукцией слюнных желез. Большинство змей неядовиты и убивают свою добычу механическим действием зубов или обвиваясь вокруг нее. У ядовитых змей несколько передних зубов более

крупные, они имеют бороздки или каналы, по которым стекает яд. Расположение ядовитых зубов и их перемещение при кусании показано на рисунке 108.

В строении прочих органов отметим следующие особенности. Развито только одно правое легкое, левое лёгкое если и есть, то рудиментарно. Мочевого пузыря нет, почки и гонады сильно вытянуты. Половые железы находятся впереди почек.

Общее число видов змей равно примерно 3000. Они встречаются во всех частях света, но численно преобладают в жарких странах. На севере Европы змеи местами заходят за Полярный круг. На юг распространены до оконечности Южной Америки.

Змей нет на огненной Земле, в Новой Зеландии и на ряде островов Полинезии. Существуют эти рептилии в весьма разнообразных экологических условиях: в лесах, степях, пустынях, горах. Большинство видов наземны, но некоторые живут на деревьях, под землей и в воде.

Размножаются откладыванием яиц, яйцеживорождением и живорождением. Питаются исключительно животной пищей, поедая животных весьма разнообразной величины - от детенышей оленей до мелких грызунов и насекомых. Добывают пищу, подстерегая животных, на которых бросаются с молниеносной быстротой. Добавим ядовитые змеи бросаются только будучи потревоженными.

Систематика змей весьма сложна. Назовем некоторые их семейства.

К семейству ложноногих (Boidae) принадлежат самые крупные представители (85 видов). Среди удавов есть и очень мелкие (длиной всего до 1 м). Сравнительно с другими змеями голова удавов от шеи. Имеются зачаточные задние конечности, которые в виде двух выростов расположены по бокам клоаки. В скелете характерно наличие рудиментов таза и бедра. Окраска чаще пестрая.

Почти все удавы распространены в тропических областях восточного и западного полушарий. Лишь немногие виды встречаются в субтропиках. Удавы населяют преимущественно густые влажные леса, где и днем стоят сумерки, они охотятся и в светлое время суток. К добыче подползают медленно и очень осторожно и ловят ее, бросаясь с короткого расстояния. Душат добычу, обвиваясь вокруг нее телом в несколько витков.

Наиболее известны сетчатый питон (*Python reticulatus*), длина тела 5-6 и до 10 м. Распространен на юге Азии и на Индо-Малайском архипелаге. Обыкновенный удав (*Boa constrictor*), длина его тела 5-6 м, обитает в Южной Америке. В Средней Азии и на Кавказе живет степной удавчик (*Eryx jaculus*) - самый мелкий представитель семейства. Длина его тела не превышает 1 м. Обитает в песчаных пустынях и сухих степях. Ведет ночной образ жизни. Днем прячется в норах грызунов или зарывается в песок, под поверхностным слоем которого может свободно передвигаться. Ловит тушканчиков, песчанок, мелких рептилий.

Подотряд ХАМЕЛЕОНЫ (CHAMELEONTES)

Хамелеоны распространены на Мадагаскаре, в Африке, Малой Азии, Индии и на юге Испании. Большинство видов живет в лесах (рис. 105).

Это высокоспециализированные, но близкие к ящерицам рептилии, приспособленные к древесному образу жизни. Размеры мелкие и средние: большинство видов имеют длину тела 25-35 см, наиболее крупные достигают 50 и даже 60 см, самые мелкие - 3-5 см.

Тело хамелеона сжато с боков, на спине имеется острый киль. Ноги длинные, своеобразно приспособленные к лазанию. Пальцы срастаются в две противопологающиеся друг другу группы и имеют вид клешней, которые могут плотно обхватывать ветви деревьев. Длинный цепкий хвост животное использует при лазании. Очень своеобразны органы зрения. Веки сросшиеся, толстые, выпуклые, покрытые мелкими чешуйками, с маленьким отверстием для зрачка. Движения левого и правого глаз могут совершаться несогласованно, что имеет большое значение при ловле насекомых, так как увеличивается ширина поля зрения. Тело хамелеонов может сильно раздуваться, что связано с заполнением воздухом легочных мешков. Хорошо известна изменчивость окраски хамелеонов, обусловленная

перераспределением пигментов кожи под влиянием света, температуры, испуга животного и т.п.

Охотясь за насекомыми, хамелеон очень быстро выбрасывает длинный, более чем в половину длины тела, язык, утолщенный конец которого имеет вид вырезанного спереди цилиндра. Во время охоты хамелеоны обычно часами сидят на ветвях деревьев и кустов, высматривая пролетающих и ползающих насекомых. Тело хамелеона остается при этом неподвижным, а глаза постоянно двигаются. Иногда хамелеоны медленно подкрадываются к добыче.

Контрольные вопросы

1. Где в настоящее время обитает гаттерия? Каковы особенности ее строения и образа жизни?
2. Какие подотряды входят в отряд чешуйчатые?
3. Опишите основные черты внешнего вида, анатомического строения, образа жизни ящериц, змей и хамелеонов, их географическое распространение и экономическое значение.
4. Как устроены ядовитые железы и зубы?
5. В чем основные особенности организации крокодилов, их распространение, представители?
6. Сколько отрядов черепах известно в настоящее время? В какие подотряды они группируются?
7. Чем отличаются бокошейные, скрытошейные и мягкокожистые черепахи?
8. Назовите представителей семейства морских и наземных черепах, охарактеризуйте основные их особенности.

Лекция 21

ПРОИСХОЖДЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ. ЭКОЛОГИЯ ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ

План

1. Условия жизни в конце палеозоя.
2. Древнейшие пресмыкающиеся
 - а) группа анапсида
 - б) группа диапсида
 - в) группа синапсида
3. Вымирание древних пресмыкающихся и причины этого явления
4. Экология пресмыкающихся

Условия существования и общее распространение. По сравнению с условиями жизни земноводных, те условия, в которых живут современные пресмыкающиеся, отличаются значительным разнообразием. Это напрямую связано с более высоким уровнем организации пресмыкающихся, обусловившим возможность широкого их распространения в различных жизненных средах. Одной из наиболее важных в этом смысле особенностей является их способность переносить сухость наземной среды как во взрослом состоянии, так и в период эмбрионального развития. У взрослых животных это связано с изменением структуры кожи, в частности с ороговением эпидермиса. Эмбриональные приспособления будут описаны далее, в разделе о размножении.

Рептилии приспособились к обитанию не только в условиях теплого влажного климата, но и к обстановке сухих жарких пустынь. В итоге общее географическое распространение пресмыкающихся значительно расширилось в сравнении с амфибиями. Они заселяют все климатические зоны земного шара, за исключением арктической и антарктической. Однако надо учесть, что в связи с пойкилотермностью рептилии успешно

существуют только при относительно высокой температуре среды. Так, например, змеи уже при $+10^{\circ}\text{C}$ становятся малоактивными, при $+6...+8^{\circ}\text{C}$ они перестают двигаться, а при температуре $+2, +3^{\circ}\text{C}$ впадают в оцепенение. Охлаждение тела до $-4...-6^{\circ}\text{C}$ вызывает смерть.

В результате рептилии наиболее многочисленны в тропическом поясе, а по направлению к полосам обилие видов и особей уменьшается. Так, на островах Индонезии живет 150-200 видов, а в Среднем Китае всего лишь около 30. В Средней Азии обитает около 50 видов, на Кавказе - 68, в средней полосе Западной Европы - 12, наконец, до Северного полярного круга в западной (наиболее теплой) части Европы доходят только 2 вида (гадюка и живородящая ящерица). В горных странах по мере поднятия вверх над уровнем моря обилие рептилий также заметно сокращается. Верхний предел распространения рептилий в Центральной Азии лежит на высоте около 5000 м над уровнем моря. В Кордильерах Южной Америки до высоты 4900 м над уровнем моря встречается один вид ящериц (*Liolaemus multiformes*).

Вместе с тем чрезмерно высокая температура окружающей среды для рептилий губительна. Ящурка, находящаяся на песке, температура которого $+55^{\circ}\text{C}$, через 1,5-4 мин при невозможности куда-либо укрыться погибает. Спасаясь от перегрева, в наиболее жаркую часть дня ящерицы (агамы) прячутся в норы или залезают на ветки кустарников (рис. 121). Д.Н.Кашкаров установил, что в песчаных пустынях Средней Азии летом в середине дня температура воздуха на ветке на высоте 2 м над почвой была в тени на 10°C ниже температуры почвы, а при прямом солнечном освещении этот разрыв достигал 28°C .

Есть основания предполагать наличие у рептилий некоторых механизмов физической терморегуляции, но на очень низком уровне их проявление. Так, у живородящей ящерицы при подъеме температуры внешней среды от $+16$ до 42°C частота дыхания увеличивалась от 31 до 114 раз в минуту. Это явление можно трактовать как тепловую одышку, способствующую удалению из тела избыточного тепла с дыханием. Кроме того, установлено, что у американских сцинков и игуан весьма существенное значение потеря воды через кожу. Эти потери, исчисленные в процентах от общей водопотери организма, равняются 66-76% (Проссер, 1977).

Высокая температура оказывает и косвенное отрицательное влияние на рептилий. Так, выгорание растительности служит причиной летней спячки степных черепах. В тропиках высокая температура и пересыхание водоемов вызывают спячку у крокодилов, некоторых черепах и змей.

Наличие в воде или почве солей не мешает, в отличие от земноводных, существованию пресмыкающихся. Многие виды ящериц и змей живут на сильно засоленных почвах, где обитание амфибий совершенно невозможно. Змеи, черепахи (в том числе даже лишённые рогового панциря) долгое время без вреда для организма проводят в соленой воде морей и озер.

Общее экологическое разнообразие пресмыкающихся исключительно велико. Среди них есть виды наземные, подземные, живущие на деревьях, полуводные, водные.

Таблица 7

Температура 2 июня на разной высоте от поверхности песка, $^{\circ}\text{C}$

Высота	Температура в		
	10 ч	12 ч	14 ч
На поверхности песка	45	57	63
2 см, т.е. на уровне тела песчаной круглоголовки	39	43	46
4 см, т.е. на уровне тела ушастой круглоголовки	36	40	43

Современные рептилии отсутствуют только в воздухе. Такое многообразие жизненных форм понятно, если учесть, что живущие ныне рептилии - остатки многих,

далеко разошедшихся ветвей, представители которых издавна были приспособлены к обитанию в весьма разных условиях.

Наибольшее число видов ведет наземный образ жизни, занимая разные экологические ниши. Они встречаются в песчаных, глинистых и каменистых пустынях, в зарослях густой травы, в лесу, на болотах и т.д. Вместе с тем большинство предпочитает открытые участки, где много солнца и растительность не мешает передвижению.

Характер передвижения рептилий весьма различен (рис. 122), и только некоторые из них могут быть названы “пресмыкающимися” в полном смысле этого слова, т.е. животными, волочащими свое тело по земле. Крокодилы, вараны и многие ящерицы бегают, высоко приподняв тело на ногах. Некоторые сухопутные черепахи также не волочат брюхо по земле, а поднимают его. Есть виды, способные пробегать большое расстояние на одних только задних ногах. Таковы некоторые агамы, игуаны и особенно характерная в этом отношении австралийская плащеносная ящерица (*Chlamydosaurus*). Особенно много таких рептилий было среди вымерших мезозойских групп.

Способность пустынных рептилий бегать, высоко приподнимаясь на ногах, несомненно, имеет приспособительное значение, так как при таком положении тело не испытывает губительного воздействия раскаленного солнцем грунта. Это видно из таблицы 7, составленной применительно к условиям Туркмении.

Рептилии, живущие в песчаных пустынях, обладают рядом приспособлений для передвижения по сыпучему грунту: у агам, gekконов, ящериц, игуан на краях пальцев есть оторочки из роговых зубчиков. У одного из видов gekконов (*Palmatogekko rangi*), живущего в песчаных пустынях Южной Африки, между пальцами имеются кожистые перепонки.

Обширная и разнообразная по составу группа рептилий приспособлена к передвижению в густой траве, среди кустов в растительных остатках. С этим связано приобретение “змеевидной” формы тела, частичной или полной редукции конечностей. Наиболее совершенно эта черта организации развита у змей, большинство видов которых полностью утратили не только свободные конечности, но и их пояса. Рудименты тазового пояса и задних конечностей имеются у удавов, слепунов (*Typhlopidae*), у вальковатых змей (*Aniliidae*, старое *Plisidae*). Но и среди ящериц есть полностью безногие. Такова, например, обычная в лесах России веретеница.

Очень многие пресмыкающиеся хотя бы часть времени проводят под землей, в которую закапываются сами, залезают в трещины в почве, в норы других животных. Приспособления к рытью различны. Сухопутные черепахи роют норы обеими парами ног (в норах они спасаются от дневной жары). Так же поступают и некоторые ящерицы. Но большинство, закапываясь, раздвигают грунт с помощью головы. Межчелюстной щиток многих роющих змей выдается вперед и служит как бы заступом. К примеру, легко зарывается в песок и свободно ползает под его покровом песчаный удавчик.

Весьма своеобразно закапываются в песок круглоголовки. По бокам их уплощенного тела располагаются кожистые оторочки, снабженные чешуйками. Спасаясь от врагов, животное плотно прижимается к земле и, быстро перемещая тело вправо и влево, разгребает им песок, который засыпает его сверху. Круглоголовка утопает в песке, опускаясь в него не под углом (как это делает змеи и другие ящерицы), а отвесно вниз. Подобные приспособления есть и у некоторых змей (рогатая гадюка, эфа).

Среди рептилий есть много видов. Хорошо лазающих по отвесным плитам камней, кустам и деревьям. Эта особенность свойственна разным систематическим группам и связана с такими приспособлениями. У некоторых ящериц сильно развиты пальцы с длинными изогнутыми когтями, длинный необламывающийся хвост который может закручиваться вокруг ветвей и служит дополнительной точкой опоры. Интересно приспособление такого рода, свойственное хамелеонам. Пальцы их ног срастаются так, что животные обхватывают ими ветки, как клещами. Среди ящериц хорошо лазают по кустам агами. Есть лазающие виды и среди змей.

Немногим пресмыкающимся свойственна способность к планирующему полету, развившаяся в связи с древесным образом жизни. У живущего в лесах Зондских островов лопатохвостого геккона (*Ptychozoon*) по бокам головы, тела, хвоста и между пальцами имеются кожистые перепонки, служащие парашютом. Еще более оригинальное приспособление у летающего дракона (*Draco*) - обитателя лесов Малайского архипелага. Парашютом служит широкая складка кожи, находящаяся по бокам тела и растягивающаяся при прыжке 5-6 парами ребер. Длина прыжка достигает 20 м. Эта ящерица нередко на лету ловит насекомых.

значительное число рептилий ведут в той или иной мере водный образ жизни. Крокодилы плавают при помощи сжатого с боков хвоста; лишь отчасти плаванию им помогают лапы. Морская игуана (*Amblyrhynchus*), живущая на Галапагосских островах, плавает только при помощи хвоста, а лапы держит плотно прижатыми к туловищу. Изгибая хвостовую часть тела (также сжатую с боков), плавают морские змеи. Иное приспособление имеют водные черепахи: орудием плавания у них служат ластообразные конечности.

Наряду с основными органами передвижения (плавания) у водных рептилий имеются и другие приспособления к жизни в воде. Напомним о клапанах, закрывающих ноздри. У настоящих водных черепах в той или иной мере редуцируется костный и роговой панцирь. Изменены органы дыхания. Легкие имеют сложное строение и обеспечивают лучший газообмен при больших интервалах между вдохами. Им свойственно замедление кровотока и даже остановка сердца при нырянии. Кроме того, у черепахи и водных змей в глотке появляются вздутые участки, богатые кровеносными сосудами и являющиеся своего рода внутренними "жабрами".

Питание. Рептилии питаются самыми различными животными - от мелких наземных и водных беспозвоночных до крупных млекопитающих. Ряд видов едят растительную пищу, но все же большинство добывают животные корма. Так, ящерицы ловят наземных насекомых, червей и моллюсков. Кроме этого, некоторые из них (агамы, игуаны) охотно поедают и растительную пищу. Морские черепахи и морские змеи обычно питаются рыбами. Ужи отлавливают много амфибий. Некоторые морские змеи, например пеламида, кормятся почти исключительно головоногими моллюсками. Крупные ящерицы, например вараны, и многие наземные змеи добывают мелких зверьков, птиц и пресмыкающихся. Крокодилы и крупные змеи едят не только мелких животных, но и крупных зверей, например молодых оленей. Известны случаи нападения их на людей.

Настоящими растительноядными рептилиями являются наземные черепахи (например, среднеазиатская черепаха). Лишь иногда они поедают мелких животных. Большинство рептилий пьют воду, и только виды, обитающие в пустынях, получают ее из съеденной пищи.

Способы отыскивания и добывания пищи различны. Ящерицы и некоторые змеи много бродяжничают, разыскивая еду. Добычу они ловят как на поверхности, так и под землей. Например, сетчатая ящурка (*Eremias grammica*) в пустынях Средней Азии выкапывает из песка насекомых, зарывающихся на глубину до 10 см. Сцинки, роющиеся в песке на глубине нескольких сантиметров, легко обнаруживают пищу, находящуюся на поверхности, и как бы выныривают из песка, чтобы схватить ее. Некоторые змеи (например, удавы), крокодилы и водные черепахи подкарауливают добычу и бросаются на нее. Караулят, сидя на ветвях, свою добычу и хамелеоны.

Почти все рептилии пищу глотают целиком, не разделяя ее на части и не подвергая во рту измельчению. Черепахи и крокодилы отделяют куски пищи. У крокодилов имеется вторичное костное нёбо, позволяющее задерживать пищевой комок во рту без помехи для дыхания. Большинство рептилий пожирают свою добычу, предварительно не умерщвляя ее. Ядовитые змеи и удавы глотают уже убитую жертву. Обычно змеи, заглатывая жертву, как бы наползают на ее тело.

Размножение рептилий существенно отличается от размножения амфибий и имеет много приспособительных к наземному существованию особенностей. Оплодотворение

всегда внутреннее, и самцы имеют копулятивные органы. Яйца развиваются вне воды. Развитие проходит без превращения, т.е. в отличие от амфибий личиночной стадии не бывает, и вылупившаяся из яйца молодь живет в тех же условиях, что и взрослые.

Основные приспособления к размножению на суше заключаются в особенностях строения и развития яйца. Рептилии имеют сравнительно с амфибиями крупные яйца. Укрупнение яиц идет за счет обогащения их желтком, а у некоторых (черепах и крокодилов) и за счет появления “белка”. Большой запас питательного вещества в яйце обуславливает возможность прямого (без превращения) развития эмбрионов. В связи с откладыванием яиц на суше возник ряд приспособлений, защищающих развивающегося эмбриона возможность газообмена, снабжения его водой и выведения наружу (хотя бы частично) продуктов распада. Приспособления эти выражаются в основном в появлении ряда оболочек, покрывающих яйцо.

Эмбриональному развитию рептилий сопутствуют два типа оболочек: яйцевые и зародышевые. Яйцевые оболочки формируются при прохождении яйца по яйцеводу после того, как произошло его оплодотворение. Яйца всех рептилий имеют прочную волокнистую оболочку, предохраняющую их от высыхания, растекания, механических повреждений и от проникновения бактерий; скорлуповая оболочка возникает в результате пропитывания волокнистой оболочки солями кальция.

У черепах и крокодилов, кроме того, имеется белковая оболочка (подобная белку птичьего яйца), которая является основным местом накопления в яйце воды, обеспечивающей развитие зародыша (рис. 123). У прочих рептилий необходимая для нормального развития эмбриона вода высвобождается в результате окисления жира, весьма обильного в желтке, - так называемая метаболическая вода; часть воды проникает извне через наружные оболочки яйца. Укажем для сравнения, что в то время, как у амфибий доля жира в яйце составляет 8-11%, у рептилий он достигает 40% и более. Волокнистая, скорлуповая и белковая оболочки продуцируются соответствующими отделами яйцеводов.

В яйце рептилий (как и прочих амниот) по мере развития зародыша, за счет превращений в закладывающихся зародышевых листках возникает еще ряд оболочек, имеющих исключительно важное приспособительное значение; таковы амнион, сероза и аллантоис (рис. 124). Их называют зародышевыми оболочками.

На ранних стадиях развития зародыш погружается в желток. В результате разрастания эктодермы возникают складки, известные результате разрастания эктодермы возникают складки, известные под названием амниотических. Они растут навстречу друг другу и в итоге замыкают зародыш. Возникающий таким путем амнион представляет собой сплошной замкнутый мешок, заполненный жидкостью, внутри которого находится зародыш. Таким образом, зародыш как бы погружается в маленький “водоем” - относительно постоянную среду. Роль амниона заключается еще и в том, что он предохраняет зародыш от соприкосновения с твердыми яйцевыми оболочками.

При наличии оболочек, отделяющих зародыш от наружной среды, естественно возникает вопрос, как дышит зародыш и как выводятся наружу продукты обмена. Первоначальным приспособлением для дыхания служит густая сеть кровеносных сосудов, оплетающих желток, - желточный круг кровообращения. В дальнейшем он постепенно замещается новым образованием - сетью сосудов, развивающихся в аллантоисе. Аллантоис возникает как мешковидный вырост брюшной стенки задней кишки. По мере развития он приобретает вид большого пузыря, лежащего между желточным мешком и серозой, третьей зародышевой оболочкой. К концу развития аллантоис полностью окружает тело зародыша и желточный мешок.

Аллантоис выполняет одновременно две функции: он является органом дыхания и зародышевым мочевым пузырем. При этом аллантоис не только является пассивным приемником мочи, но воспринимает из мочи излишнюю воду, которая через сеть кровеносных сосудов вновь вводится в тело зародыша. Кроме того, часть продуктов обмена зародыша выводится наружу в газообразном состоянии, в частности углекислый газ, так как

основным энергетическим запасом в яйце рептилий служит жир, окисляющийся до воды и CO₂.

Все описанные особенности строения яйца и развития эмбриона рептилий носят явно выраженный приспособительный характер: 1) предохраняют яйца от растекания, механических повреждений, иссушения (волоконистая и известковая оболочки); 2) создают возможность прямого развития (обилие питательного материала - желтка); 3) не препятствуют поступлению воды в яйцо из наружной среды (гигроскопичность яйца и пористость оболочек); 4) обеспечивают запас воды в самом яйце (жир желтка, а у некоторых - богатый водой белок); 5) создают относительно постоянные условия для эмбриона (жидкость аниотической полости); 6) обеспечивают возможность дыхания и выведения газообразных продуктов обмена из яйца, покрытого рядом оболочек (аллантоис). Эти особенности эмбрионального состояния имели решающее значение при переходе рептилий к наземному обитанию.

Большинство пресмыкающихся размножаются путем откладывания оплодотворенных яиц чаще всего в специально сооружаемую в земле ямку в сравнительно влажных и хорошо обогреваемых солнцем местах. Есть виды, откладывающие яйца в кучи растительного мусора, в гнилые пни. Американские крокодилы, к примеру, вырыв в болотистой почве ямку, засыпают яйца гниющими растениями. Морские черепахи выкапывают ямы в песке и затем засыпают отложенную кладку.

Как правило, отложив яйца, самки покидают их. Но некоторые крокодилы остаются вблизи "гнезда" и охраняют яйца от других животных. Самки питонов обвиваются вокруг яиц своим телом, обеспечивая таким образом не только сохранность яиц, но и относительно постоянную температуру. В таком гнезде она на 2-4⁰С выше температуры окружающей среды. Охраняет яйца и самка варана.

Наряду с откладыванием яиц у некоторых рептилий существует яйцеживорождение. В простейшем случае оплодотворенные яйца остаются в половых путях и проходят там все стадии развития. Детеныши вылупляются из яиц тотчас же после откладывания их во внешнюю среду. Так бывает у гадюки, живородящей ящерицы, веретеницы.

Любопытно, что у ужей срок развития яиц вне тела матери варьирует от 30 до 60 суток: это зависит от того, сколько времени оплодотворенные яйца находились в теле матери. В отложенных яйцах зародыши оказываются сформированными примерно наполовину. Большая разница в длине периода внутриутробного нахождения яиц наблюдалась и у прыткой ящерицы (15-20 суток), при этом зародыши оказывались развитыми на $\frac{1}{3}$ и более. Таким образом, предпосылкой для развития яйцеживорождения служит возможность более или менее длительной задержки оплодотворенных яиц в теле матери. Кроме указанных видов яйцеживорождение свойственно некоторым удавам, в частности песчаному удавчику, морским змеям, многим ужам, ящерицам.

Немногим видам свойственно настоящее живорождение, при котором кровеносные сосуды желточного мешка тесно сближены с сосудами маточного отдела яйцевода, и питание эмбриона идет в значительной степени за счет организма матери. Таковы некоторые сцинки.

Наконец, у некоторых змей и ящериц формируется настоящая аллантоидная плацента, при которой ворсинки хориоаллантоиса зародыша внедряются в слизистую половых путей самки.

В явлении живорождения (включая сюда и яйцеживорождение) есть довольно ясно выраженные географические закономерности. Установлено, что наибольший процент живородящих видов свойствен северным широтам и высокогорным областям (рис. 125). Учеными обнаружены виды, которые в разных частях ареалов бывают то яйцеродными, то живородящими. Так, *тибетская круглоголовка* (*Phrynoscephalus theobaldi*) на высоте 4-5 тыс. м она живородяща. Установлено, что *живородящая ящерица* (*Lacerta vivipara*) на крайнем юге своего ареала (во Франции) откладывает яйца.

Очевидно, что основной причиной живорождения у рептилий является холодный климат. При нахождении яиц в теле матери обеспечивается более постоянная и высокая, чем в окружающий среде, температура, необходимая для их успешного развития. В отличие от млекопитающих, обогревающих своих эмбрионов постоянным теплом собственного тела, у рептилий это достигается тем, что самка своим поведением, перемещаясь в наиболее хорошо обогреваемые места, регулирует термические условия развития зародышей (например, гелиотермия). Дополнительной причиной живорождения, проявляющейся у немногих видов, служит водный и отчасти древесный и подземный образ жизни, усложняющий откладывание яиц. Так, живородящи морские змеи и некоторые хамелеоны.

В заключение подчеркнем, что живорождение (во всех его вариантах) свойственно только чешуйчатым с их сравнительно просто организованными яйцами. У крокодилов и черепах яйца более сложного строения: покрыты белковой, а у некоторых и известковой оболочкой. И у этих животных нет даже намеков на живорождение.

Все это позволяет заключить, что среди современных рептилий намечаются два различных пути совершенствования размножения. Один состоит в совершенствовании яйцекладности (усложнение строения яйца, устройство хотя бы примитивных гнезд, начальные элементы охраны будущего потомства); это свойственно крокодилам, черепахам и крупным змеям. Второй путь - живорождение в разных модификациях, вплоть до формирования аллантоидной плаценты, принципиально не отличимой от плаценты млекопитающих. Этот путь демонстрируют чешуйчатые.

Количество яиц, откладываемых рептилиями, сравнительно невелико. Некоторые крокодилы, крупные черепахи и змеи откладывают 50-100 яиц и более, но обычно не более 30. Мелкие виды ящериц откладывают всего 1-2 яйца. Любопытно, что в этом случае бывает несколько кладок в год. Откладывание яиц в несколько приемов свойственно и некоторым некрупным черепахам. В общем плодовитость у рептилий заметно меньше, чем у амфибий и тем более рыб. Это стоит в прямой связи с более совершенным стилем всего процесса размножения рептилий.

Половая зрелость наступает в различные сроки: у крокодилов и большинства черепах в 8-10-летнем возрасте, у змей - чаще в возрасте 3-5 лет, у ящериц обычно на 2-3 м году жизни, но некоторые мелкие виды становятся половозрелыми уже на следующую весну, т.е. в возрасте 9-10 месяцев. Крайне интересно, что у некоторых скальных ящериц, распространенных в Восточном Закавказье (например, *Lacerta armeniasa*), самцы неизвестны вовсе или встречаются крайне редко. Самки размножаются партеногенетически и рожают только самок.

Говоря о взаимоотношении полов у рептилий, отметим, что у большинства видов самки и самцы расходятся после совокупления. Есть случаи объединения в пары на длительное время. Таковы некоторые агамы, ящерицы и немногие черепахи. По некоторым наблюдениям, самки миссисипского аллигатора не только строят гнездо и охраняют его, но и помогают выведшимся молодым выбраться из гнезда. Молодые держатся вместе с матерью по крайней мере в течение одного сезона.

ЭКОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ И ОХРАНА ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ

Среди пресмыкающихся нашей фауны нет видов, вредящих хозяйству человека: все они заслуживают самого бережного отношения. Ящерицы и змеи уничтожают насекомых и мелких грызунов - вредителей сельского и лесного хозяйства. Например, прыткая ящерица в средней полосе европейской части России поедает насекомых-вредителей чаще, чем садовая славка.

Опасность ядовитых змей неоправданно преувеличена. Сами змеи делают попытку укусить человека только в том случае, если их потревожить или преследовать. Многолетний опыт наблюдений змей, широко практикуемый в южных районах нашей страны, наглядно это подтверждает. Вместе с тем надо учесть исключительно большую ценность змеиного яда, используемого в медицинской промышленности. Это обстоятельство послужило

предпосылкой для организации специальных питомников, в которых содержат отловленных змей и периодически берут от них яд. Такие питомники есть в топической Азии, на юге Африки, в Южной Америке. Ряд питомников организован в Средней Азии. В них содержат кобр, гюрз, степных гадюк и змей некоторых других видов. К сожалению, змеи в питомниках не размножаются.

Охрана рептилий. В естественных природных биоценозах рептилии нигде не достигают высокой численности. Человека часто неоправданно преследует и добывает рептилий, используя в пищу их мясо и яйца. Кожу крупных ящериц, змей, крокодилов применяют для изготовления различных поделок. Красивый роговой панцирь морских черепахи бисс идет на изготовление гребней, заколок, украшений. Неумеренный промысел гигантских слоновых и крупных морских черепах привел к исчезновению одних видов и поставил на грань исчезновения другие. Гигантские сухопутные черепахи были почти истреблены мореплавателями, китобоями и пиратами в XVII-XIX вв. На Галапагосских островах раньше обитало 15 видов (с многими подвидами) слоновых черепахи (род *Geochelone*), сейчас сохранилось 11, шесть из них разводят в неволе для расселения по местам прежнего обитания. Только на двух из 13 Галапагосских островов (раньше черепахи обитали на 11 островах) численность слоновых черепах достаточно высока, на остальных нужны специальные меры для их сохранения.

Использование деликатесного мяса и яиц морских черепах местными жителями и гурманами во многих странах, продолжающийся браконьерский промысел прибывающих на побережья поставили на грань гибели многие виды черепах. К сожалению, не везде запретительные меры приводят к эффективной охране и восстановлению их численности.

Все виды и подвида слоновой черепахи (*p.Geochelone*) в 1934г. внесены в Красную книгу МСОП. На Галапагосских островах создан национальный парк, а в 1964г. открыта биологическая станция им. Ч. Дарвина.

Промысел крокодилов теперь везде ограничен, и во многих местах запрещен, созданы специальные питомники и фермы по их разведению.

В Красную книгу МСОП занесена самая ценная в гастрономическом отношении зеленая, или суповая, черепаха (*Chelonia mydas*), которая могла быть важнейшим источником пищи на берегах тропических морей, если бы ее не уничтожали так быстро. Популяция ее и сейчас значительна, но мест, где она размножается, осталось очень мало. Не вымерла она только благодаря резервату Тортугеро в Коста-Рике, откуда в последние десятилетия ежегодно вывозится 20 тыс. вылупившихся черепашек в разные части Карибского бассейна.

Из настоящих крокодилов в Красную книгу МСОП занесен кубинский крокодил (*Crocodylus rhombifer*). Промысел на него запрещен. В болотах полуострова Сапата создан крокодиловый питомник.

В Красной книге МСОП находятся несколько видов галапагосских наземных игуан (*p. Conolopus*), гигантский комодский варан (*Varanus komodoensis*).

В Красную книгу Российской Федерации (1983) занесено 11 видов рептилий. Среди них кавказская гадюка (*Vipera kaznakovi*), эндемик Западного Кавказа. Этот вид внесен также в Красную книгу МСОП. В Красную книгу Российской Федерации занесены дальневосточная кожистая черепаха (*Trionyx sinensis*), распространенная в Приморье, средиземноморская черепаха (*Testudo graeca*), встречающаяся в Краснодарском крае и Дагестане.

Большинство “краснокнижных видов” в России находится у северных пределов ареалов, где их численность продолжает сокращаться, хотя в Российской Федерации существует Закон, охраняющий виды Красной книги Республики Узбекистан

Контрольные вопросы

1. Какие причины вымирания древних рептилий наиболее вероятны?
2. На фоне каких условий шла эволюция рептилий в мезозойскую эру?
3. Как изменился характер обстановки в конце мезозоя?

4. Какие рептилии и благодаря чему смогли пережить этот трудный период?
5. Как приспосабливаются современные рептилии к суточным и сезонным изменениям температуры?
6. Перечислите виды использования рептилий – крокодилов, черепах, змей?

Лекция 22 КЛАСС ПТИЦЫ (AVES)

План

1. Обзор организации птиц как амниот, приспособившихся к полету. Общая характеристика класса птиц.
 - а) основные направления эволюции класса птиц;
 - б) отличительные черты класса птиц и черты сходства с рептилиями;
 - в) покровы птиц;
 - г) скелет птиц

Птицы - прогрессивная специализированная ветвь рептилий, приспособившихся к полету. Прогрессивные черты организации птиц, принципиально отличающие их от рептилий, заключаются: 1) в более высоком уровне развития нервной системы, а в связи с этим и в более разнообразном и совершенном приспособительном поведении; 2) в высокой и постоянной температуре тела, связанной со значительно большей интенсивностью обмен веществ и с более совершенной терморегуляцией; 3) в способности к полету, что не ведет в подавляющем большинстве случаев к потере возможности передвигаться по твердому субстрату или лазать; 4) в более совершенном размножении: насиживании яиц и выкармливании птенцов.

Указанные особенности позволили птицам, несмотря на относительную молодость класса, распространиться по всему земному шару и заселить разнообразные места обитания. В связи с широким распространением и разнообразием жизненной обстановки класс птиц характеризуется большим, чем рептилии, многообразием и обилием видов. Он включает в себя более 8 тыс. ныне живущих видов, объединенных в 35-40 отрядов.

Морфологически птицы характеризуются тем, что тело их покрыто перьями, передние конечности превращены в крылья, кости пневматические, череп с одним затылочным мыщелком, сердце четырехкамерное с одной правой дугой аорты, зубы у современных птиц отсутствуют и функционально замещены роговым клювом.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ОБЗОР

Кожные покровы и их производные. Кожа птиц тонкая, не имеет каких-либо костных образований и почти лишена желез. Исключение составляет лишь копчиковая железа, расположенная над корнем хвост, секрет которой служит для смазывания перьев и для придания перьевому покрову водонепроницаемости. Копчиковая железа сильно развита у водоплавающих некоторых наземных видов, обитающих в засушливом климате, она отсутствует. Таковы, например, страусы и дрофы.

Наряду с отсутствием в коже костных образований обильны и разнообразны роговые производные эпидермиса. Так, верхняя и нижняя челюсти покрыты роговыми чехлами, образующими клюв. На других участках - аптериях - перьев вовсе или почти нет. Такое расположение перьев, свойственное летающим птицам, имеет приспособительное значение, так как облегает сокращение мышц, подвижность кожи и перемещение перьев на туловище, связанное с движением крыльев. Подобное же значение имеют аптерии и при движениях задних конечностей и шеи (рис. 126).

Перья птиц различны по строению и функции. Снаружи тело покрыто контурными перьями, состоящими из полого стержня, к которому более или менее симметрично

прикреплены две боковые пластинки - опахала. Нижняя часть стержня, погруженная в кожу, носит название очина; большая верхняя часть стержня, к которой прикреплены опахала, называется стволом (рис. 127). Опахало состоит из многочисленных длинных бородак первого порядка, на которых сидят бородаки второго порядка. Последние снабжены очень мелкими крючочками, сцепляющими бородаки второго порядка между собой. В итоге опахало представляет собой упругую эластичную пластинку (рис. 128).

Контурные перья являются основной оперения. Они предохраняют тело птиц от потери тепла и механических воздействий, образуют гребную лопасть крыла и рулевую плоскость хвоста. В зависимости от расположения контурные перья разделяются на группы. Так, длинные перья, расположенные по заднему краю передних конечностей, формирующие лопасти крыльев, называются маховыми, длинные перья хвоста - рулевыми, перья, покрывающие верхнюю часть крыла, называются верхними кроющими крыла, верхнюю часть хвоста - надхвостьем и т.д.

Общее число контурных перьев больше у крупных птиц, чем у мелких. Так, у рубиногорлого колибри их около 100, у мелких воробьиных 1,5-2,5 тыс., у чаек 5-6 тыс., уток 10-12 тыс., у лебедей 25 тыс.

Под контурными перьями расположены мелкие пуховые перья. Стержень их тонок, бородак второго порядка нет, в связи с чем опахала не образуют сомкнутых пластинок. В ряде случаев стержень пухового пера настолько укорочен, что бородаки отходят от вершины одним пуском. Такое перо называется собственно пухом. Пуховые перья и пух особенно сильно развиты у водоплавающих и обитающих в холодных странах птиц. Основная их роль в уменьшении теплоотдачи.

Среди пуха находятся нитевидные перья, в углах рта у многих птиц имеются щетинки. У насекомоядных видов, ловящих добычу в воздухе, они образуют при раскрытом клюве как бы воронку, увеличивающую возможность поимки насекомых.

Развитие перьев указывает на их тесную генетическую связь с чешуями рептилий. Зачаток пера, как и зачаток роговой чешуи, представляет собой бугорок соединительнотканного слоя кожи, покрытый снаружи эпидермисом. По мере роста бугорок отклоняется назад, а основание его опускается в глубь кожи, образуя влагалище будущего пера и его сосочек, богатый кровью, через который происходит питание растущего пера. Эктодермальная часть зачатка, разрастаясь, дифференцируется на продольное утолщение - будущий стержень и два продольных киля этого утолщения, которые в последующем распадаются на бородаки покрыты тонким роговым чехликом, разрушающимся в последующем по мере формирования пера. После этого опахала освобождаются, и левая и правая их половинки раздвигаются в стороны (рис. 129).

Перья регулярно сменяются. У многих птиц в году бывает не одна, а две три линьки. В последнем случае меняется обычно не все оперение, а только определенные его участки. Многократная линька связана с наличием сезонного полиморфизма и брачным нарядом. Характер линьки у птиц различен. Хищные и насекомоядные, ловящие добычу в воздухе, линяют постепенно и не теряют способности к полету. Куриные, обитатели лесов, кустарниковых и травянистых зарослей линяют более быстро. В это время они с трудом могут подняться в воздух и держатся в укромных местах, затаиваясь при приближении опасности в чаще кустов или травы. Тетерева и при приближении опасности в чаще кустов или травы. Тетерева и глухари на короткий период вообще теряют способность к полету. Очень своеобразно линяют утки, гуси, лебеди, чистики, поганки, гагары и большинство пастушковых. Маховые перья у них выпадают почти одновременно, и птицы на долгое время утрачивают возможность летать. Гуси, некоторые утки, лебеди в это время собираются в глухих, труднодоступных местах по берегам рек, озер и морей, концентрируясь здесь в огромном количестве, иногда помногу тысяч особей.

При линьке происходит не только смена оперения, но меняется (у ряда видов) и его структура. Так, в летнем оперении чижа насчитывается примерно 1500 перьев, а в зимой - 1700. У белой куропатки длина контурных перьев на спине зимой равна в среднем 5,4 см,

летом -3,8 см; пуховая часть их соответственно равна 1,8 и 1,4 см; побочный ствол -3,7-2,5 см (Михеев, 1960).

Скелет птиц имеет ряд весьма специфических особенностей, связанных с приспособлениями к полету и хождению по суше только на задних конечностях. Особенности строения скелета заключаются, во-вторых, в легкости и прочности всего скелета. Легкость его обеспечивается пневматичностью большинства костей, прочность - срастанием многих костей еще на ранних стадиях индивидуальной жизни, поэтому у взрослой птицы швы между отдельными костями часто вовсе не заметны.

Позвоночник состоит из шейного, грудного, поясничного, крестцового и хвостового отделов. При этом поясничный отдел у взрослой птицы входит в состав сложного крестца (см. ниже). Шейный отдел в связи со сложными движениями головы обладает значительной длиной и очень большой подвижностью. Подвижность обуславливается своеобразной формой позвонков, которые имеют седлообразные сочленовные поверхности. Такие позвонки называют гетероцельными. Угол поворота головы достигает обычно 180° , а у сов даже 270° .

Число шейных позвонков у разных видов птиц неодинаково и варьирует в пределах от 11 до 25. Два первых шейных позвонка имеют типичное для амниот строение, т.е. представлены атлантом и эпистрофеем (рис. 130).

Грудные позвонки (от 3 до 10) сращены между собой и с крестцом. Они несут ребра, подвижно сочлененные с грудиной. Ребро состоит из двух отделов, спинного и грудного, подвижно соединенных друг с другом и образующих угол, направленный вершиной назад. В связи с таким строением ребер грудина при сокращении соответствующих мышц может то отодвигаться, то приближаться к позвоночнику. В итоге меняется объем грудной клетки, а это имеет существенное значение для механизма дыхания.

Своеобразно у птиц строение грудины. Она представляет собой широкую. Слегка выгнутую наружу костную пластинку, к краям которой причленяются грудные ребра. У большинства современных птиц грудина несет костный киль. К килю симметрично слева и справа прикреплены мышцы, приводящие в движение крылья. Только страусовые птицы (немногие виды, вторично утратившие способность летать) не имеют кия, их грудина лишь слегка выпуклая. У пингвинов киль развит сильно, так как передние конечности выполняют у них большую работу при нырянии.

Поясничные позвонки срастаются между собой, с подвздошными костями и с крестцовыми позвонками. С крестцовыми позвонками срастается часть хвостовых позвонков. В итоге образуется весьма характерный для птицы сложный крестец, состоящий из большого числа позвонков (от 10 до 22). Однако истинных крестцовых имеет важное приспособительное значение в связи с опорой тела птиц только на задние конечности. Свободных хвостовых позвонков у птиц 6-9; хвостовой отдел заканчивается вертикальной костной пластинкой - копчиковой костью, или пигостилем, представляющим несколько сросшихся позвонков. Копчиковая кость служит опорой для прикрепления хвостовых, точнее, рулевых перьев.

Череп птиц по общей схеме строения весьма близок к черепу рептилий. Затылочный отдел составлен обычными четырьмя затылочными костями (основной, двумя боковыми и верхней). Затылочный мыщелок, как и у рептилий, один. Слуховая капсула формируется, как и у рептилий, тремя ушными костями, которые у взрослых птиц сливаются в одну кость.

Дно черепа представлено основной клиновидной и переднеклиновидной костями, а также небными и крыловидными костями. Крышу черепа формируют парные носовые, лобные, теменные и чешуйчатые кости. Верхняя челюсть представлена межчелюстными и верхнечелюстными костями. К последним сзади причленяются палочковидные скуловые и квадратноскуловые кости, которые в свою очередь соединяются с квадратными костями. В итоге образуется весьма характерная для птиц нижняя височная дуга, ограничивающая глазницу и височную яму. Нижняя челюсть состоит из гомологичной меккелеву хрящу

сочленовой кости и из кожного происхождения зубной, пластинчатой, угловой и венечной (надугловой) костей (рис. 131).

Подъязычный аппарат костный, в виде удлинённой пластинки и осей длинных рожков, гомологичных первой паре жаберных дуг.

Слуховая косточка, как и у рептилий, одна (стремечко) и вполне ей гомологична.

Наряду со сходством общей схемы строения череп птиц существенно отличается от черепа рептилий рядом особенностей приспособительного характера. Обращает внимание относительно громадный объём мозговой коробки и огромные глазничные впадины, что связано с развитием головного мозга (главным образом его полушарий) и очень крупными глазными яблоками. Глаза у птиц являются важнейшим органом чувств. Челюсти, как правило, сильно вытянуты, и кости их срастаются между собой. Возникает весьма совершенный прочный хватательный аппарат. Кости мозговой коробки тонкие и срастаются очень рано. В итоге мозговая коробка легка и прочна. Добавим к этому, что ряд костей черепа пневматичен.

Передние конечности и их пояс в связи с приспособлениями к полету имеют ряд особенностей. Пояс состоит из лопатки, коракоида и ключицы, которые своими проксимальными концами формируют площадку для причленения плечевой кости. Лопатка длинная, саблевидно изогнутая, лежит на ребрах, по которым она может свободно скользить. Крупный коракоид, развитый очень сильно, одним концом упирается в грудину, другой конец дает опору для причленения плеча. Левая и правая ключицы срастаются между собой, образуя характерную для птиц вилочку, придающую поясу особую упругость.

Скелет самого крыла состоит из всех типичных для пятипалой конечности отделов. При этом плечо и предплечье существенно не изменены, а кисть, наоборот, имеет ряд своеобразных особенностей. Запястье сильно редуцировано. Его проксимальные части срастаются в две косточки, а дистальные - с пястью. Пясть состоит из двух удлинённых костей, сращенных как в проксимальном, так и в дистальном отделе и образующих в итоге сложную пястно-запястную кость, пряжку. Основной сустав - межзапястный, или интеркарпальный. Из пальцев сохраняются только три - второй, третий и четвертый, при этом только третий палец имеет две фаланги, а второй и четвертый - по одной.

В связи с наличием особых мускулов, сухожилий и кожистый перепонки кости крыла соединены между собой так, что все крыло не может быть вытянуто по прямой и его отделы остаются под некоторым углом друг к другу. Отделы конечности могут двигаться только в одном направлении - в плоскости крыла, складывая и расправляя его.

Задние конечности и их пояс также имеют ряд особенностей, связанных с тем, что при хождении вся тяжесть тела переносится на задние конечности. Прочность таза определяется срастанием больших подвздошных костей по всей их длине со сложным крестцом. С подвздошными костями срастаются также весьма крупные седалищные кости. Лобковые кости, наоборот, малы; в виде тонких палочек они присоединены к наружному краю седалищных. Все три кости таза принимают участие в образовании вертлужной впадины. На брюшной стороне левая и правая половины таза широко расставлены, что связано с откладыванием крупных яиц, покрытых твердой скорлупой.

Бедро типичного строения. Голень состоит из двух типичных костей, однако полностью развивается только большая берцовая кость, малая берцовая кость рудиментарна и прирастает к первой. К дистальной ее части прирастает проксимальный ряд косточек предплюсны. Срастание здесь столь полное, что у взрослой птицы швы утрачиваются полностью. Лежащий вслед за голенью отдел конечности носит название цевки. У взрослой птицы он состоит из одной длинной кости. Однако эмбрионально эта кость возникает в результате срастания костей плюсны и нижнего (дистального) ряда костей предплюсны. В итоге голеностопное сочленение у птиц (как и у пресмыкающихся) расположено между двумя рядами костей предплюсны, а не между предплюсней и голенью. Это сочленение правильнее именовать межпредплюсневой, или интертарзальным.

Пальцев у птиц чаще всего бывает 4, реже 3 и только в одном случае (африканский страус)

Мускулатура птиц обладает рядом особенностей, связанных с основными чертами их жизнедеятельности. Во-первых, мышечная система более сложными движениями при полете, хождении, лазании, добыче пищи. Во-вторых, наиболее крупные мышцы, приводящие в движение конечности, располагаются на туловище, а к самим конечностям идут сухожилия. Наконец, в-третьих, в связи с огромной работой, выполняемой крыльями, основная масса мускулатуры располагается не на спинной строение тела, а на груди, где лежат мышцы, приводящие в движение крылья.

Особого внимания заслуживают мышцы конечностей. Огромные грудные мышцы, прикрепляющиеся к килю грудины и достигающие 20% общей массы тела птицы, служат для опускания крыла. Лежащие под ними подключичные мышцы имеют несколько меньшие размеры и служат для поднимания крыла. Очень сложную мускулатуру имеют задние конечности (до 35 мышц). Большой интерес представляет имеющаяся у некоторых видов обходящая мышца. Она начинается на тазе, тянется вдоль бедра, далее в виде тяжа перекидывается через колено и затем соединяется со сгибателем пальцев. Птица, севшая на ветку, сгибает колени и этим движением натягивает обходящую мышцу, а следовательно, и сгибатель пальцев, в результате чего пальцы сжимаются и плотно обхватывают ветку. Чем ниже садится птица, тем сильнее натягивается обходящая мышца и тем сильнее птица обхватывает пальцами ветку. Спящая птица автоматически удерживается на ветке.

У других видов (например, у воробьиных) механизм автоматического сгибания пальцев иной. Он обусловлен действием мышцы, называемой глубоким сгибателем пальцев. Ее сухожилия, идущие к концам пальцев, имеют сильно шероховатую нижнюю поверхность и двигаются во влагалищах, внутренняя поверхность которых обладает поперечными ребрами. Когда птица садится на ветку и обхватывает ее пальцами, шероховатая поверхность сухожилий под тяжестью птицы прижимается к влагалищу и закрепляется на его ребрышках. В итоге пальцы фиксируются в согнутом положении и плотно обхватывают ветку без участия мышц.

Контрольные вопросы

1. Перечислите отличительные черты класса птиц, как летающих животных?
2. Назовите главнейшие черты сходства с рептилиями.
3. Как устроена кожа птиц, какие у птиц имеются кожные железы, где они располагаются?
4. Как на поверхности тела птиц располагаются перья?
5. Какие существуют типы перьев?
6. Какими пигментами определяется окраска пера птиц?
7. Как происходит закладка и развитие пера?
8. Каким способом достигается облегченность головы у птиц?
9. Какие особенности имеются в строении позвоночника у птиц?
10. Что такое сложный крестец, как он образуется?
11. Каков состав костей осевого черепа?
12. Как устроен скелет крыла, какие кости его составляют, в чем особенности кисти пальцев?
13. Как устроен скелет ноги, какие элементы срастаются?

Лекция 23. КЛАСС ПТИЦ.

План

1. Адаптивные черты в строении и функции:
 - а) нервной системы и органов чувств;
 - б) органов пищеварения;
 - в) дыхательной системы;

- г) сердца и системы кровообращения;
- д) органов выделения и размножения
- 2. Поведение и внутривидовая организация у птиц.

Нервная система. Центральная нервная система птиц более сложна, чем у рептилий, что связано с более высоким общим уровнем жизненных отправлений, с более сложными взаимоотношениями птиц с условиями жизни. Нервно-рефлекторная деятельность и приспособительное поведение у птиц весьма разнообразны и сложны. Морфологически это обуславливается относительно очень крупными размерами мозга к массе спинного мозга, у птиц головной мозг всегда больше: у куриных около 150%, у голубей - 250%. Его укрупнение обусловлено в первую очередь развитием полушарий переднего мозга (рис. 138). Так, отношение массы этого отдела мозга к массе всех других его отделов у куриных равно 1:1, у хищных - 2:1, у воробьиных и попугаев - даже 3:1. Однако, как и у рептилий, большая часть переднего мозга образована полосатыми телами, разрастанием дна и стенок боковых желудочков переднего мозга. Наоборот, крыша полушарий, в отличие от таковой у млекопитающих, развита относительно слабо и представлена тонким слоем нервных клеток и хорошо развитым межклеточным веществом. Обонятельные доли малы, что связано с недоразвитием органов обоняния. Промежудочный мозг развит слабо. На его спинной поверхности, прикрытой сверху большими полушариями, находится эпифиз, а на дне, позади хиазмы зрительных нервов, - крупный гипофиз. Мозжечок очень большой, состоящий преимущественно из средней доли - червячка, испещренного характерными поперечными бороздами. Сильное развитие мозжечка связано со сложными, требующими координации, движениями во время полета. Благодаря развитию мозжечка зрительные доли среднего мозга сильно отодвинуты в бока. Головных нервов двенадцать пар.

Спинной мозг, как и у рептилий, имеет расширения в области плечевого и поясничного сплетений нервов.

Органы чувств. Орган слуха, как и у рептилий, состоит из внутреннего и среднего уха, но канал улитки развит сильнее и отделен от мешочка перехватом. Евстахиевы трубы открываются в глотку одним общим отверстием. Слуховая косточка одна. Барабанная перепонка лежит несколько вглубь от уровня кожных покровов, на дне небольшого воронкообразного углубления, представляющего собой зачаток наружного слухового прохода. У некоторых ночных птиц, например у сов, полость этого углубления большая и оторочена кожистой складкой, усиливающей тонкость слуха, а расположенные вокруг перья обеспечивают лучшее улавливание и направление звука. Вообще же птицы слышат очень хорошо, в диапазоне 30 Гц - 30 кГц, и орган слуха наряду с глазами является важнейшим органом чувств. Зачастую об опасности птицы узнают в первую очередь именно при помощи слуха. Совы во время охоты ориентируются в основном при помощи слуха, определяя источник звука с расстояния 20-25 м с точностью до 1°, и почти без промаха ловят пробегающую мышь.

Недавно установлено, что у яванского салангана (*Callocalia fuciphaga*) есть способность к эхолокации. Основные звуковые импульсы имеют частоту 1,5-4,5 кГц и повторяются 9-10 раз в секунду. Эта птица может летать в полной темноте в пещерах, успешно избегая столкновения с другими птицами и окружающими предметами. Полагают, что эхолокацией пользуются пингвины при охоте в воде.

Органы зрения у птиц развиты очень хорошо. В отличие от амфибий, рептилий и млекопитающих среди птиц нет видов с недоразвитыми глазами. Глазные яблоки относительно крупные, особенно у тех птиц, которые деятельны в сумерки и ночью, либо у высматривающих добычу издалека. Отношение массы глазных яблок к общей массе тела у разных по биологии видов таково: гуси (кормятся травой) - 1/57; сороки (кормятся медленно передвигающейся добычей, насекомыми, которых разыскивают вблизи от себя) - 1/70; соколы (кормятся птицами, которых ловят чаще в полете, или насекомыми, высматриваемыми издалека) - 1/40; совы (кормятся ночью главным образом мелкими

грызунами) - 1/30. У разных видов птиц на 1 мм² сетчатки находится от 50 тыс. до 300 тыс. фоторецепторов - палочек и колбочек, а в области острого зрения 500 тыс. - 1,5 млн. Разное сочетание палочек и колбочек у разных видов позволяет различать либо многие детали объекта, либо его контуры при малой освещенности. Соответствующее место на сетчатке человека - желтое пятно - имеет 200 тыс. фоторецепторов. По этому показателю дневные хищные птицы по остроте зрения превосходят человека в 8 раз (см. рис. 140).

У большинства птиц зрение почти монокулярное. После зрения каждого глаза составляет примерно 150°, а поле бинокулярного зрения равно всего 30-50°. У сов зрение в большей мере бинокулярное, что в связи с ночным образом жизни имеет очевидное приспособительное значение. Острота зрения очень большая. Сокол-сапсан, например, реагирует на двигающуюся на расстоянии до 1100 м; сокол-дербник - до 800 м.

Аккомодация весьма совершенная и достигается двумя способами: 1) изменением формы хрусталика под действием ресничной мышцы; 2) изменением расстояния между хрусталиком и сетчаткой, возникающим при действии кольцевых мышц, окружающих склеру и меняющих форму глазного яблока. Кроме верхнего и нижнего век имеется еще третье веко, или мигательная перепонка, прикрепленная основанием к внутреннему (переднему) краю глаза и способная, подобно шторке, затягивать весь глаз.

Обоняние развито слабо. Видимо, только некоторые птицы способны хорошо воспринимать запахи. Таковы новозеландские киви. Сравнительно с другими видами большее развитие обоняние получает у трубконосных, куликов, уток и грифов. Морфологически обонятельные органы птиц отличаются от таковых у рептилий большей дифференцировкой обонятельных раковин.

Органы пищеварения. Все современные птицы не имеют зубов, и функцию их как орудия захвата и удерживания пищевых объектов выполняют роговые. варьирует очень сильно и стоит в прямой зависимости от характера пищи и способов ее добывания. Так, у хищных птиц большая часть клюва покрыта толстым роговым чехлом; клюв у них крючкообразно изогнут. У зерноядных птиц клюв конический, приспособленный для раскалывания твердых оболочек семян. У гусиных клюв уплощенный, с роговыми пластинками, выполняющими роль цедильного аппарата. У пеликанов между ветвями нижней челюсти находится большой кожистый мешок, служащий для ловли рыбы.

К дну ротовой полости прикреплен язык, форма которого также весьма разнообразна. Так, у хищных птиц он короткий и тверд, у гусиных - мясист и уплощен, у дятлов, вертишейек - очень длинный, тонкий. У питающихся цветочным нектаром птиц (колибри, цветочницы и др.) язык сворачивается в трубочку, через которую они сосут нектар. Язык очень подвижен.

Слюнные железы развиты у птиц весьма различно, а у некоторых (например, у козодоев) они почти отсутствуют. Слюна смачивает пищу, облегчая ее заглатывание.

Особенно велика продукция слюнных желез у стрижей-саланганов, которые строят из затвердевающей на воздухе слюны свои гнезда, известные под неправильным названием "ласточкиных". У некоторых птиц в слюне присутствует фермент амилаза, поэтому переваривание углеводов начинается уже во рту.

Длинный пищевод у некоторых птиц (хищных, куриных, голубей) образует расширение - зоб, служащий для временного пребывания в нем проглоченной пищи и отчасти для начала ее пребывания в нем проглоченной пищи и отчасти для начала ее переваривания. У голубей стенки зоба в период выкармливания птенцов выделяют жирное творожистое вещество - так называемое "молочко" (содержит более 10% белка и 12-15% жира), которым птицы кормят своих птенцов. Выделениями стенок пищевода кормят птенцов также трубконосые, фламинго и некоторые другие.

Пищевод ведет в тонкостенный железистый желудок, где пища подвергается воздействию секрета пищеварительных желез. Вслед за железистым желудком располагается толстостенный мускульный желудок, который изнутри выстлан плотной рогоподобной кутикулой. Здесь пища перетирается. Ее измельчение достигается сокращением стенок желудка (до 30 сокращений в 1 с) и наличием в полости желудка специально проглоченных

камешков, которые играют роль жерновов. Развитость мускульного желудка связана с характером пищи. Меньше он развит у насекомоядных и хищных птиц, у зерноядных развит хорошо, но особенно сильно развит у куриных, питающихся грубыми вегетативными частями растений (хвоей, концами веток, почками). У зерноядных птиц в мускульном желудке создается давление до 20-30 кг/см². Скорость переваривания велика. Так, у домового воробья зерна перевариваются за 3-4 ч, жук - за 1 ч, гусеница - за 15 мин.

Тонкий отдел кишечника относительно длинный. В петле двенадцатиперстной кишки лежит поджелудочная железа. Хорошо отграниченный задний отдел кишечника сравнительно короток и не дифференцирован на толстую и прямую кишку. На границе между толстым и тонким отделами кишечника у большинства птиц имеются два небольших слепых отростка. Короткая толстая кишка открывается в клоаку, на спинной стороне которой у многих птиц имеется слепой вырост - фабрициева сумка, играющая видимо, роль железы внутренней секреции, участвующая в том числе в иммунологической защите организма. С возрастом она уменьшается в размерах.

Относительная длина кишечника различна и зависит от характера пищи. Так, у африканского страуса кишечник в 20 раз длиннее тела, у баклана и коршуна - в 11-12 раз, у дневных хищников - в 7-8 раз, у большинства насекомоядных - в 4-7 раз.

Печень большая, двухлопастная. Желчный пузырь имеется у большинства видов (у голубя его нет). Желчный проток открывается в двенадцатиперстную кишку (рис. 134).

Таким образом, общие признаки пищеварительной системы птиц следующие: 1) отсутствие зубов, функционально замещенных отчасти роговым клювом (захват и удерживание пищи), отчасти мускульным отделом желудка (механическое перетирание пищи); 2) относительно небольшая длина кишечника. Так, у травоядных млекопитающих кишечник в 20 раз длиннее тела, а у растительноядных птиц (у куриных) он длиннее тела всего в 8 раз; 3) дифференцировка желудка на два отдела, что связано с отсутствием способности измельчать пищу в ротовой полости и с необходимостью весьма интенсивного химического воздействия на пищу из-за укороченности кишечника; 4) отсутствие дифференцировки задней кишки на толстый и прямой отделы, видимо, надо рассматривать как приспособление к облегчению тела, так как функция прямой кишки в основе сводится к временному скапливанию фекальных масс и всасыванию из них воды; 5) наличие фабрициевой сумки - своеобразной железы внутренней секреции.

Органы дыхания крайне своеобразны и больше чем какая-либо другая система внутренних органов приспособлены к воздушному образу жизни.

Гортанная щель ведет в трахею, верхняя часть которой образует гортань, поддерживаемую непарным перстневидным хрящом и парными черпаловидными хрящами. Гортань эта у птиц известна под названием верхней и не играет роли голосового выполняет так называемая нижняя гортань, свойственная только птицам. Она располагается в месте деления трахеи на два бронха и представляет расширение, поддерживаемое костными кольцами (рис. 135). Внутри полости гортани от ее наружных стенок вдаются наружные голосовые перепонки, а снизу, от места ветвления трахеи, вдаются внутренние голосовые перепонки. Голосовые перепонки в связи с сокращением специальных певчих мышц могут менять свое положение и форму, чем и обуславливается разнообразие издаваемых ими звуков.

Верхние дыхательные пути имеют важное значение для терморегуляции. Установлено, что при повышении температуры внешней среды дыхание птиц резко учащается и становится поверхностным. Одновременно происходит очень сильное расширение кровеносных сосудов в полости рта и в глотке. Поэтому и возникает усиленная отдача тепла из организма птицы.

Легкие птиц представляют собой не полые мешки, как у амфибий и отчасти у рептилий, а плотные губчатые тела, прикрепленные к спинной стенке грудной клетки. Бронхи, войдя в легкие, многократно дихотомически ветвятся, и их главные разветвления пронизывают легкие насквозь и впадают в воздушные мешки (см. ниже). Ветки бронхами.

Стенки третичных бронхов, или парабронхов, имеют небольшие выступы, оплетенные кровеносными капиллярами. Именно здесь происходит насыщение крови кислородом.

Часть разветвлений бронхов, как сказано, выходит за пределы собственно легких и расширяется в огромные тонкостенные воздушные мешки, объем которых примерно в 10 раз превосходит объем легких. Воздушные мешки располагаются между различными внутренними органами, а ответвления их проходят между мышцами под кожу и заходят в пневматичные кости. У птиц несколько воздушных мешков: два шейных, один межключичный, две-три пары грудных и одна пара очень крупных брюшных.

Значение воздушных мешков велико и разнообразно. Основная их роль заключается в том, что они определяют механизм дыхания. Они растягиваются, и воздух по центральному бронху с силой засасывается в задние воздушные мешки. При первом выдохе из задних воздушных мешков через легкие продувается воздух с большим содержанием кислорода. На этой фазе акта дыхания происходит окисление крови.

При втором вдохе воздух проходит в легкие и передние воздушные мешки. При втором выдохе воздух из передних воздушных мешков выталкивается наружу. Таким образом, циркуляция воздуха в дыхательной системе имеет односторонний характер (рис. 136): из задних воздушных мешков через легкие в передние воздушные мешки.

Кроме участия в акте дыхания воздушные мешки имеют и другие, менее значимые, функции. Так, во время полета при усиленной работе организма они предохраняют его от перегрева, так как относительно холодный воздух “обтекает” практически все внутренние органы, а частично и мускулатуру. Кроме того, воздушные мешки уменьшают во время полета трение между органами. Наконец, они уменьшают плотность тела, увеличивают внутрибрюшное давление и способствуют дефекации.

Частота дыхания у разных видов различна. У голубя в состоянии покоя число дыханий в одну минуту в среднем равно 26, при ходьбе - 77, в полете - 400. При этом легочная вентиляция в 2,5 раза превосходит потребность в метаболическом газообмене и служит для сброса избыточного тепла с легочным испарением. Следует учесть, что теплопродукция в полете в 8 раз больше, чем в состоянии покоя. Как правило, у мелких птиц частота дыхания больше, чем у крупных: среднее число дыхательных движений в минуту у утки 30-43, у мелких воробьиных - 90-100.

Соответственно сказанному мелкие птицы потребляют значительно больше кислорода, чем крупные, и, следовательно, обладают более интенсивным обменом веществ. Так, колибри с массой тела от 3 до 7 г употребляет от 4 до 10 мл кислорода за 1 ч на 1 г массы тела; кукушка с массой тела 71 г потребляет 1,75 мл, голубь при массе тела 150 г - 0,98, страус-эму при массе 38 кг - 0,023 мл.

это один из примеров общей обратной зависимости размеров тела и интенсивности метаболизма гомойотермных животных. укажем для сравнения, что у филогенетически ниже стоящих рептилий этот показатель равен всего 0,1-0,3 (Проссер, 1977).

Органы кровообращения. Основной особенностью кровообращения у птиц является полное разделение артериальной и венозной крови, что обусловливается строением сердца и артериальных дуг.

Сердце четырехкамерное, состоящее из двух предсердий и двух желудочков. Относительные размеры сердца у птиц сравнительно с другими позвоночными велики, что связано с большой интенсивностью обмена веществ, особенно во время полета. Так, сердечный индекс утки равен 0,6 а у сходного с ней по массе кролика - всего 0,2. Масса сердца у мелких птиц относительно большая, чем у крупных, что связано с более интенсивным обменом веществ (в свою очередь это обусловлено тем, что у мелких животных менее отдающей тепло). Например, у снегири при массе тела в 23 г относительная масса сердца равна 1,3%, у чечетки массой 13 г - 1,6%, а у синицы-московки массой 8 г - 1,8%.

Существует также зависимость между относительной массой сердца и энергичностью движений. У хорошего летуна соколаглока масса сердца составляет в среднем 1,7% от

массы тела, у менее хорошего летуна пустельги - 1,2%, а у плохого летуна сороки - всего около 0,9%.

Работа сердца у птиц более энергична, чем у низкоорганизованных наземных позвоночных. У травяной лягушки число сокращений в минуту 40-50, у снергия - в среднем 730. Хорошо видна зависимость частоты сокращений сердца от размеров тела. У голубя массой 250 г число сокращений сердца в минуту в среднем 165 ударам в одну минуту, а в полете - 550. При нырянии возникает явление брадикардии, т.е. снижение частоты сокращений сердечной мышцы. У оляпки через 5 с после погружения в воду сердечный ритм уменьшается от первоначального до 73%, через 10 с - до 48% и через 15 с - до 42%.

Прогрессивной чертой птиц является и общее увеличение объема крови. У костистых рыб масса крови составляет примерно 3% массы тела, у бесхвостых амфибий - 6%, у птиц - 9%. Кислородная емкость крови у птиц примерно в 2 раза большая, чем у рептилий. Все эти черты организации служат важной предпосылкой общего повышения жизнедеятельности птиц.

От левого желудочка отходит единственная правая дуга аорты, которая вскоре отдает парные безымянные артерии, в свою очередь делящиеся на парные сонные и подключичные артерии. Так снабжаются кровью голова, пояс передних конечностей и сами конечности. Упомянутая дуга аорты огибает сердце с правой стороны и в виде спинной аорты тянется под позвоночником к хвостовому отделу тела. От спинной аорты к желудку и кишечнику отходят непарные внутренностная и брыжеечная артерии, парные бедренные и седалищные артерии, снабжающие кровью мышцы брюшной стенки, органы таза и задние конечности с их поясом.

От правого желудочка отходит общая легочная артерия, несущая венозную кровь. Она распадается на две короткие ветви - левую и правую легочные артерии.

Венозная кровь от головы собирается в парные яремные вены. Сливаясь с парными подключичными венами, они образуют левую и правую передние полые вены, изливающие кровь в правое предсердие. Венозная система туловищной области весьма похожа на таковую у рептилий. Основные отличия в том, что брюшная вена, образующая у рептилий вместе с некоторыми другими, более мелкими, венами воротную систему печени, у птиц функционально заменена копчиково-брыжеечной веной. Кроме того, частично редуцирована воротная система почек. Задняя полая вена впадает в правое предсердие.

В связи с разделением большого и малого кругов кровообращения все органы омываются чистой артериальной кровью. Это обстоятельство, а также быстрая циркуляция крови и энергично идущий газообмен обуславливают высокую температуру тела, в среднем равную $+42^{\circ}\text{C}$.

Подтверждением высокого уровня метаболизма у птиц служит и уровень артериального давления. Так, у голубя он равен 135/105, а у чешуйчатых рептилий - 80/60 ... 14/10 мм рт. ст. (Проссер, 1977).

Не менее важное и принципиально новое физиологическое свойство птиц заключается в появлении механизмов терморегуляции. При этом имеет место как химическая, так и физическая терморегуляция. Первая состоит в изменении интенсивности обмена, т.е. величины теплопродукции в зависимости от температуры внешней среды, количества и качества потребляемой пищи. Так, падение внешней температуры с $+33$ до 10°C вызывает у воробья повышение потребления кислорода в 3 раза. Физическая терморегуляция заключается в изменении величины теплоотдачи. У птиц существенное значение имеет так называемая тепловая одышка (или полипноэ), заключающаяся в учащении дыхания, что приводит к увеличению отдачи тепла с выдыхаемым воздухом и испарению влаги из органов дыхания и дыхательных путей. Этим способом, например, мелкие птицы могут рассеять около половины тепла, выделяемого организмом. У крупных птиц рассеивание тепла таким образом может даже превосходить теплопродукцию. Благодаря этому, например, страусы и даже голуби могут выдерживать почти без перегрева температуру среды в $+51^{\circ}\text{C}$.

Органы выделения устроены весьма сходно с органами выделения рептилий. У эмбрионов птиц закладывается туловищная почка, которая впоследствии замещается, как и у прочих амниот, тазовой почкой.

Относительный размер почек у птиц больший, чем у рептилий в даже млекопитающих. Так, у скворца он составляет 1,2% массы тела, у крачек - 1,6%, у крохали - 2,6%. Крупная величина почек стоит в прямой связи с очень интенсивным общим обменом веществ у птиц. об этом же свидетельствует и большое количество нефронов, исчисляемое десятками тысяч. В строении нефронов, как и у рептилий, характерна редукция сосудистого клубка; мочеотделение происходит в большей мере за счет секреторной деятельности извитых канальцев.

Основным продуктом белкового обмена, как у рептилий, является мочева кислота. Такой тип белкового метаболизма, несомненно, обусловлен, во-первых, наземностью развития яйца, при котором оно практически полностью лишено возможности воспринимать воду из внешней среды, а во-вторых, необходимостью резервации продуктов метаболизма в системе развивающегося яйца. Естественно, что в такой ситуации не мог возникнуть мочевиный тип обмена, при котором необходим очень большой расход воды при мочеотделении. Во-вторых, как уже говорилось, мочева кислота обладает наименьшей токсичностью, и именно этот продукт метаболизма может сохраняться в системе яйца в течение всего периода развития. Таким образом, птицы дают мочевиный, как у рыб, амфибий и млекопитающих, а мочевокислотный тип обмена.

Моча проходит через пути выделительной системы очень быстро, что связано, видимо, с плохой растворимостью мочево кислоты и возникающей в итоге возможностью закупорки мочевыми солями проводящих путей. С этим же связано и отсутствие у птиц мочево пузыря. Приводимое обычно в учебниках объяснение, связывающее отсутствие мочево пузыря с облегчением массы тела, не имеет оснований. Потеря воды при мочеиспускании у птиц невелика, так как в клоаке происходит обратное всасывание воды из мочи в организм. Это обстоятельство наряду с отсутствием сколько-нибудь значительного кожного испарения обуславливает ничтожную потребность птиц в поглощении воды. Многие виды не пьют воду вовсе. Таково большинство хищных птиц, некоторые воробьиные.

Половые органы (рис. 141). Семенники представляют собой пару бобовидных тел, расположенных над верхней долей почек и подвешенных на брыжейке. величина семенников меняется по временам года. К периоду размножения объем семенников у зяблика, например, увеличивается в 1125 раз, у скворца в 1500 раз. К внутренним краям семенников присоединяются слабо выраженные придатки, гомологичные передним отделам туловищных почек эмбриона. От придатков отходят семяпроводы, которые тянутся параллельно мочеточникам и впадают в клоаку. У некоторых видов семяпроводы перед впадением в клоаку образуют расширения - семенные пузыри, служащие в качестве резервуара для семени.

Копулятивные органы есть только у немногих видов. Функционирующий пенис, представляющий собой выпячивание клоаки, есть у гусиных, тинаму и страусовых. У цапель, аистов, дроф он носит рудиментарный характер. У большинства птиц совокупительного члена нет и внутреннее оплодотворение достигается путем сближения отверстий клоак самца и самки, при котором самец извергает сперму.

Половая система самок, за очень немногими исключениями, устроена резко асимметрично и состоит из левого яичника и левого яйцевода. Правый яичник развивается только иногда у дневных хищников, сов, гагар, попугаев, пастушков, куриных. Особенно часто правый яичник развивается у попугаев. Однако и развитый правый яичник функционирует весьма редко. Любопытно, что в большинстве случаев яйцеклетки, созревшие в правом яичнике, выводятся через левый яйцевод. Причина редукции правой половины половых органов у самок птиц заключается, видимо, в откладывании

относительно крупных яиц с жесткой скорлупой, причем яйца двигаются по яйцеводу очень медленно (1-2 суток).

Яичник представляет собой зернистое тело неправильной формы, лежащее впереди от левой почки. Величина яичника варьирует очень сильно в зависимости от зрелости, т.е. размеров формирующихся в нем яиц. Яйцевод имеет вид длинной трубки, один конец которой открывается в клоаку, другой (верхний) открывается воронкой в полости тела в воронку яйцевода и транспортируется по нему далее. Созревшая яйцеклетка, богатая желтком, попадает из полости тела в воронку яйцевода и транспортируется по нему далее. Собственно яйцевод состоит из нескольких отделов. Начальный отдел почти по всей длине (кроме самой верхней части, где происходит оплодотворение) очень богат железами, выделяющими белок, который покрывает проходящее яйцо толстым слоем. В этом отделе яйцо у курицы находится 3-6 ч. В следующем, более тонком, отделе яйцо покрывается двумя пергаментообразными подскорлуповыми оболочками. Далее следует так называемая матка - отдел, богатый железами, которые образуют известковую скорлупу яйца, окрашивающие ее пигменты и тонкую надскорлуповую оболочку. В матке яйцо находится 12-20 ч. Последний отдел яйцевода, так называемое влагалище, короток, обладает значительной мускулатурой; из него яйцо выходит в клоаку и далее наружу.

Весь период прохождения яйца по яйцеводу составляет у курицы около суток, у голубя - 41 час.

Яйцо. Из приведенного описания видно, что собственно яйцеклеткой является лишь то, что в быту называют яйцевой оболочкой. После оплодотворения яйцеклетки образуется зигота, которая начинает дробиться при движении яйца по яйцеводу, формируя многоклеточный зародышевый диск. При откладывании яйца дробление клеток в зародышевом диске приостанавливается и возобновляется с началом насиживания. Остальные, дополняющие яйцо образования (например, белок) представляют собой оболочки, продуцируемые уже не яичником, а яйцеводом (рис. 142). Остальная часть желтка состоит из мельчайших пузырьков - темного желтка, прослоенного яйцевой плазмой, или светлым желтком. Слои светлого желтка и темного желтка располагается концентрически. Желток является запасом питательных веществ и воды, которые расходуются развивающимся эмбрионом, и материалом для его формирования. Состав желтка варьирует у разных видов, обращает внимание обилие в нем жиров и воды. При развитии зародыша яйца птиц не поглощают воду из наружной среды, подобно яйцам большинства рептилий, и весь запас воды, необходимый для развития, находится в самом яйце, в частности в желтке. Жир при окислении также дает воду. Куриный желток содержит воды 50%, жиров - 23%, протеинов - 16%, липоидов - 11%; желток гусиного яйца: воды - 44%, жиров - 36%, протеинов - 17%, прочего - 3%.

Белок представляет собой вторичную яйцевую оболочку полужидкой консистенции. Снаружи белок одет двумя тонкими образуя воздушную камеру, обеспечивающую возможность изменения объема яйца при перемене температуры. От скорлуповой оболочки у полюсов яйца в толще белка к желтку идут уплотненные слои белка, имеющие вид закрученных шнуров - халазы. Своими внутренними концами они прикрепляются к оболочке желтка. В итоге последний не плавает в белке свободно, а как бы растянут на халазах, которые предохраняют желток от толчков. Кроме того, в связи с большой массой питательной части желтка его вегетативный полюс при любом положении яйца оказывается внизу, а зародышевый диск, наоборот, сверху. Халазы при этом скручиваются. Такое приспособление имеет большое значение для инкубации яиц, так как зародышевый диск всегда находится в наилучших условиях для обогривания.

Основное значение белка состоит в том, что он предохраняет собственно яйцо (т.е. желток) от механических повреждений, резких толчков и, кроме того, служит важным источником получения воды при развитии эмбриона. Состав куриного белка: вода - 87%, протеины - 12%, прочее - 1%.

Скорлупа состоит в основном из карбоната кальция (89-97%) и в незначительной мере из других солей и органических веществ. Основное значение скорлупы состоит в защите яйца от механических веществ. Основное значение скорлупы состоит в защите яйца от механических повреждений, она не препятствует газообмену, но предотвращает проникновение бактерий. Как правило, яйца у птиц, гнездящихся открыто и имеющих крупные размеры, одеты более толстой скорлупой. Во время развития эмбриона скорлупа частично расходуется на построение скелета. Так, у курицы масса известковых элементов скорлупы за время насиживания понижается почти на 8%, в то же время содержание извести в развивающемся эмбрионе на 20-е сутки насиживания увеличивается на 500%.

Газообмен зародыша в яйце обеспечивается пористостью скорлупы. Число пор в скорлупе куриного яйца более 7 тыс., при этом насиживания и увеличения газообмена просвет пор увеличивается.

Самой наружной оболочкой яйца является кутикулярный слой, формирующийся за счет белковых выделений, поступающих уже после прохождения яйца через матку. Функции кутикулы - предохранение яйца от проникновения бактерий.

Контрольные вопросы

1. Опишите головной мозг птиц и его отличие от мозга рептилий.
2. Какие отделы мозга развиты наиболее сильно?
3. Почему у современных птиц исчезли зубы?
4. Опишите устройство желудка, его камеры, в каком порядке они располагаются?
5. Опишите устройство желудка, его камеры, в каком порядке они располагаются?
6. Опишите особенности строения глаза у птиц (величина глаз, зоркость, способы аккомодации и т.д.).
7. Как устроена гортань у птиц?
8. Где помещается и как устроен голосовой аппарат?
9. Как располагаются воздушные мешки, как они соединяются с легкими, каково их отношение к дыханию?
10. Где помещается и как устроен голосовой аппарат птиц?
11. Как располагаются воздушные мешки, как они соединяются с легкими, каково их отношение к дыханию?
12. Опишите строение сердца.
13. В каком смысле у птиц и млекопитающих “два сердца”?
14. Что такое гомойотермия?

Лекция 24. СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР КЛАССА ПТИЦ (AVES)

План

1. Подклассы ящерохвостых и веерохвостых
2. Разделение веерохвостых на бескилевых, плавающих и килевых (летающих).
 - а) бескилевые, морфологические особенности, биология и распространение.
 - б) пингвины, морфологические особенности, биология и распространение
 - в) килевые, морфологические особенности, биология и распространение

Птицы, которым относится около 8600 видов, после рыб наиболее богатый видами класс позвоночных. Однако, будучи чрезвычайно разнообразными в деталях строения, по основным чертам организации все птицы очень однородны. В этом отношении птицы представляют собой прямую противоположность пресмыкающимся. Объясняется это тем, что пресмыкающиеся – древний, почти вымерший класс, основные современные группы –

наиболее молодой класс позвоночных, получивший сразу пышный расцвет в новейшую эпоху истории Земли

Класс птиц делится на два подкласса: ящерохвостых (Saururae) относится только один ископаемый вид археоптерикс (Archaeopteryx), обнаруживающий значительное сходство с пресмыкающимися; к огромному подклассу веерохвостых Ornithurae(), или типичные птиц, - все прочие ископаемые и современные виды. Последние в свою очередь распадаются на многочисленные отряды, которые объединяются в надотряды: бескилевые, или бегающие, пингвины, или плывающие и килевые, или летающие.

ПОДКЛАСС ВЕЕРОХВОСТЫЕ, ИЛИ НАСТОЯЩИЕ ПТИЦЫ (NEORNITHES ИЛИ ORNITHURAE)

НАДОТРЯД БЕСКИЛЕВЫЕ, ИЛИ СТРАУСОВЫЕ, ПТИЦЫ (RATITAE)

Очень своеобразная группа, характерная, с одной стороны, примитивностью организации, с другой - высокой специализацией, связанной с передвижением бегом или шагами по земле, а не полетом. Органами передвижения служат длинные мощные задние конечности. Число пальцев на ногах (кроме киви) сокращено до 3 или 2, что связано с быстротой передвижения. К примитивным чертам организации относятся отсутствие аптерий, ясной дифференцировки перьев на группы, отсутствие на перьях сомкнутых опахал, в связи с чем оперение служит в основном для термоизоляции. Имеется, как и у некоторых динозавров, грудная мозоль на коже. Грудина мала и лишена кия. Лопатки и коракоиды срастаются в одну кость, ключицы зачаточны. Тазовые кости и кости черепа срастаются поздно и часто не слабо. У самцов есть функционирующий копулятивный орган.

Современное распространение бескилевых птиц ограничено Африкой, Южной Америкой, Австралией и Новой Зеландией. В прошлом они встречались более широко. Так, на Мадагаскаре в третичных и даже четвертичных отложениях найдены остатки птиц, принадлежащих к особому отряду - Эпиорнисы (Aepyornithiformes), на Новой Зеландии еще в историческое время жили Моа (Dinornithes). Настоящие страусы известны из третичных отложений различных мест Азии и Южной Европы.

ОТРЯД АФРИКАНСКИЕ СТРАУСЫ (STRUTHIONIFORMES)

Самые крупные современные птицы, представленные одним видом, - африканский страус (Struthio camelus) (рис. 144). Взрослые самцы достигают в высоту 270 см. Масса тела в среднем 50 кг, наиболее крупные особи имеют массу до 90 кг. Характерно присутствие на ногах только двух пальцев (единственный случай среди современных птиц). Лобковые кости срастаются, образуя закрытый таз. Крылья относительно велики. При быстром беге птица распускает их. Общая окраска самцов черная, самок - буро-серая. На хвосте и на крыльях перья белые. Распространены в настоящее время в степно-пустынных областях Африки. В третичный период близкие виды жили в Южной Азии, в Северном Китае, в Монголии, Забайкалье, Северном Казахстане, на Украине. Обитают в пустынях, степях, саваннах. Держатся небольшими группами, довольно широко кочуя. Бегают очень быстро. На бегу длина шага равна 2-3 м. Питаются главным образом растениями, отчасти мелкими животными (грызунами, рептилиями, насекомыми). В гнездовой период с одним самцом держатся 3-4 самки. Токование самца проявляется в запрокидывании головы, распускании крыльев, приседаниях, преследовании убегающей самки. При защите территории самцы издают глухой рев. Гнездо устраивает самец. В него откладывают яйца несколько самок, каждая по 7-9 яиц. В итоге в гнезде оказывается 15-20 яиц (Северная Африка) и даже 50-60 яиц (Восточная Африка). Ночью яйца высиживает самец, днем - самка. Инкубация длится более 40 суток. Масса яйца 1,5-2 кг. Птенцы выходят покрытые пухом и зрячие, т.е. принадлежат к типу выводковых. Половой зрелости достигают на третьем году.

Во внегнездовое время образуют стада в несколько десятков птиц. иногда их разводят на фермах, используя для украшения белые перья хвоста и крыльев, а также мясо, вполне пригодное для еды. Местами африканские страусы сильно истреблены.

ОТРЯД АМЕРИКАНСКИЕ СТРАУСЫ, ИЛИ НАНДУ (RHEIFORMES)

Американские страусы меньше размерами, чем африканские, трехпалые, буровато-серой окраски, высотой около 150 см, массой около 30 кг. Крылья развиты сравнительно хорошо. Два вида распространены в степных областях Южной Америки (рис. 144). Наиболее известен нанду обыкновенный (*Rea americana*). Держатся стадами в несколько десятков голов. В период размножения разбиваются на мелкие группы, состоящие из одного самца и 5-7 самок. Нанду полигамы. Самки несут яйца в общее гнездо. В общей кладке бывает от 15 до 40 яиц, массой каждое до 700 г. Высиживает яйца только самец. Он же ходит с молодыми после их вывода. Инкубация длится около 42 дней. Местами нанду разводят в неволе на полувольном содержании.

ОТРЯД АВСТРАЛИЙСКИЕ СТРАУСЫ, ИЛИ КАЗУАРЫ (CASUARIFORMES)

Крупные трехпалые страусы с сильно редуцированными и снаружи почти незаметными крыльями; ноги относительно более короткие, чем у других страусов. Голова оперена слабо. Перья имеют добавочные стержни.

Представители рода эму (*Dromaius*) характеризуются однообразной серой окраской и относительно полно оперенными головой и шеей (рис. 144). Высота птиц достигает 170 см, масса 37-55 кг. один вид (*D. novaehollandiae*) населяет внутренние степно-пустынные области Австралии. Держатся небольшими группами, по 4-6 особей. Моногамы, но заботу о потомстве проявляет только самец, который строит гнездо, высиживает яйца и ходит с выводком. Самку он не подпускает ни к гнезду, ни к выводку. В кладке бывает 7-16 яиц, период инкубации длится в среднем 52 дня. Пища преимущественно растительная. При правильном содержании эму размножаются в зоопарках, даже в средней полосе европейской России. Мороз взрослые птицы переносят сравнительно легко. Сырость, наоборот, сказывается неблагоприятно. Эму успешно размножаются в полуводных условиях на юге Украины, в Институте акклиматизации и гибридизации (Аскания-Нова).

К роду казуаров (*Casuarus*) относятся несколько видов, распространенных на Новой Гвинее и в соседних частях Австралии. Казуары отличаются голыми, ярко окрашенными верхней частью шеи и головой, большим роговым шлемом на голове (рис. 144). Общая окраса черная. Перья в виде длинной щетины. В отличие от степных эму казуары - обитатели густых тропических лесов. Питание и размножение у них в основном те же, что и у эму.

ОТРЯД БЕСКРЫЛЫЕ, ИЛИ КИВИ (APTERYGIFORMES)

Самые мелкие представители бескилевых птиц (рис. 144) величиной с крупную курицу, массой 2-3 кг. Тело плотное, с короткой, в отличие от страусов, шеей, ноги тоже относительно короткие, четырехпалые. Клюв очень длинный, слегка изогнутый вниз. Ноздри открываются на конце клюва. Оперение из длинных, рассученных перьев. Крылья зачаточные, хвоста нет. Распространены на островах Новой Зеландии. Образ жизни, в отличие от других бескилевых, ночной. Обитают в лесах и зарослях кустарников. Питаются главным образом червями, насекомыми, отчасти растительностью. Пищу отыскивают, руководствуясь в основном обонянием, которое у них развито сильнее, чем у других птиц. Размножаются очень медленно. Кладка состоит из одного, реже двух яиц очень крупного размера: масса яйца до 450 г, или 1/5 массы тела, длина яйца 12-14 см.

Яйца насиживают оба родителя. Длительность инкубации сильно варьирует - от 42 до 70 суток. Птенцы вылупляются покрытые перьями, длиной 2,5 см. Через 6 суток после вылупления они покидают гнездо.

Киви сильно истреблены охотниками и завезенными на Новую Зеландию хищными зверями. В настоящее время находится под полной охраной. Из трех видов один, малый киви (*Apertyx owenii*), включен в Красную книгу МСОП.

НАДОТРЯД ПИНГВИНЫ (IMPENNES), ИЛИ ПЛАВАЮЩИЕ (NATANTES)

ОТРЯД ПИНГВИНЫ (SPHENISCI)

Немногочисленная (около 15 видов) и весьма специализированная группа птиц, хорошо обособленная от других подразделений класса. Пингвины появились, вероятно, не позже середины третичного периода. В ископаемом состоянии известно около 35 видов, самые древние из них найдены в отложениях Новой Зеландии.

Надотряд состоит из одного отряда Пингвинообразные (Sphenisciformes) с единственным семейством пингвиновых (Spheniscidae).

Эти птицы летать не могут, так как их гребли в воде. По суше ходят медленно, держа тело вертикально. Взрослые при движении по льду ложатся на брюхо и скользят, отталкиваясь всеми четырьмя конечностями киль грудины хорошо развит, а грудная мускулатура составляет около $\frac{1}{4}$ всей массы птицы.

Примитивной особенностью скелета является неполное сращение дистальных частей костей, составляющих цевку. Наряду с этим ноги отнесены далеко назад. Это и обуславливает вертикальное положение тела при хождении по суше. Такому положению туловища помогает и короткий жесткий хвост, на который птицы опираются в стоячем положении.

Оперение своеобразно. Аптерий нет. Стволы перьев расширены и уплощены. Опахала перьев развиты слабо, и перья в какой-то мере напоминают чешуйки. Линяют один раз в год, при этом новые перья вырастают под старыми и как бы выталкивают их. Линяют на суше и в это время ничего не едят.

Пингвины - моногамы; у большинства видов пары, вероятно, сохраняются всю жизнь. При гнездовании птицы почти всех видов образуют большие колонии, в тысячи, а иногда и сотни тысяч пар. гнездятся на плоских, обычно каменистых, берегах, реже (например, императорский пингвин) на льду. Устраивают примитивные гнезда на поверхности отмелей, обкладывая их мелкими камешками, в углублениях скал, в норах или вовсе не делая гнезд. В кладке 1-2, редко 3 яйца. Насиживают попеременно самец и самка реже - только самец. Свободный от насиживания родитель уходит на 1-3 недели в море, где кормится. После такой длительной кормежки партнеры меняются ролями: один, ранее кормившийся, приступает к насиживанию, другой уходит в море на поиски корма.

У многих видов на брюхе имеется кожистая складка, образующая своего рода сумку, которой насиживающая птица прикрывает при насиживании яйца (чаще одно яйцо). Часто яйцо лежит не непосредственно в гнезде, а на перепонках лап птицы.

Распространены пингвины в южном полушарии, в основном на побережье Антарктиды и близлежащих островов. Севернее они встречаются до южных берегов Австралии, Африки и Южной Америки. Один вид гнездится у экватора, на Галапагосских островах. Вне гнездового периода держатся в открытом море, обычно значительно севернее районов размножения.

Императорский пингвин (*Aptenodytes fosteri*) - наиболее крупный вид; рост его 110-120 см, масса до 45 кг. Гнездится на льдах у побережья Антарктического материка и, в отличие от других видов, в зимнее время. Гнезд не устраивает и яйцо держит на поверхности лап, прикрыв его кожистой складкой сумки.

К описанному виду близок королевский пингвин (*A. patagonicus*, рис. 143). Он мельче ростом (длина туловища 91-96 см) и гнездится севернее, т.е. в более теплых широтах, например на островах Южная Георгия, Кергелен. Единственное яйцо откладывает летом (в декабре) на каменистый грунт. Отложенное яйцо помещает затем на лапы и прикрывает складкой брюшной сумки. Насиживают попеременно оба родителя. Инкубация длится около двух месяцев.

Пингвин Адели (*Pygoscelis adeliae*) - наиболее многочисленный и широко распространенный вид. Он встречается не только по побережью Антарктиды, но и на южных Шетландских, Южных Оркнейских и Южных Сандвичевых (Гавайских) островах и др. Гнездится на твердом грунте, свободном от снега, устраивая ямку, часто в старом гуано,

которую выкладывает камешками. В кладке обычно 2 яйца. Инкубация длится немногим больше месяца.

Своеобразный золотоволосый пингвин (*Eudyptes chrysolohus*) характеризуется пучком золотистых перьев, расположенных над глазами в виде хохла. Длина его туловища 65-75 см. Он распространен в южной части Атлантического и Индийского океанов и в субантарктических широтах. Откладывает два яйца в примитивное гнездо на суше.

У южных и юго-западных берегов Африки встречается очковый, или африканский, пингвин (*Spheniscus demersus*). Наконец, есть один вид пингвина, обитающий в тропиках, - это галапагосский пингвин (*S. mendiculus*), один из самых мелких видов, длина тела у него около 50 см. Он гнездится в расщелинах скал, откладывая два яйца. Промыслового значения пингвины не имеют.

Контрольные вопросы

1. Сколько видов птиц насчитывается в настоящее время?
2. На какие подклассы подразделяется класс птиц?
3. Какие надотряды различают в подклассе веерохвостых?
4. Сколько видов в орнитофауне Узбекистана?
5. Что известно о первоптицах?
6. Где они найдены, в каком виде, каковы особенности их организации?
7. Опишите особенности организации бескилевых птиц, почему они не летают, какие имеют размеры и вес?
8. Расскажите о распространении и экологическом размещении африканских, американских, австралийских и киви.
9. Опишите основные особенности внешнего вида пингвинов, назовите количество видов?
10. Где распространены пингвины, каковы их приспособления к движению в воде и на суше

НАДОТЯД КИЛЕВЫЕ ПТИЦЫ (CARINATAE) ИЛИ ЛЕТАЮЩИЕ (VOLANTES)

План

1. Подкласс килевые птицы, краткая характеристика главнейших отрядов
2. Происхождение птиц
3. Ископаемые птицы.

В большинстве случаев это летающие птицы, грудная которых имеет развитый киль, а контурные перья - сомкнутые опахала. Есть аптерии. Кости пневматичные. Только немногие виды вторично утратили киль, аптерии и пневматичность костей. Цевка всегда состоит из полностью сросшихся плюсневых костей. Плечевой пояс нормального для птиц строения.

К этому надотряду относится подавляющее большинство видов. В настоящее время еще нет единого мнения о систематике килегрудых и в разных руководствах указывается различное число отрядов. Ниже приведены основные отряды.

ОТЯД ГАГАРООБРАЗНЫЕ (GAVIIFORMES)

Отряд объединяет типично водных птиц, которые хорошо плавают и ныряют, но плохо летают и ходят. Ноги отодвинуты далеко назад, благодаря этому на суше положение их тела почти отвесное. Плюсна сжата с боков. Шея длинная, клюв относительно длинный, сжатый с боков, прямой, острый. Крылья короткие, острые, полет тяжелый. Три передних пальца соединены общей плавательной перепонкой. Нормально передвигаться по земле не могут. Питаются почти исключительно рыбой, за которой искусно ныряют; под водой могут пробыть несколько минут. Окраска обоих полов одинакова. В мировой фауне насчитывается

пять видов. У нас обычно чернозобая гагара (*Gavia arctica*) величиной немного меньше гуся, гнездящаяся на больших озерах (рис. 145).

В период размножения гагары живут парами. Очень примитивное гнездо устраивают на низком берегу возле самой воды. При опасности птица, сидящая в гнезде, соскальзывает в воду. Количество яиц в кладке 1-3, чаще 2, насиживают яйца самка и самец поочередно. Примерно через 28 дней появляются птенцы, одетые густым пухом; почти сразу же после освобождения от скорлупы они способны плавать (т.е. птенцы выводковые).

ОТРЯД ПОГАНКООБРАЗНЫЕ (PODICIPEDIFORMES)

Систематически близки к гагарам. Внешне хорошо отличаются от них меньшими размерами и тем, что каждый палец обрамлен самостоятельной широкой кожистой оторочкой. Из них широко распространена большая поганка, или чомка (*Podiceps cristatus*).

Поганки питаются главным образом водными насекомыми и их личинками, реже рачками, моллюсками и мелкой рыбой. За кормом ныряют (на глубину до 7 м). Гнездо поганки представляет собой плавающую кучу из различного растительного материала и тины с неглубоким лотком. Количество яиц 2-7. Насиживают поочередно самка и самец. При уходе из гнезда закрывают яйца растительными остатками. При опасности родители берут птенцов на спину, а при нырянии прячут их под крылья. Поганки почти всю жизнь проводят на воде. На отдых они выходят на плавающие островки или заломы тростника. Летают неохотно, но быстро, при подъеме долго разбегаются. Мясо поганок жесткое и невкусное.

ОТРЯД БУРЕВЕСТНИКООБРАЗНЫЕ (PROCELLARIIFORMES), ИЛИ ТРУБКОНОСЫЕ (TUBINARES)

Океанические птицы, внешне весьма похожие на чаек, но хорошо отличимые от них (как и от всех прочих птиц) тем, что ноздри открываются по бокам клюва на концах особых трубочек. Клюв удлиненный, на конце с небольшим крючком. Ноги с перепонками, соединяющими три последних пальца. Все буревестникообразные - прекрасные летуны. Большую часть времени они проводят в просторах океанов и только в период размножения скапливаются у побережий. Кормятся водными животными, которых ловят, плавая или схватывая на лету с поверхности воды. Гнездятся на берегах, в кладке одно яйцо. Развитие происходит по птенцовому типу. Распространены по всем океанам, но главным образом в южном полушарии. Типичный вид - странствующий альбатрос (*Diomedea exulans*, рис. 145). У нас в северных морях обычно глупыш (*Fulmarus glacialis*). В российских морях Дальнего Востока встречаются мелкие виды качурок (*Oceanodroma*).

ОТРЯД ПЕЛИКАНООБРАЗНЫЕ (PELECANIFORMES), ИЛИ ВЕСЛОНОГИЕ (STEGANOPODIFORMES)

Крупные пресноводные, частью морские птицы с очень короткими ногами, на которых все четыре пальца соединены широкой плавательной перепонкой. Большой палец при этом обращен не назад, а внутрь. Клюв длинный, всегда с более или менее растяжимым голым кожистым горловым мешком между ветвями нижней челюсти. Моногамы. Птенцы вылупляются беспомощными и выкармливаются обоими родителями. Распространены по всему свету, кроме полярных областей.

Семейство пеликанов (*Pelecanidae*) включает в себя очень крупных птиц с громадным уплощенным клювом, между нижними ветвями которого расположен большой, сильно растяжимый кожистый головной мешок. Верхняя часть клюва оканчивается загнутым вниз крючком. Тело массивное, шея длинная, относительно тонкая; ноги и хвост короткие, широкие (рис. 145).

В нашей стране два вида; розовый пеликан (*Pelecanus onocrotalus*) и кудрявый, или белый, пеликан (*P. crispus*). Размеры их, особенно белого пеликана, крупные, масса до 12 кг. Оперение взрослых птиц белое у розового - с розоватым оттенком. Распространены в жаркой и теплой зонах, у нас - по берегам Черного, Каспийского и Аральского морей, а также по

большим рекам и озерам Кавказа ливях, порсших тростником, устраивая из растительного материала род плотины, на которой и помещают гнезда. Пеликаны превосходно плавают, но нырять не могут. Питаются рыбой, которую ловят в мелких местах водоемов. Иногда при ловле рыбы птицы выстраиваются длинной линией и, производя страшный шум ударами по воде своих мощных крыльев, плывут к берегу, гоня перед собой рыбу, которая таким образом скапливается у берега, где становится добычей птиц. Часто в этих общественных охотах к пеликанам присоединяются бакаланы, ныряющие и пугающие рыбу снизу.

В семейство бакланов (*Phalacrocoracidae*, рис. 145) входят птицы средних и мелких размеров; телосложение их более стройное, чем у пеликанов; ноги отодвинуты далеко назад. Сидящая птица держит тело почти вертикально, опираясь на длинный хвост из очень жестких перьев. Клюв более или менее цилиндрический, с большим крючком на конце. Горловой мешок слабо выражен. Из видов, встречающихся в России, наиболее обычен большой баклан (*Phalacrocorax carbo*). Гнездится колониями по берегам морей, в низовьях крупных рек и на больших озерах. Гнезда устраивает в камыше, на деревьях или на скалах, но всегда в ближайшем соседстве с водой. В воспитании птенцов принимают участие оба родителя, причем кормят их крайне своеобразно: взрослые птицы широко раскрывают рот, птенцы глубоко засовывают в него свои тела полупереваренную рыбу. Как и пеликаны, бакланы часто охотятся за рыбой, выстраиваясь большим полукругом, и, с шумом ударяя по воде крыльями, плывут к берегу, постепенно сужая полукруг. Но в противоположность пеликанам бакланы охотятся за рыбой и под водой, превосходно ныряя.

ОТРЯД АИСТООБРАЗНЫЕ (CICONIIFORMES)

Разнообразные по величине, но большей частью крупные птицы с длинной и гибкой шеей и длинными ногами. Плюсна, а также обычно и нижняя часть голени голые. Ноги четырехпалые; три передних пальца соединены небольшой перепонкой. Клюв различной формы, но чаще вытянутый, долотообразный. Биологически характеризуются плотоядностью и тем, что птенцы вылупляются голые, беспомощные; они находятся в гнезде длительное время, до полного развития, и выкармливаются родителями.

Распространены по всему свету, кроме Арктики и Антарктиды. К семейству аистов (*Ciconiidae*) принадлежат крупные представители отряда с длинным, прямым и заостренным к концу клювом. Голосовых связок у большинства видов нет, и эти птицы не имеют голоса.

Это птицы более сухих местообитаний: степей, лесов, гор, реже болот. Держатся и гнездятся парами. Устраивают обширные гнезда из ветвей, которые располагают на деревьях, скалах, а нередко (белый аист, рис. 145) и на строениях человека. Число яиц в кладке 3-5, период насиживания около 30 дней. Питаются ящерицами, змеями, лягушками, моллюсками, насекомыми. Корм собирают обычно с поверхности земли. В нашей фауне регулярно встречаются белый аист (*Ciconia ciconia*), гнездящийся часто в селениях, и черный аист (*C. nigra*), который, наоборот, избегает соседства человека.

Семейство ибисов (*Threskiornithidae*) состоит из средней величины птиц, внешне несколько похожих на куликов. Характерны тонким и серпообразно изогнутым вниз клювом (каравайка - *Plegadis falcinellus*) или плоским клювом с лопатообразным расширением на конце (колпица - *Platalea leucorodia*). Оба указанных вида гнездятся у нас на юге страны среди обширных тростниковых зарослей.

К семейству цапель (*Ardeidae*) относятся сравнительно крупные птицы с длинным, прямым, заостренным на конце клювом. Клюв сжат с боков и на краях несет мелкие зубчики. Большинство цапель - колониальные птицы. Гнезда устраивают на больших деревьях или в зарослях тростника. Корм (рыб, амфибий, ракообразных, насекомых) добывают чаще в воде. Среди видов нашей фауны упомянем обыкновенную серую цаплю (*Ardea cinerea*), которая гнездится в средней и южной полосе.

Очень интересна большая белая цапля (*Egretta alba*); ее окраска независимо от пола, возраста и сезона - чисто-белая. В брачном наряде у белой цапли на спине вырастают длинные рассученные перья - эгретки, или эспри, которые свешиваются над хвостом. У нас

гнездится в южной полосе европейской части России, а также на Кавказе, в Юго-Западной Сибири, по всем подходящим местам в Средней Азии и на Дальнем Востоке. Несколько десятков лет назад белая цапля была почти истреблена на всей европейской части страны и местами в Средней Азии, что было связано с возросшим спросом на эгретки. Теперь численность ее восстановлена.

Виды аистообразных не имеют промыслового значения. Сельскому хозяйству они приносят некоторую пользу, истребляя вредных насекомых.

ОТРЯД ФЛАМИНГООБРАЗНЫЕ (PHOENICOPTERIFORMES)

Фламинго отличаются чрезвычайно длинными ногами, у которых цевка примерно втрое длиннее голени (рис. 145). Шея очень длинная и у спокойно стоящей птицы похожа на латинскую букву S. Клюв весьма своеобразный: он высок у основания, а в средней части резко перегнут книзу. Добывая пищу (планктон), фламинго опускает клюв в воду и поворачивает голову так, что верхняя половина клюва оказывается внизу, а подклювье - наверху. Клюв при этом несколько раскрывается, и птица ритмично двигает головой, как косец косой.

Представители отряд обитают преимущественно в экваториальном поясе. Широко распространен один вид - розовый фламинго, или краснокрыл (*Phoenicopterus roseus*), - крупная птица массой 2,5-4,5 кг. Общая окраска бело-розовая; маховые перья черные. Яркая окраска быстро тускнеет и пропадает у птиц, содержащихся в зоологических садах, что связано, видимо, с условиями питания. Наиболее северное гнездование отмечено на озерах в степях Северо-Западного Казахстана. Селится колониями, устраивая на мелководье гнезда из земли и остатков растительности в виде столбикообразных возвышений. Над уровнем воды такой столбик возвышается на 15-20 см. Птенцы выводковые. Добыча фламинго запрещена.

ОТРЯД ГУСЕОБРАЗНЫЕ (ANSERIFORMES)

К этому отряду принадлежат водоплавающие птицы крупной и средней величины, с длинной шеей и короткими ногами. Пальцев четыре; из них три пальца, обращенные вперед, соединены перепонкой. Клюв обычно широкий, сжатый сверху вниз. Снаружи он покрыт тонкой кожицей, и только на конце имеется роговой участок "ноготок". Изнутри края верхней видов (крохали) на краях челюстей имеются роговые зубчики. Оперение плотное, жесткое, под контурными перьями много пуха, особенно на нижней стороне тела. Копчиковая железа сильно развита. Самцы имеют совокупительные органы. Размножаются один раз в году. Птенцы выводкового типа.

Распространены по всему миру. В мировой фауне более 200 видов; в нашей фауне насчитывается примерно 60 регулярно гнездящихся видов. Птицы этого отряда составляют основу дичного промысла и спортивной охоты. Выведено много домашних пород. В нашей фауне одно семейство - утиные (*Anatidae*), распадающееся на несколько подсемейств.

К подсемейству лебедей (*Cygninae*) относятся самые крупные представители отряда. Полового диморфизма в окраске нет. В России распространены 3 вида; из них более обычны лебедь-кликун (*Cygnus cygnus*) и лебедь-шипун (*C. olor*). У первого почти весь держит вертикально. У шипуна клюв красный, с характерной черной шишкой у основание его желтое, шею этот лебедь держит вертикально. У шипуна клюв красный, с характерной черной шишкой у основания; шею он изгибает S-образно. Наиболее редок населяющий тундры Евразии малый лебедь (*C. bewickii*).

Лебеи распространены широко, но спорадически. Они гнездятся на больших, чаще стоячих водоемах, имеющих густые заросли тростника или другой растительности, в которой и устраивают гнездо. Лебеи держатся парами, которые часто сохраняются, видимо, на всю жизнь. Самец держится около гнезда, но в насиживании участия не принимает. Число яиц в кладке обычно 3-8. Глубоких местах. Они обрывают подводные части растений, выкапывают их корни и клубни. При кормежке часто переворачиваются вверх хвостом, как

утки. Летать линяющие лебеди не могут. Чисто-белыми становятся после второго года жизни.

Охота на лебедей в России запрещена. Малый лебедь занесен в Красную книгу России.

Подсемейство гусей (Anserinae) включает собственно гусей и более мелких казарок. Полового диморфизма нет. Гуси распространены очень широко, но особенно много их в тундре. В нашей фауне насчитывается 8 видов. Наиболее широко распространен серый гусь (*Anser anser*), от которого произошли многие породы домашних гусей. На юге Восточной Сибири, в Китае обитает гусьсухонос (*A. cygnoidae*) - родоначальник так называемых китайских домашних гусей. В Арктике многочисленны гуси-гуменники (*Anser fabalis*) и казарки (*Branta*).

Все наши гуси - перелетные птицы, гнездящиеся в малонаселенных местах, богатых водоемами, болотами и сырыми лугами. Над иметь в виду, что гуси в большей мере сухопутные, чем водные, птицы. Они гнездятся и кормятся на земле, а водоемы им нужны для питья, линьки, а иногда и для отдыха в населенных местах. Все гуси хорошо плавают, но ныряют плохо.

Гнезда устраивают обычно на суше близ водоемов, в сухой тундре, в пойменных лугах, в траве, у озер и лиманов. Гнездо строят оба родителя, но насиживает, видимо, только самка. Самец сидит около нее на своем собственном "холостом" гнезде или пасется где-либо поблизости. Количество яиц в кладке у всех видов примерно одинаково (4-6, редко больше). Период насиживания 25-28 суток. Птенцы остаются в гнезде не более суток; обсохнув, уходят с матерью. Линька протекает своеобразно. Линные гуси собираются стаями в сотни, а иногда и в тысячи голов. При смене пера маховые перья выпадают почти одновременно, и птицы абсолютно теряют способность к полету. Такая линька происходит в труднодоступных местах: на озерах с топкими берегами, на побережьях морей, в глухих заливах, на островах.

Подсемейство речных уток (Anatinae) в России включает около 12 видов. Характерно наличие у большинства видов полового диморфизма. Зеркальце на крыле обычно с металлическим отливом. Задний палец имеет лишь узкую кожистую лопасть. Клюв сравнительно узкий и высокий. К этому подсемейству относятся *утка-кряква* (*Anas strepera*), *шилохвость* (*A. aquata*), мелкие чирки, например чирок - трескунок. (*A. querquedula*) и ряд других. Большинство видов распространено очень широко.

Описываемые утки предпочитают водоемы, поросшие травянистой растительностью. Охотно гнездятся они и на болотах, если таковые достаточно укромны. Чистых, глубоких озер без зарослей они определенно избегают. Утки эти придерживаются мелководий, что связано с питанием водными растениями и донными животными, за которыми они не могут нырять на большую глубину. Большинство видов преимущественно растительноядные. Они кормятся клубеньками рдестов, семенами, листьями, побегами роголистника, кувшинки, водяной гречихи, осоки, камыша, тростника, ряской, водорослями и водными беспозвоночными.

Гнезда устраивают, как правило, на земле и лишь иногда на деревьях, в дуплах или в старых гнездах других птиц. Гнездование на деревьях чаще бывает в случае долгого и высокого весеннего половодья, когда гнездовые места дольше, чем обычно, затоплены водой. Число яиц в кладке велико: у кряквы - 6-14, у серой утки - 7-13. У шилохвосты - 6-12. Период насиживания 24-28 суток. Насиживают только самки. При линьке больших скоплений не образуют. Зимуют у нас главным образом на Каспийском море. Имеют большое промысловое значение.

В подсемейство *нырковых уток* (Athyinae) входят разнообразной величины утки с широким клювом, имеющим узкий ноготок. Кожистая лопасть заднего пальца широкая. Зеркальце белое, реже серое. Общая окраска у большинства менее яркая, чем у настоящих уток. К этому подсемейству принадлежат различные нырки: красноголовый нырок (*Aythya*

ferina), хохлатая чернеть (*A. fuligula*), гоголь (*Bucephala clangula*), туппан (*Melanitta fusca*) и, кроме того, несколько видов гаг (*Somateria*).

Большинство видов этих уток распространены в северных широтах. В отличие от речных уток они обитают часто на глубоких водоемах с бедной растительностью, зачастую держатся в море. Все они прекрасно ныряют и кормятся днем на глубокой воде, добывая преимущественно животных, весьма подвижных. Полагают, что нырки способны нырять в море до глубины 10 м.

Многие виды нырков гнездятся колониями, большинство на земле, но некоторые, как правило, в дуплах (например, гоголи). Многие имеют большое промысловое значение, хотя мясо их более грубое, чем у настоящих уток, и с неприятным запахом.

Гаги обобщий склад тела имеют типично утиный. Величина варьирует от средней утки до мелкого гуся. Самцы в брачную пору окрашены очень ярко. Общая окраска самок однообразная, коричневато-бурая. Сезонный и возрастной диморфизм хорошо выражен. Все виды - обитатели Крайнего Севера. В нашей стране 4 вида гаг. Наибольший интерес представляет обыкновенная гага (*Somateria mollissima*), распространенная круглополярно в полосе тундр, чаще по побережью морей, реже в лесотундре.

Прочие виды гаг - также обитатели побережий арктических морей или морей северной части Тихого океана. На зиму гаги улетают недалеко от мест гнездовий, направляясь вдоль морского берега в зависимости от района на запад или на восток к незамерзающему морю. Гнезда устраивают в различной обстановке. Обыкновенная гага часто гнездится у самого побережья на каменистых берегах. Другие гаги гнездятся и по тундровым болотам. Число яиц в кладке от 3 до 8 (рис. 146). Период насиживания 28 суток. Только обыкновенная гага образует значительные гнездовые колонии. Прочие виды гаг образует значительные гнездовые колонии. Прочие виды гнездятся одиночно. Все гаги выстилают гнезда нежнейшим пухом, выдернутым из оперения собственного брюха. Уходя от гнезда, самки таким же пухом покрывают яйца сверху. Этот пух из гнезд представляет большую ценность. Он очень теплый, легкий и долговечный, так как не сваливается. В одном гнезде бывает обычно 18-21 г пуха.

Гаги - доверчивые, легко привыкающие к человеку птицы. На этом основана эксплуатация гнезд гаг, которые охотно селятся около человека. Охота на гагу у нас запрещена.

Подсемейство крохалей (*Merginae*) характеризуется узким клювом с крючком на конце. Края клюва усажены роговыми зубчиками. Крохали питаются рыбой. Гнездятся в дуплах и других укрытиях. В России обитает 4 вида.

ОТРЯД СОКОЛООБРАЗНЫЕ, ИЛИ ДНЕВНЫЕ ХИЩНЫЕ ПТИЦЫ (FALCONIFORMES)

Отряд включает в себя 290 видов птиц средней и крупной величины (масса тела от 35 г до 10-12 кг). Разнообразные по величине и облику птицы с крючкообразно загнутым клювом, у основания которого располагается голый кожистый участок желтого цвета - восковица. Когти в той или иной мере загнутые. Оперение плотное. Биологически чаще хищники. Поведение сложное; полушария переднего мозга по массе в 1,5-2 раза больше, чем все остальные отделы головного мозга. Хорошо развит зоб, и некоторые виды способны съедать количество пищи, по массе равное половине массы собственного тела. Мускулистый желудок выражен слабо. Птенцы выклевываются зрячими, покрытыми пухом, но развиваются медленно и долго остаются в гнездах, т.е. по индивидуальному развитию это - птенцовые птицы.

Семейство американских грифов (*Cathartidae*) - немногочисленная группа, распространенная в Южной Америке и в южной половине Северной Америки. Американские грифы хорошо ходят по земле, но пищу разыскивают в полетах. У некоторых видов хорошо развито обоняние. Ноздри сообщаются друг с другом, так как носовой перегородки нет. Биологически близки к нашим грифам, так как питаются главным образом

падалью голова и шея лишены оперения. Несколько видов обитают в горах и степях, отчасти в лесах. Типичный вид - кондор (*Vultus gryphus*).

Семейство соколиных (*Falconidae*) объединяет представителей средней и мелкой величины. На режущих краях надклювья имеется по острому зубцу. Крылья длинные, острые.

Крупные соколы - сапсан (*Falco peregrinus*) и кречет (*Falco gyrfalco*) - сравнительно редкие, питающиеся главным образом птицами, которых бьют в воздухе на лету; летают они очень быстро. Гнездится на деревьях или на скалах и обрывах. Крупных соколов в некоторых областях приручают и используют для охоты как ловчих птиц.

Виды мелких соколов - кобчик (*Falco vesperinus*), дербник (*F. columbarius*), пустельга (*F. tinnuculus*) - обитают главным образом в открытых местах. Гнезда устраивают на обрывах, скалах, в кучах камней, на деревьях. В быстроте полета уступают предыдущим видам. Добычу ловят как на лету, так и на земле. Кормятся мышевидными грызунами, насекомыми, реже птицами (рис. 147).

Пустельга и кобчик полезны для сельского и лесного хозяйства. Дербник также полезный вид, хотя иногда питается мелкими птицами.

Семейство ястребиных (*Accipitridae*) объединяет прочих наших хищных птиц. надклювье у них не имеет зубца, крылья чаще относительно короткие и тупые. Основные группы ястребиных в нашей фауне таковы.

Ястребы - тетеревятник (*Acciptiter gentilis*, рис. 147) и перепелятник (*A. nisus*) - имеют короткие и тупые крылья, относительно длинный хвост. Это лесные птицы, приспособленные к быстрому и верткому полету среди деревьев, на полянах. Добычу обычно подкарауливают, сидя в чаще ветвей, и ловят ее на лету, а часто и на земле или схватывают с веток. Кормятся почти исключительно птицами, в том числе и домашними, чем приносят некоторый вред.

Луни - полевой (*Circus cyaneus*, рис. 147), степной (*C. macrourus*), болотный (*C. aeruginosus*) и др. - длиннокрылые птицы с длинными ногами. Держатся повсеместно в открытых местах (кроме тундры). Охотятся на мелких позвоночных, медленно летая над самой землей и схватывая добычу с ее поверхности, из травы или с кустов.

Коршуны (*Milvus korschun*, *M. milvus*) хорошо отличаются от других хищных птиц возле рек, озер. Полет обычно парящий. Состав пищи разнообразный, но в общем птицы эти полезны, так как основу их питания составляют мелкие грызуны, суслики, неоплодотворенные рыбы и птицы.

Орлы отличаются от других видов семейства оперенной до пальцев плюсной, широкими и тупыми крыльями. Полет быстрый, но тяжелый. У нас встречаются 7 видов. Наиболее обычные - орелберкут (*Aquila chrysaetus*, рис. 147), распространенный повсеместно в лесной полосе, степной орел (*A. nipalensis*), обитающий в южной степной полосе, большой подорлик (*A. clanga*), - житель лесной полосы. Все орлы гнездятся на деревьях или скалах, исключая степного орла, который устраивает гнездо на земле или, реже, на кустах. Кладка состоит из 2, реже 1 или 3 яиц. Инкубация длится 40-45 дней. Добычу высматривают при плавном и парящем полете и ловят ее броском или подкарауливают, сидя на земле. Нередко орлы поедают падаль.

Орлы, в особенности степной, полезны: они в большом количестве уничтожают вредных для сельского хозяйства грызунов и насекомых. Беркут используется как ловчая птица при охоте на лисиц, волков, джейранов.

Канюки, или сарычи, близки к орлам, но мельче размером и плюсна у них не бывает сплошь оперена). У нас чаще встречается обыкновенный канюк (*Buteo buteo*), гнездящийся на деревьях. Другие виды часто гнездятся на земле, обычно по берегам рек, оврагов или на больших земляных буграх. В кладке 2-4 яйца. Период насиживания около месяца.

Во время охоты сарычи парят в воздухе или подкарауливают добычу, сидя на дереве или на каком-либо возвышенном месте. Ловят мелких животных: мышевидных грызунов, сусликов, иногда зайчат, птиц, ящериц, змей, лягушек и насекомых.

Сарычи уничтожают большое количество грызунов и насекомых, вредителей сельского и лесного хозяйства.

Грифы обычно очень крупные птицы, хорошо отличные от других видов семейства редукцией оперения на голове и шее. Клюв относительно низкий, когти тупые. Биологически хорошо обособленная группа, так как питаются группой, так как питаются грифы исключительно падалью. Типичные виды - сип (*Gyps fulvus*), черный гриф (*Aegypius monachus*), ягнятник (*Gypaetus barbatus*). Жители преимущественно горных стран. Гнезда устраивают на деревьях и скалах. Некоторые виды (сип) гнездятся колониями. В кладке 1-2 яйца. Период насиживания длится до 55 суток. Насиживают поочередно самка и самец. Обладая прекрасным зрением, отыскивают пищу, высоко паря в воздухе. Птицы полезные.

ОТРЯД КУРООБРАЗНЫЕ (GALLIFORMES)

Обширная, хорошо обособленная группа наземных и древесных растительноядных птиц, распространенных почти повсеместно. Телосложение у них плотное, крылья относительно короткие, закругленные. Лапы сильные, четырехпалые, с толстыми, длинными, слегка изогнутыми когтями, приспособленными для разрывания почвы. Большинство видов - полигамы, и забота о потомстве ложится только на самку. Птенцы выводкового типа. Плодовитость сравнительно с другими отрядами велика. Имеют большое экономическое значение, так как многие виды являются объектами промысловой охоты. Выведено много домашних пород.

Семейство сорных кур (*Megapodiidae*) объединяет очень своеобразных по образу жизни наземных куриных Австралии, Новой Гвинеи, островов Малайского архипелага, Океании. Эти птицы откладывают очень крупные яйца в кучи гниющего растительного мусора и земли, которые сами сгребают. Птицы не насиживают яиц, они развиваются под влиянием тепла, возникающего в результате нагрева почвы солнцем и гниения мусора. Птицы вылупляются без участия родителей, покрытые перьями и способные перепархивать.

Семейство фазановых (*Phasianidae*) - наиболее обширная группа отряда, распространенная в южных и умеренных широтах. Морфологически фазановые характеризуются голой плюсной, на которой у самцов сидят шпоры. Пальцы не имеют роговых оторочек. К этому семейству относятся североамериканская индейка (*Meleagris gallopavo*) - предок домашних индеек, африканская цесарка (*Numida meleagris*), индийский павлин (*Pavo cristatus*), дикие индийские куры, из которых особый интерес представляет банкивская, или красная кустарниковая, курица (*Gallus gallus*) - предок домашних кур, фазаны, куропатки и перепела.

Перепел (*Coturnix coturnix*) - самая мелкая, единственная перелетная птица отряда курообразных (масса 80-120 г). Наши перепела зимуют зимуют в Индии, Африке, в незначительном количестве в Южной Европе и Закавказье. Селятся преимущественно на открытых пространствах: в степях, на лугах и полях. В кладке бывает 12-15, редко до яиц.

Серая куропатка (*Perdix perdix*)-небольшая птица (масса 400-500г) булавато - серой окраски, самец и самка окрашены почти одинаково. В нашей стране распространена очень широко, на севере до области сплошной тайги. В течение последнего столетия серая куропатка заметно продвинулась на север следом за раскорчевкой леса и распашкой этих площадей. Заселяет примерно те же уголки, что и перепел. В отличие от некоторых охотничье-промысловых птиц серая куропатка прекрасно уживается в антропогенных ландшафтах, в непосредственной близости от человека. Птица чисто наземная. Гнездо устраивает в ямке, которую выстилает сухой травой и перьями. Яиц в кладке 12-26. Период насиживания длится около 21 суток.

Каменная куропатка (*Alectoris graeca*) несколько крупнее серой (масса 450-700 г). Распространена в горных областях Кавказа, Средней Азии, на Алтае. Акклиматизирована в Крыму.

В верхнем поясе указанных выше горных областей обитают улары (*Tetrao gallus*), которых неправильно называют горными индейками. Птицы крупные, масса самца достигает 3 кг, самки - 2 кг. По окраске оба пола почти не отличаются.

Фазаны - весьма многочисленная группа, распространенная в основном в Южной Азии. У нас в стране обитает один вид - фазан обыкновенный (*Phasianus colchicus*). Окраска самца очень яркая, самки - серая. Фазаны встречаются в дельте Волги, на Кавказе, в Средней Азии, Казахстане и на Дальнем Востоке, в южной части Приморского края. Фазан в основном наземная птица. Обитает в густых зарослях кустарников, тростника, в густых лесах. На деревья садится редко. Гнезда устраивает на земле. Здесь же в основном и кормится и поэтому не может жить в областях с глубоким снежным покровом. Кормится семенами, ягодами, насекомыми. Насекомые часто служат основной пищей.

Целесообразно разведение фазана как объекта охоты и как полезной для сельского хозяйства птицы. Особого внимания фазан заслуживает в связи с реконструкцией фауны в областях степного лесоразведения, где желательна акклиматизация этой птицы.

В Африке по опушкам лесов и кустарниковым зарослям обитает 7 видов подсемейства цесарок (*Numidinae*). Внешне они похожи на кур (масса тела около 1 кг), перья крапчатые - на темном фоне яркие белые пестрины, на голове есть участки голы, ярко окрашенной, кожи.

В южных районах Северной и в Центральной Америке живут 2 вида индеек - представителей особого семейства индейковых (*Meleagrididae*).

Семейство тетеревиных (*Tetraonidae*) менее многочисленно, чем предыдущее. Оно объединяет виды, распространенные в северных и умеренных широтах. В связи с жизнью в холодных, многоснежных областях тетеревиные в значительной мере древесные птицы. Их пальцы зимой имеют оторочку из роговых зубчиков, обеспечивающих обхватывание скользких ветвей. Плюсна более или менее оперенная. Шпор нет. Ноздри прикрыты густыми перьями.

В тундре, тайге и сибирской лесостепи обитает белая куропатка (*Lagopus lagopus*) - птица величиной с голубя (масса 500-850 г). Летом она буро-рыжая, зимой белая. Живет в зарослях кустарников, по моховым болотам. Образ жизни в основном наземный. Кормится ягодами, семенами, насекомыми, зимой - почти исключительно почками ивы и березы. Для перетирания грубой пищи куропатки заглатывают много камешков. Гнездятся на земле. В кладке от 6 до 16 яиц. Инкубация около 23 суток. Важный объект промысла. В арктической тундре живет близкий вид - тундряная куропатка (*L. matus*).

Тетерев (*lygurus tetrrix*) размером с домашнюю курицу. Самец черного цвета, самка рыжевато-бурая. Распространен у нас повсеместно в лесной и лесостепной зонах. При этом тетерев избегает глухой тайги и селится по опушкам, вырубкам, зарастающим гарям, а в лесостепной полосе - в колках, пойменных лесах и по балкам, поросшим кустарником. Летом тетерев ведет наземный образ жизни, а зимой на земле только ночует. Гнездо самка устраивает на земле. В кладке бывает от 4 до 12 яиц. Насиживание продолжается около 23 суток. Вся забота о потомстве ложится на самку. Осенью тетерева сбиваются в стаи, иногда по несколько сот штук.

Летом кормятся зелеными частями растений, ягодами и насекомыми. Осенью тетерева охотно посещают поля, где они не только находят пищу, но и собирают камешки. После выпадения снега пища тетерева состоит главным образом из почек, побегов и сережек березы и ольхи, ягод и хвои можжевельника.

Значение камешков, способствующих пищеварению, для тетеревов велико. Молодые тетерева начинают собирать их с первых же дней жизни. Число камешков в желудках птиц меняется по сезонам года. Наибольшее количество бывает осенью (до 15 г), когда птица переходит на питание грубыми кормами, наименьшее - в конце зимы. Сокращение числа камешков связано с тем, что в течение зимы камешки перетираются, частично выбрасываются с калом, а возобновления их запаса при наличии снежного покрова не происходит.

Тетерев - важный объект промысловой охоты.

Глухари - самые крупные птицы семейства. У нас широко распространен в таежной полосе от западных границ до Забайкалья и среднего течения Лены глухарь обыкновенный (*Tetrao urogallus*), масса от 3 до 5,5 кг (редко больше), самки 2-3,5 кг. В Восточной Сибири живет близкий вид.

Гнездится на земле. В кладке около 10 яиц. Насиживание продолжается примерно 23 дня. Половозрелыми становятся, как и другие куриные, в следующем году.

В бесснежный период состав кормов глухаря разнообразен: он ест ягоды, семена, насекомых. Зимой, после выпадения глубокого снега, корм глухаря становится весьма однообразным: он питается хвоей сосны, лиственницы или кедра и частично (где есть это растение) можжевельника. В связи с малой питательностью хвои птица съедает этого корма за один раз около 250 г. Измельчению большого количества грубых кормов помогают камешки. Мускульный желудок глухаря, наполненный гравием, не только перетирает хвою, но и дробит скорлупу кедрового ореха. Птица заглатывает камешки в бесснежный период и особенно много осенью. Средняя масса камешков, обнаруженных в желудке весной, равнялась 4 г, а в августе - 8 г, в сентябре - 24 г в октябре - 44 г.

Глухари повсеместно регулярно добываются и имеют важное промысловое значение.

Рябчик (*Tetrastes bonasia*) - самый мелкий вид тетеревиных (масса около 400 г). В России распространен весьма широко в лесной полосе от западных государственных границ до реки Колымы и Сахалина. Его нет в лесах Кавказа и Камчатки. Рябчик - типично лесная и оседлая птица. Он встречается в смешанных, хвойных и лиственных лесах густым подлеском, в захламленных лесах. Светлых разреженных насаждений рябчик избегает.

Гнездо устраивает под кустом или валежником в ямке, выстланной сухими листьями и травой. В кладке бывает от 6 до 14 яиц. Насиживание продолжается около 3 недель. Птенцы через несколько часов после выхода из яйца способны следовать за матерью. Самцы в постройке гнезда и воспитании птенцов участия не принимают.

Питается рябчик главным образом растительными кормами. Летом ест ягоды, молодые побеги, а также насекомых. Корм в это время он собирает на земле. Зимой кормится на деревьях, склевывая почки и семена березы, ивы, ольхи.

В дичном промысле России рябчик занимает одно из первых мест. Его добывают различными самоловами или стреляют из ружья. Во многих местах добыча рябчика может быть значительно усилена.

В отдельный подотряд выделяют гоацинов (*Opisthocomi*). Это крайне своеобразные древесные птицы тропической Южной Америки, обитающие в регулярно затопляемых лесах. Известно одно семейство с единственным видом *Opisthocomus hoazin* (рис. 148). Летают гоацины плохо. Киль на груди почти не развит. Громадного развития достигает зоб, имеющий мощную мускулатуру и выполняющий роль мускульного отдела желудка. Питается грубыми листьями деревьев. Специфично проходит развитие птенцов, они вылупляются одетыми лишь могут лазать по ветвям (рис. 148). При лазании пользуются не только ногами и клювом, но в хорошо развитыми первым и вторым пальцами крыла, подвижными и снабженными когтями. Кроме того, птенцы могут хорошо плавать. Гнезда устраивают на ветвях над водой. Птенцы выкармливаются родителями содержимым зоба и долго остаются в гнезде. Однако при опасности, быстро лазая, спасаются среди ветвей или ныряют в воду. Когда опасность минует, они вновь влезают в гнездо. Таким образом, птенцы гоацина промежуточного типа между гнездовыми и выводковыми. По мере развития способность к лазанию и нырянию у них пропадает.

ОТРЯД ЖУРАВЛЕОБРАЗНЫЕ (GRUIFORMES)

Крупные бегающие птицы с удлинёнными шеей, ногами и клювом и коротким хвостом. Для большинства видов характерна удлинённость трахеи, которая в киле грудины образует несколько петель, что обуславливает способность издавать громкие трубные звуки.

Обитает почти повсеместно - по болотам и степям. В семействе настоящих журавлей (Gruidae) 14 видов. Наиболее обычен серый журавль (*Grus grus*) - крупная птица, достигающая в высоту 120 см и массы 6 кг, распространенная повсеместно, кроме тундры и высокогорья. Гнездится в глухих местах, на лесных болотах, в поймах рек, реже в степях. Гнездо устраивает на земле, в кладке 2-3 яйца, высиживают оба родителя. Птенцы выводковые. Питаются корнями, червями, насекомыми, лягушками, рептилиями, мышами. В конце лета иногда летают на хлебные поля, которым местами приносят небольшой вред. На юге, в степных районах, гнездится журавль малый, или красавка (*Anthropoides virgo*); масса этой птицы около 2,5 кг. На севере Сибири местами водится оригинальный белый журавль, или стерх (*Grus leucogeranus*). Все журавли - перелетные птицы. Зимуют в Южной Азии и Африке.

Из-за своей редкости многие виды включены в Красные книги. Предпринимаются меры по разведению редких видов в неволе.

В семействе пастушковых (Rallidae) - мелкие и средней величины луговые, болотные, отчасти водные птицы со слегка удлинённой шеей и невысокими ногами. Клюв уплощенный с боков, со сквозными ноздрями. Крылья короткие, тупые; летают эти птицы плохо, бегают хорошо и очень искусно лазают среди густой травянистой растительности. Некоторые плавают. Гнездятся на земле или на поваленной траве. Кладка из 3-12 яиц. Птенцы выводковые, в их воспитании принимают участие оба родителя. Питаются зеленью, семенами, беспозвоночными. Распространены очень широко. в фауне нашей страны 8 родов, 13 видов.

В лугах среди густой травы живет коростель, или дергач (*Crex crex*), - мелкая (масса до 200 г) птица, характерная скрипучим криком и скрытным образом жизни. На травянистых болотах встречаются виды болотных курочек: погоныш (*Porzana porzana*), камышница (*Gallinula chloropus*) и др. По берегам озер, заросших растительностью, водится сравнительно крупная (масса до 1 кг) лысуха (*Fulica atra*). Она хорошо плавает и при опасности часто ловко ныряет. Только этот вид имеет промысловое значение.

Подсемейство дрофиные (Otididae) объединяет крупных и средней величины птиц, обликом несколько похожих на кур. Шея умеренной длины, лапы относительно длинные, трехпалые. Клюв короткий. Обитатели степей и пустынь восточного железа отсутствует. У самцов есть кожистый мешок, сообщающийся с глоткой и служащий резонатором. В нашей фауне 3 вида. Наиболее обычно дрофа, или дудак (*Otis tarda*), - очень крупная птица (масса до 16 кг), населяющая степную зону. Гнездится в ковыльных и разнотравных степях, реже среди хлебных полей. Весной живут парами, но яйца насиживает только самка. В кладке 2-6 яиц. Инкубация около 30 суток, птенцы выводковые. Вне периода размножения держатся стадами. Зимой отлетают к югу. Добыча всех видов запрещена.

В целинных степях живет более мелкий вид - стрепет (*Tetrax tetrax*), величиной с курицу. Биологически близок к дрофе, но на распаханых участках не встречается. Зимует в Закавказье, Индии, Африке.

ОТРЯД РЖАНКООБРАЗНЫЕ (CHARADRIIFORMES)

По современной систематике объединяет 3 подотряда: чак, чистиков и куликов. Ископаемые остатки известны с позднего мела. Многие признаки характеризуют ржанкообразных как одну генеалогическую линию в эволюции птиц.

Общие признаки следующие: сходство в строении челюстного аппарата (хорошо развитый сошник), глубокие выемки для надорбитальных желез, редукция первого пальца задней конечности, 11 первостепенных маховых с сильно редуцированным первым первостепенным пером.

В окраске оперения преобладают бурые, черные, коричневые и белые тона. У большинства верхняя (чаще темная) и нижняя (чаще светлая) части тела имеют контраст окраски.

Распространены космополитно в прибрежных биотопах. Птицы северных и умеренных широт, совершают сезонные миграции, обитатели субтропиков и тропиков, оседлы.

Моногамы. Формирование пар происходит при сложных токовых демонстрациях. Большинство видов гнездятся на земле, гнезд не строят, помещая яйца в ямки на песке или среди растений. Многие образуют колонии, во внебрачный период держатся стаями. В укрытиях (нишах, норах) гнездятся чистики, чайки строят гнезда из травянистых растений.

В кладке 1-4 относительно крупных грушевидной формы яйца: у куликов - 4, чаек - 3, чистиков - 1-2. Птенцы полувыводковые, вылупляются зрячими, покрытыми густым пухом. Покидают гнезда в первые дни, но до подъема на крыло выкармливаются родителями. При разных классификациях в отряде насчитывают от 11 до 18 семейств (300 видов).

ОТРЯД ЧАЙКИ (LARI)

Водоплавающие птицы с удлинённым туловищем, длинными острыми крыльями, сильным прямым или несколько загнутым на конце клювом. Ноги короткие, чаще четырехпальные, три передних пальца связаны хорошо развитой перепонкой. Оперение очень густое, с обильным мягким пухом. Размеры птиц крайне разнообразны; самые мелкие величиной немного более скворца, наиболее крупные - с мелкого гуся.

Все чайковые прекрасно летают и пищу обычно разыскивают при полете. Плавают хорошо, но нырять не могут. Кормятся часто в воде, но некоторые виды летают на кормежку в поля и луга за десятки километров от водоемов. Распространены по всему земному шару.

Семейство поморников (Stercorariidae) - средней (для отряда) величины птицы, в общем темно-бурой или черной окраски. Клюв сильные, круто загнутые. Крайняя пара рулевых перьев укорочена, центральная пара рулей, наоборот, заметно удлинена.

Морские птицы широко распространены по земному шару. У нас гнездятся в тундрах и по побережьям морей. Ледовитого океана и северной части Тихого океана. Гнездятся на земле, держатся парами. По образу жизни хищники. Часто пытаются отнимать пойманную рыбу у чаек и крачек. Летом разоряют гнезда уток и гусей, ловят мелких воробьиных птиц и куликов.

В нашей стране известны на гнездовые 4 вида.

Семейство чаек (Laridae) включает крупных и средней величины представителей отряда. В России встречаются представители 4 родов и 24 видов. Окраска светлая, в общем бело-серая, только молодые имеют темно-бурый наряд. Когти загнуты не сильно. Клюв сильный, но, в отличие от поморников, без крючка на конце, лишь несколько загнутый вниз. Гнезда располагаются в различной обстановке: на севере - чаще на каменистых уступах морских берегов, в средней лесной полосе - на топких болотах или на сплаvine заросших озер; на юге - обычно на песчаных отмелях рек, озер и морей. Число яиц в кладке 2-3. Птенцы полувыводковые.

Пища весьма разнообразная, лишь отчасти добываемая в воде (чаще у северных морских чаек). Они ловят рыбу, мелких ракообразных, насекомых, собирают червей, охотно едят падаль. Крупные виды чаек ловят мелких грызунов и птиц (до утки включительно). Местами они уничтожают огромное количество вредных насекомых. вред рыбному хозяйству обычно преувеличивается. Чайки едят очень много мертвой и больной рыбы. Кроме того, они уничтожают отбросы рыбных промыслов, чем препятствуют загрязнению водоемов.

На внутренних водоемах России обычна небольшая речная или озерная, чайка (*Larus ridibundus*) и более крупная сизая чайка (*L. canus*), на севере - крупная серебристая чайка (*L. argentatus*) и более мелкая трехпала чайка-моевка (*Rissa tridactyla*).

Подсемейство крачек (Sterninae) объединяет мелкие виды, у которых клюв слабый, без крючка. Хвост обычно глубоко вырезан, вильчатый. Крылья очень длинные и узкие. Все телосложение легкое, и в воздухе крачки несколько напоминают ласточек. Около 10 видов

крачек распространены у нас по всей стране. Это многочисленные, зачастую колониально гнездящиеся, птицы. Типичный вид - речная крачка (*Sterna hirundo*).

ОТРЯД ЧИСТИКИ (ALCAE)

Своеобразные океанические птицы северных морей, хорошо плавающие и ныряющие. При нырянии гребут не лапами, а крыльями. Размеры средние (с утку) или мелкие. Туловище удлинненное, с короткой и слабо отграниченной шеей, лапы всегда трехпалые, отодвинутые далеко к хвосту. Сидящая птица опирается на всю ступню и хвост. Крылья короткие, плотно прижатые к туловищу. Форма клюва крайне разнообразная. Оперение очень плотное. Одно семейство - чистики (*Alcidae*). В наших пределах обычны следующие виды.

Тупики, или топорики (*Fratercula*), хорошо отличаются чрезвычайно высоким, но сильно сжатым с боков клювом. Распространены преимущественно в северной части Тихого океана (*Fr. corniculata*), реже по побережью Новой Земли и у берегов Мурманска (*Fr. arctica*). Селятся колониями по высоким каменистым или с мягким грунтом берегам. Гнездятся в норах, которые роют сами, или в пещерах среди камней.

Чистики (*Cepphus*) - птицы величиной с мелкую утку, с вытянутым и не сжатым с боков клювом. Четыре вида чистиков населяют побережья и острова арктических морей и морей Берингова, Охотского и Японского. Гнездятся на высоких каменистых берегах, часто в пещерах и норах.

Кайры (*Uria*) - наиболее крупные (со среднюю утку) представители отряда с вытянутыми коническим клювом. Верх тела и голова буро-черные, низ белый. Два вида кайр (*U. lomvia*, *U. aalge*) гнездятся у берегов Мурманска, на Новой Земле, Земле Франца-Иосифа и на других островах полярных морей, а также по побережью морей северной части Тихого океана. Гнездовья массовые, на скалистых берегах. В кладке 1 яйцо, помещаемое на голые уступы скал (см. рис. 146).

ОТРЯД КУЛИКИ (CHARADRII)

Многочисленный отряд мелких и средней величины птиц, большей частью с длинными ногами, длинноклювые, с острыми крыльями и коротким хвостом. Распространены повсеместно, но обычно около воды, на болотах, реже в пустынях. Гнездятся чаще одиночно, на земле, но некоторые, например черныш, на деревьях. В кладке, как правило, 4 яйца. Птенцы выводковые. В отряде около 200 видов, из них более 50 живут в нашей стране. Ниже указаны только немногие формы.

Семейство ржанковых (*Charadriidae*) включает крупных или средней величины куликов с прямым, коротким, но сильным клювом с жестким концом; ноги сравнительно длинные; задний палец отсутствует или мал. Ряд видов населяет тундру и северные районы лесной зоны - тулес (*Pluvialis squatarola*), золотистая ржанка (*Pluvialis apricaria*) и др. Они держатся чаще в болотистых моховых тундрах, реже по отмелям рек и озер. Гнездятся парами, не образуя скоплений, но после вывода молодых собираются в стайки.

Широкое распространение имеют у нас чибисы. Обыкновенный чибис (*Vanellus vanellus*) хорошо отличается наличием хохла на затылке, черной окраской всего верха тела и белыми боками и грудью. Размером он с мелкого голубя. Распространен по всей России, за исключением полосы тундр. Гнездится колониями в сырых лугах и на болотах.

Кулики из семейства бекасовых (*Scolopacidae*) обладают длинным и у большинства видов мягким кожистым клювом. Ноги обычно длинные и четырехпалые. К этому семейству принадлежит большинство видов отряда. Ниже упомянуты лишь некоторые.

Кроншнепы (*Numenius*) - крупные кулики (размером с мелкую утку) с длинным, серповидно изогнутым вниз клювом и очень длинными четырехпалыми ногами. В нашей стране гнездятся 4 вида. Чаще встречается большой кроншнеп (*Numenius arquata*), гнездящийся в степях, в поймах рек и по большим болотам. Зимует в Закавказье, Индии и Африке.

Турухтан (*Philomachus pugnax*) замечателен разнообразием брачного наряда самцов, у которых весной развивается ярко окрашенный “воротник”. В отличие от большинства других куликов, турухтаны не разбиваются на пары, и весь брачный период самцы держатся стайками. Гнездятся по болотам одиночно или небольшими группами. Распространены преимущественно в тундрах и лесотундрах Евразии.

Вальдшнеп (*Scolopax rusticola*) - один из самых крупных куликов (масса 300-450 г). Гнездится по всей лесной зоне России, исключая самую северную ее полосу. Зимует в Южной Азии и отчасти в Южной Европе. Зимой обычен на Кавказе, в Крыму, Туркмении. Весной вальдшнепы перед спариванием своеобразно токут. Ток их называют тягой. Вальдшнепы-самцы после захода солнца начинают летать (“тянуть”) над лесными полянами, издавая при этом особые звуки, так называемое хорканье и цыканье. Самки иногда тоже “тянуть”, но молча или только цыкая. К вальдшнепам близки дупели и бекасы, но они держатся не в лесу, а на сырых лугах или травянистых болотах. Зимуют там же, где и вальдшнепы. Являются объектами спортивной охоты.

ОТРЯД ГОЛУБЕОБРАЗНЫЕ (COLUMBIFORMES)

Объединяет два подотряда: голубей (*Columbae*) и рябков (*Pterocletes*), представители которых резко отличаются друг от друга.

Голуби (*Columbae*) - строго дневные птицы, плотного телосложения, с коротким клювом, имеющим восковицу. Ноздри прикрыты кожистыми крышечками. Крылья у современных голубей хорошо развиты, полет быстрый. Копчиковая железа развита слабо или отсутствует. Зоб хорошо развит и в период размножения выделяет “молоко”, служащее для кормления птенцов. Птенцы гнездового типа. В кладке 2, реже 1 яйцо. Насиживают самка и самец. Моногамы. Распространены почти по всей земле, кроме полярных стран. Наиболее многочисленны на Малайском архипелаге и в Австралийской зоогеографической области. Общее число видов 290, в России - 8 видов, например: клинтух (*Columba oenas*), вяхирь (*Columba palumbus palumbus*), сизый голубь (*Columba livia*, рис. 148), обыкновенная горлица (*Streptopelia turtur*).

Преимущественно лесные, реже горные или связанные с поселением человека птицы. Корм разнообразный, собираемый главным образом на земле. Немногие виды тропических голубей плодоядны. Большинство видов оседлы. В прошлом на островах Св. Маврикия, бурбон, Родригес (близ Мадагаскара) жил крупный, нелетающий наземный голубь - дронг, видимо, истребленный человеком еще в XVII в. В конце XIX в. в Северной Америке был истреблен странствующий голубь (*Ectopistes migratorius*). Разнообразные домашние породы выведены путем одомашнивания сизого голубя (*Columba livia*). Одомашнивание произошло, видимо, около 3-5 тыс. лет до нашей эры.

Сравнительно новым вселенцем в города и поселки Европейской России стала кольчатая горлица (*Streptopelia decaocto*). К началу XX в. распространенная только в Восточном Средиземноморье, она быстро расселилась на запад и север Европы и Великобритании (кроме Испании, Югославии и большей части Скандинавии). В России активно расселяется на север и восток, достигла Поволжья и Предкавказья. Гнездится на деревьях.

Рябки (*Pterocletes*) - средней величины птицы, внешне похожие на голубей, но в отличие от них обитают не в лесах и горах, а в пустынях и степях Африки и Азии. Птенцы у них не гнездового типа, как у голубей, а выводковые. Гнездятся только на земле, в кладке 3-4 яйца. Корм собирают только на земле. Летают очень быстро; крылья длинные, сильно заостренные. Лапки маленькие, иногда со слитыми пальцами. Известно 16 видов. У нас в пустынях водятся два вида рябков - чернобрюхий (*Pterocles orientalis*) и белобрюхий (*Pt. alchata*) и очень своеобразный вид саджа, или копытка (*Syrnoides paradoxus*). Задний палец у саджи отсутствует; три передних пальца, оперенные сверху, срослись, образуя подобие звериной лапки. Когти широкие и тупые. Хвост очень длинный, из узких перьев (рис. 148). Саджа известна своими массовыми перекочевками, во время которых стаи этой птицы

появлялись в рекочевках, во время которых стаи этой птицы появлялись в европейской части России и западнее, до Франции и Англии включительно, а в восточном направлении до Хабаровска. Подобного рода миграции были зарегистрированы в 1863, 1883, 1888 и 1908 гг. и совпадали с массовым размножением сажки.

ОТРЯД ПОПУГАЕОБРАЗНЫЕ (PSITTACIFORMES)

Объединяет 325 видов средних и мелких (массой от 10 г до 1 кг) древесных лесных птиц, распространенных в тропиках и субтропиках. Отдельные виды проникают в умеренную зону. Большинство плодоядны или семеноядны, некоторые плотоядны. Строение клюва своеобразно. Верхняя челюсть сочленена с черепом подвижно, а нижняя челюсть может перемещаться не только вверх и вниз, но и в стороны. Образ жизни у многих стайный. Гнезда обычно устраивают в дуплах, реже в норах и в щелях скал. Южноамериканский попугай калита, или монах (*Myiopsitta monachus*), гнездится не в дуплах, а устраивает (вьет) гнезда в нижней части гнезд других видов крупных птиц. Птенцы у попугаев гнездового типа.

В Южной Америке распространены ярко окрашенные ара (*Ara*), в Австралии - хохлатые какаду (*Cacatuinae*), в Африке - серые жако (*Psittacus*). В Новой Зеландии живут своеобразные наземные совиные попугаи (*Strigops*), утратившие способность к полету. Один из новозеландских видов - попугай кеа, или нестор (*Nestor*), ранее был насекомоядной птицей, но после акклиматизации домашних овец (в 1875 г.) стал хищником. Первоначально он выклевывал из шерсти овец насекомых, затем постепенно стал вырывать куски кожи и мяса. Местами кеа наносит овцеводству существенный вред. В Западной Африке попугаи-неразлучники (*Agapornis*) существенно вредят посевам маиса. В Австралии ряд видов опыляют цветковые растения. Одним из самых многочисленных видов полупустынных степных районов и саванн Австралии является волнистый попугайчик (*Melopritacus undulatus*), которого теперь хорошо знают по одомашненным формам. Естественная их окраска - светло-зеленая со струйчатым волнистым рисунком на голове, хвост темно-синий.

ОТРЯД КУКУШКООБРАЗНЫЕ (CUCULIFORMES)

Преимущественно древесные и кустарниковые птицы (рис. 148), распространенные главным образом в тропической зоне. Из 130 видов кукушек около половины моногамы. Они строят собственные гнезда и самостоятельно насиживают яйца. Другие виды в той или иной мере утратили инстинкт гнездостроения, насиживания яиц и стали гнездовыми паразитами.

Американская кукушка (*Coccyzus erythrophthalmus*) лишь иногда выводит птенцов сама, чаще же яйца подкладывает в гнезда других птиц.

Пятнистая кукушка (*Coccyzus melanocoryphus*) подкладывает яйца в гнезда только немногих видов птиц. При этом ее птенцы не выталкивают птенцов владельца гнезда.

Обыкновенная кукушка (*Cuculus canorus*) никогда не строит своего гнезда и яйца подкладывает в гнезда самых разнообразных (более 125, но чаще примерно 20 видов) птиц. Яйца у кукушек относительно мелкие, массой всего около 3% от массы самой птицы (у дроздов, например, масса яйца 7-8% массы птицы). Характерно большое разнообразие окраски яиц кукушек. Замечено, что окраска яиц обычно близка к окраске птицы того вида, в гнездо которой они отложены. Видимо, это объясняется тем, что существуют определенные биологические расы кукушек, различающиеся цветом откладываемых ими яиц. Особи этих рас подкладывают свои яйца в гнезда птиц, у которых яйца имеют относительно сходную окраску.

Кукушка откладывает яйцо непосредственно в гнездо другой птицы во время отсутствия родителей или на землю, а затем переносит в клюве в гнездо. Выведшийся кукушонок выталкивает яйца или птенцов хозяина гнезда, подлезая под них так, что жертва оказывается у кукушонка на спине. Установлено, что птенец кукушки развивается в яйце быстрее, чем птенцы хозяина. Вылупившийся птенец кукушки обычно довольно похож на птенцов хозяев.

Паразитические виды кукушек распространены преимущественно в восточном полушарии.

Кукушки полезны истреблением большого количества мохнатых гусениц, которых обычно не едят другие птицы. Удалось пронаблюдать, что за 1 ч кукушка съедала около 100 гусениц.

ОТРЯД СОВООБРАЗНЫЕ (STRIGIFORMES)

Систематически совы стоят далеко от дневных хищных птиц, с которыми они имеют ряд общих внешних конвергентных признаков, возникших в результате приспособления в известной мере к сходным условиям жизни. Так, совы имеют крючковатый клюв с восковицей, когти их острые и сильно загнутые. Однако в связи с преимущественно ночным образом жизни у них выработалось много своеобразных приспособительных черт строения.

Оперение из мягких перьев очень густое, но рыхлое, благодаря чему полет бесшумный. Ориентировка в поисках добычи в основном осуществляется при помощи слуха, который развит очень тонко. Значительно развиты ушные углубления, а перед ушными отверстиями расположены кожистые складки, усиливающие концентрацию звуковых волн. Глаза очень большие, и птицы хорошо видят даже ночью, а голова чрезвычайно подвижная, способная вращаться на 270^0 . Лапы с длинными пальцами служат единственным орудием хватания добычи; четвертый палец может быть противопоставлен двум передним. Зоба, в отличие от дневных хищных птиц, у сов нет. Распространены повсеместно. Общее число видов около 140, в России 11 родов и 17 видов. Птенцы гнездового типа.

Белая сова (*Nyctea scandiaca*) отличается крупной величиной и почти сплошь белой окраской. Гнездится в тундре. Зимой откочевывает несколько к югу. Успешно охотится при полном дневном освещении.

Филин (*Bubo bubo*) - отличается крупной величиной и почти сплошь белой окраской. Гнездится на земле, на скалах, реже на деревьях. В кладке 2-3 яйца. Охотится ночью. Состав пищи варьирует по сезонам и географически. Зимой в Средней Азии ловит главным образом птиц (уток, лысух и т.п.). Летом на юге питается зайцами, тушканчиками, ежами, но основу питания составляют мышевидные грызуны, а в некоторые годы - зайцы.

Ушастая сова (*Asio otus*) средней величины с хорошо развитыми "ушками". Распространена в южной и умеренной зонах России. Держится по островкам древесной растительности и опушкам леса. Гнездится в дуплах, старых гнездах других птиц или на земле. Кладка из 3-7 яиц. Охотится ночью. Питается почти исключительно мышевидными грызунами, изредка ловит птиц (см. рис. 147).

Сычи (*Athene*, *Glaucidium*) - мелкие совы (длина крыла 9-15 см) с большой широкой головой, "ушек" нет.

Серая неясыть (*Strix aluco*) - один из самых обычных наших сов. Это крупная, величиной с ворону, птица, ушных пучков у нее нет. Распространена в лесной полосе Европы, Сибири, Кавказа и в Средней Азии. Оседлая и сравнительно малоподвижная птица. Гнездится в дуплах и на деревьях. Охотится ночью.

Как видно из всех приведенных данных, совы питаются преимущественно мышевидными грызунами, нередко наносящими вред сельскому хозяйству. Польза сов усиливается еще и тем, что они охотятся ночью, когда другие хищные птицы спят.

ОТРЯД КОЗОДОЕОБРАЗНЫЕ (CAPRIMULGIFORMES)

Ночью насекомоядные птицы средних размеров (масса тела от 50 г до 700 г), внешне в полете несколько похожие на стрижей. Разрез рта очень большой, по краям усаженный жесткими щетинками. Клюв, наоборот, очень маленький. Крылья длинные, острые. Оперение рыхлое, мягкое, как у сов. Общая окраска буро-серая с темными струйками, напоминающая кору хвойных деревьев или покров почвы. Сидящего козодоя заметить трудно, так полно сливается его окраска с фоном дерева или почвы.

Образ жизни ночной или сумеречный. Питаются насекомыми, которых ловят на лету, ориентируясь на слух. Успешной добыче насекомых в темноте способствует огромный разрез рта и сидящие по его краям щетинки, которые увеличивают ловчую поверхность. Распространены широко, кроме холодных стран. Гнездятся в дуплах, пещерах или на земле. Некоторым видам, гнездящимся в пещерах, свойственна способность к эхолокации. В Северной Америке известны случаи впадения в кратковременную зимнюю спячку.

В нашей стране водится обыкновенный козодой (*Caprimulgus europaeus*), населяющий сухие леса (рис. 148). Гнездится на земле, откладывая яйца в ямку почвы. Кладка обычно из 1-2 яиц. В воспитании птенцов участвуют оба родителя. Птицы очень полезные. В Южной Азии распространены своеобразные лягушкороты (*Podargidae*), которые ловят добычу не на лету, а собирают ее (насекомых, иногда мелких грызунов) с поверхности почвы или ветвей деревьев.

В горных тропических лесах Южной Америки живет своеобразный козодой гуахаро (*Steatornis caripensis*). Он питается ягодами и семенами, которые склевывает с ветвей на лету. Гнездится группами в глубоких темных пещерах, откладывая яйца на уступах стен. В темноте пещер ориентируются при помощи эхолокации: издают низкочастотные звуки в 4-7 кГц и улавливают их отражение от предметов.

ОТРЯД СТРИЖЕОБРАЗНЫЕ (APODIFORMES)

Отряд объединяет два подотряда - стрижей (*Apodi*) и колибри (*Trochili*). Общая особенностью служат длинные острые крылья и связанный с этим быстрый, верткий полет. Есть характерные черты в строении скелета и внутренних органов.

Стрижи (*Apodi*) внешне похожи на ласточек, с которыми имеют много общего и в образе жизни (рис. 1480). Однако, как показывает сравнительная анатомия, систематически они далеки и внешнее сходство их есть результат не родства, а конвергенции. Пища стрижей состоит из мелких насекомых, которых они ловят на лету. По земле двигаться не могут, так как ноги очень короткие и все четыре пальца обращены вперед. Клюв очень маленький, разрез рта, наоборот, очень большой, заходящий за уровень глаз. Крылья длинные, несколько серповидно изогнутые. Большую часть времени проводят в воздухе, охотясь за насекомыми. Пьют и даже купаются в полете. Скорость полета у некоторых видов до 120-170 км/ч. Температура тела не столь постоянна, как у большинства других птиц, и при резком похолодании стрижи впадают в оцепенение - короткую спячку.

Известно около 60 видов. В нашей стране наиболее широко распространен обыкновенный стриж (*Apus apus*). В Европе этот вид явно тяготеет к городам и поселкам, в постройках которых гнездится в лесах, в дуплах. В Восточной Сибири гнездится почти исключительно в лесах. Корм птенцам приносит в виде комка насекомых, склеенных слюной, около 30-35 раз в сутки.

В Юго-Восточной Азии на островах Малайского архипелага и Полинезии распространены стрижи - саланганы (*Callocalia*). Они колониями. Виды саланганов, гнездящихся в глубине пещер, куда вовсе не проникает свет, обладают способностью к эхолокации, обеспечивающей ориентировку. Некоторые виды гнезда строят только из затвердевающей на воздухе слюны. Это так называемые "ласточкины гнезда" - пищевой деликатес местного населения. Есть виды, которые для постройки гнезд используют не только слюну, но и мелкие частицы растений: кусочки коры, волокна, мелкие лишайники. Гнездо строят очень долго - около 40 дней.

Колибри (*Trochili*) представляют хорошо обособленную группу, включающую мелких и мельчайших птиц. Крупные колибри - величиной с ласточку, самые мелкие не более шмеля. Окраска обычно очень яркая, взмахивают глазами. Число взмахов может достигать 20-25, а у некоторых и 50 в секунду. В связи с огромной мускульной работой сердце очень большое - в 3 раза крупнее желудка. Температура тела непостоянная, и при ночном похолодании она опускается до +10...+15°C. При таком состоянии птицы впадают в оцепенение.

Обитают в лесах и крупных кустарниках. Питаются нектаром цветов, мелкими насекомыми и пауками, находящимися в цветках. При кормлении на растении (в отличие от нектароядных птиц восточного полушария) не садятся, а находятся в воздухе, крайне своеобразно работая крыльями и “зависая” на одном месте. Клюв у большинства видов длинный, часто слегка изогнутый, приспособленный для высасывания нектара. Гнездятся на ветвях. Сторит гнездо и насиживает 14-19 суток кладку из 2 яиц только самка. Птенцы выклевываются беспомощными и вскармливаются самкой, которая вводит нектар в пищевод птенцов своим длинным клювом. Многие виды колибри опыляют растения, перенося на голове прилипающую пыльцу. Общее число видов около 300. Распространены в Южной и Северной Америке; по западному побережью последней проникают на север до Южной Аляски. Известны залеты на Чукотку охристого колибри (*Selasphorus rufus*).

ОТРЯД ДЯТЛООБРАЗНЫЕ (ICIFORMES)

Отряд включает в себя два подотряда: примитивных дятлообразных (*Galbulidae*) и настоящих дятлов (*Pici*).

Весьма специализированные древесные птицы мелкой и средней величины, гнездящиеся и питающиеся на деревьях их семенами, плодами или насекомыми, живущими в коре и древесине. Пищу добывают клювом разной формы, но всегда хорошо развитым и сплошь роговым. Некоторые виды, например, из семейства бородатковых (*Capitonidae*) в Южной Азии, Африке, ловят насекомых подобно нашим мухоловкам: подкарауливают их, сидя на ветвях. Африки кормится чаще плодами и ягодами. По деревьям лазают очень ловко. Когти загнутые, туловище весьма подвижное, так как спинные позвонки не сращены. Распространены главным образом в тропиках. Птенцы гнездовые.

Туканы, или перцеяды (*Rhamphastidae*), - обитатели тропических лесов Южной и Центральной Америки. Это ярко окрашенные птицы с огромным клювом, несущим по краям зубчики (рис. 148). Питаются фруктами, реже птицами и их яйцами. Гнездятся в дуплах.

Настоящие дятлы (*Pici*) - очень многочисленная группа лазающих древесных птиц с долотообразным клювом; лапы короткие, с загнутыми когтями, наружный палец может поворачиваться назад. Рулевые перья с жесткими заостренными стержнями. При лазании по стволам деревьев дятлы опираются на рулевые перья, служащие своего рода подпоркой для птицы, сидящей на стволе. Питаются насекомыми и их личинками, которых извлекают из коры и древесины, разрушая их долотообразным клювом. Язык очень длинный, с шипиками на конце. Рожки подъязычной кости тянутся по бокам черепа, загибаются вверх на затылке и переходят далее вдоль темни на лоб, а иногда и до верхней челюсти. При движении подъязычного аппарата вперед язык выдвигается из разреза клюва более чем на длину головы. Кроме насекомых дятлы едят семена хвойных. Гнездятся в дуплах, которые зачастую выдалбливают сами в деревьях с гнилой сердцевинной. Кладка из 3-5 яиц, насиживают самка и самец. Птенцы гнездовые.

В нашей фауне более 10 видов. Основные из них - черный дятел, или желна (*Dryocopus martius*), большой пестрый дятел (*Dendrocopus major*, рис. 148), малый пестрый дятел (*D. minor*), трехпалый дятел (*Picoides tridactylus*), зеленый дятел (*Picus viridis*).

Дятлы играют большую положительную роль в жизни леса. Ежедневно они уничтожают многие сотни насекомых-вредителей-короедов, слоников, гусениц шелкопрядов. Особенно велика польза летом, когда дятлы питаются насекомыми. Зимой они чаще едят семена хвойных. Сорванные шишки дятлы укрепляют в выдолбленные в дереве пазы или в развилке между ветвями и только после этого вытаскивают из них семена. И использованные шишки бросают на землю. Места, в которые дятлы укрепляют шишки, называют “кузницами”. Под “кузницами” нередко образуются большие кучи использованных шишек, по несколько сот штук, а иногда и более тысячи. Вред, наносимый дятлами, ничтожен и с лихвой окупается их полезной деятельностью. Положительная роль дятлов в жизни леса отражена в народном изречении “дятел - доктор леса”.

В Южной Африке живет своеобразный земляной дятел (*Geocolaptes olivaceus*), который в отличие от подавляющего большинства видов обитает в безлесных местах по скалистым склонам гор, берегам глубоких русел рек и оврагов. Роет норы в береговых обрывах до 1 м длиной, гнездо выстилает шерстью.

В Красную книгу МСОП включено 7 видов. Из-за вырубki лесов и освоения территорий человеком к середине XX века исчез белоклювый королевский дятел (*Campephilus principalis*), обитавший в США.

ОТРЯД РАКШЕОБРАЗНЫЕ (CORACIIFORMES)

Обширная (около 200 видов) и весьма разнообразная по строению и биологии группа птиц, объединяемых в один отряд по некоторым общим анатомическим признакам (строению нёба, шеи и др.). Окраска птиц яркая, сходная у самцов и самок. Гнездятся в норах и дуплах. Распространены в основном в тропических районах. Отряд распадается на несколько подотрядов, что свидетельствует о самостоятельности входящих в отряд групп.

Подотряд ракши (*Coraci*) внешне напоминают врановых, например галок. Сюда относятся главным образом тропические птицы. У нас встречается обыкновенная сизоворонка (*Coracias garrulus*) величиной с галку, красивой сине-голубоватой окраски. Гнездится в дуплах и норах на юге страны.

Подотряд зимородки (*Alcedines*) - мелкие лесные и прибрежные птицы с удлинённым коническим клювом и очень яркой окраской. Обитают главным образом в тропиках. У нас водится голубой зимородок (*Alcedo atthis*), живущий по берегам рек. Птица эта подолгу сидит на свисающих над водой ветвях и, увидев рыбу, бросается за ней, иногда несколько погружаясь в воду. Гнездится в норах.

Подотряд щурки (*Merops*) - ярко окрашенные стройные птицы с длинным клювом и острыми крыльями. Питаются насекомыми, которых ловят в воздухе, напоминая этим ласточек. У нас в южной полосе широко распространена золотистая щурка (*Merops apiaster*), которая местами приносит вред уничтожением пчел. Гнездится в норах.

Подотряд удода (*Upidae*) - мелкие древесные и наземные птицы с длинным, саблеобразно загнутым клювом; окраска яркая (рис. 148). Особая клоакальная железа выделяет вонючую темную жидкость, которую самка выпрыскивает, защищаясь от врагов. Гнездятся в дуплах. Обыкновенный удода (*Upupa epops*) распространен в средней и южной полосах России.

Подотряд птицы-носороги (*Bucerotes*) - крупные тропические птицы Азии и Африки, яркой окраски и с громадным клювом. Обитают в лесах. Питаются плодами. Гнездятся в дуплах, отверстия которых замазывают глиной, так что остается только маленькое отверстие, через которое самец кормит сидящую на яйцах самку. Самка сидит замурованная в дупле около трех недель. Когда птенцы подрастают, отверстие расширяется и выводок покидает дупло.

ОТРЯД ВОРОБИНООБРАЗНЫЕ (PASSERIFORMES)

Наиболее многочисленный отряд, насчитывающий свыше 5 тыс. видов, т.е. более половины всех современных видов. Внешний вид и размеры многообразны. Самый мелкий вид - воробей - имеет массу 5-6 г; крупный например ворон, - 1100-1500 г. большинство воробьиных приурочено к лесной и кустарниковой растительности: число наземных видов сравнительно мало среди воробьиных нет настоящих водных птиц хотя оляпки могут бегать под водой. Все виды птенцовые. Характерно тщательное устройство гнезд. Многие выводят птенцов два раза в год. Есть животоядные растительноядные и всеядные птицы.

Воробьиные делятся на несколько подотрядов.

Кричащие воробьиные (*Clamatores*) - примитивные виды с несимметрично расположенными голосовыми мускулами, которых бывает не более двух пар. Несколько более 1 тыс. видов населяют преимущественно Южную Америку, частично Северную

Америку и тропики восточного полушария. Некоторые древесные птицы лазают по стволам деревьев подобно нашим поползням.

Ложнопевчие воробьиные (Menurae) - небольшая группа видов, распространенных в Австралии. Голосовые связки слабее, чем у настоящих воробьиных. Основное семейство - птицы - лиры (Menuridae) внешне напоминают фазанов. Живут в лесах с густым подлеском. Держатся на земле, быстро бегают, неохотно взлетают.

Певчие воробьиные (Oscines, или Passares) - основная группа отряда, объединяющая более 2/3 всех видов отряда. Голосовой аппарат хорошо развит, голосовых мышц 5-7 пар. Нижние кольца трахеи срастаются в костный барабан. В этом подотряде около 4 тыс. видов, объединяемых по разным системам в 52-70 семейств (около 1000 родов).

Наиболее обычные из них семейства - жаворонки, ласточки, трясогузки, дрозды, славки, мухоловки, сорокопуты, скворцы, врановые, райские птицы, синицы, поползни, нектарницы, вьюрки, ткачиковые.

Контрольные вопросы

1. Сколько отрядов входят в налотряд летающих?
2. Сколько видов килевых птиц насчитывается в настоящее время, как широко они распространены?
3. Дайте характеристику важнейших отрядов килевых птиц по следующему плану-образцу: отряд гагарообразные. Представители. Направлении специализации, основной способ передвижения (плавание, ныряние, полет), наиболее важные черты внешнего вида. Строение клюва, ног. Характер питания. Географическое распространение, образ жизни. Хозяйственное значение

Лекция 25. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПТИЦ. АРХЕОПТЕРИКС. ОХРАНА И ПРИВЛЕЧЕНИЕ ПОЛЕЗНЫХ ПТИЦ

План

1. Предки птиц
2. Археоптерикс
3. Птицы мелового периода
4. Кайнозойские птицы
5. Охрана птиц

Вопрос о происхождении и эволюции птиц выяснен только в самых общих чертах. Несомненно, что предками их были древние ящеротазовые рептилии - архозавры. Обособление от них ветви, приведшей в конечном счете к птицам, надо отнести к началу мезозоя (триасы). Ближе всего птицы стоят к отряду текодонт (Tecodontia). Было по крайней мере 10 семейств, распространенных космополитно и давших начало динозаврам, крокодилам и некоторым другим группам рептилий. Среди них выделяют прогрессивную группу Pseudosuchia. В последние десятилетия стало ясно, что и псевдозухии неоднородны. Некоторые из них близки к крокодилам, другие родственны динозаврам.

Эволюция группы, приведшей к птицам, шла, видимо, путем приспособления первоначально к лазанию по деревьям, в связи с чем задние конечности служили для опоры тела о твердый субстрат, а передние конечности специализировались для лазания посредством обхвата пальцами ветвей. В последующем развилась способность перепрыгивать с ветки на ветку. Чешуи, покрывающие внешнюю часть передней конечности, удлинились, образовав перьевые зачатки плоскости крыла (рис. 149).

Напомним об удивительной способности птенцов современных гоацинов лазать по деревьям при помощи пальцев крыла. Лазание по деревьям вызывало приспособление в виде противопоставления первого пальца задних конечностей

остальным пальцам. Важным этапом в развитии птиц было расширение краев чешуй и превращение их в перья, которые в первую очередь развились на крыльях и хвосте, а в последующем распространились по всему телу. Появление перьев не только позволило летать (первоначально, видимо, только перепархивать), но и играло очень важную термоизоляционную роль, т.е. в значительной мере обусловило гомойотермность птиц.

Непосредственные предки птиц пока еще не установлены. В прошлом столетии в юрских отложениях были найдены сначала отпечаток пера, а затем и два сравнительно полных скелета. По одному из них был описан археоптерикс (*Archaeopteryx lithographica*) (рис. 150). В настоящее время известно семь палеонтологических остатков археоптериксов. У этих животных, безусловно, птичьими чертами являются перьевой покров, видоизмененные в крылья передние конечности, саблевидные лопатки, сросшиеся в дужку ключицы, строение таза, наличие в задних конечностях сросшейся плюсны - цевки - и первого пальца, противопоставленного трем остальным пальцам ноги. Наряду с этим археоптериксам свойственны многие черты рептилий: отсутствие рогового клюва, наличие зубов, длинный (около 20 позвонков) хвостовой отдела позвоночника, узкая и без киля грудина, брюшные ребра. Три пальца передних конечностей были хорошо развиты и вооружены когтями; таз соединен с позвонками, а не сращен, как у птиц (рис. 151).

Анализ строения археоптериксов дает основание для предположения об их образе жизни. Это были древесные лазающие животные, которые могли перепархивать и планировать, но не летать. Об этом говорят слабый скелет передних конечностей, свободные пальцы, слабая, без киля, грудина в гладкая поверхность костей крыла, свидетельствующие об отсутствии мощной летательной мускулатуры. Судя по строению таза, они откладывали мелкие яйца размером в 1/4 куриных яиц. Слабые зубы говорят о питании что указывает строение конечностей и их поясов.

Никаких звеньев, связывающих первоптиц с настоящими летающими птицами, не обнаружено. В 1984 году в Эйхштадте (Германия) состоялась международная конференция по археоптериксу. Изданы труды конференции отдельной книгой "Начала птиц" (1985).

Мнение большинства участников конференции, констатированное в резолюции, отмечает, не следует считать прямым предком современных птиц. Скорее всего он представляет собой боковую ветвь в эволюции птиц.

В последнее время в меловых, юрских и триасовых отложениях США, Аргентины, Испании, Монголии были обнаружены остатки многих примитивных птиц. Некоторые специалисты считают возможным реконструировать предка современных птиц. Наиболее возможным их предком считают протоависа (*Protoavis*) из триасовых отложений США. Для окончательного решения этого вопроса требуются дополнительные исследования.

Из отложений мелового периода известны две весьма своеобразные группы птиц: ихтиорнисы (*Ichthyornis*, рис. 152) и гесперорнисы (*Hesperornis*, рис. 153). Гесперорнисы были водными птицами, не способным к полету. Крыльев у них не было, и передние конечности представлены лишь рудиментами плеча. Грудина не имела киля. Птицы вели водный образ жизни и гребли при плавании хорошо развитыми задними ногами. Внешне они несколько напоминали гагар. Ихтиорнисы были хорошими летунами, о чем можно судить по развитому скелету крыла и большой грудине с высоким килем. У обеих групп челюсти были вооружены зубами.

В третичном периоде появляются вполне типичные птицы, очень близкие к современным. В эоцене еще встречаются зубатые формы (*Odontopteryx*), систематически близкие к современным веслоногим, но уже появляются воробьиные, стрижи, дятлы, сизоворонковые, кулики и другие современные группы. В олигоцене и особенно в миоцене близость состава орнитофауны становится еще большей. Появляется очень много представителей современных родов: филины, совы, фламинго, цапли, чибисы, рябки, гагары, чайки, лысухи, гуси и т.д.

Резюмируя изложенное, приходим к выводу, что предками птиц были, видимо, раннемезозойские рептилии, систематически близкие к псевдозухиям. Первоначально они

представляли наземных животных, бегающих только на задних ногах. Передние конечности их имели хватательную функцию. В последующем образ жизни стал древесным, лазающим. Начала развиваться способность к перепрыгиванию, а затем и к планирующему полету, что было связано с разрастанием и удлинением чешуй. Появилась способность перепархивать с ветки на сетку, с дерева на дерево и обратно. Развитие этой способности привело к возникновению полета. Исходной средой для птиц (во всяком случае, для большинства их) был лес. Об этом свидетельствует и то, что наибольшее число видов птиц и наибольшее разнообразие экологических их типов мы и сейчас находим в лесу.

Одновременно с приспособлением к полету шло совершенствование многих черт строения. Появление перьевого покрова служило важнейшей предпосылкой для гомойотермонности.

Контрольные вопросы

1. От каких рептилий ведут свое начало птицы, в какое геологическое время могли появиться предки птиц?
2. Кто такой археоптерикс? Опишите детально его внешний вид и строение тела.
3. Что представляли собой птицы мелового периода?
4. К какому времени относится пышный расцвет современных птиц?

ЭКОЛОГИЯ И ПОВЕДЕНИЕ ПТИЦ

План

1. Размножение и развитие птиц, забота о потомстве.
2. Миграции птиц
3. Питание и народнохозяйственное значение птиц
4. Географическое распространение птиц
5. Экологические группы птиц
6. Полет и его вариации в связи с биологией

Условия существования и общее распространение. Географическое распространение птиц исключительно широко. Они заселяют практически всю поверхность земли и на север проникают до полюса. Число только гнездящихся видов птиц на острове Рудольфа (Земля Франца-Иосифа - 81° с.ш.) равно 8. Во время дрейфа ледокольного тупик, три вида чаек, кайра. На Земле Гранта (между 82 и 83° с.ш.) гнездятся белая сова, тундряная куропатка, пуночка, несколько видов куликов, крачка, поморник, гага, утка-морянка и черная казарка. Сотрудники дрейфующих полярных станций неоднократно наблюдали в районе Северного полюса таких птиц, как пуночка и чайка.

На крайнем юге, показали наблюдения антарктических экспедиций, птицы проникают даже во внутренние районы Антарктиды.

Вертикальное распространение птиц также весьма значительно. Казуары на Новой Гвинее встречены на высоте до 2 тыс. м над уровнем моря. Чаек и крачек в нагорной Азии наблюдали на высоте до 4,7 тыс. м над уровнем моря, а грифов - на высоте 7 тыс. м. Даже колибри местами распространены до высоты 4-5 тыс. м. С другой стороны, некоторые морские птицы (гаги, бакланы, пингвины) при добывании корма погружаются в воду на глубину до 20 м.

Широкое распространение птиц и наличие их в весьма разнообразных, часто мало благоприятных жизненных условиях понятно, если учесть ряд прогрессивных особенностей этих животных. Так, птицы, в большинстве обладающие постоянной и высокой температурой тела, сравнительно легко переносят разнообразие температурных условий внешней среды. Надо иметь в виду совершенство размножения, при котором яйца развиваются в гнездах в относительно постоянных условиях температуры и влажности.

Обладая способностью летать, птицы легко преодолевают преграды, непроходимые для большинства других позвоночных. Способность птиц быстро перемещаться позволяет им заселять области, где существование возможно только в немногие месяцы года, и улетать из этих областей подчас на громадное расстояние в места, где условия для жизни в данное время года более благоприятны. Заселение птицами арктических и бореальных пространств в подавляющем большинстве случаев связано с указанной биологической чертой птиц.

Из сказанного, конечно, не следует, что возможности распространения птиц безграничны. Хотя птицы способны переносить весьма разнообразные температурные условия, значение температурного фактора в жизни птиц огромно. Северный предел расселения насекомоядных птиц определяется, в конечном счете, условиями температуры, так как при низкой температуре насекомых, период активности насекомых не обеспечивает возможности выкорма птенцов. Температурные условия определяют распространение многих видов растений, с которыми связаны птицы как с источником пищи или укрытиями. Большое значение имеет косвенное воздействие температуры на жизнь водных и болотных птиц, так как похолодание вызывает замерзание почвы и водоемов, где эти виды кормятся. Здесь следует учесть, что низкая температура резко повышает теплоотдачу тела птиц. Так, птица величиной с воробья при 22⁰С выделяет 1339 кДж/ч, а при +14⁰С - уже 4166 кДж/ч. Повышенная теплоотдача, естественно, вызывает повышенную потребность в пище, а возможность ее получения в это время сокращается.

Существенное значение в жизни птиц световые условия. Это можно видеть хотя бы из того, что подавляющее большинство птиц ведет строго дневной образ жизни. Сокращение продолжительности световой части суток делает существование многих птиц затруднительным, так как уменьшается возможность добычи необходимого количества корма. Надо учесть, что продолжительность дня уменьшается в осенне-зимний период, когда потребность в корме в связи с понижением температуры возрастает. В итоге разрыв между потребностью, что многие виды вынуждены откочевывать к югу, в условия более длительного дня. Характерно, что зачастую птицы, отлетая несколько к югу, не выходят из пределов свойственной им ландшафтной зоны, и хотя температурные условия при этом не улучшаются, более длинная светлая часть суток обеспечивает здесь возможность сбора необходимого количества пищи. Видимо, с этим в значительной мере связаны зимние кочевки синиц, чечеток и ряда других птиц. С другой стороны, существует мнение, что отлет ряда видов весной на север для гнездования связан с относительно коротким днем в тропических широтах летом.

Чувствительность птиц к недостатку света существенно различна у разных видов. Вот некоторые данные, характеризующие критический минимум освещенности, выраженный в люксах: зяблик - 12, мухоловка-пеструшка - 4, кукушка - 1, дрозд-рябинник - 0,1.

Избыток освещения не имеет отрицательного значения. На Крайнем Севере, где летом солнце не заходит в течение нескольких месяцев, ночные виды птиц не терпят лишений и легко переходят на дневной образ жизни. Таковы белая и ястребиная совы, мохноногий сычик. Более того, именно непрерывный день позволяет выкормить птенцов в Арктике ряду птиц в течение очень короткого лета. Замечено, что некоторые виды выкармливают птенцов круглосуточно (кайры), другие - с очень небольшим перерывом в середине ночи (воробьиные). В результате период развития птенцов в гнезде в Арктике короче, чем у тех же видов в более южных широтах. Быстрее, видимо, идет и развитие молодых после вылета из гнезд.

Специализированных ночных птиц сравнительно немного. К ним относятся филины, сычи, киви. Однако некоторые ночные виды при недостатке пищи охотятся и днем, например болотная сова и некоторые сычи. Есть виды, ведущие сумеречный образ жизни. Таковы козодои, некоторые цапли.

Размножение. Биология размножения птиц характеризуется многими прогрессивными чертами: 1) оплодотворенные яйца большинство птиц откладывают в

специальные защитные сооружения - гнёзда, а не просто в наружную среду, как поступают почти все виды предшествующих классов; 2) яйца развиваются под влиянием тепла, сообщаемого им телом родителей, и, следовательно, температурные условия развития эмбриона создают птицы-родители, а не зависят от случайностей погоды, как это характерно для развития рыб, амфибий и рептилий; 3) родители теми или иными способами защищают гнёзда от врагов; 4) выведшихся молодых не оставляют на произвол судьбы, как это характерно для всех предшествующих групп позвоночных, родители длительное время выкармливают и охраняют их. Сохранность молодых и бесперебойное обеспечение их пищей у птиц неизмеримо больше, чем у нижестоящих классов.

Яйцекладность птиц доведена до такой степени совершенства, что по конечному эффекту не уступает живорождению млекопитающих. Об этом можно судить по ничтожно малой начальной плодовитости птиц (по числу отложенных яиц), которая в несколько раз меньше, чем в целом у рептилий, и в десятки - сотни раз меньше сравнительно с амфибиями.

Причины, определяющие отсутствие среди птиц явления живорождения, заключаются, видимо, в характере у них овуляции. У живородящих (и яйцеживородящих) рыб, амфибий рептилий и млекопитающих яйца созревают в значительном числе в короткий промежуток времени. У птиц же яйца выходят из яичника с промежутком примерно в 24-72 ч. Это затрудняет оплодотворение яиц (при условии, что первые созревшие и оплодотворенные яйца остаются в половых путях). Кроме того, большой интервал во времени оплодотворения первых и последних яиц привел бы к существенной разнице в развитии эмбрионов, что, в свою очередь, делает невозможным одновременное их рождение.

Рассмотрим более детально отдельные стороны биологии размножения.

Половой зрелости птицы достигают в различные сроки: мелкие воробьиные - в возрасте 8-12 месяцев; на втором году жизни начинают размножаться врановые, мелкие чайки, утки, мелкие дневные хищники; к концу третьего года жизни становятся половозрелыми крупные чайки, гагары, орлы.

Ко времени достижения зрелости у многих птиц появляется половой диморфизм, который выражается в размерах особей, других морфологических признаках, окраске. Самцы как например казуары, киви, тинаму, дневные хищники. Окраска самцов более яркая, особенно у полигамов (куриные). Однако есть и исключения. У нашего северного кулика-плавунчика самка имеет более яркую окраску. У этих птиц яйца насиживает только самец. Самцам часто свойственны роговые выросты - шпоры - более длинные перья хвоста (фазаны, куры, тетерева). Существенны различия в строении голосового аппарата: у самцов обычно нижняя гортань более дифференцирована и имеет более мощную голосовую мускулатуру.

Половой диморфизм отсутствует у многих (хотя и у меньшинства) видов птиц, например у пингвинов, трубконосых, веслоногих, гагар, стрижей и ряда других. Очень слабо он выражен у чаек, чистиков, пастушков, куликов и многих воробьиных.

Взаимоотношения полов у огромного большинства видов имеют форму моногамии, т.е. образования в брачное время пар. Однако пары создаются на весьма различное время. Так, лебеди, крупные хищники, аисты образуют пары на несколько лет, а в отдельных случаях, возможно, и на всю жизнь. Гуси, некоторые утки (пеганка, огарь), многие воробьиные живут парами в течение одного сезона размножения; пары распадаются после вывода только в брачный период до начала откладывания яиц; после устройства гнезда пары лишь на время совокупления, т.е. на несколько минут или часов. В течение сезона размножения самцы у этих птиц оплодотворяют иногда очень большое число самок, так как пары ежедневно формируются вновь. По существу здесь наблюдается уже явление полигамии, точнее, полигинии (т.е. многоженства). Таковы тетерева, глухари, турухтаны, колибри. Настоящая полигиния в естественных условиях свойственна павлинам, а среди домашних птиц - курам.

Наконец, среди немногих птиц явление полигамии имеет форму полиандрии, т. е. многомужества. Она доказана для трехперсток (*Turnices*), куличков-плавунчиков, тинаму.

Разбивка на пары, хотя бы и очень кратковременные, у птиц сопровождается своеобразным поведением - брачными играми, или токованием, стимулирующим половое возбуждение и подготавливающим птиц к совокуплению. Токование выражается в принятии птицей своеобразных положений тела, в особых движениях, в разворачивании оперения, в издавании своеобразных звуков, а у некоторых (полигамных) птиц в драках. Наши тетерева при токах собираются часто по несколько десятков на лесных полянах еще ночью, разгар же тока приходится на раннее утро. Самцы ходят по земле, распутив крылья и распушив хвост. Они своеобразно поют, издавая мелодичный бурлящий звук, а в период наибольшего возбуждения издают короткое шипящее “чу-фых”. Между самцами возникают жестокие драки. Самки сидят на краю поляны или в кустах.

Бекасы токут в воздухе, то взмывая вверх, то падая стремительно вниз. При падении бекас распускает рулевые перья, которые, встречая потоки воздуха, вибрируют. При этом возникает довольно громкий звук, несколько напоминающий бление овцы (рис. 154). Самцы гагар токут на воде, быстро при этом плавая и вспенивая воду. Токующая белая куропатка взлетает время от времени с земли в воздух, издавая громкий квохчущий звук. Пение весьма характерно для птиц в брачное время. Большинство поет весьма характерно для птиц в брачное время. Большинство поет голосовыми связками, но некоторые используют для этого и другие органы. Уже указано, что характерный звук токующего бекаса возникает в результате вибрации рулевых перьев. Дятлы “поют” клювом: сидя на сухой ветке, птица часто ударяет по дереву, выбивая так называемую барабанную дробь.

Токование самцов птиц (равно как и другие формы их поведения в брачный период), по выражению знаменитого отечественного физиолога И.П.Павлова, является одним из важнейших стимулов внешней среды, ее “сигналов”, без которых невозможна физиологическая подготовка и нормальное протекание полового цикла у самок, реализация их врожденного инстинкта размножения. Брачное поведение птиц - одно из ярких проявлений их высшей нервной деятельности.

Разбившись на пары, птицы устраивают гнезд и по удаленности их друг от друга всех птиц делят на две группы: колониальных и одиночных (или территориальных). Колониально гнездящихся птиц меньшинство, хотя они есть в разных отрядах. Таковы, например, кайры, многие чайки, бакланы, пеликаны, колпицы, каравайки, грачи, береговые ласточки и ряд других. Колониальное гнездование характерно для видов, у которых мало мест, подходящих для гнездования, и распространены они весьма неравномерно. Как правило, кормовые ресурсы вблизи от мест гнездования очень богаты. Например, кайры, образующие крупные гнездовые колонии, имеют сравнительно малый выбор участков морского побережья со скалистыми уступами, годными для гнездования и расположенными рядом с участками моря, богатыми кормом.

Колониальный тип гнездования имеет известные преимущества перед одиночным, главным образом в плане защите от хищников. Острой конкуренции за места для устройства гнезд в этом случае обычно не возникает.

Одиночно гнездящиеся птицы имеют ясно выраженные индивидуальные участки, на которых они располагают гнездо и с которого собирают корм для себя и птенцов. Гнездовые участки разных пар в той или иной мере отграничены друг от друга, и у ряда видов они охраняются хозяевами от вторжения других особей своего вида, а иногда и от особей других, биологически близких видов. Охрана гнездовой территории характерна для птиц, обладающих сравнительно слабой способностью к полету, которые не могут приносить к гнезду одновременно большие порции корма, и для видов. У которых кормовые объекты находятся в рассеянном состоянии. Особенно наглядно охрана гнездовой территории выражена у насекомоядных воробьиных. Таковы, например, лесной

конек, серая мухоловка, мухоловка-пеструшка и другие. Очень энергично охраняет гнездовой участок белая куропатка.

Размеры гнездовых участков существенно различны у разных видов. У серой мухоловки в Подмоскovie он равен 6-10 тыс. м², у мухоловки-пеструшки - 10-20 тыс. м², у лапландского подорожника - 20 тыс. м². Сторожевые посты самцов, охраняющих свою гнездовую территорию, у этого вида располагаются примерно на расстоянии 150-250 м друг от друга.

Есть ряд видов одиночно гнездящихся птиц, не охраняющих участок гнездования или места сбора корма. Таковы, например, речные утки, голуби, кулики. В большинстве это выводковые птицы, у которых нет надобности собирать и приносить к гнезду корм.

Гнезда птиц крайне разнообразны (рис. 155-158). Характер гнезда определяется видовыми биологическими особенностями птиц и зависит от экологической обстановки в местах гнездования. В простейшем случае никакой строительной работы птица не производит. Так, кайры откладывают одно яйцо на небольшой уступ скал. Козодой откладывает 1-2 яйца в ямку почвы, не сооружая подстилки (рис. 155). Малый зуек и речные крачки откладывают яйца в естественные углубления на песке. Подстилки в гнезде нет, но края ямки обложены мелкой галькой, предохраняющей от осыпания песка.

Незначительное количество строительного материала употребляют многие кулики и куриные, откладывающие яйца в углубление почвы и сооружающие едва заметную подстилку.

Примитивно устроенные гнезда бывают и у птиц, гнездящихся на деревьях. Так, некоторые голуби делают гнезда из немногих веток, которые образуют небольшой помост. Гнезда дневных хищников представляют собой также помост из ветвей, толщина которого весьма значительная.

Большинство воробьиных имеют совершенные гнезда с глубоким лотком. В качестве строительного материала они используют сухую траву, лишайники, мох, шерсть, перья. Дрозды обмазывают гнездо изнутри глиной. У древесных птиц гнездо помещается обычно в развилке ветвей и весьма искусно замаскировано. Необходимость защиты гнезда привела к постройке некоторыми птицами закрытых гнездомиков. Таковы гнезда пеночек, длиннохвостой синицы (рис. 156), синицы-ремеза, некоторых тропических нектарниц. В двух последних случаях гнезда подвешены на тонких веточках, что делает их недоступными для лазающих хищников.

Своеобразные гнезда строят африканские ткачи. Колония гнезда этих птиц имеет вид огромного зонта, висящего на ветке. В общей постройке располагаются гнездовые камеры отдельных особей.

Многие птицы гнездятся в дуплах. Дятлы выдалбливают их сами в деревьях с трухлявой сердцевинкой. Синицы, скворцы, вертишейки, некоторые совы, попугаи и голуби селятся в дуплах, сооруженных дятлами, или в естественных пустотах в деревьях. Южно-азиатские птицы-носороги замазывают вход в дупло глиной, оставляя лишь небольшое отверстие, через которое самец кормит сидящую на яйцах самку (рис. 157). Наконец, ряд видов роют в земле норы, в конце которых и устраивают гнездо. Нору птицы роют клювом и лапами. В норах гнездятся береговая ласточка, щурки, зимородки, топорики.

В гнезде обычно создается относительно стабильная температура (табл. 8).

Таблица 8

Амплитуда изменения температуры в гнезде и во внешней среде, °С

Виды птиц	Внешняя среда		Гнездо	
	Абсолютные пределы колебаний температуры	Амплитуда	Абсолютные пределы колебаний температуры	Амплитуда
Садовая славка	13-25	12	21-31	10

Сорокопут-жулан	1125	14	23-30	7
Лесной конек	9-29	20	28-32	4
Соловей	9-29	20	27-32	5

Еще более стабильна температура в гнездах, устроенных под землей в норах. При колебаниях температуры окружающей среды в 10°C в гнезде береговой ласточки она меняется всего на 1°C .

Весьма своеобразно гнездование новогвинейских сорных кур (*Megapodiidae*). Они выбирают участки с песчаным грунтом, обычно экспонированные на юг, вырывают здесь большую яму и заполняют ее специально собранной растительностью, которая начинает гнить. Птицы держатся около гнезда несколько месяцев, многократно перекапывая его и регулируя в нем температуру. При температуре в гнезде около $+29^{\circ}\text{C}$ птицы вырывают в нем небольшую камеру, в которую откладывают яйца. После окончания кладки камеру засыпают смесью песка и гниющего мусора. Развитие яйца происходит без насиживания, под влиянием тепла от нагрева почвы солнцем и теплом, возникающим в результате гниения растительного мусора (рис. 158).

Гнезда птиц разными способами защищены от хищников. Часто это достигается маскировочной окраской яиц. Так бывает у видов, гнездящихся одиночно открыто на земле. Яйца козодоев, рябков, некоторых куликов трудно заметить даже с расстояния 1-2 м. Мелкие воробьиные птицы искусно маскируют само гнездо, влетая в его наружные стенки мох, лишайники и другие растения, в результате чего гнездо кажется наростом на дереве или утолщением сучка. Для полноты обзора укажем еще раз, что защита гнезда достигается также подвешиванием его на тонких ветвях (ремезы), помещением его в дуплах и норах.

Весьма характерные приспособления существуют у некоторых пластинчатоклювых и воробьиных. Так, казарки часто гнездятся в непосредственной близости от гнезда сокола-сапсана, который, активно защищая свое гнездо, тем самым способствует и сохранности гнезд гнездящихся рядом казарок. Воробьи в пустынях обычно устраивают свои гнезда в толще сложенного из ветвей гнезда степного орла или орлана.

Число яиц, откладываемых птицами, в сравнении с амфибиями и рептилиями, ничтожно. Величина кладки варьирует от 1 до 25, иногда несколько более яиц. Одно яйцо несут кайры, некоторые чистики, крупные чайки и крупные дневные хищники. Два яйца в кладке свойственны большинству голубей, колибри, журавлям, гагарам, некоторым козодоям и чистикам. Три яйца обычно бывает у рябков, у большинства чаек. У куликов нормальное число яиц - 4. В кладке у мелких хищников, многих воробьиных 5-6 яиц. Наибольшее число яиц откладывают гусеобразные, куриные и некоторые воробьиные. Так, у краквы 6-14 яиц, у серой утки 7-13, у серой куропатки 12-26, у синиц величина кладки достигает 10-20 яиц.

Как правило, выводковые птицы имеют больше яиц в кладке чем гнездовые, что связано с большей самостоятельностью птенцов у первых и легким их воспитанием. Однако бывают и исключения. Выводковые чайки и кулики несут 3-4 яйца, а гнездовые воробьиные - более 10 яиц. Отмечено, кроме того, что в пределах одного вида большая кладка свойственна особям, гнездящимся в северных широтах. Это, видимо, связано с большими возможностями выкармливания птенцов в условиях длинного дня на севере. Помимо этого, большая величина выводка на севере может иметь и приспособительное значение для сохранения вида, особи которого несут большие потери в тяжелых условиях осени и во время длинных перелетов на юге.

Насиживание яиц осуществляется то одним из родителей, то попеременно самкой и самцом. Только самки насиживают у куриных, у большинства воробьиных, гусеобразных, сов, у некоторых дневных хищников и некоторых куликов. Только самцы насиживают у австралийских и американских страусов, трехперсток, тинаму, некоторых куликов, например у наших северных плавунчиков. У остальных птиц в насиживании участвуют оба родителя. Так, у дятлов и африканских страусов самцы насиживают ночью, а самки - днем, у дикого сизого голубя самец насиживает первую половину дня.

Продолжительность насиживания у разных видов различна и в некоторой мере связана с величиной яйца. У выводковых птиц при больше, чем у гнездовых. У мелких воробьиных длина инкубационного периода равна 9-12 суткам (до 14 суток), у черного дятла 14, у вороны - 17-19, у ворона - 18-20, у пустельги - 28, у ястребаперепелятника -31-35, у орла-беркута -44 суткам; то же у выводковых птиц: у бекаса -17-18 суткам, у перепела -20-21, у серой куропатки -21, у фазана -21-25 суткам, у тетерева -23, у речных уток -24-28, у гусей -25-28, у лебедей -30-40, у африканского страуса - 42 суткам; у домашних птиц; у курицы - 21 суткам, у утки -28, у гусыни - 29-30, у индейки -28-29 суткам.

Степень развитости птенцов при вылуплении из яйца у разных видов существенно различна (рис. 159). В этой связи птицы делятся на выводковых и гнездовых (или птенцовых). У первых птенцы выклеваются зрячими, покрытыми пухом, способными холить и самостоятельно склевывать корм. Сюда относятся виды, держащиеся преимущественно на земле или на воде: бескилевые, куриные, дрофы, пастушки, гусиные. У гнездовых птенцы вовсе или почти голые, часто слепые, беспомощные. Они долгое время остаются в гнезде и выкармливаются родителями. К типичным гнездовым птицам относятся воробьиные, дятлы, стрижи, голуби, колибри, сизоворонки, зимородки, веслоногие. Совы и дневные хищники также относятся к гнездовым птицам, но птенцы их вылупляются более развитыми и покрытыми пухом, а у дневных хищников уже с открытыми глазами.

Переходное положение занимают чайки, чистики, гагары, поганки и отчасти кулики, хотя в общем они ближе к выводковым птицам, иногда их называют полувыводковыми. Так, у чаек птенцы некоторое время остаются в гнезде и выкармливаются родителями, хотя птенцы покрыты пухом и могут ходить.

Подмечена некоторая разница в строении яиц у гнездовых и выводковых птиц, заключающаяся, в частности, в соотношении количества желтка и остальной части яйца. Минимальная величина этого отношения для гнездовых птиц равна 15-20%, у выводковых она составляет примерно 30%, а у некоторых видов - даже 50%.

Продолжительность жизни. Точных данных о продолжительности жизни птиц в природной обстановке пока еще мало. В большинстве случаев основываются на косвенных данных, например полученных при анализе итогов добычи окольцованных птиц. Некоторые сведения помещены в таблице 9.

Эти данные, конечно, не следует путать с теми, которые могут быть получены при учете возраста птиц в неволе.

Годовой цикл жизни и перелеты птиц. Жизнь птиц, как и других животных, не представляет беспорядочного чередования различных явлений, а подчинена известному биологическому ритму. Последний обусловлен сезонными изменениями условий существования и характером наследственных приспособлений вида к среде. В итоге годовой жизненный цикл птиц складывается из ряда биологических периодов, во время которых преимущественное значение имеет то или иное биологическое явление: спаривание, инкубация, линька и т.п. Основные фазы годового биологического цикла птиц следующие:

1. Подготовка к размножению (как и другие важные жизненные проявления) обуславливается врожденными (наследственными) инстинктами, которые полноценно выявляются под закономерным воздействием сложной совокупности условий жизни птиц. Эти последние имеют в значительной мере сигнальный, предупредительный (по И.П.Павлову) характер. Важные стимуляторы полового инстинкта - эта закономерно меняющаяся продолжительность светлой части суток и другие климатические особенности места и времени, присутствие и поведение самца, особенности гнездового ландшафта, само гнездо и ряд других факторов.

Продолжительность жизни некоторых птиц в природе

Виды птиц	Продолжительность жизни взрослых, годы	
	максимальная	средняя
Кайры	14	4,7
Грач	8	2,5
Серая цапля	15	2,5
Скворец обыкновенный	12	1,9
Утка-шилохвость	17	1,8
Мухоловка-пеструшка	7	1,5
Горихвостка	-	1,3
Зарянка	-	1,1

В разбираемых сложных явлениях у птиц решающее значение имеет высшая нервная деятельность, о которой И.П.Павлов писал, что это “огромная часть физиологии нервной системы - нервной системы, главнейшим образом устанавливающей соотношение не между отдельными частями организма..., а между организмом и окружающей обстановкой”. Подготовка к размножению внешне выражается в разбивке птиц на пары и в занятии определенной территории для гнездования. Длительность этого периода и поведение у различных видов птиц разнообразны. Многие виды воробьиных во внегнездовой период держатся до начала размножения. Участки для гнездования в этом случае обычно первоначально занимают одни самцы, к которым затем присоединяются самки. Занятие гнездового участка и образование пар сопровождается пением самцов. У гусеобразных и хищных птиц пары, как правило, формируются во время зимовки, и у мест гнездования эти птицы появляются уже парами. У хищных птиц гнездовой участок самец и самка занимают совместно и держатся у гнезда вместе до вылета молодых. Так же бывает у некоторых гусиных (лебеди, отчасти гуси), но у уток гнездовой участок выбирает одна самка, которая оберегает его от вторжения самца.

Разбивка на пары сопровождается брачными играми, или токованием, о чем подробнее было сказано ранее.

2. Период вывода молодых характеризуется следующими последовательными явлениями: постройка гнезда, откладывание яиц, их насиживание, выкармливание птенцов. Детали этих явлений описаны выше. Здесь же отметим, что в разбираемый период птицы ведут оседлый образ жизни. Связь с гнездовым участком особо тесная; более далекие залеты птиц происходят в конце этого периода, когда выкармливание птенцов требует сбора большого количества корма, что приводит к использованию родителями большей территории. В этот период весьма характерно стационарное обитание птиц.

Выбор конкретного места обитания определяется главным образом пригодностью его для устройства гнезда и возможностями выкармливания птенцов.

3. Период линьки протекает у разных птиц существенно различно. В большинстве случаев линька наступает после размножения. При этом у видов, у которых вывод потомства осуществляется только самкой или преимущественно самкой, самцы линяют раньше. Одни виды линяют медленно, при этом у них лишь несколько снижается активность поведения, они не меняют района обитания, а только выбирают более укрытые места. Таковы, например, воробьиные. У куриных линька происходит более весьма скрытый время птицы забираются в укромные места и ведут весьма скрытый образ жизни. Наконец, у гусиных линька протекает бурно, птицы теряют способность к полету и в связи с этим держатся в очень глухих местах. В двух первых случаях птицы держатся одиночно, в последнем случае - стаями, иногда очень большими. В общем большинство птиц в период линьки выбирают места не по признаку кормности, а по признаку защищенности. В итоге обычно места гнездовья и места линьки разобщены. Во время линьки птицы сильно худеют.

4. Период подготовки к зиме характеризуется интенсивным питанием. Птицы теряют привязанность к определенному месту и начинают широко кочевать в поисках корма. Очень многие собираются в стаи и летают днем (или ночью, в зависимости от особенности суточной активности) по местам, наиболее богатым кормом. Часто места дневного (или ночного) обитания птиц в этот период существенно отличаются от мест гнездования. Так, многие утки и гуси летают кормиться на хлебные поля, в полях кормятся лесные голуби и скворцы, грачи, вороны.

Выбор места и поведение птиц в разбираемый период подчинены удовлетворению потребности добывания максимального количества корма. Птицы сильно жиреют, что является важным приспособлением к переживанию зимы, а у перелетных птиц и к перелету.

Некоторые птицы осенью делают запасы корма. Кедровка выклеывает орешки кедровой сосны и, набивая ими ротовой мешок, уносит их на некоторое (иногда в несколько километров) расстояние и закапывает порциями по несколько орешков в почву или лесную подстилку. На площадь в 1 га кедровка заносит до 20 тыс. орешков. Сделанные запасы использует зимой лишь частично (в размере 20-30%). Подобным же образом запасают желуди дуба сойки. И в этом случае спрятанный корм (около 80%). Запасенной пищей пользуется вся популяция синиц данной местности. В некоторых районах синицы зимой удовлетворяют свою потребность в корме примерно на 50-60% за счет сделанных запасов.

Мохноногие и воробьиные сычи запасают к зиме мелких грызунов, которых они складывают обычно в дуплах деревьев. Максимальная известная величина запаса - 86 тушек полевок.

Есть ряд других примеров запасаения птицами кормов на зиму, но в целом этот тип приспособления у них не так распространен, как у млекопитающих, и среди птиц нет видов, которые бы потребность в пище зимой полностью удовлетворяли за счет запасов.

5. Зимовка. Резкое ухудшение условий существования зимой сводится в основном к большей или меньшей затрудненности достать необходимое и повышенное, сравнительно с летом, количество пищи. Это связано как с уменьшением обилия пищи (исчезновением многих насекомых, осыпанием семян, ягод и т.п.), так и сокращением возможности достать ее связи с укорочением светлой части суток, установлением снежного покрова, замерзанием большинства водоемов и т.п.

Спячка - это основное приспособление для перезимовывания амфибий, рептилий и отчасти млекопитающих - у птиц практически развита. Нерегулярно, при резких похолоданиях, в кратковременное оцепенение впадают стрижи и ласточки. Более регулярный, сезонный характер имеет зимнее оцепенение у некоторых американских козодоев. Наконец, некоторые виды колибри, обитающие в условиях большой разницы дневных и ночных температур, впадают в ночное оцепенение. При этом температура их тела опускается до $+17 \dots +21^{\circ}\text{C}$, а потребление кислорода снижается в несколько раз и у некоторых составляет 0,1 мл/(г.ч).

В основе приспособления к перенесению указанных неблагоприятных условий лежат передвижения птиц в поисках корма. При этом можно видеть цепь последовательных переходов от простого бродяжничества в гнездовой области до сложных перелетов, при которых птицы улетают за тысячи километров от области летнего обитания.

6. Сезонные миграции. Наши зерноядные лесные птицы, например свиристели, снегири, зимой усиливают бродяжничество, которое носит в значительной мере беспорядочный характер, т.е. не связано с четкой сменой мест обитания и не имеет определенной географической направленности. Оседлые - белы куропатки лесной области, тетерева и глухари зимой передвигаются в пределах того же района, где они жили и летом, но у них наблюдается довольно явное перемещение по угодьям. Летом белые куропатки держатся на лесных моховых болотах, где кормятся насекомыми, ягодами, семенами. Зимой по мере увеличения толщины снежного покрова этот корм становится недоступным, и птицы переселяются в заросли ивняков, в долины рек, где кормятся главным образом почками и молодыми веточками ивы. Глухари летом живут в хвойных лесах-ягодниках и

корм добывают на земле. Зимой они держатся в сосняках, где птиц нет географической направленности, они перемещаются в небольших пределах, но, в отличие от первого случая, их кочевки связаны с четкой сменой угодий.

Нередко один и тот же вид в разных частях своего ареала различно реагирует на наступление зимы. Так, упомянутая белая куропатка кочует описанным выше образом в лесной полосе. В тундре она является почти перелетной птицей, так как большая часть особей в начале зимы отлетает в южные районы тундры и в лесотундру. На островах же Северного Ледовитого океана (например, на Новосибирских островах) это настоящая перелетная птица, все особи которой зимой улетают к югу.

Сокол-сапсан в тундре и во многих областях Средней Азии - перелетная птица, а среднерусский, кавказский и крымский сапсаны ведут оседлый или кочевой образ жизни. Наконец, серая ворона оседлой является лишь в южных частях своего ареала. На севере это настоящая перелетная птица. То же относится ко многим другим видам птиц. На Британских островах, где благодаря Гольфстриму зима теплая, мягкая, оседлый образ жизни ведут многие птицы, которые на той же широте на континенте Евразия являются перелетными. Таковы чибис, вальдшнеп, скворец, вяхирь и ряд других.

Части ареалов, из которых птицы улетают на зиму, не являются строго постоянными. В годы с теплой малоснежной зимой некоторые птицы остаются зимовать далеко на севере. Так, например, некоторые утки зимуют в лесной полосе в годы, когда часть водоемов не покрывается льдом. Меняется северная граница зимовок грачей, дроздов и ряд других птиц. Все это указывает, что основной причиной перелетов являются сезонные изменения условий жизни и что нет резкого деления птиц на оседлых и перелетных.

Антропогенная трансформация естественных природных ландшафтов существенно влияет на миграции птиц. особенно это показательно для районов, где антропогенные ландшафты занимают обширные территории. Так, на севере Московской области в открытых естественных ландшафтах (водоемы, болота) и полях все гнездящиеся птицы - перелетны, в хвойных и смешанных лесах, где обеспеченность кормом и укрытиями зимой лучше, 57% птиц перелетны, в населенных пунктах остается зимовать 38% птиц (Михеев, 1981). Осенний отлет птиц из городов и поселков происходит в более поздние строки, чем из естественных ландшафтов, а возвращаются они сюда раньше, чем в окружающие естественные ландшафты. Возрастает степень оседлости синантропных птиц. Увеличивается численность зимующих в городах ворон, галок, грачей.

Степень выраженности перелетности находится в прямой зависимости от глубины изменений условий жизни по сезонам. Настоящие перелетные птицы практически отсутствуют в экваториальной зоне, и, наоборот, в высоких широтах Арктики все виды на зиму отлетают.

Уже отмечалось, что деление птиц на оседлых и перелетных в определенном отношении условно, так как некоторые виды в разных частях своих ареалов ведут себя по-разному. Настоящими перелетными птицами принято называть тех, которые зимой оставляют весь или большую часть гнездового ареала и места зимовок которых расположены часто на значительном удалении от области гнездования. Так, белолобый гусь гнездится в тундре, а зимует на Средиземном и Каспийском морях, а также в Китае и Индии. Наши северные гуси-гуменники из тундры и тайги улетают в Индию, Китай и в Южную Европу. Кобчик из южной половины Восточной Сибири на зиму улетает в Южную Африку. Некоторые арктические кулики зимуют в Австралии и Новой Зеландии. Очень многие наши виды, гнездящиеся в средних широтах, зимуют в области Средиземного моря и в Северной Африке (рис. 160). Большие зимовки водоплавающих и болотных птиц располагаются в южной части Каспийского моря. Места зимовок отдельных видов довольно определены и соответствуют областям с благоприятными для них условиями обитания.

Таблица 10

Соотношение оседлых и перелетных птиц в разных широтах (по Михееву, 1981)

	Общее число	Из них, %
--	-------------	-----------

Районы	видов	оседлых и кочующих	перелетных
Тиманская тундра (68-69 ⁰ с.ш.)	58	7	93
Московская область (55-57 ⁰ с.ш.)	195	27	73
Туркмения (35-42 ⁰ с.ш.)	231	51	49

Направление и характер пролетных путей зависят от расположения гнездового и зимовочного ареалов, особенностей лежащей между ними местности и экологии каждого конкретного вида птиц. На пролете птицы придерживаются подходящих для их существования условий. В силу этого пролетные пути водоплавающих и околоводных птиц обычно идут по долинам крупных рек и имеют характер сравнительно узких дорог. Морские птицы летят вдоль побережий (рис. 161). Сухопутные птицы летят чаще широким фронтом, но, встречая на пути преграды, где пролет успешно может идти только в некоторых местах, они концентрируются в этих участках, как в воронке, и пролетный путь сужается. Так бывает, например, в горных странах на перевалах. Сужение пролетного потока бывает и в случае, если область зимовок имеет меньшее протяжение по широте, чем область гнездования.

Время отлета и прилета зависит от условий существования в гнездовой области. Все перелетные птицы улетают на зимовку тогда, когда условия жизни, и в первую очередь кормовые условия, начинают заметно ухудшаться. Внешне это может быть связано с понижением температуры, укорочением светлой части суток и т. п. Утки часто задерживаются до замерзания водоемов. Некоторые кулики, например гаршнеп, улетают ко времени замерзания болот. Некоторые птицы улетают очень рано, когда, казалось бы, еще нет надобности в отлете. Таковы наши стрижи, однако и в этом случае связь с внешними условиями очевидна. Даже небольшое падение температуры снижает активность летающих насекомых. Более поздно улетающие ласточки могут ловить не только насекомых, летающих в воздухе, но и тех, которых они выпугивают из крон деревьев, кустарников, травы и т. п.

Сроки прилета также связаны с условиями среды. Птицы прилетают на родину ко времени развития необходимых для существования условий - привычной пищи, укрытий и т.п. Так, держащиеся в кронах деревьев иволги появляются в тот период, когда распускаются листья, камышевки - когда подрастает прибрежная растительность, ласточки - когда появляются летающие в воздухе насекомые и т.п.

Сроки прилета разные годы, естественно, несколько варьируют. При этом наибольшие вариации сроков характерны для рано прилетающих видов, которые появляются в районе гнездовья в период весьма изменчивой погоды. Поздно прилетающие птицы имеют более определенные сроки прилета и появляются в гнездовом районе в периоды, когда состояние погоды более стабильно. Так, срок прилета скворцов под Санкт-Петербургом по годам варьирует в пределах 25 дней, а у поздно прилетающей кукушки - только 11 дней. Об этом же свидетельствует и продолжительность - у поздно прилетающих видов. В условиях Тиманской тундры продолжительность периода прилета в днях такова: гуси-гуменники - 36, лебеди - 30, рогатый жаворонок - 23, конек краснозобый - 13, кулик - чернозобик - 9.

Характер и скорость перелетов различны осенью и весной. В первом случае птицы летят медленно, часто долго задерживаются в подходящих местах. Весной пролет идет, наоборот, очень быстро, на промежуточных местах птицы задерживаются реже и не на столь долгий срок, как осенью. Так, кулик-веретенник пролетный путь в 12 тыс. км покрывает осенью за 2-3 месяца, а весной - за 1-1,5 месяца. Аист при весеннем пролете за сутки покрывает расстояние в 400 км, при осеннем - только 150-200 км. Скорость перелета весной у кукушки равна в среднем 80 км в день, у грача - 50-60 км. Осенью они летят значительно медленнее. Вместе с тем следует учитывать, что "крейсерская" скорость полета у птиц при миграциях значительно большая. Так, серая ворона летит со скоростью 50 км в час, скворец - в среднем 74 км, мелкие воробьиные - 50-60 км, утки - 72-97 км, гуси - 90-100 км, стрижи - 170 км. В итоге птицы затрачивают на полет по прямой ничтожную часть суток; у мелких

воробьиных она равна 1-2 ч, у скворцов (при осеннем перелете) -30 -40 мин, у грачей -20-30 мин и т.д.

Наиболее обычная высота полета над океаном для подавляющего большинства птиц лежит в пределах 450-750 м, только иногда высота превышает 1500 м, хотя в редких случаях она достигает и 300 м. Примерно на такой же высоте летят многие птицы и над сушей. Мелкие воробьиные в дневное время обычно мигрируют на высоте ниже 100 м. Наконец, над Гималаями гусей во время пролета наблюдали на высоте 8850 м над уровнем моря.

Механизм, определяющий способность птиц к ориентации и навигации во время перелетов, до настоящего времени точно не установлен. Старые представления о том, что имеет место “запоминание” путей пролета, опровергаются тем, что важнейшим ориентиром при перелетах служат зрительные восприятия: для одних видов - это преимущественно наземные ориентиры в виде ландшафтных особенностей местности, для других - ориентация по солнцу и общему состоянию освещенности неба, для третьих - картина звездного неба. Характерно, что многие птицы, совершающие перелеты ночью, теряют способность ориентироваться, когда небосвод плотно закрыт сплошной пеленой облаков и тем более при густом тумане. Полагают, что ориентация по экологическим признакам (оптимальность места) является врожденным свойством, а звездно-солнечная ориентация приобретается во время после гнездовых кочевок, когда они невольно наблюдают и положение солнца. Трудность решения вопроса об ориентации и навигации определяется тем, что положение солнца и звезд на небосводе постоянно меняется, и, следовательно, надо допустить наличие у птиц способности улавливать эти изменения. В целом же вопрос о навигационных способностях птиц до сих пор не изучен полностью.

В миграционном поведении птиц ярко проявляется исторически сложившаяся инстинктивность высшей нервной деятельности. Как и другие врожденные рефлексы (наследственные инстинкты), он проявляется при воздействии сложной суммы стимуляторов окружающей жизненной обстановки: изменение обилия и доступности кормов, изменение силы и продолжительности освещения, а также появление или исчезновение зеленой листвы, льда на водоемах, снегового покрова и т.д. Инстинкт перелетности не является фатальным и реализуется лишь при наличии определенной суммы воздействий внешней среды. При изменившейся природной ситуации он может и не проявляться. Черный дрозд - типичный перелетный вид - при синантропизации и урбанизации превратился в Западной Европе в оседлую птицу.

Весьма показателен в этом смысле и следующий опыт. Кряковые утки в Англии - оседлые птицы, в Финляндии - перелетные. Яйца, взятые от английских оседлых уток, были перевезены в Финляндию, и там из них вывелись утята. Осенью они как и местные утки, улетели на зимовку, а следующей весной значительная часть их вернулась в Финляндию, где загнездилась. Ни одна утка не вернулась в Англию. Следовательно, инстинкт оседлости оказался сломленным в течение одного поколения, и птицы вели себя соответственно условиям нового места обитания. Опыт противоположного направления был проделан с черными казарками. Будучи переселены в Англию, они из перелетных превратились в оседлых. Увеличиваются зимующие в городах урбанизированные популяции кряквы.

Исторические причины перелетов могут быть освещены лишь в общей форме. Благодаря трудам наших ученых М.А.Мензбира, А.Я.Тугаринова, Г.П.Дементьева, А.В.Михеева, В.Р.Дольника основные положения могут быть сформулированы так. Перелеты птиц как биологическое приспособление к переживанию периодически повторяющихся ухудшении условий жизни сложились очень давно, во всяком случае, в доледниковое время. Четвертичное оледенение оказало решающее влияние на образование современной картины перелетов в северном полушарии. Ледниковые явления сделали непригодными для обитания птиц обширные пространства северного полушария. При этом неравномерность оледенения и смещение его центров создали во многих местах условия, годные для гнездования, но не для оседлой жизни. Отступление ледников вызвало мощную волну расселения птиц в новые, ставшие пригодными для их обитания, области. Однако заселяющие их птицы сталкивались

с такой жизненной обстановкой, при которой успешное существование было возможно лишь в летнее время, т.е. в период гнездования. Только немногие виды по мере изменения условий оседлому существованию. Большинство вынуждены были осенью покидать занятые территории и отступать в направлении, обратном их расселению.

Настоящее время известен ряд случаев, показывающих совпадение в некоторой мере путей пролета с путями исторического расселения птиц. Так, овсянка-дубровник, зимующая в Индокитае, летит туда из Западной Европы не прямо, а через Восточную Европу и Сибирь, по которым шло ее расселение на запад. Подобная же картина характерна и для зеленой пеночки, зимующей в Индии. Отлет многих морских птиц (гаги, кайры) вдоль берегов Евразийского материка первоначально на запад или восток, а затем уже на юг показывает вероятные пути расселения этих птиц по северным берегам Евразии после окончания ледникового времени. Конечно, в ряде случаев пролетные пути могут меняться и переставать соответствовать путям расселения, однако эти факты имеют другую подоплеку и не могут нарушить общей схемы истории возникновения перелетов.

При изучении перелетов птиц огромное значение имеет метод кольцевания. Пойманным птицам (часто птенцам) надевают на плюсну алюминиевое кольцо, на котором имеется номер и условное наименование учреждения, проводящего кольцевание. В России кольцеванием птиц ведает Центральное бюро кольцевания Российской Академии наук. На кольцах имеется надпись: Москва, серия (буква) и номер. Кольцевание производят заповедники и другие научные организации, отдельные любители природы и охотники. Все сведения об окольцованных птицах поступают в Центральное бюро кольцевания. Ежегодно в мире окольцовывают около 1 млн птиц (рис. 162).

Кольцевание позволило выяснить пути и скорость пролета некоторых видов, постоянство возраста с зимовок к старым местам гнездования, места зимовок.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ, РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ОХРАНА ПТИЦ

Значение птиц в хозяйственной деятельности человека велико и очень разнообразно. Это вполне понятно, если учесть многообразие их видов и экологических групп, общее обилие и повсеместное распространение. Многие виды с давних времен одомашнены, процесс одомашнивания продолжается и в настоящее время. Возникают все новые породы домашних птиц, используемых с целью получения мяса, яиц, пуха, в качестве почтовых или декоративных птиц. Дикие виды имеют огромное значение для сельского, лесного, рыбного и охотничьего хозяйства, а отчасти и для санитарии. Вопрос об экономическом. Один и тот же вид в разных условиях оказывается то полезным, то вредным. Полезные для одних отраслей нашего хозяйства, птицы могут приносить вред другим хозяйственным областям.

Значение птиц для сельского и лесного хозяйства. Особо существенное значение птицы имеют для полеводства, огородничества, садоводства и лесоводства, где их роль в основном сводится к массовому уничтожению вредных для сельского и лесного хозяйства беспозвоночных. Вот перечень основных видов - истребителей вредных насекомых в лесу: синицы (большая, гаичка, хохлатая и др.), пищуха, поползень, различные славки, мухоловки, пеночки, королек, крапивник, различные дрозды, горихвостка, зарянка, кукушка, иволга, козодой, вертишейка, ряд дятлов, чиж, сорока, сойка и другие. В полях и лугах вредных насекомых уничтожают обыкновенный скворец, розовый скворец, ряд трясогузок, овсянки, жаворонки, коньки, сизоворонка, удод, обыкновенная и степная пустельга, кобчик, грач, местами чайки и другие птицы.

Розовый скворец, распространенный в Средней Азии, Казахстане, Предкавказье, на Нижней Волге, а в некоторые годы и на Украине, охотится главным образом за разными видами саранчи. Взрослая птица в сутки уничтожает несколько сот насекомых. По данным Р.Н.Мекленбурцева, в Средней Азии каждая большая колония скворцов уничтожает за гнездовое время (1 месяц) около 100 тыс. саранчи. Но наряду с этим надо учесть, что после выкармливания молодых скворцы налетают на виноград и черешню, которым приносят

существенный вред. А.Н.Формозов наблюдал уничтожение саранчи в Казахстане степной пустельгой. По его данным, стрепет съедает за онду утреннюю кормежку до 250 экземпляров саранчи. В Западной Сибири и Казахстане тысячи чаек, уток, чибисов, грачей вылетают на поля и кормятся саранчой. По данным М.Д.Зверева, а окрестностях Новосибирска громадную пользу приносят обыкновенные скворцы. За пять дней птенцы лишь одного гнезда получили 796 майских жуков, 160 их личинок, 26 шелкоунов, 12 их личинок. Всего за гнездовой период один выводок скворцов уничтожил не менее 7800 майских жуков и их личинок. По данным Н.И.Коротнева, кукушка в час истребляет иногда до ста гусениц; обыкновенная горихвостка в лето съедает до миллиона насекомых, а желтоголовый королек в течение года потребляет до четырех миллионов насекомых. Громадное количество вредителей леса уничтожают дятлы. В их желудках находили сотни экземпляров гусениц непарного шелкопряда, личинок и взрослых жуков-слоников, короедов, листоедов и др.

Выводок мухоловки-пеструшки за лето истребляет десятки тысяч насекомых, среди которых значительная часть вредителей. Большая синица ловит в течение суток несколько тысяч насекомых. в приморских степях Южной Украины существенную пользу приносят чайки. Установлено, что 60 тыс. чаек и крачек, гнездящихся на территории Черноморского заповедника, ежегодно уничтожают до 12 т насекомых. Это количество они собирали с площади приморской степи примерно в 4 тыс. км².

В известных условиях, несомненно, полезны грачи, уничтожающие проволочников, долгоносиков, жуков-кузек, гусениц совок и других вредителей. Местами грачи истребляют много саранчовых. Были сделаны наблюдения, согласно которым стая грачей в течение одного дня очистила от вредителей 6 га поля. С другой стороны, грачи уничтожают всходы кукурузы и высеянные зерна. Многие виды поедают семена сорных растений. К сожалению, эта сторона деятельности птиц еще слабо изучена количественно.

Сложно хозяйственное значение кедровки (*Nucifraga caryocatactes*). Она поедает огромное количество кедровых орешков, являющихся предметом промышленного сбора во многих местах Сибири. Наряду с этим кедровка, утаивая запасы орешков в почве или под мхом, служит наиболее действенным фактором расселения кедра. Возобновление кедра на гарях почти всегда связано с указанной стороной деятельности кедровки.

По наблюдениям Н.Ф.Реймерса, в Восточной Сибири при одновременном учете в лесной подстилке и на поверхности обнаруживали от 75 до 250 тыс. кедровых орехов, занесенных кедровкой на 1 га. Установлено, что за год эта птица “высеивает” в среднем около 38 тыс. орешков кедра на 1 га.

Расселение растений осуществляют и другие виды птиц. Сойки разносят преимущественно желуди дуба, которые они закапывают (как пищевой запас) в землю. Например, в Воронежской области, в посадке сосны, находившейся на расстоянии нескольких километров от ближайших плодоносящих дубов, было обнаружено 522 всхода дуба. Дрозды, свиристели, сороки, славки, тетерева, рябчики и многие другие птицы имеют решающее значение для расселения таких растений, как рябина, бересклет, терн, малина, ежевика, черника, брусника и др. Семена этих растений, проходя через кишечный тракт, не только не теряют всхожесть, но даже повышают ее. Птицы осеменяют вырубki, гари и другие оголенные участки, и без их участия развитие многих ландшафтов шло бы в ином, менее выгодном для человека направлении.

Существенную пользу приносят сельскому хозяйству истреблением мелких грызунов. Многие виды дневных хищных птиц и сов питаются преимущественно этими зверьками, уничтожая их в огромном количестве. Таковы канюк обыкновенный, канюк-курной, орел-курганник, обыкновенная и степная пустельги, кобчик и отчасти сокол-балобан, а из ночных хищников - болотная и ушастая совы, серая неясыть, сипуха. В годы, бедные грызунами, многие из этих птиц переключаются на другой корм (насекомых, рептилий, птиц), но при обилии грызунов, когда последние представляют особую опасность для сельского хозяйства, они питаются только ими.

В добыче обыкновенной пустельги в годы обилия грызунов они составляют до 90%. Родители ежедневно приносят птенцам в гнездо по 10 - 15 полевков (Галушин, 1980). М.Д.Зверев подсчитал, что за период выкармливания птенцов, т.е. примерно за месяц, пара родителей уничтожает 180 сусликов, 90 мышевидных грызунов и только несколько птичек. По данным И.Г.Пидоплички, сова-сипуха на Украине вылавливает за месяц от 85 до 128 мелких зверьков. Значение хищных птиц в истреблении грызунов выяснено для Северного Кавказа Н.И.Калабуховым и В.В.Раевским, которые провели массовое кольцевание курганчиковых мышей (*Mus musculus hotrulanus*), а затем регулярно собирали погадки птицу и учитывали найденные в них метки пойманных и съеденных птицами мышей. Оказалось что за день хищники уничтожали от 1,4 до 1,6% общего числа окольцованных зверьков. Примерно за месяц все окольцованные мыши были уничтожены птицами.

В “мышинные” годы мелких грызунов ловят не только хищные птицы, но и вороны, сороки, грачи, сойки, чайки, цапли, аисты И.Д.Иваненко в 1120 погадках чайки-хохотуньи с юга Украины нашел остатки 349 сусликов, 1288 полевков и 28 мышей.

В год с малым количеством мышевидных грызунов Д.И.Асписов обнаружил их остатки только в 3,4% желудков ворон, добытых в августе-сентябре в Татарии. Под Москвой в мышинные годы они составляют 100% в питании серой вороны.

Интенсивность истребительной деятельности насекомоядных и хищных птиц в очень большой мере массового размножения вредителей. Так, замечено, что размножение розовых скворцов местами в значительной мере определяется размещением очагов массового скопления саранчовых. С.А.Шилова установила, что в насаждениях, зараженных сосновой совкой, численность большого пестрого дятла в 4 раза больше, чем в незараженных сосняках.

Даже немногие приведенные примеры полезной деятельности птиц показывают настоятельную необходимость их охраны и привлечения а антропогенные ландшафты. Особенно важно привлекать птиц в период их гнездования. В это время они истребляют наибольшее количество насекомых-вредителей, так как ко взрослым следует добавить, что и зерноядные птицы выкармливают своих птенцов также насекомыми.

Птицы истребляют в первую очередь наиболее подвижных, т.е. наиболее опасных особей грызунов и насекомых-вредителей. Исследования, проведенные в последние десятилетия, показали, что в связи с кормовой специализацией наибольший эффект при использовании насекомоядных птиц для борьбы с вредителями дает формирование комплекса из разнообразных, специально привлеченных человеком, видов (Иноземцев, 1978; Благосклонов, 1991).

Таблица 11

Размеры искусственных гнездовий (по К.Н.Благослову, 1991)

Размеры домика, см	Типы доминков			
	Малый синичник	Скворечник	Галочник	Синичник
Внутреннее расстояние между стенками	9-10	14-15	16-18	12-14
Глубина от летка	15	22	22	17
Расстояние от крышка до верхнего края летка	4	4	5	3
Диаметр летка				
Толщина стенок				
Какие виды	3,0	4,8-5,0	7-9	3,0-3,5
заселяют	2,0-2,5	2-2,5	2-2,5	2-2,5

	Хохлатая синица, мухоловка-пеструшка	Скворец, удод, домовый воробей, стриж, сычи, большая синица	Галка, сизоворонка, удод, пустельга, кобчик	Мухоловка-пеструшка, большая синица, горихвостка, вертишейка, полевой воробей
--	--------------------------------------	---	---	---

Установлено, что численность птиц в период размножения определяется наличием подходящих мест для устройства гнезд. Особенно это касается птиц-дуплогнезdnиков, у которых естественный “жилой фонд” часто весьма ограничен, что и мешает им полностью использовать имеющиеся кормовые возможности. Таким образом, создание дополнительного “жилого фонда” для птиц - весьма актуальная задача. Целесообразно развешивать искусственные домики, сделанные из чистых и несмолистых досок. Лётное отверстие рекомендуется делать в верхней трети домика, чтобы кошки не могли лапой достать гнездо. Верхнюю крышку желательно делать съёмной для облегчения осмотра и чистки домика. Домик для мелких птиц следует вешать на высоте 3-5 м от земли, а для скворцов, сизоворонки и пустельги - на высоте 5-8 м. Домик прикрепляют к дереву очень прочно, чтобы он не раскачивался ветром (рис. 163). Развешивание надо производить весной, до прилёта птиц. Размер домиков может быть различным, в зависимости от величины птиц, для которых они предназначаются (табл. 11).

Часто птицы предпочитают селиться не в искусственных домиках, а в дуплянках, т.е. в обрубках пустого внутри ствола дерева. Проведенные исследования показали большую эффективность привлечения насекомоядных птиц путем развешивания искусственных гнездовий. А.В.Михеев установил, что в одном из районов Подмосkовья средняя естественная плотность гнездования серой мухоловки равна 1-2 парам на гектар; при расстановке искусственных гнездовий она была увеличена до 4-6 пар на гектар. В лесном массиве “Тульские засеки” в результате работ Г.Л.Лихачева удалось увеличить плотность гнездования мухоловки-пеструшки с 1 до 2,7 пары на гектар, а в Приокско-Террасном заповеднике - с 0,6 до 16,2 пары на гектар.

Своеобразные задачи возникают в связи с привлечением птиц в популяционные лесные полосы и на сооружаемые водохранилища. Самостоятельное формирование орнитофауны в лесополосах идет крайне медленно в связи с удивительным консертизмом перелетных птиц, проявляющимся в том, что они возвращаются на гнездовье в те места, где гнездились ранее или где они родились.

Необходимо искусственное заселение птицами возникающих новых местообитаний. Опыты последнего времени показали реальную возможность таких мероприятий. Они осуществлялись путем перевоза туда выводков птенцов с родителями или яиц с птицами-наседками (Благосклонов, 1991). Возможно значительное укрупнение таких искусственных выводков у мухоловки-пеструшки, например до 20-25 птенцов на одну кормилицу.

Как показали наблюдения, птицы выросшие на новом месте и улетевшие оттуда на юг, частично возвращаются следующей весной на свою новую родину. Такие опыты были проведены в ряде наших заповедников с насекомоядными воробьиными, гусями, утками.

Обсуждая вопрос о практическом значении птиц, нельзя забывать, что некоторые виды в определенных географических и организационно-хозяйственных условиях могут причинять вред. Так, местами на юге Казахстана полевой и испанский воробьи вредят зерновым и масличным посевам. Колонии этих птиц насчитывают по много тысяч гнезд.

Птицы и авиация. Специфическая проблема возникла перед специалистами в связи с развитием авиации, особенно на аэродромах, расположенных на островах. Гнездящиеся или кормящиеся в районе аэродромов птицы нередко сталкиваются с приземляющимися самолетами. Особенно опасны попадания птиц в лобовое стекло, засасывание их реактивными двигателями. Установлено, что аварии чаще всего бывают на высотах до 600 м,

т.е. при подъеме и посадке самолетов, хотя отмечены случаи столкновения и на высоте 6300 м. особенно опасны для самолетов морские чайки, голуби, пролетные водоплавающие птицы, дневные хищники и большие стаи скворцов и куликов. Для предотвращения столкновения с самолетами на аэродромах пытаются применять магнитофонные записи голосов испуганных птиц, привлечение к аэродромам ограниченного числа хищных птиц и некоторые другие меры.

Значение хищных птиц. Огромное большинство видов дневных и ночных хищных птиц очень полезно истреблением мышевидных грызунов (канюки, мелкие соколы, луны, кроме болотного, большинство сов и др.).

Значение хищных птиц для охотничьего хозяйства показано специальными исследованиями В.М.Галушина (1970, 1980). Им установлен процент пернатой дичи, почти исключительно птенцов и молодняка, уничтоженной в пределах одного из охотничьих хозяйств Владимирской области хищными птицами за лето (табл. 12).

Таблица 12.

Процент изъятия птиц различными видами хищников

Виды жертв	Канюк 17-23 пары	Ястреб-тетеревятник 2 пары	Всего
Рябчик	0,4-4,8	4,2-5,2	5,4-9,0
Тетерев	0-2,1	1,6-2,1	1,7-3,7
Глухарь	0	1,4-2,0	1,4-2,0

Определяя собственное отношение к хищным птицам, надо помнить о них как о великолепном произведении природы. Ряд видов - беркут, сапсан, кречет, балобан, ястребы - используется в качестве ловчих птиц при промысловой и увлекательной спортивной охоте. Например, в Средней Азии опытные охотники с ловчими беркутами добывают за сезон до 50-60 лисиц, а иногда с их помощью ловят даже волков. В России восстанавливается соколиная охота. Для этого чаще используют специально обученных соколов-балобанов и ястребов-тетеревятников.

Во многих странах мира большинство видов хищных птиц взято под строгую охрану наравне с самыми ценными полезными видами. В Красную книгу России включены редкие благородные сокола: кречет, балобан, сапсан; крупные орлы: степной, могильник, орлан, бородач и другие.

Промысловые птицы. По запасам охотничьих промысловых птиц Россия занимает одно из первых мест в мире. В фауне нашей страны примерно 150 видов охотничьих птиц. Наиболее важное значение имеют птицы отряда гусеобразные (48 видов) и отряда курообразные (20 видов). Кроме того, объектами охоты являются виды пастушковых (в основном лысуха), куликов, чистиковых и некоторых других.

Хотя абсолютные запасы пернатой дичи в нашей стране еще велики, опыт учета итогов охоты и заготовок ее продукции с очевидностью указывает на заметное сокращение дичных ресурсов. Важной причиной этого служит изменение природной обстановки в связи с хозяйственной деятельностью: рубкой леса, осушением болот и мелких водоемов, распахиванием ранее неосвоенных земель, появлением новых населенных пунктов и др. Несомненную роль играют и встречающиеся еще неумеренный отстрел дичи, и нарушения правил охоты.

Все сказанное настоятельно требует проведения комплекса мероприятий по сохранению и увеличению дичных ресурсов. Среди них важное место занимает охрана птиц, особенно на гнездовьях, местах пролета и зимовок. Этой цели служит у нас большая сеть заповедников, расположенных в различных географических зонах. Таковы, например, заповедники: Кандалакшский (на белом и Баренцовом морях), Дарвиновский (Рыбинское

водохранилище), Астраханский (дельта Волги) и ряд других. Существенное значение в охране птиц имеют и заказники.

Для современного охотничьего хозяйства исключительно важное значение имеет дичеразведение. Оно осуществляется путём завоза и выпуска птиц в охотоугодья или путем искусственного разведения на месте с применением инкубаторов. Представление о масштабах работ по расселению дает следующий пример. В 1971 г. в России было расселено 16470 фазанов, 5415 уток (Колосов и др., 1975).

Для разведения в инкубаторах и последующего выпуска в угодья наиболее перспективными оказались фазан и серая куропатка, а из водоплавающих утка-кряква. Ведутся опытные работы по разведению глухарей и тетеревов.

Численность некоторых видов, ранее бывших объектами добывания, настолько мала, что охота на них запрещена и они занесены в Красную книгу России. Таковы, например, краснозобая казарка, горный гусь, фламинго, малый лебедь, утка-мандаринка, кречет, розовый и кудрявый пеликаны, улары, белый журавль, или стерх, и др. Всего более 50 видов.

Домашние птицы. Приручение и одомашнивание птиц в большинстве случаев относится к глубокой древности и осуществлялось разными народностями и иногда с различными целями. Предком всех пород домашних кур является один вид - банкивская курица (*Gallus gallus*), распространенная в лесах Индии, Бирмы и Малайского архипелага. Одомашнивание ее произошло за несколько тысячелетий до нашей эры первоначально в Индии. В Европу куры завезены за несколько столетий до нашей эры. Индейки одомашнены также задолго до нашей эры мексиканскими индейцами. Исходным видом была дикая индейка (*Meleagris gallopavo*), населявшая леса на юге Северной Америки.

Несколько столетий назад в Японии был одомашнен местный подвид перепелок (*Coturnix coturnix japonica*). В настоящее время его разводят в ряде стран. За год они откладывают до 300 яиц.

Домашние утки происходят от одного дикого вида - кряквы (*Anas platyrhynchos*), широко распространенной по всем странам северного полушария. Одомашнивание ее было осуществлено самостоятельно различными народностями. В Европе домашние утки известны с начала 1 в. н.э. Домашние гуси ведут свое происхождение от двух диких видов: серого гуся (*Anser anser*) и гуся-сухоноса (*A. cygnoides*). Первый широко распространен в Европе и Сибири, второй - на юге Сибири и во внутренней Азии; от гуся-сухоноса произошло так называемые китайские домашние гуси.

Многочисленные породы домашних голубей произошли от дикого сизого голубя (*Columba livia*). Существуют три направления голубеводства и соответственно этому три группы пород голубей: декоративные, почтовые и мясные. Декоративные голуби отличаются пестрой окраской, своеобразной формой тела и развитием украшающих перьев. Таковы дутыши, или зобатые голуби, трубачи, гонные, чубатые и т.д.

Мясные породы, например книг, исполинские, отличаются крупной величиной, большой массой тела (600-900 г). Хорошая племенная самка дает в год 14-16 голов молодняка.

Почтовые голуби применялись для связи с давних времен. Они не потеряли значения и теперь. Голубей тренируют для работы в определенной местности, так как они возвращаются в конкретное место, руководствуясь зрительной ориентацией и памятью. При односторонних полетах их дальность составляет 150-200 км, а иногда и до 1000 км. При двусторонней связи обычная дальность полетов была 50-100 км, а скорость полета - 60-70 км/ч при высоте над землей 100-150 м.

Контрольные вопросы

1. Как устроены и расположены семенники?
2. Как устроены яичники и яйцеводы?
3. Что такое “жировое яйцо”?
4. Как происходит вылупление птенцов?

5. Какие силы нужно приложить для полета?
6. Можно ли считать воздух средой обитания птиц?
7. У многих ли птиц существует половой диморфизм?
8. Какие птицы совсем не устраивают гнезда?
9. Чем вызывается разнообразие окраски яиц?
10. Чем определяется время осеннего отлета?
11. Как исследуют миграции птиц?
12. На какие экологические группы подразделяется класс птиц?
13. приведите примеры наземно-древесной группы птиц?
14. Назовите характерные признаки водной группы птиц
15. Какие силы нужно приложить для полета?
16. Что называется парением (статическим, динамическим)?
17. Какие отличия в форме крыльев имеются у разных парителей?
18. Опишите особенности “активного” (махового) полета?
19. Какие преимущества имеет полет стаями?

Лекция 26

КЛАСС МЛЕКОПИТАЮЩИЕ (MAMMALIA) ИЛИ ЗВЕРИ (THERIA)

План

1. Морфо-физиологическая характеристика организации класса млекопитающих, как высшего класса позвоночных
2. Черты прогрессивной эволюции.
3. Морфофункциональный очерк основных систем органов

Млекопитающие - наиболее высокоорганизованный класс позвоночных животных. Размеры их тела различны: у карликовой белозубки - 3,5 см, синего кита - 33 м, масса тела соответственно 1,5 г и 120 т. Основные прогрессивные черты млекопитающих следующие:

1) высокий уровень развития центральной нервной системы, в первую очередь коры полушарий переднего мозга - центра высшей нервной деятельности. В связи с этим приспособительные реакции млекопитающих на условия среды весьма сложны и совершенны;

2) живорождение и выкармливание детенышей продуктом материнского организма - молоком, что позволяет млекопитающим размножаться при крайне разнообразных условиях жизни;

3) высокоразвитая способность к терморегуляции, обусловившая относительно постоянную температуру тела. Это вызвано, с одной стороны, регуляцией теплообразования при окислительных процессах (так называемая химическая терморегуляция), с другой - регулированием отдачи тепла путем изменения кожного кровоснабжения и испарения воды при дыхании и потоотделении (так называемая физическая терморегуляция).

Благодаря описанным механизмам температура тела у многих млекопитающих относительно постоянна, и ее отличие от температуры внешней среды может быть равно примерно 100°C. Так, у песца, обитающего зимой при температуре до - 60°C, температура тела равна примерно +39°C. Следует, однако, иметь в виду, что постоянство температуры тела (гомойотермия) не является абсолютным признаком всех млекопитающих. В полной мере она характерна для плацентарных зверей, имеющих относительно крупные размеры. У низших млекопитающих, у которых менее развит терморегуляционный механизм, и у мелких плацентарных зверей, имеющих невыгодное для сохранения тела соотношение между объемом тела и его поверхностью, температура тела меняется в значительных пределах в зависимости от температуры внешней среды (рис. 164). Так, у сумчатой крысы от температура тела меняется в пределах +37,8 ...+29,3°C, у наиболее примитивных

насекомоядных (тентреков) $+34...+13^{\circ}\text{C}$, у одного из видов броненосцев $+40...+27^{\circ}\text{C}$, у обыкновенной полевки $+37...+32^{\circ}\text{C}$.

Огромное значение в регулировании отдачи тепла имеет шерстный покров, а у некоторых и подкожный жировой слой.

Эти особенности, равно как и ряд других черт организации, обусловили возможность широко распространения млекопитающих в самых разнообразных условиях. Географически они обитают почти повсеместно, за исключением Антарктиды. Еще более важно учесть, что млекопитающие населяют самые разнообразные жизненные среды. Помимо многочисленных наземных видов есть виды летающие, полуводные, водные и, наконец, заселяющие толщу почвы. Общее число видов современных млекопитающих равно примерно 4,5 тыс.

Морфологически млекопитающие характеризуются следующими признаками. Тело покрыто шерстью (исключения редки и имеют вторичный характер). Кожа богата железами. Особо должны быть отмечены млечные железы. Череп сочленяется с позвоночником двумя затылочными мышелками. Нижняя челюсть состоит только из зубной кости. Квадратная и сочленовная кости превращаются в слуховые косточки и располагаются в полости среднего уха. Зубы дифференцированы на резцы, клыки и коренные; они сидят в альвеолах. Локтевой сустав направлен назад, коленный - вперед, в отличие от низших наземных позвоночных, у которых оба эти сустава направлены вбок наружу (рис. 165). Сердце четырехкамерное, сохраняется одна левая дуга аорты. Эритроциты безъядерны.

МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ОБЗОР

Кожный покров (рис. 166) млекопитающих полифункционален. Он ограничивает и защищает тело с поверхности, участвует в терморегуляции, предохраняя животное и от перегрева, и от охлаждения, участвует в выражении полового диморфизма, через кожу идет процесс дыхания и выделения. В этой связи кожный покров имеет сложное строение.

Как и других позвоночных, кожа млекопитающих состоит из двух слоев: наружного - эпидермиса и внутреннего - кутиса, или собственно кожи. Эпидермис имеет два слоя: глубокий слой представлен живыми цилиндрическими или кубическими клетками, известен под названием мальпигиева, или росткового слоя. Ближе к поверхности клетки более плоские. Полости этих клеток постепенно заполняет кератогиалин, что ведет к ее роговому перерождению и отмиранию. Поверхностно расположенные клетки постепенно снашиваются в виде мелкой "перхоти" или целыми лоскутами (так, например, бывает у тюленей). Снашивание рогового слоя эпидермиса восполняется постоянным нарастанием его за счет деления клеток мальпигиева слоя.

Эпидермис дает начало многим производным кожи, основные из которых - волосы, ногти, когти, копыта, рога (кроме оленьих), чешуи, различные железы. образования эти описаны далее.

Собственно кожа, или кутис, у млекопитающих развита очень хорошо. Она состоит преимущественно из волокнистой соединительной ткани, сплетения волокон которой образуют сложный узор. В верхней части кутиса ветвятся кровеносные сосуды, лежат основания волосяных сумок, потовых желез. Нижняя часть кутиса состоит из очень рыхлой волокнистой ткани, в которой откладывается жир. Слой этот носит название подкожной жировой клетчатки. Наибольшего развития он достигает у водных зверей - китов, тюленей, у которых он в связи с полной (у китов) или частичной (у тюленей) редукцией волосяного покрова и физическими особенностями водной среды выполняет термоизоляционную роль. У некоторых наземных зверей также бывают большие подкожные жировые отложения. Особенно сильно накапливают жир виды, впадающие на зиму в спячку (суслики, сурки, барсуки и др.). Для них жир во время спячки служит основным энергетическим материалом.

Толщина кожи существенно различна у разных видов. Как правило, у видов холодных стран, имеющих пышный волосяной покров, она тоньше. Очень тонкая и непрочная кожа характерна для зайцев, к тому же она бедна кровеносными сосудами. Это имеет приспособительное значение. хищник, схвативший зайца за кожу, легко вырывает из нее

кусоч, упуская самого зверька. Образовавшаяся же рана почти не кровоточит и быстро заживает. Своеобразная кожная хвостовая автотомия наблюдается у некоторых мышей, сонь, тушканчиков. Кожный хвостовой футляр у них легко обрывается и соскальзывает с хвостовых позвонков, что дает возможность схваченному за хвост зверьку уйти от врага.

Волосистой покров для птиц или чешуйчатый покров для рептилий. Лишь немногие виды вторично полностью или частично его утратили. Так, вовсе не имеют волос дельфины, у китов есть зачатки волос на челюстях. У ластоногих волосистой покров редуцированный, особенно это заметно у моржей, в наименьшей мере - у ушастых тюленей (например, у котика), которые более чем другие виды ластоногих связаны с сушей.

Строение волоса видно в схеме на рисунке 166. В нем можно различить выступающий над кожей ствол и сидящий в коже корень. Ствол состоит из сердцевины, коркового слоя и кожицы. Сердцевина представляет собой пористую ткань, между клетками которой находится воздух: именно эта часть волоса сообщает ему малую теплопроводность. Корковый слой, наоборот, очень плотный и придает волосу прочность. Тонкая наружная кожица защищает волос от механических и химических воздействий. Корень волоса в своей верхней части имеет цилиндрическую форму и является прямым продолжением ствола. В нижней части корень расширяется и заканчивается колбообразным вздутием - луковицей волоса, которая, как колпачок, охватывает вырост кутиса - волосистой сосочек. Кровеносные сосуды, входящие в этот сосочек, обеспечивают жизнедеятельность клеток луковицы волоса. Формирование и нарастание волос идет за счет размножения и видоизменения клеток луковицы. Ствол волоса является уже мертвым роговым образованием, неспособным к росту и изменению формы.

Погруженный в кожу корень волоса сидит в волосистой сумке. В воронку волосистой сумки открываются протоки сальных желез, секрет которых смазывает волос и сообщает ему большую прочность и водоупорность. К нижней части волосистой сумки прикрепляются мышечные волокна, сокращения которых вызывают движение сидящего в ней волоса. Это движение и обуславливает ошетиживание зверя.

Обычно волосы сидят в коже не перпендикулярно ее поверхности, а более или менее наклонно, т.е. прилегают к ней. Такой наклон волос выражен не у всех видов одинаково. Наименее заметен он у подземных зверей, например у крота.

Волосистой покров состоит из различных типов волос. Основные из них - это пуховые волосы, или пух, остевые волосы, или ость, чувствующие волосы, или вибриссы. У большинства видов основу шерстного покрова составляет густой низкий пух, или подшерсток. Между пуховыми волосами сидят более длинные, толстые и жесткие остевые волосы. У подземных зверей, например у крота, слепыша, меховой покров почти вовсе лишен остевых волос. Наоборот, у взрослых оленей, кабанов и тюленей редуцирован подшерсток, и покров состоит главным образом из ости. Отметим, что у молодых особей этих зверей подшерсток развит хорошо.

Волосистой покров периодически меняется. Смена волос, или линька, у некоторых видов бывает два раза в год: весной и осенью; таковы белка, лисица, песец, крот. Другие виды линяют только раз в год: весной выпадает старый мех, летом развивается новый, который окончательно созревает только к осени. Таковы, например, суслики.

Особую категорию волос представляют вибриссы. Это очень длинные жесткие волосы, выполняющие осязательную функцию. Они сидят чаще на голове (так называемые усы), на нижней части шеи, на груди, а у некоторых лазающих древесных форм (например, у белки) и на брюхе. В основании волосистого мешка и в его стенках располагаются нервные рецепторы, воспринимающие соприкосновения стреловидных вибрисс с посторонними предметами.

Видоизменениями волос являются щетины и иглы.

Прочие роговые производные эпидермиса представлены роговыми чешуями, ногтями, когтями, копытами, полыми рогами, роговым клювом. Чешуя зверей по своему развитию и строению вполне сходна с одноименным образованием рептилий. Наиболее сильно развита

чешуя у ящеров и панголинов, у которых она покрывает все тело. У очень многих мышевидных чешуйки имеются на лапах. Наконец, наличие чешуи на хвосте характерно для многих сумчатых, грызунов и насекомоядных.

Концевые фаланги пальцев подавляющего большинства зверей несут роговые придатки в виде ногтей, когтей или копыт. Наличие того или иного из этих образований и образований и образом жизни зверей (рис. 167). Так, у лазающих зверей пальцы имеют острые загнутые когти; у видов, роющих в земле норы, когти обычно несколько уплощены и расширены. Быстро бегающие крупные млекопитающие имеют копыта, при этом у лесных видов (например, у оленей), часто ходящих по болота, копыта более широкие и плоские. У степных (антилопы) и особенно у горных видов (козлы, бараны) копыта маленькие, узкие; площадь опоры у них значительно меньше, чем у лесных копытных, ходящих зачастую по размягченному грунту или по снегу. Так, нагрузка на 1 см² подошвы у центральноазиатского горного козла равна в среднем 850 г, у лося - 500 г, у северного оленя - 140 г.

Роговыми образованиями являются также рога быков, антилоп, козлов и баранов. Они развиваются из эпидермиса и сидят на костных стержнях, представляющих собой самостоятельные кости, сросшиеся с лобными костями. Рога оленей имеют иную природу. Они развиваются из кутиса и состоят из костного вещества.

Кожные железы у млекопитающих, в отличие от птиц и рептилий, весьма многочисленны и разнообразны по строению и функции. Основные типы желез следующие: потовые, сальные, пахучие, млечные.

Потовые железы трубчатые, глубинные части их имеют вид клубка. Они открываются непосредственно на поверхности кожи. Продуктом выделения этих желез является пот, состоящий в основном из воды, в которой растворены мочевины и соли. Эти продукты не вырабатываются клетками желез, а поступают в них из кровеносных сосудов. Функция потовых желез заключается в охлаждении тела путем испарения выделяемой ими на поверхности кожи воды и выделении продуктов распада. Следовательно, эти железы выполняют одновременно терморегуляторную и выделительную функцию. Потовые железы есть у большинства млекопитающих, но развиты они не у всех одинаково. Так, их очень мало у собак и кошек; у многих грызунов они имеются только на лапах, в паховой области и на губах. Совершенно отсутствуют потовые железы у китообразных. Ящеров и некоторых других.

Сальные железы имеют гроздевидное строение и открываются почти всегда в воронку волосяной сумки. Жирный секрет этих желез смазывает волос и поверхностный слой эпидермиса кожи, предохраняя их от смачивания и снашивания.

Пахучие железы представляют видоизменение потовых или сальных желез, а иногда комбинацию тех и других. Из числа их укажем на анальные железы кунных, секрет которых имеет очень резкий запах.

Особенно сильно развиты пахучие железы у американских скунсов, или вонючек (*Mephitis*), способных выпрыскивать большие порции выделений на значительное расстояние. Muskusные железы имеются у кабарги, выхухоли, бобра, ондатры; значение этих желез не вполне ясно, но, судя по тому, что наибольшее развитие они получают в период гона, деятельность их, видимо, связана с размножением; возможно, они стимулируют половое возбуждение.

Млечные железы - это своеобразное видоизменение простых трубчатых потовых желез. В простейшем случае - у австралийских однопроходных - они сохраняют трубчатое строение и открываются в сумки волос, расположенных группами на небольшом участке брюшной поверхности - так называемом железистом поле. У ехидны железистое поле находится в особой сумке, развивающейся в период размножения и служащей для вынашивания яйца, а потом и детеныша. У утконоса железистое поле располагается непосредственно на брюхе. Сосков у однопроходных нет и детеныши слизывают молоко с волос, куда оно стекает из волосяных сумок.

У сумчатых и плацентарных млечные железы имеют гроздевидное строение и протоки их открываются на сосках. Расположение желез и сосков бывает различным. У лазающих по деревьям обезьян и висящих во время кормления летучих мышей имеется только пара сосков на груди; у бегающих копытных соски располагаются только двумя рядами по всей нижней поверхности туловища. Число сосков стоит в прямой связи с плодовитостью вида и в некоторой степени соответствует числу одновременно рождающихся детенышей. Минимальное число сосков (2) характерно для обезьян, овец, коз, слонов и некоторых других; максимальное число сосков (10-24) свойственно мышевидным грызунам, насекомоядным, некоторым сумчатым.

Чрезвычайно важную роль играют у млекопитающих кожные покровы и их производные, обеспечивая механизмы физической терморегуляции, регулируя теплоотдачу. Большое значение имеет система кожных кровеносных сосудов: диаметр их просветов регулируется нервно-рефлекторным путем и может меняться в очень больших пределах. При расширении сосудов кожи теплоотдача резко увеличивается, при сужении, наоборот, сильно сокращается.

Охлаждение организма происходит также при испарении с поверхности кожи воды, выделяемой потовыми железами.

Густота и высота волосяного покрова у северных видов существенно меняются по сезонам. Так, у белки на огулке (задней части спинки) на 1 см² летом бывает в среднем 4200 волос, зимой - 8100, у зайца-беляка - 8000 и 14700. Длина волос в миллиметрах на огулке такова: у белки летом пух - 9,4 ость - 17,4 а зимой - 16,8 и 25,9; у зайца беляка летом пух - 12,3, ость - 26,4, зимой - 21,0 и 33,4. У тропических зверей таких резких изменений не бывает в связи с малой разницей в температурных условиях зимой и летом.

В развитости потовых желез можно подметить закономерности географического и экологического планов. Так, среднее количество этих желез на 1 см² у разводимого во влажных тропиках зебу равно 1700, а у крупного рогатого скота, разводимого в Англии (шорт-хорн), - всего 1060. Эта же особенность прослеживается при сравнении видов, в разной мере приспособленных к засушливым условиям. В качестве показателя приводим величину испарения, выраженную в миллиграммах за минуту на 100 см² поверхности кожи. При температуре +37⁰С у осла эта величина равнялась 17 мг/мин, у верблюда - только 3; при температуре +45⁰С у осла - 35, у верблюда - 15; наконец, при температуре +50⁰С у осла - 45, у верблюда - 25 (Шмидт-Ниельсен, 1972).

Не меньшее значение, чем участие в терморегуляции, имеет кожа в химической сигнализации млекопитающих.

Секрет кожных желез, как и другие пахнущие выделения (например, полового и пищеварительного трактов, моча, секрет специализированных желез), служат наиболее важным средством внутривидового общения - химической сигнализации млекопитающих. Особое значение этого типа сигнализации определяется дальностью ее действия и длительностью сохранения сигнала. У животных, имеющих определенные участки обитания, особи, пары, семьи метят участок запаховыми метками, которые они оставляют на приметных предметах: кочках, камнях, пнях, отдельных деревьях или просто на поверхности земли.

Запаховые метки оставляют родители на детенышах, в гнезде и на следах движения за пределами гнезда или места нахождения детеныша, если гнездо не сооружается. Именно благодаря химической сигнализации олени, тюлени и такие норники, как лисицы, песцы, соболи, куницы, полевки, мыши, находят своих, а не чужих детенышей.

В целом запаховая сигнализация имеет решающее значение для выработки форм поведения млекопитающих.

Мышечная система млекопитающих очень дифференцирована и отличается большим числом разнообразно расположенных мускулов. Характерно наличие куполообразной мышцы - диафрагмы, отграничивающей брюшную полость от грудной. В

основном ее роль заключается в изменении объема грудной полости, что связано с актом дыхания. Значительное развитие получает подкожная мускулатура, приводящая в движение те или иные участки кожи. У ежей и ящеров она обуславливает возможность свертывания тела в клубок. Поднятие игл у ежей и дикобразов, “ощетинивание” зверей, движение чувствующих волос - вибрисс - также вызываются действием этой мускулатуры. На лице она представлена мимической мускулатурой, особенно развитой у приматов.

Скелет. Характерными чертами в строении позвоночного столба млекопитающих являются плоские сочленовные поверхности позвонков (платицельные позвонки), между которыми располагаются хрящевые диски (мениски), четко выраженная расчлененность позвоночника на отделы (шейный, грудной, поясничный, крестцовый, хвостовой) и постоянное число шейных позвонков. Отклонения от указанных признаков редки и носят вторичный характер.

В шейном отделе млекопитающих всегда 7 позвонков, хорошо выражены атлант и эпистрофей. Исключение представляют ламантин, у которого 6 шейных позвонков, и виды ленивцев, имеющие от 6 до 10 позвонков. Однако длина шейного отдела значительно варьирует. В отличие от птиц длина шеи у млекопитающих определяется не числом шейных позвонков, а длиной их тела. Наиболее сильно он развит у копытных, для которых подвижность головы очень важна при добыче пищи. Хорошо развита шея у хищников. Наоборот, у грызунов- норников и особенно у землероев шейный отдел короток и подвижность головы у них малая.

Грудной отдел состоит чаще из 12-15 позвонков; у одного из броненосцев и бутылконосого кита (*Hyperoodon*) их 9, а у ленивцев рода *Choloepus* - 24. К передним грудным позвонкам (обычно к семи) причленяются ребра, соединенные с грудной (истинные ребра). Остальные грудные позвонки несут ребра, не доходящие до грудины (ложные ребра). Грудина представляет собой сегментированную костную пластинку, заканчивающуюся удлинненным хрящом - мечевидным отростком. Расширенный передний сегмент носит название рукоятки грудины. У летучих мышей и у зверей, конечности которых приспособлены для рытья, грудина теряет ясно выраженную сегментацию и несет киль, служащий, как и у птиц, для прикрепления грудных мышц.

В поясничном отделе число позвонков варьирует от 2 до 9. Позвонки эти несут рудиментарные ребра.

Крестцовый отдел чаще состоит из четырех сросшихся позвонков. При этом только первые два позвонка являются истинно крестцовыми, а остальные - приросшими к крестцу хвостовыми позвонками. У хищных число крестцовых позвонков равно 3, а у утконоса, как и у рептилий, - 2. Число хвостовых позвонков наиболее изменчиво. Так, у гибыона их 3, а у длиннохвостого ящера - 49.

Подвижность позвоночника у разных видов зверей различна. Наибольшую подвижность имеют мелкие зверьки, которые при движении часто выгибают спину дугой. Наоборот, у крупных копытных все отделы позвоночника (кроме шейного и хвостового) перемещаются незначительно, и при беге работают только конечности.

Череп млекопитающих характерен относительно более крупной мозговой коробкой, что связано с большими размерами головного мозга. У молодых зверей мозговая коробка по сравнению и лицевой частью обычно развита относительно сильнее, чем у взрослых. Число отдельных костей в черепе млекопитающих меньше, чем у нижестоящих групп позвоночных. Это обуславливается срастанием ряда костей между собой в комплексы, что особенно характерно для мозговой коробки. Так, срастаются основная, боковые и верхняя затылочная кости; сращение ушных костей приводит к образованию единой каменной кости. Крылоклиновидная кость срастается с основной клиновидной костью, а глазоклиновидная кость срастается с передней клиновидной костью. Швы между костными комплексами зарастают сравнительно поздно, особенно в

области мозгового черепа, что создает возможность увеличения объема головного мозга по мере роста животного.

Затылочная область сформирована единой, как указано, затылочной костью. Она имеет два мыщелка для сочленения с атлантом. Крыша черепа образована парными теменными, лобными и носовыми костями и непарной межтеменной костью. Бока черепной коробки образованы чешуйчатыми костями, от которых наружу и вперед отходят скуловые отростки. Последние соединяются со скуловой костью, которая в свою очередь спереди сочленена со скуловым отростком верхнечелюстной кости. В итоге образуется весьма характерная для млекопитающих скуловая дуга.

Дно мозговой части черепа образована основной и переднеклиновидной костями, а дно лицевой, висцеральной - части - крыловидными, нёбными и верхнечелюстными костями. В дне черепа, в области слуховой капсулы, располагается свойственная только млекопитающим барабанная кость. Слуховые капсулы окостеневают, как уже указано, несколькими центрами, но в конечном счете формируется только одна парная каменистая кость.

Верхние челюсти состоят из парных межчелюстных и верхнечелюстных костей. Характерно развитие вторичного костного нёба, оно образовано нёбными отростками межчелюстных и верхнечелюстных костей и нёбными костями. В связи с образованием вторичного костного нёба хоаны открываются не между верхнечелюстными костями, как у других наземных позвоночных (кроме крокодилов и черепах), позади нёбных костей. Такое строение нёба предотвращает перерыв дыхания в то время, как пищевой комок задерживается в ротовой полости для его переживания.

Нижняя челюсть представлена парными зубными костями, которые причленяются непосредственно к чешуйчатым костям. Сочленовная кость превращается в слуховую косточку - молоточек; квадратная кость - в другую слуховую косточку - наковальню. Вместе со стремечком (гомолог гиомандибуляре) они лежат в полости среднего уха. Наружная стенка этой полости, а также часть наружного слухового прохода окружены упомянутой выше барабанной костью, гомологичной угловой кости - нижней челюсти прочих позвоночных. Таким образом, у млекопитающих наблюдается дальнейшее превращение части висцерального аппарата в слуховой аппарат среднего и наружного уха.

Плечевой пояс млекопитающих сравнительно прост. Основой его становится лопатка, к которой прирастает рудиментарный коракоид. Только у однопроходных коракоид существует в виде самостоятельной кости. Ключица имеется у млекопитающих, передние конечности которых совершают разнообразные сложные движения и у которых наличие ключицы обеспечивает более прочное причленение плечевой кости и упрочение всего плечевого пояса. Таковы. Например, обезьяны. наоборот, у видов, которые перемещают передние конечности только или преимущественно в плоскости, параллельной главной оси тела, ключицы рудиментарны или отсутствуют. Таковы копытные, грызуны и прочие.

Тазовый пояс состоит из трех типичных для наземных позвоночных парных костей: подвздошных, седалищных и лобковых. У многих видов эти кости срастаются в одну безымянную кость.

Скелет парных конечностей сохраняет все основные черты строения типичной пятипалой конечности. Однако в связи с разнообразием условий существования и характером использования конечностей детали их строения весьма различны (рис. 170). У наземных форм значительно удлинены проксимальные отделы - бедро, голень. У водных зверей, наоборот, эти отделы укорочены, а удлинены дистальные отделы - палец, плюсна и особенно фаланги пальцев. Превращенные в лапы конечности в этом случае двигаются отдельно от тела - чаще действуют как единое целое с туловищем. Перемещение же отделов конечностей относительно друг друга развито сравнительно слабо. У летучих мышей только первый палец передних конечностей развит нормально, остальные пальцы

очень сильно удлинены; между ними расположена кожистая перепонка, образующая основную часть поверхности крыла. У быстро бегающих зверей предплюсна, плюсна, запястье и пясть располагаются более или менее отвесно, например, у собаки. У наиболее совершенных бегунов - копытных - сокращается число пальцев. Первый палец атрофируется, и животные ступают либо на одинаково развитые третий и четвертый пальцы, между которыми проходит ось конечности (парнокопытные), либо преимущественное развитие получает один третий палец, через который и проходит ось конечности (непарнокопытные).

Укажем в этой связи максимальную скорость передвижения некоторых млекопитающих (в км/ч): короткохвостая землеройка - 4, красная полевка - 7, лесная мышь - 10, красная белка - 15, дикий кролик - 32-40, заяц - 55-72, лев - 50, красная лисица - 72, гепард - 105-112, верблюд - 15-16, африканский слон - 24-40, газель Гранта - 40-50.

Органы пищеварения характеризуются большой сложностью, которая выражается в общем удлинении пищеварительного тракта, в большей, чем у других позвоночных, его дифференцировке и в большей развитости пищеварительных желез.

Пищеварительный тракт начитается предротовой полостью, или преддверием рта. Оно расположено между свойственными только млекопитающим мясистыми губами, щеками и челюстями. У ряда видов хомяков, бурундуков, обезьян преддверие, расширяясь, образует большие защечные мешки. Мясистые губы служат для схватывания пищи, а преддверие рта - для временного ее резервирования: хомяки и бурундуки переносят в защечных мешках запасы пищи в свои норы. Мясистых губ нет у однопроходных и китообразных.

За челюстями лежит ротовая полость, в которой пища подвергается механическому измельчению и химическому воздействию. У зверей имеются четыре пары слюнных желез. Развитость слюнных желез находится в известной зависимости от характера питания. У китообразных они практически не развиты; у жвачных, наоборот, они получили исключительно сильное развитие. Так, корова в сутки выделяет около 56 л слюны, которая имеет огромное значение для смачивания грубой пищи и для наполнения жидкой средой полостей желудка, где происходит бактериальное расщепление клетчатки пищевой массы.

Секрет щечных желез летучих мышей, наносимый на летательные перепонки, сохраняет их эластичность и предохраняет от высыхания. Слюна вампиров, питающихся кровью, обладает антикоагулирующими свойствами, т.е. препятствует свертыванию крови. Слюна некоторых землероек ядовита, секрет их подчелюстной железы вызывает смерть мыши менее чем через 1 мин после инъекции. Токсичность слюнных желез примитивных млекопитающих рассматривается как отражение их филогенетической связи с рептилиями.

Млекопитающие гетеродонтны, т.е. их зубы дифференцированы на резцы, клыки, предкоренные, или ложные коренные, и коренные. Число зубов, их форм и функция существенно различаются у разных групп зверей (рис. 171). Так, например, малоспециализированные насекомоядные обладают большим числом сравнительно слабодифференцированных зубов. Для грызунов и зайцеобразных характерно сильное развитие одной пары резцов, отсутствие клыков и плоская жевательная поверхность коренных питания: резцами они срезают или обгрызают растительность, а коренными зубами перетирают пищу, как жерновами. Хищные характеризуются сильно развитыми клыками; они используются для схватывания, а часто и для умерщвления добычи. Коренные зубы хищных имеют режущие вершины и плоские жевательные выступы. Задний ложнокоренной зуб верхней челюсти и первый истинно коренной нижней челюсти у хищных обычно выделяются своей величиной; они носят название "хищных" зубов.

Общее число зубов и их распределение по группам для видов зверей вполне определено и постоянно и служит важным систематическим признаком. Для его обозначения пользуются зубными формулами, построенными в виде дробей. Числитель

показывает число зубов в верхней челюсти, знаменатель - в нижней. Группы зубов обозначают начальными буквами их латинских названий: резцы - i (incisivi), клыки - c (canini), ложнокоренные - pm (praemolares), -коренные - m (molares). Для сокращения пишут число зубов в одной половине челюсти.

Зубная формула волка такова:

$$\begin{array}{cccc} i\bar{3}; & c\bar{1}; & pm\bar{4}; & m\bar{2}=21 \times 2=42. \\ 3 & 1 & 4 & 3 \end{array}$$

Зубная формула кролика:

$$\begin{array}{ccc} i\bar{2}; & c\bar{0}; & pm+m\bar{6}=14 \times 2=28. \\ 1 & 0 & 5 \end{array}$$

Зубы сидят в ячейках челюстных костей, т.е. они текодонтные, и у большинства видов зверей меняются один раз в жизни (зубная система дифиодонтная).

Между ветвями нижней челюсти помещается мускулистый язык, служащий отчасти для схватывания пищи (бычья, муравьеды, ящеры) и для лакания воды, отчасти для переворачивания пищи в полости рта во время ее пережевывания.

Позади ротовой области располагается глотка, в верхнюю часть которой открываются внутренние ноздри и евстахиевы трубы. На нижней поверхности глотки расположена щель, ведущая в гортань. Пищевод хорошо выражен (рис. 172). Мускулатура его чаще гладкая, но у некоторых, например у жвачных, сюда проникает из глоточной области поперечнополостая мускулатура. Эта особенность обеспечивает произвольное сокращение пищевода при отрыгивании пищи.

Желудок явственно обособлен от других отделов пищеварительного тракта и снабжен многочисленными железами. Объем желудка и его внутреннее строение различны у разных видов, что связано с характером пищи (рис. 173). Наиболее просто устроен желудок у однопроходных, у которых он имеет вид простого мешка. У большинства желудок разделен на большее или меньшее число отделов.

Усложнение желудка связано со специализацией питания, например поглощением огромной массы грубых кормов (жвачные), или недоразвитостью ротового пережевывания пищи (некоторые виды, питающиеся насекомыми). У некоторых южноамериканских муравьедов в выходной части желудка дифференцируется отдел с настолько твердыми складками, что они выполняют функцию зубов, перетирающих пищу.

Весьма сложно устроен желудок у жвачных копытных, например у коровы. Он состоит из четырех отделов: 1) рубца, внутренняя поверхность которого несет твердые вздутия; 2) сетки, стенки которой разделены на ячейки; 3) книжки со стенками, несущими продольные складки; 4) сычуга, или железистого желудка. Попавшие в рубец кормовые массы под влиянием слюны и деятельности бактерий и простейших подвергаются брожению. Из рубца пища благодаря перистальтическим движениям поступает в сетку, откуда она отрыгивается снова в рот. Здесь пища размельчается зубами и обильно смачивается слюной. Получившаяся таким образом полужидкая масса заглатывается и по узкому желобку, соединяющему пищевод с книжкой, поступает в нее и далее в сычуг (173).

Описанное приспособление имеет большое значение, так как пищей жвачных является трудноперевариваемая растительная масса, а в желудке у них живет огромное количество бродильных бактерий и простейших, деятельность которых существенно способствует перевариванию пищи.

Собственно кишечник подразделяется на тонкий, толстый и прямой отделы. У видов, питающихся грубым растительным кормом (например, у грызунов), на границе тонкого и

толстого отделов отходит длинная и широкая слепая кишка, заканчивающаяся у некоторых зверей (например, зайцы, полуобезьяны) червеобразным отростком. Слепая кишка выполняет роль “бродильного чана” и развита тем сильнее, чем больше растительной клетчатки поглощает животное. У мышей, питающихся семенами и отчасти вегетативными частями растений, слепая кишка составляет 7-10% от общей длины всех отделов кишечника, а у полевок, кормящихся в большей мере вегетативными частями растений, - 18-27%. У плотоядных видов слепая кишка развита слабо или отсутствует.

В этой же связи варьирует и длина толстого отдела кишечника. У грызунов он составляет 29-53% общей длины кишечного тракта, у насекомоядных и рукокрылых -26-30%, у хищных - 13-22%. Общая длина кишечника варьирует очень сильно. Как правило, у растительноядных видов кишечник относительно более длинный, чем у всеядных и плотоядных. Так, у некоторых летучих мышей кишечник длиннее тела в 2,5 раза, у насекомоядных - в 2,5-4,2, у хищных- в 2,5 (ласка), в 6,3 (собака), у грызунов - в 5,0 (полуденная песчанка), в 11,5 (морская свинка), у лошади - в 12,0, у овцы- в 29 раз.

Характеризуя строение и функционирование пищеварительного тракта, коснемся вкратце проблемы обеспечения организма млекопитающих водой.

Многие виды хищников и копытных регулярно посещают водопой. Другие довольствуются водой, получаемой с сочной пищей. Однако есть и такие, которые никогда не пьют и кормятся очень сухими кормами, например многие пустынные грызуны. В этом случае основным источником водообеспечения служит вода, возникающая при обмене веществ, - так называемая метаболическая вода (табл. 13).

Метаболическая вода - один из обязательных продуктов превращения органических веществ в организме. Однако при метаболизме разных веществ образуется разное количество воды. Перовое место занимают жиры. При использовании за сутки 1 кг жира образуется около 1 л воды, 1 кг крахмала - 0,5 л, 1 кг протеинов - 0,4 л (Шмидт-Нильсен, 1982,).

Под диафрагмой расположена печень. Желчный проток впадает в первую петлю тонких кишок. В этот же отдел кишечника впадает проток и поджелудочной железы, которая лежит в складке брюшины.

Контрольные вопросы

1. Почему млекопитающие считаются высшими позвоночными?
2. Какую роль играют волосной покров и кожные железы?
3. Какие известны роговые производные кожи?
4. Перечислите основные особенности скелета млекопитающих?
5. Сколько позвонков бывает в каждом отделе, постоянно ли это число?
6. Как устроен скелет свободных конечностей?
7. Опишите состав затылочной, височной, основной, решетчатой костей, происхождение барабанной кости?
8. Охарактеризуйте особенности ротового аппарата млекопитающих
9. Назовите комплексы, в которые срастаются кости черепа.
10. Каковы функции языка, губ, щек?
11. Как дифференцированы зубы у млекопитающих. Какова роль каждой группы зубов?
12. Как устроены сложные желудки растительноядных животных – грызунов, жвачных?
13. Что представляет собой тонкая и толстая кишка?

Лекция 27.

КЛАСС МЛЕКОПИТАЮЩИЕ (MAMMALIA) ИЛИ ЗВЕРИ (THERIA)

План

1. Адаптивные черты в строении и функции:

- а) особенности строения центральной нервной системы и головного мозга, сложные формы поведения;
- б) дыхательной системы;
- в) сердца и системы кровообращения;
- г) органов выделения и размножения

Нервная система. Головной мозг (рис. 177) характеризуется относительно крупными размерами, что обусловливается увеличением объема полушарий переднего мозга и мозжечка.

Развитие переднего мозга выражается в разрастании его крыши - вторичного мозгового свода (неопаллиума), а не полосатых тел, как у птиц; он состоит из нервных клеток и безмякотных нервных волокон. В связи с развитием коры мозга серое мозговое вещество у млекопитающих расположено поверх белого вещества. В коре мозга расположены центры высшей нервной деятельности. Сложное поведение млекопитающих, сложные реакции их на различные внешние раздражения прямым образом связаны с прогрессивным развитием коры полушарий переднего мозга. Кора обоих полушарий связана комиссурой из белых нервных волокон, так называемым мозолистым телом.

Отношение массы полушарий переднего мозга к массе всего головного мозга различно у млекопитающих разных систематических групп. У ежей оно равно 48, у белок - 53, у волков - 70, у дельфинов - 75%.

Кора переднего мозга у большинства видов достаточно мощная и включает 7 слоев нервных клеток. Она покрыта многочисленными бороздами, увеличивающими ее площадь: силвиева борозда, отделяющая лобную долю коры от височной доли, роландова борозда, отделяющая сверху лобную борозду велико. Промежуточный мозг сверху не виден. Эпифиз, гипофиз и гипоталамус невелики, но чрезвычайно важны функционально.

Для среднего мозга характерно подразделение его двумя взаимно перпендикулярными бороздами на четыре бугра. Мозжечок велик и дифференцирован на несколько отделов (рис. 177), что связано с очень сложным характером движений у зверей.

Продолговатый мозг важен ядрами центров дыхания, кровообращения, пищеварения и пр.

Органы чувств. Обонятельные органы развиты у млекопитающих очень сильно и играют в их жизни огромную роль. При помощи этих органов млекопитающие опознают врагов, отыскивают пищу, а также и друг друга. Многие виды чувствуют запахи за несколько сот метров и способны обнаруживать пищевые объекты, находящиеся под землей. Только у полностью водных зверей (китов) обоняние понижено. Тюлени же обладают очень острым обонянием.

Прогрессивное развитие описываемых органов выражается в увеличении объема обонятельной капсулы и в ее усложнении вследствие образования системы обонятельных раковин. У некоторых групп зверей (сумчатые, грызуны, копытные) имеется обособленный отдел обонятельной капсулы, открывающийся самостоятельно в нёбно-носовый канал (якобсонов орган), служащий для распознавания запаха пищи во рту, который уже был описан в главе о рептилиях.

Орган слуха (рис. 178) в подавляющем большинстве случаев развит очень хорошо. В состав его кроме внутреннего и среднего уха, имеющих и у нижестоящих классов, входят еще два новых отдела: наружный слуховой проход и ушная раковина. Последняя отсутствует только у водных и подземных зверей (киты, большинство ластоногих, слепыши и некоторые другие). Ушная раковина существенно усиливает тонкость слуха. Особенно сильно она развита у ночных зверей (летучие мыши) и у лесных копытных, пустынных собачьих и некоторых других.

Внутренний конец слухового прохода затянут барабанной перепонкой, за которой лежит полость среднего уха. В ней у млекопитающих находится не одна, как у амфибий, рептилий и птиц, а три слуховые косточки (рис. 179). Молоточек (гомолог сочленовой

кости) упирается в барабанную перепонку, к нему подвижно прикреплена наковальня (гомолог квадратной кости), которая в свою очередь соединена со стремечком (гомолог гиомандибуляре), а это последнее упирается в овальное окно перепончатого лабиринта внутреннего уха. Описанная система обеспечивает значительно более совершенную передачу звуковой волны, уловленной ушной раковинной и прошедшей по слуховому проходу к среднему, а затем к внутреннему уху. В строении внутреннего уха зверей обращает внимание сильно развитие улитки и наличие кортиева органа - тончайших волокон, которые в числе нескольких тысяч натянуты в канале улитке. При восприятии звука эти волокна резонируют, чем обеспечивается более тонкий слух млекопитающих.

У ряда зверей обнаружена способность к эхолокации. Кроме хорошо известных в этом отношении летучих мышей такой способностью обладают китообразные (дельфины), ластоногие (тюлени), землеройки. Землеройки при эхолокации издают импульсы частотой 30-60 кГц, продолжительностью 5-33 мс. Морской лев при локации издает звуки частотой от 20 до 72 кГц, дельфины - 120-200 кГц. Последние способны лоцировать косяки рыб с расстояния до 3 км.

Органы зрения в жизни млекопитающих имеют меньшее значение, чем у птиц. На неподвижные предметы они обычно обращают мало внимания, и к стоящему человеку могут вплотную подойти даже такие осторожные звери, как лисицы, зайцы, лоси. Острота зрения и развитие глаз, естественно, различны и связаны с условиями существования. Особенно большие глаза имеют ночные звери и животные открытых ландшафтов (например, антилопы). У лесных зверей зрение менее острое, а у подземных глаза кожистой перепонкой (слепыш).

Аккомодация у млекопитающих происходит только путем изменения формы хрусталика под действием ресничной мышцы. У мелких грызунов (полевки, мыши) способности к аккомодации практически нет, что связано с преимущественно ночной активностью и незначительностью обзора.

Цветное зрение у млекопитающих сравнительно с птицами развито слабо. Почти весь спектр способны различать лишь высшие обезьяны восточного полушария. Европейская рыжая полевка различает только красный и желтый цвета. У опоссума, лесного хорь и ряда других видов цветное зрение вообще не обнаружено.

Характерной особенностью органов осязания млекопитающих является наличие осязательных волос, или вибрисс (рис. 180), описание которых приведено ранее при характеристике покровов.

Органы дыхания. Как и у птиц, по существу единственными органами дыхания млекопитающих являются легкие. Роль кожи в газообмене незначительна: только около 1% кислорода поступает через кожные кровеносные сосуды. Сказанное понятно, если учесть, во-первых, ороговение эпидермиса и, во-вторых, ничтожную общую поверхность кожи сравнительно с суммарной дыхательной поверхностью легких, которая у млекопитающих в 50-100 раз больше, чем поверхность кожи.

Таблица 13

Водный баланс североамериканского пустынного грызуна- кенгуровой крысы (по Шмитду-Ниельсену, 1982)

Поступление воды, %	Потери воды, %
Питьевая вода.....0	Испарение.....70
Пища.....10	С мочой.....25
Метаболическая вода.....90	С калом.....5

Характерно усложнение верхней гортани (рис. 174). В основании ее лежит кольцообразный перстневидный хрящ; передняя и боковые стенки гортани образованы свойственным только млекопитающим щитовидным хрящом. Над перстневидным хрящом по бокам спинной стороны гортани находятся парные черпаловидные хрящи. К переднему краю щитовидного хряща примыкает тонкий лепесткообразный надгортанник. Между

перстневидным и щитовидным хрящами расположены небольшие мешковидные полости - желудочки гортани. Голосовые связки в виде парных складок слизистой оболочки гортани лежат между щитовидными и черпаловидными хрящами. Хорошо развиты трахея и бронхи. В области легких бронхи делятся на большое число мелких веточек. Самые мелкие веточки - бронхиолы - заканчиваются пузырьками - альвеолами, имеющими ячеистое строение (рис. 175). Здесь ветвятся кровеносные сосуды. Число альвеол огромно: у хищных их 300-500 млн, у малоподвижных ленивцев - около 6 млн. В связи с возникновением альвеол образуется огромная поверхность для газообмена. Так, например, общая поверхность альвеол у человека равна 90 м². При расчете на единицу дыхательной поверхности (в см²) приходится у ленивца 6 альвеол, у домашней кошки - 28, у домового мыши - 54, у летучей мыши - 100.

Обмен воздуха в легких обусловлен изменением объема грудной клетки, возникающим в результате движения ребер и особой, куполообразно вдающейся в грудную полость мышцы - диафрагмы. Число дыхательных движений зависит от величины животного, что связано с различием в интенсивности обмена веществ. Так, у лошади оно равно 8-16 в 1 мин, у человека-15-20, у крысы - 100-150, у мыши - около 200. Обратную зависимость между интенсивностью метаболизма и размерами тела наглядно демонстрирует таблица 14.

Приведенные в таблице 14 данные свидетельствуют также о более низком уровне обмена у однопроходных и сумчатых по сравнению с плацентарными, что соответствует и примитивности их общей организации. Для сравнения укажем, что у чешуйчатых рептилий этот показатель равен всего 0,12-0,3, а у амфибий - 0,012-0,075 (Проссер и др., 1977).

Таблица 14

Потребление кислорода млекопитающими разных размеров

(по Проссеру и др., 1977)

Вид	Масса тела, г	Потребление кислорода, мл/(г.ч)
Землеройка	3,5	7-10,6
Рыжая полевка	22	2,3
Бурундук	72-145	0,8
Заяц	1600	0,96
Тюлень	26000	0,6
Дельфин	170000	0,22-0,34
Верблюд	170000-330000	0,03-0,04
Слон	3700000	0,07-0,11
Сумчатая мышь	8,5	1,26
Кенгуру	33000	0,2
Ехидна	4000	0,22

Соответственно всему сказанному теплопродукция у зверей высокая, хотя и в этом случае видна зависимость от размеров тела. Так, у землеройки она составляет 151,2 Дж/(г.ч), у кошки - 12,6, у собаки - 8,4, у слона - 2,1 (Шмидт-Ниельсен, 1982).

Вентиляция легких не только обуславливает газообмен, но и имеет существенное значения для терморегуляции. Особенно это характерно для видов со слабо развитыми потовыми железами. У них охлаждение тела при его перегревании в значительной мере достигается повышением испарения воды, пары которой выводятся вместе с выдыхаемым из легких воздухом (так называемое полипноэ). Например, собака в покое выдыхает 2 л воздуха в минуту; при резком повышении температуры среды количество выдыхаемого воздуха доходит до 50-75 л в минуту, а количество испаряемой воды может дойти до 200 см³/ч.

Оценивая значение полипноэ для увеличения теплоотдачи, следует учитывать, что в этом случае увеличивается в первую очередь не легочная вентиляция, а вентиляция дыхательных путей. Так, у быка при общем росте вентиляции с 50 л/мин до 300 альвеолярная

вентиляция возрастает с 25 л/мин до 75, т.е. в 3 раза, а вентиляция мертвого пространства - с 25 л/мин до 255, т.е. в 9 раз (Шмидт-Ниельсен, 1976).

Прослеживаются и систематические (т.е. экологические) особенности. Так, пустынные североамериканские грызуны - кенгуровые крысы - теряют с дыханием 50-57 мг воды на 1 мл потребленного кислорода, а белые (лабораторные) мыши и крысы - 85-94 мг (Шмидт-Ниельсен, 1982).

Кровеносная система. Как и у птиц, имеется только одна дуга аорты (но левая), отходящая от толстостенного левого желудочка (рис. 176). Главные артериальные сосуды отходят от аорты различно. Обычно от аорты отходит короткая безымянная артерия, которая делится на правую подключичную артерию, правую и левую сонные артерии, левая же подключичная артерия отходит самостоятельно от дуги аорты. В других случаях левая сонная артерия отходит не от безымянной артерии, а самостоятельно от дуги аорты. Спинная аорта, как и у всех позвоночных, лежит под позвоночным столбом и отдает ряд ветвей к мускулатуре и внутренним органам.

Для венозной системы характерно отсутствие воротного кровообращения в почках. Левая передняя полая вена лишь у немногих видов впадает в сердце самостоятельно: чаще она сливается с правой передней полую веной, которая и изливает всю кровь от переднего отдела тела в правое предсердие. Весьма характерно наличие остатков передних кардинальных вен - так называемых непарных вен. У большинства видов правая непарная вена самостоятельно впадает в переднюю полую вену, а левая непарная вена утрачивает связь с полую веной и впадает в правую непарную вену через поперечную вену (рис. 176).

Относительные размеры сердца различны у видов с разным образом жизни и в конечном счете с различной интенсивностью обмена веществ. Так, сердечный индекс (относительная масса сердца, выраженная в процентах к общей массе тела) у кашалота 0,3, у африканского слона - 0,4, у ленивца - 0,3, у серой полевки - 0,6, у ушана - 1,2 - 1,4, у обыкновенной землеройки - 1,4.

Связь между размерами тела и величиной сердца хорошо подтверждается и сопоставлением сердечного индекса систематически и экологически близких видов животных. Так, у крупного сурка-байбака этот показатель равен 0,47, у большого суслика - 0,82.

Наряду с этим сердечный индекс зависит и от двигательной активности. Сравним этот показатель у сходных по величине мышей, перемещающихся много и быстро, и серых полевок, относительно малоподвижных: полевая мышь - 0,89, лесная мышь - 0,85, полевка обыкновенная - 0,54. Полевка-экономка - 0,47 (Шварц, 1968).

К сказанному добавим, что у домашнего кролика относительные размеры сердца в 3 раза меньше, чем у дикого зайца. Примерно та же закономерность выявляется и при сличении этого показателя у комнатной и охотничьей гончей собак.

В этой же связи различна и частота сокращений сердца (табл. 15).

Таблица 15

Чистота пульса и интенсивность метаболизма у некоторых млекопитающих

Вид животных	Масса тела, г	Частота пульса в 1 мин	Интенсивность метаболизма на 1 кг массы тела за 24 ч, кДж
Мышь	25	600	1680
Собака	6 500	120	277
Овца	50 000	70-80	113
Бык	50 0000	43	101

В связи с интенсивностью сердечной деятельности кровяное давление у млекопитающих столь же высокое, как и у птиц. у морского слона оно равно 120/90 мм рт. ст., у крысы - 130/90, у собаки - 112/56. Для сравнения укажем, что у чешуйчатых рептилий этот показатель лежит в пределах 14/10 ... 80/60, а у амфибий 22-/12 ... 30/25 (Проссер и др., 1978).

Общее количество крови у млекопитающих больше, чем у позвоночных нижестоящих групп. Выгодно отличается кровь млекопитающих и по ряду ее биохимических свойств, отчасти связанных с безъядерностью эритроцитов.

Млекопитающие обладают не только относительно большим количеством крови, но, что еще важнее, большой ее кислородной емкостью. В свою очередь это связано с большим числом эритроцитов и большим количеством гемоглобина. У низших позвоночных (рыбы, амфибии) его содержится в среднем 5-10 г, а у млекопитающих - 10-15 г на 100 см² крови.

Некоторые обобщенные данные по особенностям крови у разных позвоночных приведены в таблице 16.

Своеобразные приспособления возникают при водном образе жизни, когда возможность атмосферного дыхания периодически прерывается. Это выражается, с одной стороны, в резком увеличении количества связывающего кислород глобина в мышцах (миоглобина) - около 50% всего глобина организма. Кроме того, у надолго погружающихся в воду зверей отключается периферическое кровообращение, на постоянном уровне остается кровоснабжение мозга и сердца.

С другой стороны, у водных и полуводных млекопитающих при погружении в воду уменьшается число сердцебиений (так называемая брадикардия), что приводит к замедленному току крови и более полному использованию кислорода крови. Например, у тюленя (*Phoca vitulina*), находящегося в непогруженном состоянии, число сокращений сердца в 1 мин равно 180.

Таблица 16

Особенности крови у разных позвоночных
(по терентьеву, 1961; Проссеру и Брауну, 1967; Проссеру и др., 1977)

Группы позвоночных	Количество крови, % к массе тела	Количество эритроцитов в 1 мм ³ крови, млн	Кислородная емкость крови, % на единицу объема
Рыбы хрящевые	-	0,15	6,0
Рыбы костные	1,5-3,0	-	8,8
Амфибии хвостатые	3,0	0,12	3,0-10,0
Амфибии бесхвостые			
Рептилии	4,2-4,9	0,48	
Птицы			
Млекопитающие	4,2-7,4	0,98	7,0-12,0
	5,7-9,0	2,7-3,5	10,0-22,0
	5,5-9,5	8,4	15,0-24,0

Через 11 с после погружения оно уменьшается до 60, через 27 с - до 35 и далее устанавливается на уровне 30 в течение всего времени нахождения зверя под водой.

Кислородная емкость крови у ныряющих животных наибольшая. Так, у утконоса она равна 24 об. %, у ондатры - 25, у сивуча - 19, у обыкновенного дельфина - 26, у кашалота - 29%.

Кислородная емкость крови меняется и при изменении разреженности атмосферы по отношению к высоте над уровнем моря.

Конечно, повышение кислородной емкости крови зависит и от степени двигательной активности вида. Винторогий козел более подвижен, чем тур, и еще более, чем домашние овцы и козы.

Учитывая все изложенное о явлениях газообмена и кровообращения, есть все основания заключить, что общий уровень метаболизма у млекопитающих заметно более высокий, чем у их филогенетических предшественников, и близок к таковому у птиц.

Выделительная система. Почки у млекопитающих тазовые. Метанефрические туловищные почки закладываются эмбрионально и в последующем редуцируются. Почки -

компактные органы, обычно бобовидной формы. поверхность их чаще всего гладкая, иногда бугорчатая (жвачные, кошки), и только у некоторых (например, у китообразных) разделены перехватами на доли.

На разрезе видно, что почка состоит из наружного коркового слоя и внутреннего полосатого мозгового слоя (рис. 181). В корковом слое расположены извитые канальцы, начинающиеся боуменовыми капсулами, внутри которых находятся клубки кровеносных сосудов (мальпигиевы тельца). В сосудистых клубочках осуществляется фильтрационный процесс, и в почечные канальцы профильтровывается плазма крови - так возникает первичная моча. Сами почечные канальцы образуют несколько колен; в них происходит реабсорбция из первичной мочи воды, сахара и аминокислот. Число почечных канальцев у млекопитающих очень велико. В обеих почках их насчитывается у мыши 10 тыс., у кролика - 285 тыс. Для сравнения укажем, что в почках лягушки их 2 тыс., а у тритона - всего 400.

Относительные размеры почек находятся в обратной зависимости от величины тела. Они велики у самых мелких и наоборот.

Такая зависимость вполне понятна, если учесть, что у близких филогенетически и экологически видов интенсивность обмена веществ будет тем выше, чем меньше размеры тела. Хорошим, хотя и косвенным, подтверждением сказанному служит ясная корреляция между показателями относительной массы почки и сердца - органов, в одинаковой мере ответственных за уровень метаболизма.

Основной конечный продукт белкового обмена у млекопитающих (как и у рыб и амфибий), в отличие от рептилий и птиц, не мочева кислота, а мочевины. Если у птиц долевое значение мочева кислоты равно 63-80% и на долю мочевины приходится 1-10%, то у млекопитающих соотношение обратное: мочевины 68-91%, мочева кислота - 0,1-8%.

Такой тип белкового обмена у млекопитающих, несомненно, возник в связи с наличием плаценты, через которую развивающийся эмбрион может получать в неограниченном количестве воду из крови матери. С другой стороны, через посредство плаценты (точнее, системы ее кровеносных сосудов) из развивающегося эмбриона могут также неограниченно выводиться токсические продукты белкового обмена. Напомним, что мочевины значительно токсичнее мочева кислоты, но для выведения мочи такой тип обмена требует очень большого расхода воды. Кроме того, это свидетельство близости млекопитающих амфибиям.

В мозговом слое находятся прямые собирательные канальцы, которые концентрируются в группы и открываются на конце сосочков, выдающихся в почечную лоханку. От почечной лоханки отходит мочеточник, впадающий в мочева пузырь. У однопроходных мочеточник впадает в мочеполая синус, из которого он попадает в мочева пузырь. Из мочева пузыря моча выводится по самостоятельному мочеиспускательному каналу.

Выделительную функцию частично выполняют и потовые железы, через которые выводятся растворы солей и мочевины. Этим путем выводится не более 3% азотистых продуктов белкового обмена.

Органы воспроизведения (рис. 182). Половые железы самца - парные семенники - имеют характерную овальную форму. У однопроходных, некоторых насекомоядных и непольнозубых, у слонов и китообразных они в течение всей жизни находятся в полости тела. У большинства других зверей семенники первоначально располагаются в полости тела, но по мере полового созревания они опускаются вниз и попадают в особый, расположенный снаружи, мешочек - мошонку, сообщающуюся с полостью тела паховым каналом. К семеннику прилегает вытянутое по его оси зернистое тело - придаток семенника, морфологически представляющий клубок сильно извитых семявыносящих каналов семенника, гомологичный переднему отделу туловищной почки. От придатка отходит гомологичный вольфову каналу семяпровод, который впадает у корня полового члена в мочеполая (мочеиспускательный и семяизвергательный) канал. Семяпроводы в

своем нижнем отделе, перед впадением в мочеполовой канал, образуют парные компактные тела с ребристой поверхностью - семенные пузыри. У млекопитающих они представляют железы, секрет которых принимает участие в образовании жидкой части спермы; кроме того, он обладает клейкой консистенцией и благодаря этому служит, видимо, для предотвращения вытекания спермы из половых путей самки.

У основания полового члена лежит вторая парная железа - предстательная, протоки которой впадают также в начальную часть мочеполового канала. Секрет предстательных желез - это основная часть жидкости, в которой плавают выделенные семенниками сперматозоиды. В итоге сперма, или эякулят, представляет собой комбинацию жидкости, выделенной предстательной железой и семенными пузырями (и некоторыми другими железами), и самих сперматозоидов.

На нижней стороне совокупительного члена располагается упомянутый уже мочеполовой канал. Вверх и по бокам от этого канала лежат пещеристые тела, внутренние полости которых во время полового возбуждения наполняются кровью, в результате чего половой член становится упругим и увеличивается в размерах. У многих млекопитающих прочность полового члена обуславливается еще особой длинной костью, расположенной между пещеристыми телами. Таковы хищные, ластоногие, многие грызуны, некоторые летучие мыши и др.

Парные яичники всегда лежат в полости тела и прикреплены к спинной стороне брюшной полости брыжейками. Парные яйцеводы, гомологичные мюллеровым каналам, открываются передними своими концами в полость тела в непосредственной близости от яичников. Здесь яйцеводы образуют широкие воронки. Верхний извитой отдел яйцеводов представляет фаллопиевы трубы. Далее идут расширенные отделы матки, которые открываются в непарный у большинства зверей отдел - - влагалище. Последнее переходит в короткий мочеполовой канал, в который кроме влагалища открывается мочеиспускательный канал. На брюшной стороне мочеполового канала располагается небольшой вырост - клитор, обладающий пещеристыми телами и соответствующий пенису самца. Любопытно, что у некоторых видов в клиторе имеется кость.

Строение женских половых путей существенно различается у разных групп млекопитающих. Так, у однопроходных яйцеводы на всем протяжении парные и дифференцированы только на фаллопиевы трубы и рога матки, которые самостоятельными отверстиями открываются в мочеполовой синус. У сумчатых обособляется влагалище, но часто и оно остается парным. У плацентарных влагалище всегда непарное, а более верхние отделы яйцеводов в той или иной мере сохраняют парный характер. В простейшем случае матка парная, левый и правый ее отделы открываются во влагалище самостоятельными отверстиями. Такой тип матки называется двойным; она свойственна многим грызунам, некоторым неполнозубым. Рога матки могут быть соединены только в нижнем отделе - двураздельная матка некоторых грызунов, летучих мышей, хищников. Слияние значительной части левого и правого рогов матки приводит к образованию двурогой матки хищных, китообразных, копытных. Наконец, у приматов, полуобезьян и некоторых летучих мышей матка непарная - простая, и парными остаются только верхние отделы яйцеводов - фаллопиевы трубы.

Плацента. Во время развития эмбриона в матке млекопитающих формируется крайне характерное для них образование, известное под названием детского места, или плаценты (рис. 183). Только у однопроходных плацента отсутствует. У сумчатых есть зачатки плацента возникает путем срастания наружной стенки аллантаоиса с серозой, в результате чего формируется губчатое образование - хорион. Хорион образует выросты - ворсинки, которые соединяются или срастаются с разрыхленным участком эпителия матки. В этих местах кровеносные сосуды детского и материнского организмов сплетаются (но не сливаются), и таким образом устанавливается связь между кровяными руслами эмбриона и самки. В результате этого обеспечивается газообмен в теле зародыша, его питание и удаление продуктов распада.

Плацента свойственна уже сумчатым млекопитающим, хотя у них она еще примитивная; ворсинок в хорионе не образуется, и имеется, как и у яйцеживородящих низших позвоночных, пристеночная связь между кровеносными сосудами матки и желточного мешка (так называемая “желточная плацента”). У высших плацентарных зверей хорион всегда образует выросты - ворсинки, соединяющихся со стенками матки. Характер расположения ворсинок различен у разных групп зверей. Основываясь на этом, выделяют три типа плаценты: диффузная, когда ворсинки распределяются равномерно по хориону (китообразные, многие копытные, полуобезьяны); дольчатая, когда ворсинки собраны в группы, распределенные по всей поверхности хориона (большинство жвачных); дискоидальная - корсинки располагаются на ограниченном, дисковидном, участке хориона (насекомоядные, грызуны, обезьяны).

Общее число ныне живущих видов млекопитающих в мире более 4000. В классе млекопитающих различают два подкласса: Первозвери (Prototheria) с одним отрядом однопроходные (Monotremata) и Настоящие звери (Theria) с двумя инфраклассами и многими отрядами.

Контрольные вопросы

1. Какое значение имели прогрессивные изменения в строении головного мозга?
2. Детально опишите особенности строения головного мозга, соотношение его отделов.
3. Чем характеризуется промежуточный и средний мозг, что такое “четверохолмие”?
4. Что такое “Сильвиев водопровод”?
5. Как устроен мозжечок?
6. Как усложнен орган слуха у млекопитающих, сколько в нем отделов?
7. Какие особенности имеет орган зрения?
8. Опишите орган обоняния млекопитающих?
9. Опишите строение трахеи, бронхов, легочных пузырьков (альвеол)?

Лекция 28.

СИСТЕМАТИКА МЛЕКОПИТАЮЩИХ

План

1. Подкласс клоачные, или первозвери (Prototheria) млекопитающие
 - а) представители;
 - б) распространение;
 - в) примитивные черты организации;
 - г) размножение, развитие.
2. Подкласс низшие звери, сумчатые (Metatheria/)
 - а) особенности строения;
 - б) размножение, развитие;
 - в) географическое распространение;
 - г) Экологический параллелизм с высшими млекопитающими.
3. Подкласс Высшие звери (Eutheria), или плацентарные (Placentalia)
 - а) особенности строения;
 - б) размножение, развитие;
 - в) географическое распространение;

Класс млекопитающих (Mammalia), содержащий около 4000 современных видов распадается на 3 подкласса, сильно отличающихся по объему

ПОДКЛАСС 1. КЛОАЧНЫЕ, ИЛИ ПЕРВОЗВЕРИ (PROTOTHERIA) ОТРЯД ОДНОПРОХОДНЫЕ (MONOTREMATA)

Очень немногочисленная группа примитивных млекопитающих, распространенных в Австралии и на прилегающих островах. В отличие от всех других зверей они размножаются, откладывая яйца, однако более половины периода развития зародыша проходит в половых путях матери, и то, что при откладывании внешне имеет вид яйца, представляет собой эмбрион в яйцевых оболочках, развитый не менее чем на 50%.

В дальнейшем первозвери насиживают яйца в гнезде (утконос) или вынашивают в особой кожистой сумке (ехидна). Млечные железы во время беременности превращаются из трубчатых в гроздевидные. Сосков нет, и многочисленные протоки желез открываются на особых участках кожи - железистых полях. У самок ехидн функционирует только левая половина полового аппарата (черта, общая с птицами). Современные виды образуют один отряд - однопроходных (Monotremata), виды которого распространены в Австралии, Тасмании и Новой Гвинее.

В отличие от других зверей у однопроходных кости черепа срастаются очень рано, не оставляя швов. Мясистых губ нет. Зубов у взрослых нет, но у молодых утконосов имеются многобугорчатые зубы, весьма сходные с зубами мезозойских зверей. Хотя имеется шерстный покров, температура тела сравнительно низкая и непостоянная (+22...+37⁰C). Как и у рептилий, в плечевом поясе есть большие парные коракоидные кости, а в тазовом развиваются сумчатые кости.

К семейству ехидн (Tachyglossidae) относятся два рода - ехидны и проехидны. У ехидны один вид - австралийская ехидна (*Tachygllossus aculeatus*), распространенный в Австралии, Тасмании и Новой Гвинее, образует три соответствующие подвида. Вид проехидн (*Zaglossus bruijii*) образует три подвида, населяющих Новую Гвинею. Это весьма специализированные наземные роющие звери, длина тела которых достигает 80 см, ноги вооружены длинными сильными когтями. Тело покрыто жесткими волосами и острыми иглами длиной 6-8 см. Морда несет длинный клюв, одетый роговым чехлом. Живут в норах. Питаются насекомыми, которых извлекают из земли или щелей между камнями длинным языком, покрытым липкой слюней. Населяют холмистые пустынные пространства, где держатся в зарослях кустарников. В половых путях самки оплодотворенное яйцо находится не менее 16 суток (возможно - до 27). Таким образом, самка откладывает по существу не яйцо, а более чем наполовину развившийся эмбрион, покрытый яйцевыми оболочками. Это видно из того, что вне утробы матери яйцо развивается лишь 10-11 суток. Таким образом, у ехидны нет яйцекладности, а имеет место незавершенное живорождение. Самка откладывает на землю одно яйцо размером 1-1,5 см. затем она помещает отложенное яйцо в кожистую сумку, которая формируется на брюхе ко времени размножения (рис. 185). Здесь эмбрион заканчивает развитие за счет оставшегося желтка. Температура в сумке достигает +33 ...+35⁰C. При длине около 2 см зародыш разрывает скорлупу яйца и выходит из него, но остается в сумке. Только при длине тела около 8 см детеныш покидает сумку. К этому времени у него появляются иглы. Ехидны хорошо переносят неволю, если имеют защиту от прямых солнечных лучей. Некоторые ехидны в неволе доживали до 27 лет. Аборигены охотятся на ехидн, используя их мясо и жир в пищу.

Семейство утконосов (Ornithorhynchidae) включает один вид-утконос (*Ornithorhynchus anatinus*), распространенный в Австралии и Тасмании. Это специализированное полуводное животное, покрытое короткой, густой, жесткой коричневой шерстью, которая долго не намокает в воде. Связь с водным образом жизни видна и в строении лап, пальцы которых соединены плавательной перепонкой. Длина тела 65 см. Морда несет широкий роговой клюв, покрытый изнутри роговыми пластинками подобно тому, как это бывает у уток. Питаются водными беспозвоночными, доставаемыми со дна. При кормежке утконосы цедают воду и взбаламученный грунт дна, как утки. Населяют тихие водоемы с богатой прибрежной растительностью. Очень хорошо плавают и ныряют; по суше, наоборот, передвигаются медленно и далеко от водоемов не уходят. Гнезда устраивают в норах, выход из которых открывается под

водой. Откладывают два яйца, редко 1,3 и даже 4. В отличие от ехидны у утконосов кожистая сумка для вынашивания яиц не развивается. Яйца помещаются в гнездо норы, где, видимо, их насиживают. Как и у ехидны, нет настоящей яйцекладности и оплодотворенное яйцо откладывается через 15 суток после спаривания, т.е. с развивающимся зародышем. Вне тела матери инкубация длится всего 9-10 суток.

История происхождения однопроходных практически неизвестна. Немногие ископаемые остатки обнаружены только в Австралии в отложениях плейстоцена. Однопроходные того времени существенно не отличались от современных. Из-за хорошего меха раньше их широко промышляли. В настоящее время охота запрещена. Плохо переносят неволю. Только в Нью-Йорском зоопарке два утконоса прожили 10 лет.

ПОДКЛАСС НИЗШИЕ ЗВЕРИ

К этому подклассу относятся все прочие млекопитающие, как плацентарные, так и сумчатые. Их общей основной чертой служит живорождение. Млечные железы у настоящих зверей гроздевидные, а не трубчатые. У всех настоящих зверей есть соски, на вершине которых открываются протоки млечных желез. У подавляющего большинства видов имеются мясистые губы. В отличие от первозверей у представителей этого подкласса нет клоаки и пищеварительный и мочеполовой тракты открываются наружу самостоятельно.

Эволюция этого подкласса известна сравнительно полно, и в палеонтологической летописи следы его находят с середины мелового периода. Включает два инфракласса.

Состоит только из одного отряда - Сумчатые (Marsupialia), включающего 9 семейств, 71 род и 250 видов разнообразных по внешнему облику животных, длина тела которых от 4 до 160 см.

ОТРЯД СУМЧАТЫЕ (MARSUPIALIA)

Основной общий биологический признак - короткий период внутриутробного развития. Так, у американского опоссума беременность длится 12 суток, а у гигантского кенгуру - 30 суток. Укажем для сравнения, что у меньшего по размерам, чем опоссум, хорька беременность продолжается 36 суток, а у бобра - 105-107 суток. Плацента развивается слабо, и детеныш рождается недоразвитым. Новорожденный гигантского кенгуру едва достигает в длину 3 см, в то время как длина тела родителя около 2 м.

У большинства видов на брюхе имеется кожистая сумка, в которую помещаются новорожденные и в полости которой находятся соски. Сумка отсутствует у видов, соски которых располагаются на груди или по всему брюху, - у южноамериканских опоссумов и австралийского муравьеда. Своеобразные приспособления обеспечивают прикрепление детеныша к соску и пассивное питание. Когда детеныш берет сосок в рот, то сосок разбухает и заполняет всю ротовую полость. Одновременно гортань детеныша приподнимается вверх и прижимается к хоанам. В итоге дыхательный и пищеварительный тракты оказываются разобщенными, и детеныш не может захлебнуться молоком, которое самка вбрызгивает ему в рот. Выдавливание молока обусловливается сокращением особых мышц, окружающих молочную железу.

Для сумчатых характерен ряд примитивных признаков. Половые пути самок часто парные на всем протяжении, и в итоге влагалище двойное; у некоторых передние отделы левого и правого влагалищ срастаются вместе. Соответственно сказанному у самцов пенис часто бывает раздвоенный. Имеются сумчатые кости, лежащие в брюшной стенке тела и сочлененные с лобковыми костями таза. При смене зубов только предкоренной зуб подвержен смене, в то время как у высших зверей меняется вся зубная система (кроме истинных коренных).

Сумчатые распространены преимущественно в Австралии и на прилегающих к ней островах, немногие виды есть в Южной Америке, и только один вид - северный обыкновенный опоссум (*Didelphis marsupialis*) в Северной Америке.

Большую часть времени своего существования в южном полушарии (с конца мела до начала плейстоцена) сумчатые развивались без соседства с плацентарными или при малом

наличии последних. В наибольшей мере это характерно для Австралии, Тасмании и Новой Гвинеи, где экологические особенности существования крайне разнообразны. В связи с этим сумчатые, не встречая конкуренции со стороны более высокоорганизованных плацентарных, приспосабливались к обитанию в самой разнообразной жизненной обстановке. Наряду с наземными видами возникли формы древесные, полуводные, населяющие почву. Разнообразие проявлялось и в характере питания. Возникли виды всеядные, насекомоядные, растительноядные, плотоядные. Все это привело не только к большому разнообразию сумчатых, но и к удивительному конвергентному внешнему сходству многих из них с плацентарными, заселяющими сходные местообитания. Упомянем в этой связи о сумчатой белке, сумчатом кроте, сумчатом волке, сумчатом медведе (коала) и др.

Сумчатые возникли, вероятно, в начале мелового периода в западной половине северного полушария. Наиболее ранние находки их - в Северной Америке. В Европе сумчатые обнаружены в ранних отложениях третичного периода. Современная же приуроченность сумчатых практически исключительно к южному полушарию является вторичной (рис. 187).

В настоящее время сумчатых примерно 250 видов. На их систематику нет единого взгляда. Академик В.Е.Соколов (1973) выделяет 9 семейств сумчатых. Ниже приводятся некоторые из них.

Семейство опоссумов (*Didelphidae*) включает наиболее примитивных сумчатых. Оно, вероятно, было исходным для всего отряда. Самые ранние остатки опоссумов обнаружены в отложениях начала мелового периода.

Современные виды - лесные звери, часто ведущие древесный образ жизни. Характерен цепкий хвост, используемый взрослыми при лазании, а молодыми - для укрепления на теле матери при ее переходах. Питаются грызунами, птицами и их яйцами, насекомыми. В общежитии этих зверей часто неудачно называют сумчатыми крысами. Размножаются быстро; некоторые виды рожают 10 и более детенышей. У многих видов сумка недоразвита, а если развита, то открывается назад.

Один из видов опоссумов (*Didelphis virginiana*) широко распространен в Северной Америке. На юге США его добывают из-за мяса и меха. Обыкновенные опоссумы служат лабораторными животными. В последнее время активно внедряются в антропогенные ландшафты, стали обычными на свалках в пригородах больших городов.

Хищные сумчатые (*Dasyuridae*) включают мелких зверьков (4-19 см) и довольно крупных (100-110 см), плотоядных и насекомоядных видов.

В Австралии ранее был распространен сумчатый волк (*Thylacinus cynocephalus*) - довольно крупный хищник, нападавший на кенгуру (рис. 188). Возможно, в настоящее время этот зверь сохранился только в плохо изученных районах Тасмании, в Австралии он был истреблен собакой динго. Внесен в Красную книгу МСОП как самый редкий вид, возможно, уже исчезнувший. Своеобразные сумчатые кроты Австралии (сем. *Notoryctidae*) представляют наглядный пример конвергенции с плацентарными млекопитающими. Они ведут подземный образ жизни и прокладывают сложные системы ходов, разыскивая, как и настоящие кроты, почвенных беспозвоночных. Тело их покрыто таким же шелковистым мехом, лапы несут большие роющие когти, глаза атрофированы и нет зрительных нервов. К полуводным формам относится плавающий водяной опоссум (*Chironectes minimus*), экологически близкий к нашей выхухоли.

Сумчатые муравьеды (сем. *Mymecobiidae*) - мелкие зверьки величиной с крысу, с пушистым, как у белки, хвостом. Обитают в Австралии, часто в лесных местностях. Активны днем. Кормятся преимущественно термитами.

Среди сумчатых много древесных зверей. Так, семейство кукусов (*Phalangeridae*) включает 43 вида, внешне напоминающих мышей, крыс, белок. К отдельному семейству относятся сумчатые медведи коали (*Phascolaricidae*). Пища их в основном растительная, едят мед, нектар, реже насекомых. Некоторые виды имеют перепонку по бокам тела и совершают планирующие полеты на расстояние до 70 м.

Вомбаты (*Vombatidae*) живут в норах и экологически несколько напоминают наших сурков. Распространены в степях, саваннах, лесах юго-востока Австралии и Тасмании.

Обширное семейство кенгуру (*Macropodidae*) включает 51 вид весьма разнообразных по облику и биологии зверей. Общими признаками являются диспропорция передних (очень маленьких) и задних (сильно развитых) конечностей и сильный хвост. Один вид кенгуру держится на равнинах и экологически замещает степных и пустынных копытных прочих материков. Таковы исполинские кенгуру (род *Macropus*). Эти могучие животные достигают 3 м (длина тела 160 см и 100 см хвост) и весят более 80 кг. Развивают скорость до 50 км/ч, совершая прыжки до 9-13,5 м в длину и более 3 м в высоту. Гигантский серый кенгуру (*M. giganteus*) - один из официальных символов Австралии: его изображение вместе с эму находится на гербе Австралийской Федерации. Другие виды обитают в горах. Наконец, есть среди них и обитатели лесов, где кенгуру ведут древесный образ жизни. Таковы древесные кенгуру (*Dendrolagus*). На кенгуру охотятся и разводят в неволе ради мяса и шкуры.

Семейство ценолестовых (*Caenolestidae*) - немногочисленная группа южноамериканских сумчатых, внешне похожих на крыс и землероек, с примитивной зубной системой. Сумки для вынашивания детенышей нет. Насекомоядные звери, населяющие горные леса. Образ жизни ночной. Биология почти не изучена. Известны три рода (*Caenolestes*, *Lectoros*, *Rhyncholestes*) с немногими видами.

Контрольные вопросы

1. Перечислите другие названия подкласса первозвери, объясните их значение.
2. Какие виды сюда относятся, сколько их всего?
3. Какой отряд они образуют?
4. В чем проявляется сходство с рептилиями и древними млекопитающими?
5. Где распространены однопроходные?
6. Назовите представителей однопроходных, опишите их особенности и образ жизни.
7. В чем отличительные черты организации сумчатых?
8. Что такое сумка, какой она бывает, что такое сумчатые кости?
9. Чем вызвана необходимость в сумке?
10. В каком состоянии рождаются детеныши сумчатых, каковы особенности питания их молоком?
11. Где распространены сумчатые?
12. Сколько известно современных сумчатых, в какие отряды их сгруппированы?
13. Какое сходство наблюдается в специализации сумчатых и плацентарных млекопитающих, как оно отражено в названиях видов?
14. Дайте характеристику многорезцовых и двурезцовых. Назовите главных представителей тех и других.

ПОКЛАСС ПЛАЦЕНТАРНЫЕ ИЛИ ВЫСШИЕ, ЗВЕРИ (EUTHERIA)

План

1. Подкласс высшие звери.
 - а) особенности строения;
 - б) размножение, развитие;
 - в) географическое распространение
2. Происхождение и эволюция млекопитающих

Основная, наиболее обширная, группа современных млекопитающих, распространенных на всех материках и в самых различных условиях. Их важнейшие характерные признаки таковы. Сильно развита кора (неопаллиум) переднего мозга, полушария которого связаны мозолистым телом. Всегда развивается плацента, и детеныши рождаются способными самостоятельно сосать молоко. Сумчатых костей нет. В

подавляющем большинстве случаев хорошо выражены две генерации зубов (кроме истинных коренных) - молочная и постоянная. Температура тела взрослых плацентарных высокая и постоянная.

Современные плацентарные млекопитающие включают 17-18 хорошо обособленных отрядов.

ОТРЯД НЕПОЛНОЗУБЫЕ (EDENTATA)

Немногочисленная в настоящее время группа в основном южноамериканских млекопитающих, для которых характерно недоразвитие зубной система. Зубы отсутствуют вовсе или лишены эмали и корней и почти не дифференцированы. Полушария мозга малы и почти не имеют извилин. Коракоиды срастаются с лопатками сравнительно поздно.

Неполнозубые были многочисленной и разнообразной группой зверей в третичное время, хотя распространение их всегда ограничивалось только западным полушарием, в основном Южной Америкой. Среди них наземными зверями были мегатерии; они достигали огромных размеров и питались медведям, вставая на задние лапы и пригибая ветки к земле. Наземными зверями ростом с быка были мегалониксы, совершавшие дальние миграции. Известно много других групп. К настоящему времени в фауне Центральной и Южной Америки сохранились лишь три ветви (рис. 189).

Ленивцы (*Bradypodidae*) - небольшие (до 60 см) древесные ночные звери. Большую часть времени они проводят на ветвях деревьев, к которым подвешиваются вниз спиной при помощи длинных изогнутых когтей. Это малоподвижные, безобидные животные, питающиеся листьями. На их шерсти ей зеленоватый оттенок. В связи с преобладающим положением тела животных вниз спиной шерсть их имеет ворс с наклоном не от хребта к брюху, а, наоборот, от брюха к спине. Распространены ленивцы в тропических лесах Южной и Центральной Америки.

Муравьеды (*Mutecophagidae*) - не менее специализированная ветвь неполнозубых, но уже насекомоядных. Их рыло вытянуто в длинный хобот, язык также очень длинный и клейкий. Зубов нет вовсе. Питаются термитами, гнезда которых разрывают передними лапами с длинными загнутыми когтями. Большинство видов наземные, немногие лазают по деревьям. Распространены только в Центральной и Южной Америке.

Броненосцы (*Dasypodidae*) - наземные звери, характеризующиеся наличием наружного костного панциря кожного происхождения. Панцирь выработался у броненосцев как приспособление к пассивной защите от нападения врагов. Поверх костного панциря располагаются роговые щитки. Волосистой покров редуцирован. В отличие от черепах отдельные щитки панциря не срастаются, а сохраняют подвижность. Питаются смешанной пищей. Броненосцы населяют пустынные области в Южной, Центральной Америке и на юге Северной Америки (Техас, Луизиана, Флорида).

ОТРЯД ЯЩЕРЫ (PHOLIDOTA)

Очень малочисленная группа зверей, для которых характерно отсутствие зубов и черепацеобразные, налегающие друг на друга роговые чешуи, покрывающие сплошь все тело (рис. 189). Это образование имеет защитное значение, оно возникло вторично и не имеет прямой связи с роговым покровом рептилий. Питаются муравьями и термитами; рыло, как и у муравьедов, удлинненное, а язык длинный и клейкий. Любопытно, что в связи с отсутствием зубов желудок ящеров выстлан рогоподобной оболочкой. Подобно птицам, они заглатывают камешки, которые способствуют измельчению пищи. Распространены в Южной Азии (3 вида) и тропической Африке (5 видов).

ОТРЯД НАСЕКОМОЯДНЫЕ (INSECTIVORA)

Наиболее древний примитивный отряд плацентарных зверей, известный уже с верхнего мела. Полушария мозга малы и лишены извилин. Мозговая коробка относительно мала. Зубы слабодифференцированы. Клыки редко имеют типичную форму и крупные размеры. Передний отдел морды у большинства вытянут в подвижный хоботок. Многие

виды обладают пахучими железами. Насекомоядные - животные среднего размера и очень мелкие. Длина тела землеройки-крошки (*Sorex minutissimus*) и белозубки-малютки (*Suncus etruscus*) около 4 см, это самые мелкие млекопитающие в мире. Распространены насекомоядные повсеместно, кроме Австралии и большей части Южной Америки. Среди насекомоядных есть виды наземные, подземные, водные и древесные. В фауне России встречаются виды четырех семейств: кротовых, выхухолей, ежей, землероек.

К семейству землероек (*Soricidae*) принадлежат мелкие зверьки, внешне похожие на мышей. Обитают в различной обстановке, но чаще в лесах с обильной подстилкой. Самостоятельно норы обычно не роют и пользуются естественными пустотами в почве. Питаются насекомыми, червями, иногда мелкими мышевидными и семенами хвойных. Полезны истреблением вредных насекомых и их личинок. Обычные виды у нас - обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*) и водная землеройка кутора (*Neomys fodiens*). В тропиках Западной Африки живет один из самых крупных насекомоядных - гигантская белозубка (*Praesorex goliath*), длина тела которой 15-18 см, хвоста - 11 см.

Семейство кротовых (*Talpidae*) включает наиболее специализированные виды отряда. Кроты (*Talpa europaea* и другие виды) - типичные обитатели верхних горизонтов почвы. Практически вся жизнь их проходит под землей на дневную поверхность кроты выходят очень редко, например при затоплении нор водой. Организм крота замечательно приспособлен к жизни в почве. Тело вытянутое, голова конусовидная, шея снаружи незаметна. мех низкий, бархатистый, что связано с передвижением в узких норах. Короткие передние лапы вооружены мощными когтями. Ими крот разрывает землю, а выталкивает ее наружу верхней частью головы. Глаза зачаточны, а у некоторых подвидов скрыты под кожей. Органы осязания и обоняния развиты хорошо. Слышат кроты очень хорошо, хотя ушная раковина зачаточна.

Кроты роют сложные системы подземных ходов, большая часть которых не является жилищем, а прокладывается при разыскивании пищи (рис. 191). При сооружении глубоких ходов кроты выбрасывают землю на поверхность через вертикальные отнорки. Таким образом формируются характерные кучи земли - кротовины. Чаще большинство кротовых ходов бывают поверхностными. В этом случае зверек почти не разрывает землю, а раздвигает ее в стороны и вверх. Кротовин при этом не образуется.

Наиболее благоприятные места для крота - это лиственные леса с богатой перегнойной почвой. Песчаных и заболоченных почв кроты избегают. Питаются земляными червями и личинками насекомых. Размножаются один, реже два раза в году, в средней полосе в мае-июне. Число молодых в помете - 2-8. Беременность около 40 суток. Линяют кроты очень сложно, три раза в году. Процесс линьки хорошо заметен на шкурке со стороны мездры по темным пятнам на тех участках, где происходит смена волоса. Эти темные пятна на тех участках, где происходит смена волоса. Эти темные пятна вызваны скоплением пигмента у основания растущих волос.

Кроты распространены в лесной и лесостепной полосе Европы, Кавказа и тайге Сибири на восток до реки Лены. Значение кротов очень велико. Они уничтожают насекомых - вредителей сельского и лесного хозяйства. Вред, причиняемый истреблением дождевых червей и выбрасыванием кучек земли на лугах и в садах, имеет локальный характер и с лихвой окупается приносимой пользой. Кроты являются объектами пушного промысла.

К семейству выхухолей принадлежат два вида. Один из них - пиренейская выхухоль (*Galemys pyrenaicus*) распространена на одноименном полуострове. Небольших размеров - 12-15 см, такой же длины хвост. Другой вид - русская (обыкновенная) выхухоль (*Desmana moschata*) - типичный полуводный зверек, обитающий в стоячих или медленно текущих водоемах в бассейнах рек Дона, Волги и Урала. Размеры тела 18-20 см, такой же длины хвост. Масса тела до 520 г. Образ жизни очень скрытный. Корм добывает в воде. Питается моллюсками, насекомыми и их личинками, некоторыми растениями, редко рыбой. Плодятся самки раз в году. Гнезда устраивают в норах, выход из которых открывается под водой (рис. 192). Период размножения растянут с мая по ноябрь. Число молодых в помете от 1 до 5.

Выхухоль - ценный промысловый зверь, обладающий очень хорошим мехом. Используют и мускусные железы, лежащие у корня хвоста. Из-за перепромысла выхухоль была сильно истреблена. Проводимые работы по восстановлению выхухоли в местах бывшего распространения (реакклиматизация) и искусственному расселению в новых областях позволили повысить ее численность. Добыча ее запрещена. Численность выхухолей низкая, они включены в Красную книгу МСОП.

Семейство ежей (Echinaceidae) включает своеобразных животных, покрытых иглами и способных при опасности сворачиваться в клубок. Распространены у нас в лесной, степной и пустынной зонах. В отличие от других насекомоядных зимой впадают в спячку. Питаются насекомыми, моллюсками, рептилиями, иногда поедают яйца птиц и птенцов. Животные эти очень полезны.

В Африке распространены пустынные прыгунчики (Macroscelidae). Как и многие другие мелкие пустынные зверьки, они имеют очень длинные задние и укороченные передние лапы. Внешне они очень похожи на пустынных грызунов - тушканчиков. В пустынях Южной Африки живут своеобразные златокроты (Chrysochloridae), внешне похожие на европейских кротов. Еще два семейства с реликтовыми ареалами: щелезубые (Solenodontidae), встречаются на Кубе и Гаити, и тенреки (Tenrecidae), распространены в Центральной Африке, на Мадагаскаре и Канарских островах.

ОТРЯД РУКОКРЫЛЫЕ (CHIROPTERA)

Систематически рукокрылые близки к насекомоядным. Они распространены по всему земному шару, кроме Арктики и Антарктики. Общее число видов около 1000. Включает два подотряда: крыланы и летучие мыши.

Единственная группа млекопитающих, приспособленная к настоящему полету в воздухе. Крыльями служат кожистые перепонки, расположенные между очень длинными пальцами передних конечностей, бокам тела, задними конечностями и хвостом (рис. 193). Только первый палец передних конечностей свободен и не участвует в образовании крыла. Как и у птиц, грудина несет киль, к которому прикрепляются грудные мышцы, приводящие в движение крылья.

Полет весьма маневренный, регулируемый почти исключительно движением крыльев. Вопреки распространенному мнению, летучие мыши могут взлетать не только с высоко расположенных пунктов (потолка пещеры, ствола дерева), но и с ровной земли и даже с водной поверхности. В этом случае взлет начинается с прыжка вверх, происходящего в результате сильного порывистого движения передних конечностей.

Образ жизни сумеречный и ночной. Органы осязания кроме обычных осязательных телец и вибрисс представлены многочисленными тонкими волосками, разбросанными на поверхности летательных перепон и ушных раковин. Зрение слабое и для ориентировки имеет малое значение. Слух исключительно тонкий. Диапазон слышимости огромный - от 12 до 190 000 Гц. (У человека диапазон слышимости лежит в пределах 40-20 000 Гц.).

При ориентировке решающее значение имеет своеобразная звуковая эхолокация. Летучие мыши издают ультразвуки частотой от 30 000 до 70 000 Гц прерывисто, в виде импульсов длительностью 0,01-0,005 с. Частота импульсов зависит от расстояния между зверьком и препятствием. При подготовке к полету зверек издает от 5 до 10, а в полете непосредственно перед препятствием - до 60 импульсов в секунду. Отраженные от препятствия ультразвуки воспринимаются органами слуха зверька, что и обеспечивает ориентировку в полете ночью и добычу летающих насекомых.

Состав пищи разнообразен, но подавляющее большинство видов кормится насекомыми (жуками, бабочками). В период бодрствования обмен веществ идет весьма интенсивно, и нередко за сутки летучие мыши съедают количество пищи, равное примерно массе собственного тела.

ПОДОТРЯД КРЫЛАНЫ (MEGACHIROPTERA)

Содержит крупных представителей отряда, распространенных в тропиках Азии, Африки и Австралии. Питаются сочными плодами, местами приносят большой вред садоводству. Коронки коренных зубов имеют плоские жевательные поверхности. Глаза сравнительно большие; корм разыскивают, ориентируясь зрением и очень острым обонянием. Способность к эхолокации свойственна только немногим видам, заселяющим пещеры. Диоют чаще на деревьях, под карнизами строений, в пещерах, реже в дуплах. Обычно скапливаются многими сотнями и даже тысячами особей.

Общее число видов около 130. Типичный вид - самый крупный из настоящих крыланов калонг (*Pteropus vampyrus*), обитающий на Малайском архипелаге (рис. 194).

ПОДОТРЯД ЛЕТУЧИЕ МЫШИ (MICROCHIROPTERA)

Включает мелкие виды, представители которых обладают острыми зубами и относительно крупными ушными раковинами. Дневное время проводят в укрытиях, на чердаках, в дуплах (рис. 195), в пещерах. Число видов около 800, из них в России около 40. Большинство видов рассматриваемого подотряда кормятся двукрылыми, чешуекрылыми и жесткокрылыми насекомыми, но есть и плодоядные, например обыкновенный копыенос (*Phyllostomus hastatus*), распространенный в Южной Америке. Некоторые южноамериканские виды питаются кровью млекопитающих, иногда и людей; таковы, например, южноамериканские вампиры сем. *Desmodus* *ontidae*. Вопреки бытующему мнению, кровоядные кожи жертвы. Слюна таких летучих мышей обладает обезболивающим свойством и резко замедляет свертывание крови. Этим объясняется безболезненность укуса и длительное вытекание крови из ранки. Некоторые виды зимуют на месте, впадая в спячку. Местами зимой скапливаются в огромном количестве. Так, в Бахарденской пещере (Туркмения) живет около 40 тыс. летучих мышей. Известно и много других мест массового скопления летучих мышей.

Многие виды из северных районов улетают на юг. Длина перелетных путей весьма различна - от десятков и сотен до тысяч километров.

Размножаются медленно, рожают 1-2 детенышей. Спаривание бывает осенью и весной. При осеннем спаривании оплодотворения яиц не происходит и сперматозоиды перезимовывают в половых путях самки. Оплодотворение наступает только весной, когда у самок бывает овуляция. При весеннем спаривании происходят одновременно овуляция и оплодотворение.

Приносят большую пользу. Типичные у нас виды - ушан (*Platycotis auritus*), рыжая вечерница (*Nyctalus noctula*).

ОТРЯД ШЕРСТОКРЫЛЫЕ (DERMOPTERA)

Распространены в тропических лесах юга полуострова Индокитай и на островах Малайского архипелага. Наиболее характерная особенность внешнего вида - толстая, покрытая мехом, перепонка, объединяющая все конечности, шею и хвост. Длина тела до 42 см, хвоста до 27 см, масса до 17 кг. Передвигаются преимущественно путем планирующего полета, пролетая с дерева на дерево 60-100 м. Растительноядны. Детеныш держится с матерью около года. Типичный вид - малайский шерстокрыл, или кагуан (*Cynocephalus variegatus*). Местные жители охотятся на кагуанов, используя мясо и мех.

ОТРЯД ПРИМАТЫ (PRIMATES)

Приматы возникли, видимо, от примитивных насекомоядных в верхнемеловое время в Азии, откуда в последующем и шло их расселение на другие континенты. Сейчас отряд включает около 190 видов.

По внешнему облику приматы очень разнообразны. Длина тела от 9-12 (тупайи, долгопяты) до 200 см (гориллы). Наружный хвост у одних видов отсутствует (человекообразные обезьяны, человек), у других очень длинный (у некоторых цепкий), иногда сильно опушенный (тупайи). Глазницы направлены вперед и лишь у некоторых

видов несколько в сторону. Лапы стопоходящие. Сосков от одной до трех пар (тупайи, лори). Распространены в тропиках Азии, Африки и Америки.

ПОДОТРЯД НИЗШИЕ ПРИМАТЫ, ИЛИ ПОЛУОБЕЗЬЯНЫ (PROSIMII)

Сравнительно мелкие звери с длиной тела от 9 до 106 см. Хвост чаще длинный (у некоторых видов в 2 раза длиннее тела), но не хватательный, густоопушенный. Не у всех видов первый палец явственно противопоставлен остальным пальцам. У большинства пальцы вооружены не ногтями, а когтями. Поверхность головного мозга гладкая или с бороздами.

Распространены в Юго-Восточной Азии, в Индонезии, на Мадагаскаре и в тропиках Африки. Сейчас известно 53 вида. (рис. 196).

У собственно лемуров (*Lemuridae*) ряд верхних резцов разделен промежутком на левую и правую половины. Хвост обычно длинный, пушистый. мех обычно густой. Это древесные ночные животные, питающиеся частью плодами, частью насекомыми или всеядные. Образ жизни стадный. Представители - лемуры вари (*Varecia variegatus*) и катта (*Lemur catta*); семейство руконожек (*Daubentoniidae*) - руконожка (*Daubentonia madagaskariensis*).

Представители семейства долгопятов (*Tarsiidae*) - своеобразные (рис. 196) животные величиной немногим более крысы, с огромными, направленными вперед глазами, очень длинными задними и короткими передними ногами. Пальцы снабжены присасывательными подушечками. Древесные ночные зверьки, питающиеся насекомыми. Распространены на островах Малайского архипелага. Представитель - долгопят-привидение (*Tarsius spectrum*).

Тупайи (сем. *Tupaiaidae*) - небольшие животные (длина тела 10-22 см, хвост - 9 - 22 см), наиболее примитивные полуобезьяны. Первые пальцы у них не могут противопоставляться остальным. Головной мозг относительно мал. Внешне они отчасти похожи на маленьких белок. Хвост у них длинный, пушистый. Мордочка вытянутая. Распространены в лесах Юго-Восточной Азии.

ПОДОТРЯД ВЫСШИЕ ПРИМАТЫ, ИЛИ ОБЕЗЬЯНЫ (ANTHROPOIDAE)

Размеры более крупные, чем у видов предыдущего подотряда, длина тела от 15 до 200 см. Хвост отсутствует или развит в разной степени; у многих южноамериканских видов хвост хватательный. Первый палец явственно противопоставляется остальным пальцам. Все пальцы вооружены ногтями. Головной мозг относительно более крупный, чем у полуобезьян, имеют многочисленные дорозды и извилины.

Сейчас известно 139 видов.

Семейство цепкохвостых обезьян, или капуцинов (*Cebidae*) включает мелкие и средние виды (длина тела 24-91 см). Хвост у всех видов хорошо развит; у видов четыре родов (из 12) он цепкий. Перегородка между ноздрями широкая. Среди видов этого семейства упомянем паукообразных обезьян (род *Brachyelos*).

Семейство мармозеток, или игрунковых обезьян (*Callithricidae*), включает самых мелких представителей высших обезьян (рис. 197). Длина их тела 15-50 см. Хвост длинный, но не хватательный.

Виды обоих семейств - лесные, древесные звери. Пища смешанная, но в большей мере растительная. Держатся чаще семейными группами. Распространены в Центральной и Южной Америке.

Семейство мартышек (*Cercopithecidae*, рис. 197) - наиболее многочисленная группа узконосых обезьян. Характерно сильно и развитые седалищные мозоли. Биологически весьма разнообразны. собственно мартышки (*Cercopithecus*) ведут в основном древесный образ жизни. Это преимущественно африканские виды, населяющие тропические леса и держащиеся стадами. Растительноядны. Павианы (*Papio*) живут обычно в каменистых горах и гнезда устраивают в пещерах. Питание смешанное. Некоторые виды нападают на млекопитающих. Распространены в Африке. Макаки (род *Macaca*) - преимущественно

южноазиатские обезьяны. Ведут как древесный, так и наземный образ жизни; часто живут, как и павианы, в горах, придерживаясь каменистых склонов. Наиболее известен макак-резус (*M. mulatta*), распространенный в Южной Азии в Гималаях (от Непала до Бирмы). Держатся большими стадами. Обычны в зоопарках всего мира.

В семействе гиббонов (*Hylobatidae*) 7 видов, характеризующихся очень длинными передними конечностями: задних конечностей. Распространены в тропических лесах Северо-Восточной Индии (Ассам), Индокитая, островов Ява, Суматра, Калимантан. Типичные обитатели деревьев. Раскачиваясь на передних лапах, перепрыгивают с дерева на дерево на расстояние 10 м и более. Типичный вид гиббон хулок (*Hylobates hoolock*).

Семейство человекообразных обезьян (*Pongidae*) включает высших представителей отряда. Хвоста, седалищных мозолей и защечных мешков нет (у гиббонов есть только зачаточные седалищные мозоли). Мозговая коробка черепа развита особенно сильно. Полушария переднего мозга имеют сложные борозды и извилины.

Орангутан (*Pongo pygmaeus*)- крупная (высотой 1,5 м) волосатая обезьяна красновато-рыжего цвета, с вытянутыми челюстями, очень длинными передними конечностями и небольшими ушными раковинами. Образ жизни древесный, на землю спускается крайне редко. Живут орангутаны одиночно или семейными группами. Детенышей рожают в гнезде на дереве. Распространены на островах Суматра и Калимантан. За последние годы численностью резко сократилась и продолжает убывать. Включен в Красную книгу МСОП.

Шимпанзе (*Pan troglodytes*) размером несколько менее 1,5 м. общая окраска черная; лицо голое; уши сравнительно большие, очень похожие на уши человека. передние лапы относительно короче, чем у орангутана. Обитают в тропических лесах Африки. Образ жизни в основном древесный, но на землю спускаются регулярно. Пища растительная. Живут семьями, иногда собираясь в небольшие стада.

Горилла (*Gorilla gorilla*) - самая крупная из человекообразных обезьян (высотой до 2 м). передние конечности, как и у шимпанзе, не очень длинные. По земле ходят согнувшись, опираясь (как и шимпанзе) на все четыре конечности. Живут в лесах, но с деревьями связаны меньше предыдущих видов, очень часто держатся на земле. Питаются плодами, орехами и кронедами. Распространены в лесах экваториальной Африки.

Семейство людей (*Hominidae*) включает один ныне живущий вид человек (*Homo sapiens*). Морфологически отличается огромным головным мозгом с очень сильно развитой корой больших полушарий. Мозг человека более чем в 3 раза крупнее мозга человекообразных обезьян. Волосной покров редуцирован. Передние конечности относительно короткие, не достигающие до колен. Положение тела вертикальное, и руки полностью освобождены от функции опоры тела. Задние конечности выпрямлены в коленном суставе и потеряли хватательную функцию. В связи с вертикальным положением тела таза широкий, служащий для поддержания внутренностей. Подборок имеет характерный выступ, связанный с большим и сложно устроенным языком. Есть и много других зоологических признаков, отличающих человека от антропоидных обезьян.

ОТРЯД ЗАЙЦЕОБРАЗНЫЕ (LAGOMORPHA)

По устройству зубной системы внешне похожи на грызунов: клыков у зайцеобразных нет и резцы отделены от коренных широким, лишенным зубов, пространством (диастемой). От грызунов хорошо отличаются тем, что костное нёбо имеет вид узкого поперечного мостика между левым и правым рядами коренных зубов (у грызунов костное нёбо образует обширную площадку). Кроме того, резцов и верхней челюсти не одна, а две пары; вторая пара очень слабо развитых резцов расположена позади основной пары этих зубов.

В отличие от грызунов у зайцеобразных желудок состоит (физиологически, но не морфологически) из двух отделов: фундального, где происходит только бактериальное брожение пищи, и пилорического, где пища переваривается при наличии фермента пепсина. Считают, что сходство грызунов и зайцеобразных лишь внешнее (конвергентное). Филогенетически зайцеобразные близки к примитивным копытным третичного времени.

В отряде два хорошо отграниченных семейства (рис. 199).

Семейство пущух, или сеноставок (*Ochotonidae*), объединяет мелких короткоухих и коротколапых зверьков, распространенных преимущественно в горных областях Азии. Встречаются в горах Средней Азии и Сибири, в степях Забайкалья, Казахстана и Завольжья. Живут в норах. На зиму собирают запасы пищи в виде высушенной травы, которую степные виды, например даурская пищуха (*Ochotona daurica*), собирают в стожки, а горные виды, например северная пищуха (*Och/ hyperborea*), прячут в щели между камнями.

Представители семейства зайцев (*Leporidae*) характеризуются удлинёнными задними ногами и очень длинными ушами. В нашей стране распространены 4 вида зайцев и дикий кролик. Наиболее широко распространен заяц-беляк (*Lepus timidus*), населяющий всю тундровую, лесную и лесостепную полосы Европы и Сибири. Зимой окраска этого зайца снежно-белая. Заяц-русак (*L. tolai*).

Питаются вегетативными частями растений: летом - травой, зимой - часто корой пищей слепая кишка развита особенно сильно, а коренные зубы имеют постоянный рост. Запасов пищи на зиму, в отличие от пищух, не делают. Весьма характерно, что зайцы, как правило, не сооружают специальных убежищ (нор, гнезд), а отдыхают и размножаются на поверхности земли, в кустах или в густой траве. Поэтому беременность у них сравнительно длительная (около 50 суток), и зайчата рождаются зрячие, покрытые шерстью и способные бегать. Размножаются 2-3 раза в году.

Дикий кролик (*Oryctolagus cuniculus*) распространен почти повсеместно в Западной Европе и на Украине под Одессой и Херсоном. Уши и лапы у кроликов относительно короче, чем у зайцев. В отличие от зайцев кролики живут колониями и в норах. Беременность у них короткая - около 30 суток - и новорожденные голые и беспомощные.

Местами зайцы имеют большое промысловое значение.

ОТРЯД ГРЫЗУНЫ (RODENTIA)

Наиболее многочисленный (около 2 тыс. видов) и широко распространенный отряд млекопитающих. Встречаются во всех частях света в весьма разнообразной жизненной обстановке. Большинство грызунов - мелкой и средней величины звери, питающиеся преимущественно или исключительно растительной пищей. В связи с этим зубной аппарат их своеобразен. Клыков нет. Резцы, которых в каждой половине челюсти бывает по одному, наоборот, развиты очень сильно; ими грызуны скусывают траву, кору или выщелушивают семена. Коренные с плоской жевательной поверхностью, несущей бугорки или петли эмали. Резцы, а у некоторых и коренные не имеют корней и растут всю жизнь. В связи с питанием грубой растительной пищей кишечный тракт длинный. У всех видов есть слепая кишка, выполняющая роль "бродильного чана". Особенно сильно она развита у видов, кормящихся травой и корой деревьев (например, у полевок). Наоборот, у мышей, питающихся в основном семенами, слепая кишка развита слабее.

Для большинства видов характерна способность быстро размножаться, что связано с ранним половым созреванием и большим числом рождающихся детенышей.

Широта распространения и многообразие жизненных условий определили разнообразие грызунов. Среди них есть наземные, подземные, древесные и полуводные виды (рис. 199).

Грызуны имеют очень большое практическое значение. Многие виды являются важными объектами пушного промысла. Среди грызунов много вредителей сельского хозяйства и видов, распространяющих опасные болезни, например чуму. Ниже указаны лишь некоторые семейства.

Обширное семейство беличьих (*Sciuridae*) кроме собственно белок включает бурундуков, сусликов и сурков. Белки - древесные представители семейства, распространенные в лесах Евразии и Северной Америки. У нас обитает обыкновенная белка (*Sciurus vulgaris*), населяющая все лесные области страны. В Крыму, на Кавказе и Тянь-Шане белка акклиматизирована искусственно. Белки живут в гнездах на деревьях или в дуплах. На

зиму в спячку не впадают. Питаются главным образом семенами хвойных деревьев, реже ягодами и грибами. Размножаются 2-3 раза в году. В связи с непостоянством кормовых условий численность белок по годам очень сильно меняется. В малокормные годы белки широко кочуют в поисках пищи и нередко забегают на окраины селений, в парки и сады. Белка - важный вид в нашем пушном промысле.

Бликие к белкам бурундуки отличаются полосатой окраской и менее пушистым хвостом. Образ жизни в основном наземный, гнездо устраивают в норах. На зиму впадают в спячку. Осенью делают запасы пищи из кедровых орехов и семян злаков и бобовых. У нас один вид - сибирский бурундук (*Tamias sibiricus*), населяющий леса Сибири и восточную часть Европы (на запад до линии Архангельск - Вологда - Казань - Уфа).

Многочисленные виды сусликов и сурков представляют наземную группу семейства. Они распространены в степных и горных областях. Все виды живут в норах, обычно колониями. В отличие от белок размножаются 1 раз в году. Питаются травой и семенами, преимущественно злаков. Большинство видов приносят вред зерновым культурам, и с ними ведется борьба. Кроме того, суслики и сурки являются распространителями опасных болезней, например чумы и туляремии. На зиму впадают в спячку. У большинства видов спячка начинается во второй половине лета и связана с высыханием кормовой растительности. Особо продолжительная спячка у желтого суслика (*Citellus fulvus*), населяющего заповольжские и казахстанские степи и полупустыни Средней Азии. Период бодрствования у него равен всего 34 месяцам. Живет обычно вдалеке от посевов и серьезным сельскохозяйственным вредителем не является. мех его ценится выше, чем мех других видов.

В степях европейской части России, на Кавказе, в Казахстане распространен малый суслик (*C. pygmaeus*); в европейской части нашей страны (на восток до Волги) обычно также крапчатый суслик (*C. suslicus*).

В степях Юго-Восточной Европы, Казахстана, Западной Сибири и в горах Средней Азии и Сибири распространены сурки. Систематически и биологически они близки к сусликам, но отличаются значительно более крупными размерами. Типичный вид - байбак (*Marmota bobac*).

В песчаных пустынях Средней Азии, а также Ирана, Афганистана распространен очень своеобразный грызун, неправильно называемый тонкопалым "сусликом" (*Spermophilopsis leptodactylus*). Это представитель особого подсемейства земляных белок (*Xerinae*). В отличие от настоящих сусликов на зиму в спячку не впадает.

Семейство летяг (*Pteromyidae*) распространено в основном в тропической зоне. У нас в лесах Европы и Сибири водится один вид обыкновенная летяга (*Pteromys volans*). Образ жизни у летяги ночной. Днем она сидит в дупле. При помощи летательной перепонки, расположенной между передними и задними лапами, летяга совершает планирующие прыжки с дерева на дерево длиной более 10 м. Зверь сравнительно редкий и промыслового значения не имеет.

У зверей из семейства дикобразов (*Hystriidae*) верхняя часть тела покрыта длинными жесткими иглами. В Восточном Закавказье и в предгорных районах Средней Азии распространен один вид - индийский дикобраз (*Hystrix indica*). Живет в норах, часто в садах. Местами вредит бахчам. Образ жизни ночной. Защищаясь, дикобраз растопыривает острые и длинные иглы, делая резкий рывок (чаще назад или в сторону), глубоко вонзает их в нападающего. Существует неправильное мнение, что дикобраз может произвольно далеко выбрасывать свои иглы.

Семейство бобров (*Castoridae*) содержит только два вида, один из которых распространен в Северной Америке, другой (*Castor fiber*) - у нас. В прошлом бобр был многочислен и встречался во многих местах Европы и Сибири. Еще в прошлом веке он был почти повсеместно истреблен, и только в 1930-1950 годах были приняты меры к восстановлению численности бобра. В настоящее время благодаря охране и искусственному расселению численность бобров заметно возросла, и они встречаются во многих областях

России. Живут колониями по лесным речкам. Жилищем служат сделанные из веток и отрезков стволов деревьев хатки и норы. Поселяясь на реке, бобры строят на ней плотины, поднимающие уровень воды и делающие его сравнительно постоянным. Питаются летом травянистыми растениями, зимой - корой и сучьями деревьев. На зиму делают запасы веточного корма, который помещают в воду около жилища. Размножаются раз в году, принося 2-4 детенышей. Половозрелыми становятся на третий год жизни.

Семейство соневых (Gliridae) включает мелких зверьков, внешне несколько похожих на белок. Распространены в основном в широколиственных лесах Европы, Средней и Южной Азии. Образ жизни древесный. В отличие от белок на зиму впадают в спячку. Наиболее крупный вид - соня-полчок (*Glis glis*), небольшой зверек (длина тела 15-20 см, масса - 150-180 г) с пушистым хвостом, часто живет в садах и приносит вред, поедая фрукты.

Семейство тушканчиков (Dipodidae) объединяет своеобразных пустынных и степных грызунов, обладающих (в большинстве случаев) очень длинными задними и, наоборот, очень короткими передними ногами. Хвост длинный, часто с кисточкой на конце. Бегают прыжками только на задних ногах, очень быстро. Способность к быстрому перемещению на большие расстояния очень важна при жизни в пустыне с ее редкой растительностью и скудным запасом пищи. Некоторые виды вредят посадкам бахчевых и технических культур. На зиму впадают в спячку. Типичный представитель - большой тушканчик, или земляной заяц (*Allactaga major*), самый крупный из всех видов семейства (длина тела 19-26 см, хвоста - 30 см).

Семейство слепышей (Spalacidae) объединяет очень своеобразных, специализированных грызунов, ведущих подземный образ жизни. Тело у них вальковатое, без выраженной шеи, голова уплощенная, лапы короткие, глаза скрыты под кожей, ушных раковин нет, мех низкий, бархатистый. Слепыши роют землю резцами, а выбрасывают ее головой. Боковые складки губ за резцами смыкаются и плотно закрывают рот. Питаются подземными частями растений и в поисках пищи сооружают очень сложную систему ходов. Местами вредят сельскому хозяйству. Распространены в степях европейской части России и Кавказа.

Семейство мышиных (Muridae) - самая многочисленная группа грызунов, распространенная почти по всему земному шару. Большинство видов этого семейства - мелкие зверьки, живущие в норах. Пища в основном растительная, некоторые виды поедают иногда и мелких животных, например насекомых. Характерна очень большая плодовитость и раннее половое созревание. При благоприятных условиях некоторые виды способны размножаться в течение всего года.

В нашей стране встречаются следующие основные группы. Крысы (*Rattus*) представлены главным образом серой крысой, или пасюком (*R. norvegicus*). Обитают чаще в постройках, но иногда и далеко от жилья. Вред, приносимый крысами, общеизвестен. Несколько видов мышей распространены почти повсеместно. Кроме хорошо известной домовый мыши (*Mus musculus*) встречаются полевая мышь (*Apodemus agrarius*) и лесная мышь (*A. sylvaticus*). Полевки (*Microtidae*) отличаются от мышей коротким хвостом и строением живут своеобразные зверьки лемминги (род *Lemmus*), некоторые из них зимой становятся белыми.

К полевым относится и ондатра (*Ondatra zibethica*) - крупный грызун, обладающий ценным мехом. Родина ондатры - Северная Америка. Ондатра акклиматизирована у нас в стране почти повсеместно. Это полуводный зверек, живущий в заросших растительностью водоемах. Ондатра селится в сооружаемых из травы и в все виды мышиных, ондатра размножается очень быстро. Рождает 2-4 раза в году по 4-12 детенышей. Половозрелой становится в возрасте менее года. В настоящее время ондатра стала одним из самых важных пушных зверей России. В пустынях живут песчанки, отличающиеся сравнительно крупными размерами и длинным опущенным хвостом. Своеобразны грызуны Южной Америки. Таковы, например, морские (точнее, заморские) свинки (сем. *Caviidae*), одомашненные формы которых широко используются в качестве лабораторных животных. К семейству

водосвинок (*Hydrochoerus*) относится самый крупный современный грызуны капибара (*Hydrochoerus hydrochaeris*), обитатель побережий рек и озер. Шиншилловые (сем. *Chinchillidae*)-обитатели горных степей, ценные пушные виды. Шиншилла хороша разводится в неволе. Хутиевые (сем. *Capromyidae*) также ценные пушные звери, ведущие полуводный образ жизни и населяющие разливы рек и озер. Нутрия (*Myocastor coypus*) акклиматизирована в Закавказье, ее успешно разводят на фермах во многих областях России.

ОТРЯД ХИЩНЫЕ (CARNIVORA)

Отряд хищных объединяет млекопитающих, в той или иной мере приспособленных к питанию животной пищей. Большинство видов охотится на животных, реже используют падаль. Растительную пищу потребляют многие виды, но в разной степени. В наименьшей мере растительный корм используют кошки, в наибольшей - некоторые виды медведей (например, черный медведь) и кунных (например, барсук).

Общий облик и размеры тела хищных весьма различны. К этому отряду относятся и крошечные ласки, и могучие медведи. Основной общей особенностью является строение зубной системы. Резцы малы, клыки всегда хорошо развиты, коренные зубы бугорчатые, обычно с острыми режущими вершинами. Последний ложнокоренной зуб верхней челюсти и первый истиннокоренной зуб нижней челюсти обычно выделяются большими размерами и сильно развитым режущим краем. Это так называемые хищнические зубы; степень их развития связана с характером пищи. Ключицы рудиментарны или отсутствуют. Передний мозг хорошо развит и покрыт извилинами. Хищные распространены по всей суше земного шара, исключая Антарктику. Имеют большое практическое значение(рис. 200).

К семейству собак (*Canidae*) принадлежат средние по размерам звери с длинными ногами, несущими невтяжные когти. Все виды пальцеходящие, и конечности их приспособлены для длительного и быстрого беганья. Хвост длинный, равный примерно длине туловища и обычно густо опушенный. Хищнические зубы хорошо развиты.

Питаются преимущественно животной пищей; охотясь, часто подолгу преследуют добычу. Все дикие виды размножаются 1 раз в году. Многие виды - норники, другие - логовники. Распространены повсеместно.

В области тундры живут песцы (*Lepus lagopus*). Большинство особей зимой становятся снежно-белыми. Изредка встречаются и так называемые голубые песцы, которые зимой имеют голубоватосерую окраску, а летом она черно-бурая. У нас только на Командорских островах практически все песцы голубые. Кормятся главным образом леммингами. Зимой в связи с недостатком пищи откочевывают несколько к югу. Щенятся в норах, рождая наибольшее среди всех собачьих число щенков(до 18), Численность резко меняется по годам в связи с непостоянство кормовых условий и периодически вспыхивающими эпизоотиями. Очень важный промысловый вид. Обыкновенная лисица (*Vulpes vulpes*) распространена в России практически повсеместно. Размеры, окраска и характер меха сильно варьируют в зависимости от географических особенностей условий существования. Наиболее крупные, ярко окрашенные и пышноволосяные лисицы живут на северо-востоке Сибири. В Средней Азии лисицы мелкие и со светлым мехом. Щенятся в норах, рожают 4-8 щенков. Кормятся главным образом мышевидными, реже птицей и другими животными. Состав пищи существенно меняется по годам в зависимости от обилия (или отсутствия) того или иного вида корма. Это можно видеть из таблицы 17, показывающей характер питания лисицы в Татарии в годы с различными кормовыми условиями.

Таблица 17

Процент встречаемости видов жертв в пище по отношению к общему числу исследованных желудков и фекалий лисицы

Различные кормовые условия в разные годы	Виды пищи					
	зайцы	мышевидные	насекомоядные	птицы	растения	падала

			ые			
Мышевидных много	36	76	7	11	1	9
Мышевидных мало	20	22	2	20	36	48
Мышевидных очень много	3	98	2	2	8	1

В общем лисица - полезный зверь. Только около птицеферм она может приносить существенный вред. Очень велико значение лисицы как пушного зверя. В пушных заготовках она занимает одно из первых мест.

Повсеместно распространенный в России волк (*Canis lupus*) в отличие от двух первых видов нор часто не устраивает и щенится в глухих местах на поверхности земли. Приносит вред скотоводству, особенно в степных областях и в тундре, где волков очень много. В этих районах с волками ведется борьба. Мышевидных грызунов и сусликов волки уничтожают сравнительно мало. Шакал (*Canis aureus*) распространен у нас на Кавказе и местами в Средней Азии. Енотовидная собака (*Nyctereutes procyonoides*) отличается от других видов семейства тем, что на зиму впадает в спячку. Родина этого вида - южные области Дальнего Востока. В целях обогащения пушных ресурсов вит этот был акклиматизирован в европейской части России, Акклиматизация прошла успешно, однако эффективность в промысле этого вида сравнительно невелика. Местами возникли конкурентные взаимоотношения вселенца с местными видами. Семейство енотов (*Procyonidae*) объединяет средних по размерам хищников со сравнительно короткими стопоходящими конечностями, длинным, иногда цепким хвостом. Хищнические зубы развиты очень слабо. Естественный ареал - Северная и Южная Америка; один вид живет в Гималаях. В Азербайджане и в Киргизии акклиматизирован енот-полоскун (*Procyon lotor*). Это лесной зверь, хорошо лазающий по деревьям. Гнезда чаще устраивает в дуплах. На зиму впадает в спячку. Пища очень разнообразная. Характерная особенность - полоскать пищу в воде перед употреблением. Ценный пушной зверь.

К семейству медведей (*Ursidae*) относятся крупные, стопоходящие звери с очень коротким хвостом. Распространены в основном в северном полушарии. У нас 3 вида. Белый медведь (*Ursus maritimus*) населяет побережье и острова Северного Ледовитого океана, охотится на тюленей. В спячку не впадает, на зиму в берлоги залегают только беременные самки и молодые. Бурый медведь (*Ursus arctos*) населяет лесную полосу России и горы Кавказа и Средней Азии. Пища смешанная, во многих местах главным образом растительная. Зиму проводит в неглубокий спячке, продолжительность которой зависит от широты места, т.е. от кормовых условий. Так, в Архангельской области спячка длится с ноября по апрель включительно, а в Южном Закавказье - 1-1,5 месяца. Щенится зимой в берлоге. Белогрудый, или гималайский, медведь (*Ursus thibetanus*) отличается сравнительно мелкими размерами, общей черной окраской меха и белым пятном на груди. Распространен на юго-востоке Азии, у нас - в Уссурийском крае. Полудревесный зверь, питающийся главным образом растительной пищей. Зимой впадает в спячку, чаще в дуплах больших тополей. Виды древесных медведей есть в Южной Азии.

К семейству куньих (*Mustelidae*) относятся мелкие и средних размеров хищные с укороченными стопоходящими или полустопоходящими конечностями. Хищнические зубы выражены. Зубная формула различна, но настоящих коренных обычно 1/2. Сильно развиты пахучие железы, расположенные у анального отверстия. Распространены повсеместно, кроме Австралии (акклиматизированы там искусственно).

У нас 18 видов. Ниже перечислены лишь некоторые. Соболь (*Martes zibellina*) распространен в тайге Сибири и очень редко в тайге по правым притокам Печоры. Образ жизни в основном наземный; на деревья соболевлезает редко, обычно при длительном преследовании. Гнездо устраивает под поваленными стволами деревьев, в россыпях камней, иногда в дуплах. Пища смешанная, но чаще животная. Размножаются соболи один раз в году. Гон бывает летом. Беременность очень длительная (230-280 суток), но большую часть

времени оплодотворенное яйцо не развивается (латентная фаза беременности). В помете бывает 2-5 молодых.

Соболь - очень важный промысловый вид. В дореволюционное время он был во многих местах истреблен. После революции были приняты энергичные меры для восстановления его численности. Организованы специальные заповедники и охотничьи хозяйства. Соболей успешно разводят в зверосовхозах.

Лесная куница (*Martes martes*) распространена в лесах европейской части России и на Кавказе. В отличие от соболя это более древесный зверь. Свои гнезда куница устраивает на деревьях, часто используя для этого старые гнезда белок. Пища, как и у соболя, чаще животная. Биология размножения в основном та же, что и у соболя. На Кавказе, в Крыму на Украине и в Прибалтике распространена каменная куница (*M. foina*). Образ жизни у этой куницы наземный. Она селится обычно среди каменистых участков и гнезда устраивает в естественных ходах среди камней.

Несколько видов хорьков (*Mustela putorius*, *M. eversmanni*), норка (*M. lutreola*) - более мелкие виды, ведущие наземный образ жизни и гнездящиеся в норах. Питаются мышевидными, чаще полевками. Беременность без латентной фазы, или фаза очень короткая. Пахучие железы развиты особенно сильно и служат средством защиты. Все виды имеют большое промысловое значение. горностой (*M. erminea*) и ласка (*M. nivalis*) - самые мелкие виды семейства, распространенные у нас почти повсеместно. Они ведут наземный образ жизни, гнездятся в норах. Добычу часто ловят не на поверхности земли, а в норах. Оба вида полезны истреблением вредных грызунов. В северных областях на зиму белеют.

Барсук (*Meles meles*) - среднего размера (с небольшую собаку) зверь, живущий в глубоких норах. Распространен у нас повсеместно, кроме тундры и значительной части северной тайги. Питание разнообразное. Из всех хищных зверей барсук наименее плотояден. Изучение питания барсука в Среднем Поволжье по анализу содержимого желудков и экскрементов дало следующие результаты: насекомые обнаружены в 77% случаев, млекопитающие - в 54, амфибии - в 9, птицы - в 4, растительность - в 28%. Из числа насекомых 21% поедаемых видов относится к вредным для сельского и лесного хозяйства. На зиму впадает в длительную спячку.

Речная выдра (*Lutra lutra*) - полуводный зверь, обитающий по берегам рек, озер, иногда на побережье морей. Пищу добывает чаще в воде (рыбу, раков, лягушек). Морскую выдру, или калана (*Enhydra lutris*), часто неправильно называют морским, или камчатским, бобр. Это крупный зверь (длина тела с хвостом около 1,5 м), обитающий в морях северной части Тихого океана. Кормится морскими ежами, моллюсками, реже рыбой. На берег выходит отдыхать и щениться. Очень ценный, но редкий пушной зверь. В России известно два его подвида, оба внесены в Красную книгу.

Семейство кошек (*Felidae*) включает средних и крупных зверей с длинными пальцеходящими конечностями, вооруженными втяжными когтями (исключение составляет только гепард). Из всех групп рассматриваемого отряда это наиболее специализированные к добыванию живых животных хищники. Охотятся в большинстве случаев, подкарауливая и внезапно схватывая добычу. Исключение составляют гепард, отчасти лев и рысь, которые часто бегают за добычей, как собаки. Хищнические зубы развиты очень сильно. Распространены по всем материкам, кроме Австралии. Наибольшее число видов обитает в тропиках.

Тигр (*Panthera tigris*) встречается местами на юге Дальнего Востока. Леопард (*Panthera pardus*) водится на Кавказе, в Туркмении и на Дальнем Востоке; основная область распространения - Южная Азия и Африка. Снежный барс, или ирбис (*Uncia uncia*), - высокогорное животное, распространенное по хребтам Средней и Центральной Азии. Несколько видов мелких кошек распространены в лесах Западной Украины, Кавказа - европейская дикая кошка (*Felis silvestris*), в лесах Дальнего Востока - дальневосточный лесной кот (*F. euptilura*). Эти виды питаются грызунами и птицами.

Гепард (*Acinonyx jubatus*) резко отличается от других кошек длинными лапами с невяжными когтями. Основная область распространения - степно-пустынные районы Африки и Южной Азии. Охотится, как собака, догоняя зверей на открытых пространствах. Гепардов приручают и используют как ловчих животных для охоты на антилоп.

Численность ряда видов низка и добывание их у нас в стране запрещено. Таковы тигр, барс, леопард и некоторые другие. Немногие виды семейства гиен (*Hyaenidae*) представляют типичных падальщиков, питающихся трупами крупных млекопитающих. Размером гиены с крупных собак. Конечности слабые, передние несколько длиннее задних, приспособленные для раскапывания зарытой падали. Когти тупые, невяжные. Челюсти очень мощные, с крупными зубами, которыми гиены легко разгрызают крепкие кости. Распространены в Африке и Южной Азии. Полосатая гиена (*Hyaena hyaena*) изредка встречаются в Закавказье и на юге Средней Азии.

Семейство виверр (*Viverridae*) объединяет наиболее примитивных современных хищных, внешне несколько похожих на куньих. Распространены в Африке, Южной Европе и Южной Азии. Типичный вид - африканская циветта (*Civettictis zivetia*) - красивой пестрой окраски. Развиты пахучие железы.

ОТРЯД ЛАСТОНОГИЕ (PINNIPEDIA)

Ластоногие систематически очень близки к хищным и, несомненно, представляют ветвь таковых, перешедшую к водному образу жизни. Большую часть жизни ластоногие проводят в воде. Здесь они кормятся и отдыхают. На сушу на лед выходят обычно лишь для спаривания, деторождения и линьки. Привязанность к суше различна у разных видов. В связи водным образом жизни ластоногие имеют ряд своеобразных особенностей организации. Общая форма тела вытянутая, веретенообразная. Шея укорочена и не имеет резко выраженного перехвата. Конечности укорочены и видоизменены в ласты. Шерстный покров в той или иной мере редуцирован. Очень сильно развиты подкожные жировые отложения, выполняющие функции термоизоляции, предохраняющие тело от механических повреждений и уменьшающие плотность животного.

Наружной ушной раковины у большинства видов нет, но слух очень хороший. Для некоторых видов доказана способность к эхолокации при плавании под льдом и при добывании пищи. Ластоногие издают под водой слабые звуки (щелчки). Вероятно, они могут использоваться для локации на небольших расстояниях. У морского льва длительность каждого импульса 3-5 мс. Частота наполнения импульса от 3 до 13 кГц, в среднем 7,5 кГц. Обоняние развито хорошо. Зрение, наоборот, слабое. Зубная система в основных чертах сходна с таковой наземных хищников, но дифференцировка зубов выражена менее резко.

Ластоногие имеют огромное промысловое значение. Используют их жир и кожу. Некоторые виды дают ценную пушнину (рис. 201).

К семейству ушастых тюленей (*Otariidae*) относятся виды, в наименьшей степени отклонившиеся от наземных хищников. У них есть зачаточная наружная ушная раковина. Задние ласты могут подгибаться впереди и служить для хождения по суше. Клыки хорошо развиты. К этому семейству принадлежат морские львы, сивучи и котики. Все эти виды избегают льдов и для размножения выходят на берег.

Наибольший интерес представляет котик (*Callorhinus ursinus*). Этот крупный тюлень (до 2 м) распространен в северной части Тихого океана. Летом, с мая по август, котики скапливаются у некоторых островов, на берегах которых они размножаются и линяют. Эти скопления носят название лежбищ. Осенью котики, окончив линьку, мигрируют на юг. У нас лежбища котиков есть на Командорских островах и на острове Тюленьем (у Сахалина). Котики - полигамы: на берегу взрослые самцы концентрируют вокруг себя 30-80 самок, которых они оплодотворяют. Самки рожают по одному детенышу черного цвета. Взрослые котики имеют серовато-бурую окраску. мех состоит из густого низкого подшерстка и редкой грубой ости. При обработке мехов ость удаляют, а подшерсток подстригают и красят обычно в черный цвет. Добыча котиков производится летом на лежбищах и осуществляется

на научных основах, обеспечивающих рост поголовья. Другие виды котилов встречаются в морях южного полушария.

Семейство моржей (*Odobenidae*) включает только один современный вид (*Odobenus rosmarus*), проживающий круглогодично у побережья Евразии и северной Америки и у островов Ледовитого океана, например у берегов Земли Франца-Иосифа. Моржи имеют длину тела 3-4 м и массу около 1000 кг. Задние лапы, как и у ушастых тюленей, могут подворачиваться вперед и участвовать в передвижении зверя на суше. Наружных ушных раковин нет. Волосной покров сильно редуцирован. Клыки верхних челюстей огромные, в виде массивных бивней. Моржи используют их, вылезая на льды и выкапывая из грунта дна беспозвоночных животных, которыми они кормятся. Лежбища моржей, иногда многочисленные, бывают как на берегу, так и на льдах. Общая численность моржей значительна лишь местами. Промысловая добыча их разрешена только коренному населению.

Семейство настоящих тюленей (*Phocidae*) характеризуются отсутствием наружных ушных раковин; задние лапы не могут подворачиваться вперед; они всегда вытянуты назад и не принимают участия в передвижении животных по твердому субстрату. Волосной покров взрослых без подпуши. Значительное число видов этого семейства распространено преимущественно в ледовитых морях обоих полушарий. Для линьки, спаривания и щенения выходят чаще не на берег, а на льды, на которых образуют многочисленные “залежки”.

Некоторые виды широко мигрируют, другие более или менее оседлы. К первым относится гренландский тюлень, или лысун (*Pagophilus groenlandica*). Летом эти тюлени держатся у краев арктического пака. К зиме мигрируют на юг и собираются на лежбища на льдах у островов Ньюфаундленд и Ян-Майнен, в воронке и горле Белого моря. Здесь тюлени спариваются, щенятся и линяют. В это время и производится их промысел. Молодые рождаются в белой пушистой шерсти, которая сохраняется в течение трех недель. Питаются рыбой.

Крупный (более 2 м) морской заяц, или лахтак (*Erignathus barbatus*), ведет оседлую жизнь и держится у побережий на мелководных местах в Ледовитом океане, в Беринговом и Охотском морях. Кормится донными беспозвоночными. Больших скоплений не образует. Щенится на льдах. Мелкая пятнистая нерпа (*Phoca hispida*) в большинстве мест также оседла. Она распространена круглополярно в северных морях Атлантического океана, в Ледовитом океане, в северной части Тихого океана и, кроме того, в озерах Ладожском и Сайма. Зимой обычно виды тюленей, близкие к нерпе, в которых щенится. Есть особые виды тюленей, близкие к нерпе, в озере Байкал и в Каспийском море. Нерпы питаются преимущественно рыбой и ракообразными. Детеныши их покрыты густым пушистым белым мехом и называются бельками. Ряд своеобразных видов настоящих тюленей известен для морей южного полушария. Среди них тюлень-крабед (*Lobodon carcinophagus*), морской леопард (*Hydrurga leptonych*) и др.

ОТРЯД КИТООБРАЗНЫЕ (СЕТАСЕА)

Крайне своеобразная группа млекопитающих, вся жизнь которых проходит в воде. Киты, случайно оказавшиеся на суше, не могут самостоятельно сойти в воду. В связи с водным образом жизни организация китов имеет много специфических приспособительных особенностей. Тело их веретеновидное, обтекаемое, с непропорционально большой головой. Шейного перехвата нет. Передние конечности превращены в лапы, задние отсутствуют. От тазового пояса сохраняются лишь две рудиментарные кости, не связанные с осевым скелетом. Кожа голая, лишенная волос, только на голове есть редкие волоски. Потовых и сальных желез нет. Млечных желез одна пара. Соски открываются в карманообразные пазухи, располагающиеся в паховой области. Это препятствует смешению молока с водой во время кормления детеныша.

Подкожный жир развит очень сильно: у крупных видов толщина жирового слоя достигает 50 см. Жировой слой препятствует охлаждению $1,025 \text{ г/см}^3$, т.е. близка к

плотности воды. Упругая, эластичная кожа и толстый слой лежащего под ней жира ослабляют турбулентные завихрения, возникающие при плавании. Легкие очень большие. У дельфинов они при вдохе вмещают 1-2 л воздуха, а у гигантского синего кита -14 тыс. л воздуха. Многие виды способны оставаться под водой в течение 15-45 мин. ноздри смещены на темя и открываются лишь в момент короткого дыхательного акта выдоха-вдоха, производимого после выныривания. В прохладную погоду при вдохе взлетает вверх конденсированный пар и капельки увлекаемой воды, образуя так называемый фонтан, по которому китобои различают вид кита.

Дыхательные пути своеобразны. В результате разрастания надгортанника и черпаловидных хрящей в ротовой полости образуется трубка, примыкающая к внутренним отверстиям носовых ходов, и в итоге дыхательный путь оказывается полностью изолированным от пищеварительного пути. Возможность длительного нахождения под водой обуславливается рядом морфолого-физиологических особенностей. Количество альвеол огромно; у дельфина длиной 1,5 м их в 3 раза больше, чем у человека. мелкие бронхиолы имеют своеобразные мускульные сфинктеры, сокращение которых при нахождении китов под водой замыкает воздух, попавший в альвеолы; этим обеспечивается более полное использование имеющегося в нем кислорода. Концентрация гемоглобина в крови очень велика - на 20-50% выше, чем у наземных млекопитающих. Пониженная чувствительность дыхательного центра к накоплению углекислоты в крови и высокое содержание миоглобина позволяют китообразным удлинять дыхательную паузу и использовать ее для кормежки.

Из органов чувств лучше всего развит орган слуха. В воде слуховые колебания распространяются в 5 раз быстрее, чем в воздухе, и могут восприниматься с дальнего расстояния. Дельфины способны издавать и воспринимать не только звуки низких частот в несколько десятков герц, но и ультразвуки до 150-200 кГц. У зубатых китов развита способность к эхолокации. При этом звуковая волна посылается направленно. В качестве своего рода “звуковой линзы” действует жировая подушка на передней стороне морды. Зрение развито хорошо. Органы обоняния рудиментированы.

Своеобразные приспособления возникли у китов в связи с размножением в воде. Все китообразные рожают очень крупных детенышей, способных сразу после рождения следовать за матерью. Новорожденные составляют 1/4, 1/3, а иногда даже 1/2 размера матери. Так, черноморские дельфины, имеющие длину тела 160-170 см, рожают детенышей длиной 80-85 см. Кашалоты длиной 7-8 м рожают 3-4-метровых детенышей. Синий кит, имеющий длину тела 22-23 м, рождает детенышей длиной 7-8 м. возможность рождения таких крупных детенышей связана с рудиментацией тазовых костей.

При молочном кормлении детеныш обхватывает сосок свернутым в трубку языком, а мать впрыскивает ему в рот молоко, выдавливаемое путем сокращения брюшной мускулатуры. Все китообразные рожают, как правило, одного детеныша. Беззубые киты размножаются один раз в 2-3 года, белухи - через год, дельфины - ежегодно. Молодые растут очень быстро, что связано в известной мере с исключительно большой питательностью молока. Так, в коровьем молоке жира 3-4%, а в китовом - до 54%. Половой зрелости киты живут до 20-50, дельфины - до 25-35 лет.

Китообразные возникли не позже начала третичного периода, вероятно, от древних наземных хищников. Современные виды объединяются в два подотряда, насчитывающие около 90 видов (рис. 202).

ПОДОТРЯД БЕЗЗУБЫЕ, ИЛИ УСАТЫЕ, КИТЫ (MUSTACOCENI)

Характеризуются отсутствием зубов и наличием роговых пластин, которые сидят по бокам нёба, образуя цедильный аппарат. Пластины эти известны под названием китового уса. Большинство видов питаются планктонными беспозвоночными, реже мелкой рыбой. Распространены по всем океанам, но более многочисленны в умеренных и холодных морях. Совершают регулярные миграции. В северном полушарии зиму киты проводят в

тропических водах, а летом двигаются на север, где в это время обильно развивается планктон. Осенью киты идут обратно на юг. Подобного же характера миграции наблюдаются и в южном полушарии.

Большинство китов крупного размера. Длина синего кита (*Balaenoptera musculus*) достигает 30 м, а масса - около 150 т (рис. 202). Его желудок вмещает 1,5 т ракообразных. Рождает обычно одного детеныша после 11 месяцев беременности. Длина новорожденного 6-9 м, а масса 2-3 т. За время лактации, длящейся 7 месяцев, детеныш вырастает до 16 м и имеет массу около 23 т. Распространен по всему Мировому океану, но численность его в настоящее время очень низка.

Численность китов подорвана перепромыслом, еще в XVII-XVIII вв. резко упал промысел гренландского кита (*Balaena mysticetus*). В XIX и XX вв. его численность сократилась до того, что популяция распалась на отдельные стада. Вид находится на грани гибели. Включен в Красные книги МСОП и России.

Общая численность других видов китов продолжает сокращаться. В 1960-1970 гг. большинство стран прекратили китобойный промысел. В Красную книгу России включено 16 видов китообразных. На грани исчезновения находится самое крупное млекопитающее, когда-либо жившее на Земле, - синий кит (*Balaenoptera musculus*). Особенно критическое состояние по североатлантической популяции, насчитывающей не более 100-150 особей. Этот подвид включен в Красные книги МСОП и России.

ПОДОТРЯД ЗУБАТЫЕ КИТЫ (ODONTOCETI)

Виды этого подотряда характеризуются наличием зубов, число которых у многих видов очень велико (до 240). Все зубы одинакового строения, с простой одноворшинной коронкой. Волос на голове, даже рудиментарных, нет. Характерная асимметрия черепа, видимо, связано со специализацией носовых проходов, при которой один из них приобрел значение звучащего аппарата, используемого для эхолокации. Последняя лучше развита у глубоко ныряющих и стремительно плавающих видов. Ультразвуки при эхолокации излучаются направленно, чему способствует вогнутая поверхность передней части черепа и лежащая над ней жировая прослойка. Они действуют как своего рода рефлектор или звуковая линза.

В подотряде несколько семейств.

Речные дельфины (*Platanistidae*) - наиболее древняя группа современных зубатых китов, возникшая в миоцене. Обитают в реках Южной Америки, Индии и Китая. Кормятся рыбой, червями и моллюсками. Типичный вид - амазонская иния (*Inia geoffrensis*).

Дельфины (*Delphinidae*) - мелкие (1-10 м), чаще стадные животные, распространенные преимущественно в теплых и умеренных водах Мирового океана. Нервная система высокоразвита. Хорошо уживаются в неволе и легко поддаются дрессировке. Звуковая сигнализация и эхолокация весьма совершенны. Несколько видов живут в Черном море. Таковы обыкновенный дельфин (*Delphinus delphis*), афалина (*Tursiops truncatus*). Есть дельфины в Балтийском, Баренцевом и в морях Дальнего Востока. В морях Ледовитого океана и в северных морях тихоого океана распространен крупный (до 6 м) белый дельфин, или белуха (*Delphinapterus leucas*). Все эти виды питаются рыбой и в связи с миграциями рыб широко кочуют.

Кашалотовые (*Phyosteridae*) насчитывают всего два вида.

Кашалот (*Physeter catodon*) - самый крупный зубатый кит (рис. 202). Длина его 10-21 м. Распространен преимущественно в теплых морях всех океанов (кроме Северного Ледовитого океана). У нас бывает летом в морях Дальнего Востока. Питается головоногими моллюсками (осьминогами, кальмарами), реже донными рыбами. Ныряет на глубину до 300 м.

ОТРЯД ТРУБКЗУБЫЕ (TUBULIDENTATA)

В отряде один вид - африканский трубкозуб (*Orycteropus afer*). Длина тела 100-158 см, длина хвоста 44-61 см, высота в плечах 60-65 см, масса тела взрослого трубкозуба 50-70 кг. У

него характерное, вытянутое в короткий хобот, рыло. Пальцы несут большие копытообразные когти. Зубная система крайне специфична. Резцы, клыки и ложнокоренные хотя и закладываются, которые состоят из сцементированных вертикальных трубочек. Эмали на зубах нет. Систематическое положение трубкозубых не вполне ясно. Обычно их сближают с копытными. Биологически они близки к неполнозубым. Роют норы длиной 2-3 м с гнездовой камерой, выстланной листьями. Активны ночью. Питаются муравьями и термитами. Населяют Африку к югу от Сахары до мыса Доброй Надежды. Во многих районах сильно истреблены человеком.

ОТРЯД ДАМАНЫ (HYRACOIDEA)

Немногочисленная (11 видов) группа зверей, внешне напоминающих бесхвостых сурков. Длина тела 30-60 см. Волосистой покров густой, образован грубой остью и мягким пухом, окраска коричнево-серая. На передних лапах 4 пальца с уплощенными, похожими на недоразвитые копыта фалангами. На задних лапах 3 пальца. Систематическое положение их неясно. Возможно, они близка к хоботным. Возникли, видимо, в первую половину третичного периода. Населяют горные, равнинные и лесные пространства. Есть виды, хорошо лазающие по деревьям и почти отвесным скалам. Растительноядны. Распространены на Аравийском полуострове и в Африке.

ОТРЯД ХОБОТНЫЕ (PROBOSCIDEA)

Многочисленная, разнообразная и широко распространенная в третичном периоде группа млекопитающих, от которой к настоящему времени сохранилось два вида. Это самые крупные наземные звери. Основной особенностью является наличие хобота, представляющего собой сильно удлинённый нос, сросшийся с верхней губой. Только основание хобота поддерживается хрящом, на всем остальном протяжении хобот - кожно-мускулистое образование. Хоботом слоны обнюхивают, ощупывают и схватывают предметы. Конечности пятипалые с небольшими копытцами. Кожа очень толстая и у современных видов почти лишенная волос. Зубная система своеобразна. Резцы верхней челюсти в виде бивней, подчас очень большие и далеко выступающие из рта, растут в течение всей жизни. Коренные зубы появляются не одновременно, а по очереди. С каждой стороны в челюстях имеется только по одному функционирующему коренному зубу. По мере снашивания зуб заменяется новым, который вырастает сзади от предшественника, и продвигаясь вперед, становится на его место. Клыков нет.

Слоны живут около 70-80 лет. Половозрелыми становятся в возрасте 10-16 лет. В неволе слоны живут уже не одну тысячу лет, успешное размножение налажено лишь в отдельных зоопарках. Индийские слоны размножаются в Московском зоопарке.

У индийского слона (*Elephas maximus*) бивни имеют только самцы. Уши треугольные, откинута назад. Высота тела около 3 м. Распространен в тропических лесах Индии, Шри-Ланки, Суматры и Калимантана. Легко приручается, но в плечах до самцов, но и у самок. Распространен в тропической Африке. Приручается очень трудно. В Африке слонов осталось больше, чем в Индии.

Живший ранее в тундрах мамонт (*Elephas primigenius*) систематически близок к индийскому слону. Его бивни и части трупов встречаются у нас довольно часто на севере Сибири в вечномёрзлой почве. В Зоологическом музее РАН в Санкт-Петербурге выставлены чучела взрослого мамонта и детеныша, хорошо сохранившихся в вечной мерзлоте.

ОТРЯД СИРЕНА (SIRENIA)

Сирены, как и киты, водные звери, не выходящие на сушу. Систематически они близки к древним копытным и представляют ветвь последних, приспособившуюся к жизни в прибрежной зоне морей. Длина тела 2,5-5,8 м. Масса тела до 250 кг. Общий облик тела похож на таковой у китов, но шея хорошо выражена. Имеются только передние конечности в виде ластов, но пальцы еще сохранили рудиментарные копытца. Коренные зубы, как и у

настоящих копытных, с плоскими жевательными поверхностями. Черты сходства с копытными видны и в строении желудка, который состоит из нескольких отделов. Сирены населяют прибрежные части морей, откуда часто заходят в реки. Питаются подводной растительностью. Держится часто группами, которые “пасутся” на подводных “лугах”.

Несколько видов ламантинов (*Trichechidae*) распространены у западного побережья Африки, по восточному побережью Южной Америки, у Антильских островов. Дюгоны (*Dugongidae*) распространены в прибрежной полосе Индийского океана, от Восточной Африки до Восточной Австралии и острова Тайвань (рис. 203).

В 1741 г. русский академик Стеллер открыл у Командорских островов крупный вид сиреновых, названный в его честь стеллеровой коровой (*Hydrodamalis gigas*). Стада этих удивительно доверчивых животных “паслись” в зарослях морской капусты. Вскоре после открытия Стеллера их стали беспощадно истреблять промышленники. Последний экземпляр был убит в 1768 г., т.е. через 27 лет после того, как наука узнала о существовании этого вида.

ОТРЯД НЕПАРНОКОПЫТНЫЕ (PERISSODACTYLA)

Крупные копытные, у которых ось конечности проходит через третий палец, получающий преимущественное развитие. Остальные пальцы развиты слабее или рудиментарны. Степень редукции боковых пальцев различна в разных группах, что связано с большей или меньшей приспособленностью к быстрому бегу. Ключиц нет. Очень многочисленная в прошлом группа, от которой к настоящему времени сохранились три хорошо обособленные ветви: тапиры, носороги и лошади (рис. 204).

Семейство тапиров (*Tapiridae*) включает грузных зверей с четырехпальными передними и трехпальными задними конечностями. Нос, сросшийся с верхней губой, вытянут в короткий хобот. Кожа покрыта коротким мехом. Хвост очень короткий. Всего 5 видов, из них 4 живут в Южной Америке и 1 - в Юго-Восточной Азии. Обитают в болотистых лесах. Кормится по берегам водоемов, а часто и самих водоемах водной и прибрежной растительностью. Образ жизни сумеречный или ночной.

Семейство носорогов (*Rhinocerotidae*) также малочисленная в наше время группа. Современные виды имеют трехпалые передние и задние конечности; у некоторых вымерших видов конечности были четырехпальными. Кожа голая. На лобных и носовых костях один или два рога, развивающиеся из эпидермиса. Клыки редуцированы. Несколько видов распространено в Южной Азии и тропической Африке. Таковы, например, индийский носорог (*Ceratotherium simum*). Населяют леса и густые заросли крупных кустарников. Пища растительная. В начале четвертичного периода носороги были распространены также в Европе и Сибири. У нас находят ископаемые остатки шерстистого носорога (*Rhinoceros tichorinus*), жившего одновременно с мамонтом. Особенно многочисленны носороги были в третичный период.

У представителей семейства лошадей (*Equidae*) развит только третий палец, а второй и четвертый представлены небольшими, скрытыми под кожей, так называемыми грифельными косточками. Хвост длинный, в той или иной мере волосистый. В настоящее время известны три рода.

Лошади (*Equus*) имеют также одноцветную окраску, но хвост их почти по всей длине покрыт длинными волосами. Известен один живущий в настоящее время вид дикой собственно лошади - лошадь Пржевальского (*Equus caballus*), распространенная в горных пустынях западной части Центральной Азии и открытая нашим знаменитым путешественником Н.М.Пржевальским. Еще в середине XIX столетия дикие лошади встречались в южно-русских степях. Они известны под названием тарпанов. Согласно исследованиям В.Г.Гепатнера, тарпаны не представляют самостоятельного вида. Это лишь обособленный географический подвид лошади Пржевальского. Табун из 8 тарпанов наблюдали в степях левобережья нижнего Днепра еще в начале 70-х годов прошлого века. Последний тарпан был убит здесь в 1876 г.

Кулан (*E. hemionus*) систематически очень близок к собственно лошадям, и бытующее наименование его - азиатский осел - совершенно неправильно. Еще в историческое время он был широко распространен в степях Восточной Европы, в Казахстане, Центральной и Юго-Западной Азии, есть в Южной Туркмении, в Бадхызском заповеднике, акклиматизирован на острове Барсакельмес (Аральское море). В других частях Азии ареал его тоже сильно сократился. Добыча его запрещена. Зебры (*Equus zebra*), или полосатые лошади, распространены в саваннах Африки. Хвост несет длинные волосы только на своей концевой трети. Ослы (*E. asinus*) имеют одноцветную окраску; волосистость хвоста такая же, как у зебр. Дикие ослы распространены в пустынях Северо-Восточной Африки.

Все лошади ведут стадный образ жизни и пасутся на обширных, в основном открытых пространствах, потребляя часто грубую, жесткую растительность. В связи с обитанием в таких условиях развился ряд приспособлений, например быстрота передвижения, длительная беременность и рождение детенышей, способных вскоре после появления на свет следовать за матерью.

ОТРЯД МОЗОЛЕНОГИЕ (TYLOPODA)

Настоящих копыт нет. На пальцах спереди находятся маленькие, слегка искривленные роговые образования типа когтя. Опираются мозоленогие на расширенную кожистую подушку, которой покрыты концевые фаланги пальцев. Второго и пятого пальцев нет. В отличие от копытных бедро не включено в туловище.

Появились в начале третичного периода в Северной Америке, откуда расселились в Южную Америку, Европу, Азию и Северную Африку. В современной фауне четыре диких вида (см. рис. 206).

Двугорбый верблюд (*Camelus bactrianus*) в числе нескольких сотен голов сохранился, видимо, только в Монголии. Домашние широко распространены в Азии и Восточной Европе. Одногорбый верблюд (*C. dromedarius*) известен только в домашнем состоянии. Разводится преимущественно в северной Африке, Аравии.

В горных районах Южной Америки распространены два вида безгорбых верблюдов: гуанако (*Lama guanicoe*) и викунья (*Vicugna vicugna*). Их одомашненные породы известны под названием лама и альпака. Как и верблюдов, их используют в качестве транспортных животных.

ОТРЯД ПАРНОКОПЫТНЫЕ (ARTIODACTYLA)

Обычно крупные, наземные (исключая половодного бегемота), растительноядные звери, обладающие способностью быстро бегать. В связи с этим ноги у них, как правило, длинные; концевые фаланги пальцев несут копыта. Третий и четвертый пальцы развиты в одинаковой степени, и между ними проходит ось конечности. Второй и пятый пальцы более или менее недоразвиты. Конечности при хождении могут двигаться только в одной плоскости, ключиц нет (рис. 205).

ПОДОТРЯД НЕЖВАЧНЫЕ (NONRUMINANTIA)

Немногочисленная (около 10 видов) группа парнокопытных, объединяющая свиней и бегемотов (рис. 205, 1,3). Второй и пятый пальцы у них развиты сравнительно хорошо. Клыки большие. Коренные зубы бугорчатые, и пища пережевывается во рту до ее заглатывания. Желудок сравнительно простой, и пища не отрыгивается в рот для повторного измельчения.

У нас водится один вид дикой свиньи - кабан (*Sus scrofa*), распространенный в центральных, южных и северо-западных областях страны и являющийся родоначальником многих пород домашних свиней. Населяет сырые леса и заросли тростников. Размножается раз в год, принося 4-6 молодых. У домашних свиней число поросят значительно большее, что явилось сосков. Другие виды диких свиней встречаются в Южной Азии, в Африке. В Южной и Центральной Америке живут близкие к свиньям пекари.

Бегемот (*Hyppopotamus amphibius*) - большой полуводный зверь с голой кожей, которая не выносит высыхания. Держится в реках и озерах, сравнительно редко выходя на сушу. Питается водной растительностью. Распространен в тропической Африке.

ПОДОТРЯД ЖВАЧНЫЕ (RUMINANTIA)

К этому подотряду относится большинство парнокопытных (около 180 видов) со сложным желудком, приспособленным для брожения непережеванной пищи и отрыгивания ее в рот для пережевывания. Клыки развиты слабо или отсутствуют; второй и пятый пальцы также развиты слабо. Стройные длинноногие животные. Многие виды имеют рога.

Семейство оленей (*Cervidae*) включает копытных, обладающих ветвистыми костными рогами, развивающимися за счет кутиса и подверженными ежегодной смене (рис. 205, 206). У всех оленей, кроме северного, рога свойственны только самцам. Распространены по всему миру, исключая Австралию и тропическую Африку. У нас 6 видов.

Северный олень (*Rangifer tarandus*) характеризуется наличием рогов не только у самцов, но и у самок (рис. 205). Молодые не бывают пятнистыми. Распространен по всей тундровой и большей части лесной полосы Евразии и Северной Америки. Одомашненных оленей разводят главным образом в тундре. Благородный олень (*Cervus elaphus*) водится в Западной Сибири. Держится в лесу. Пятнистый олень (*C. nippon*) пожизненно сохраняет пятнистую окраску. Водится в лесах южной части Дальнего Востока. Молодые, недоразвившиеся рога двух последних видов оленей (известные под названием пантов) используют для изготовления ценных медицинских препаратов (пантокрин и др.). Самый крупный вид оленей - лось (*Alces alces*); ветвистые рога его лопатообразно расширены; он распространен в лесной полосе Европы, Сибири и Северной Америки. В отличие от других оленей больших стад не образует. Зимой ест ветки лиственных деревьев. У нас идут опыты по одомашниванию лося. Косуля (*Capreolus capreolus*) - самый мелкий олень нашей страны с маловетвистыми рогами; водится в лесной и лесостепной зонах Европы и Южной Сибири, в Крыму, на Кавказе, в горах Средней Азии.

Все олени - промысловые звери. От них используют мясо и шкуру. Северные олени одомашнены и служат транспортными животными. Они имеют также большое значение в получении от них мясной продукции. Благородных оленей разводят для получения пантов, используемых медицинской промышленностью.

Семейство жирафов (*Giraffidae*) обитает только в Африке. Характеризуется более или менее удлинённой шеей и передними ногами, более длинными, чем задние (рис. 206). На голове у них небольшие костные рожки, одетые кожей. Два вида. Один из них - окапи (*Ocaia johnstoni*) - обитатель лесов Центральной Африки. Это относительно коротконогое и короткошее животное. Жирафа (*Giraffa camelopardalis*) распространена в саваннах Центральной и Восточной Африки. Шея и ноги у нее особенно длинные. Оба вида питаются листьями деревьев и кустарников, реже травой.

Семейство кабарги (*Moschidae*) включает один вид. В отличие от оленей рогов нет. У самцов сильно развиты клыки верхней челюсти, далеко выступающие вниз из разреза рта. Развиты мускусные железы, содержимое которых используют в парфюмерной промышленности. Распространена в горных районах Южной и Восточной Сибири, юга Дальнего Востока и Центральной Азии.

У представителей семейства полорогих (*Bovidae*) рога роговые, в виде полых чехлов, сидящих на костных выростах лобных костей (рис. 206). Они развиваются из мальпигиева слоя эпидермиса, не ветвисты и не подвержены смене. Исключение составляет американская вилорогая антилопа (*Antilocapra americana*), у которой рога вильчатые и роговой слой их ежегодно сбрасывается. Рога свойственны преимущественно самцам. Клыков в верхней челюсти нет. Дикие виды распространены по всему свету, кроме Австралии и Южной Америки. Многие виды одомашнены и дали начало породам домашних животных. Ниже перечислены основные группы диких видов.

Многочисленные антилопы особенно разнообразны в Африке. Наиболее обычные - джейран (*Gazella subgutturosa*), распространенный в степях и пустынях Восточного Закавказья, Средней Азии и Казахстана, сайгах (*Saiga tatarica*), встречающийся в прикаспийских и казахстанских степях; в горах Кавказа и на Карпатах живет лесная антилопа серна (*Rupicapra rupicapra*) с крючкообразно изогнутыми назад рогами (рис. 206).

Несколько видов диких козлов и баранов распространены в горах Кавказа, Средней Азии и Южной Сибири. Из козлов это кавказские туры (*Capra caucasica*, *C. cylindricornis*), сибирский козерог (*C. sibirica*) - обитатели высокогорных скальных ландшафтов. Пасутся небольшими стадами, по 20-30 голов. Обширные пастбища для них не обязательны. Из диких баранов упомянем о муфлонах (*Ovis ammon musimon*), распространенных в Южном Закавказье, акклиматизированных в Крыму. В горах Средней Азии живет очень крупный баран архар (*O. Ammon polii*). В отличие от козлов бараны хотя и являются горными животными, но скал избегают и держатся на сравнительно ровных местах - плато, предгорьях. Они выбирают обширные открытые пастбища и пасутся часто очень большими стадами (сотня и более голов), особенно зимой. Эти виды баранов дали начало породам домашних овец.

Дикие быки распространены в наше время главным образом в Южной Азии и Африке. Таковы азиатский (*Bubalus arnee*) и африканский (*Bubalus caffer*) буйволы, индийские бантенг (*Bos javanicus*) и гаур (*B. gaurus*). Это обитатели лесов и крупных кустарниковых зарослей. В Центральной Азии живет своеобразный мохнатый як (*B. mutus*), в прериях Северной Америки - бизон (*Bison bison*). Один вид диких быков - зубр (*B. bonasus*) сохранился в Беловежской пуще. В настоящее время ведутся работы по восстановлению этого интересного животного. Его разводят в лесах Северного Кавказа, где ранее зубры жили в естественном состоянии, и под Москвой (в Серпуховском районе). Еще в историческое время в степях Южной России жил крупный бык тур (*Bos primigenius*). Он был истреблен в XVII в.

Большинство перечисленных видов быков известны и в одомашненном состоянии, например бантенг, гаял, буйвол, як. Тур, несомненно, был одним из предков многочисленных пород домашнего крупного рогатого скота.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Вернемся к ранней эволюции рептилий. Одна из первых обособившихся групп древних рептилий во второй половине палеозоя - синапсидные. Они легли в основу становления подкласса звероподобных (*Theromorpha*). В перми среди них сформировалась группа зверозубые (*Theriodontia*). Они оказались близкими по уровню организации млекопитающим. Зубы у них были в альвеолах. Многие виды имели вторичное костное нёбо. Квадратная кость верхней челюсти и сочленовная кость нижней челюсти были сильно редуцированы; зубная кость нижней челюсти была развита сильно.

Однако условия жизни, сложившиеся в мезозойскую. Эру, благоприятствовали многолоикому становлению рептилий с завропсидными качествами (свойствами настоящих ящеров), и мезозой стал веком пресмыкающихся. Размеры тела зверозубых уменьшились, сократились их численность и распространение, они вынуждены были отойти с арены жизни планеты в места с ограниченными условиями существования. Реализация их возможностей осуществилась позднее с падением господства ящеров, изменением климатов Земли в конце мезозоя.

Прогрессивная эволюция млекопитающих была связана прежде всего с приобретением ими таких решающих приспособительных черт, как высокая температура тела, способность к терморегуляции, высокий аэробный уровень метаболизма. Этому способствовали изменения в дыхательной и кровеносной системах; морфологически это выражалось в разделении сердца на четыре камеры и в сохранении одной дуги аорты, обусловивших несмешиваемость артериальной и венозной крови, в появлении вторичного костного нёба, обеспечившего дыхание во время еды, в изменении эффективности кормовой

стратегии, обеспечившей ускоренное переваривание пищи. Она оказалась возможной на основе изменения строения челюстей, дифференцировки зубов, развития челюстной мускулатуры.

Такие черты млекопитающих, как крупный мозг и живорождение, сложились в эволюции значительно позднее.

Наиболее близкими к млекопитающим зверозубыми рептилиями были цинодонты (*Cynodontia*). Наиболее ярко черты скелетных изменений обнаружились среди них у тринаксодона (*Thrinaxodon*) из раннего триаса. В последующем становлении млекопитающих палеонтологи подчеркивают изменения в зубной системе. Это привело к вычленению двух групп - морганукодонт (Morganucodontidae) и кунеотериид (*Kuehneotheriidae*).

К потомкам первой группы в отложениях верхнего триаса относят своеобразных многобугорчатых (*Multituberculata*), получивших свое название в связи с наличием на коренных зубах многочисленных бугорков. Это была специализированная группа животных с очень сильно развитыми резцами и без клыков (рис. 207). Они были мелкими, с крысу, наиболее крупные достигали размеров сурка. Многобугорчатые представляли специфических растительноядных зверей, и их нельзя считать предками последующих групп млекопитающих. Можно лишь предположить, что ранние их формы дали начало однопроходным.

Вторая группа оказалась более успешной в последующей адаптивной радиации. Их главную линию составили эупантотерии (*Eupantotheria*). Вероятно, они были маленькими зверками, питавшимися, очевидно, насекомыми, может быть, и другими мелкими животными и яйцами рептилий. Биологически они были в известной мере близки к наземным и древесным насекомоядным. Головной мозг их был мал, но значительно больше, чем у зверозубых рептилий. В конце мезозоя в этой группе намечилось разделение на два самостоятельные ствола - Низших, Сумчатых (*Metatheria*, *Marsupialia*), и Высших, Плацентарных (*Eutheria*).

Сумчатые появляются в меловой период. Наиболее ранние их находки приурочены к отложениям нижнего мела Северной и Южной Америки. В раннем кайнозое они проникли в Европу. Есть отдельные находки раннего кайнозоя в Азии, Азии, Африке. Однако место возникновения и направления миграции сумчатых по южным континентам продолжают вызывать дискуссии ученых.

Наиболее древняя группа сумчатых - это семейство опоссумов, остатки которых обнаружены в отложениях раннего мела Северной Америки. Сейчас они распространены в Южной, Центральной Америке и в южных районах Северной Америки.

В Южной Америке в третичном периоде их было много. Однако в это время там не было плацентарных копытных и хищных. После миоцена сумчатые здесь были вытеснены плацентарными, и из них сохранились лишь немногие специализированные виды. Сумчатых всюду стали теснить более высоко организованные плацентарные. В результате они сохранились только в Австралии, Новой Гвинее, Южной Америке, отчасти в Северной Америке (1 вид) и на острове Сулавеси (1 вид).

Их систематический ряд в пределах одного отряда Сумчатых (*Marsupialia*) ныне содержит 16 семейств.

Плацентарные млекопитающие также возникли в меловом периоде и представляют самостоятельную, в известной мере параллельную сумчатым, ветвь зверей. Как показали недавние исследования, в меловом периоде они уже эволюционировали в весьма различных направлениях. В течение всего кайнозоя Евразия и северная Америка неоднократно контактировали, что отражалось на становлении разных систематических групп плацентарных. Наиболее древней группой плацентарных считают отряд Насекомоядных. Они были частью наземными, частью древесными видами. Возможно, они дали начало большинству основных групп последующих плацентарных. Древесные насекомоядные, приспособившиеся к полету, дали начало рукокрылым. Ветвь, приспособившаяся в хищничеству, дала начало древним примитивным хищникам - креодонтам (*Creodonta*). Они были широко распространены лишь короткое нетретичного периода сменились более

подвижными, креодонты были вытеснены их потомками - более специализированными хищниками. В конце эоцена - начале олигоцена от хищников отделилась ветвь водных зверей - ластоногих. В олигоцене уже существовали предковые группы ряда современных семейств хищных (виверр, куниц, собак, кошек). Современные настоящие тюлени сродни куньим, а моржи и ушастые тюлени исторически близки медведям.

От креодонтов происходят и древние копытные, или кондилартры (*Condylarthra*), - мелкие звери величиной не более собаки. Они возникли в палеоцене и были всеядными. Конечности были пятипалыми и пятым пальцами. Кондилартры просуществовали недолго, и уже в начале эоцена от них возникли две самостоятельные ветви: отряды непарнокопытных и парнокопытных. В эоцене возникают хоботные. В целом группа копытных имеет сборный характер.

Возможно, непосредственно от насекомоядных в самом начале третичного периода возник ряд и других отрядов. Таковы, например, неплюозубые, грызуны, приматы.

Ископаемые обезьяны известны с палеоцена. Древесные обезьяны нижнего олигоцена - проплиопитекусы (*Propliopithecus*) - дали начало гиббонам и крупным, близким к антропоидам, рамапитекам (*Ramapithecus*) из миоцена Индии. Большой интерес представляют найденные в четвертичных отложениях Южной Африки австралопитекусы (*Australopithecus*). Но переход от самых высших человекообразных обезьян к человеку представляет собой громадный скачок в эволюции, вызванный в первую очередь как природными причинами, так и факторами общественными.

К настоящему времени все большее признание получает взгляд, что класс млекопитающих имеет полифилетическое происхождение, т.е. отдельные его ветви возникли от разных групп звероподобных рептилий. Наиболее правильно это для однопроходных, возникших, как уже было сказано, от группы, близкой к многобугорчатым. Наряду с этим не вызывает сомнения, что сумчатые и плацентарные вместе с вымершими панготериями являют собой естественную группу, объединенную общим происхождением.

Большинство специалистов признают следующую систематику современных млекопитающих.

Контрольные вопросы

1. Перечислите другие названия подкласса.
2. Назовите отличительные их признаки, распространенность по Земле, разнообразие специализаций.
3. Дайте характеристику отрядов.
4. У каких рептилий найдено сходство с млекопитающими, в каком периоде они существовали?
5. Каковы наиболее вероятные предки млекопитающих?
6. Что известно о многобугорчатых и о трехбугорчатых млекопитающих. Каково их положение в системе?
7. Что препятствовало господству млекопитающих в мезозойское время?
8. Что способствовало становлению их господства в кайнозойское время?
9. Каково происхождение сумчатых и их географическое распространение в прошлом
10. В чем были преимущества плацентарных?
11. Когда и где появились древнейшие плацентарные?
12. Каким современным отрядам млекопитающих дали начало древние насекомоядные?
13. Кто такие креодонты?
14. Каково происхождение копытных, китообразных, остальных отрядов плацентарных ?
15. В чем значение развития степеней в середине третичного времени для эволюции млекопитающих?
16. Среди каких животных жил древний человек?

Лекция 29. ЭКОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

План

1. Условия существования и общее распространение.
2. Экологические группы млекопитающих
3. Питание
4. Размножение
5. Годовой цикл жизни
6. Практическое значение млекопитающих

Условия существования и общее распространение. Прямым доказательством биологического прогресса млекопитающих является широта их географического и биотопического распространения. Млекопитающие встречаются на земном шаре практически повсеместно, за исключением Антарктиды. На побережье этой пустынной суши пока отмечены лишь тюлени. Ряд видов наземных зверей наблюдали на островах Северного Ледовитого океана. Даже на таком удаленном от материков и затерянном в Северном Ледовитом океане клочке суши, как остров Уединения в Карском море, неоднократно наблюдали песцов и северных оленей. Млекопитающие заселяют просторы всех океанов, достигая, как показали наблюдения дрейфующих полярных станций, пространств, примыкающих к Северному полюсу. Таковы ластоногие и китообразные (нарвалы).

Велики пределы и вертикального распространения зверей. Так, в Центральном Тянь-Шане на высоте 3-4 тыс. м многочисленны полевки, сурки, дикие козлы, бараны, обычны снежный барс. В Гималаях бараны распространены вверх до 6 тыс. м, а единичные заходы волков здесь наблюдали даже на высоте 7150 м.

Еще более показательно распространение млекопитающих в различных жизненных средах. Только в этом классе наряду с наземными животными имеются формы, активно летающие в воздухе, настоящие водные обитатели, вся жизнь которых проходит в ее толще. Несомненно, что для класса зверей в целом характерна более широкая и более совершенная, чем у других позвоночных, приспособляемость к разнообразным условиям жизни.

Если же рассматривать отдельные виды, то можно обнаружить много случаев, когда их распространение связано с узко ограниченными условиями существования. Только в условиях сравнительно высокой и ровной температуры могут успешно существовать многие человекообразные обезьяны, бегемоты, носороги, тапиры и ряд других.

Опыты акклиматизации у нас в стране южноамериканского полуводного грызуна нутрии показали, что этот зверь может жить только в областях, где ледяной покров на водоемах отсутствует. Лед затрудняет зверьку добычу подводных кормовых растений. Косвенное влияние температуры заметно и на распространении крота, который отсутствует в таежной полосе Восточной Сибири, где в связи с низкими температурами зимой и малой глубиной снегового покрова почва промерзает очень глубоко.

Наряду с этим существует много видов, которые могут жить в разнообразных температурных условиях. Так, заяц-беляк, не устраивающий нор и активный круглый год, в европейской части нашей страны переносит годовую амплитуду температуры, равную 65°C (от -30 до $+35^{\circ}\text{C}$), продолжительность же вегетационного периода (когда средняя суточная температура более $+5^{\circ}\text{C}$) равна здесь 150-200 дням. Этот же вид в Якутии живет в условиях, когда годовая амплитуда температур равна 103°C . Вегетационный период при этом очень короткий - 50-100 дней. В этих же температурных условиях переносят морозы достигают -30°C . Не менее разнообразные условия переносят волки, распространенные от побережья Ледовитого океана до Южной Азии.

Непосредственное влияние влажности на распространение млекопитающих, как и на распространение птиц, невелико. Однако немногие виды с голой или почти лишенной волос кожей страдают от сухости. Таковы бегемоты и буйволы, распространенные только во влажных тропических областях.

Значительнее косвенная роль влажности и осадков. Южной граница распространения крота в европейской части России совпадает с границей, южнее которой выпадает менее 40 см осадков в год. В этих условиях почвенная фауна обедняется настолько, что для крота не хватает пищи.

Как установил А.Н.Формозов, высота снегового покрова более 90 см ограничивает распространение лося. Максимальной критической высотой снегового покрова для косули, по данным этого же автора, является 50 см, а для кабана -30-40 см. Глубина снегового покрова способствовала неудаче искусственного распространения на восток зайца-русака. При более глубоком снеге передвижение и добыча пищи для указанных зверей становятся крайне трудными или даже невозможными, и они очень уязвимы при охоте на них хищников.

Многие млекопитающие весьма требовательны к почвенно-грунтовым и орографическим условиям. Так, некоторые виды тушканчиков, например гребнепалый тушканчик, живут только в сыпучих песках; близкие условия необходимы для тонкопалого суслика. Наоборот, большой тушканчик живет только на плотных почвах. Живущие в почве кроты и слепыши избегают участков с уплотненной почвой, в которой трудно прокладывать ходы. Бараны населяют лишь области с разнообразным рельефом, где имеются обширные пастбища и широкий горизонт. Еще более требовательны к условиям рельефа козлы, распространенные преимущественно в условиях скального ландшафта. Для кабанов благоприятны места с мягкой, влажной почвой, в которой они находят корм. Лошади, антилопы, верблюды избегают вязкого грунта, к передвижению по которому не приспособлены их конечности.

В общем распространение млекопитающих (как и животных любой другой группы) теснейшим образом связано с условиями среды. При этом важно подчеркнуть, что эта зависимость более сложна, чем у низших наземных позвоночных. Млекопитающие в меньшей степени зависят от непосредственного влияния климатических факторов. В большой мере их приспособления связаны с особенностями поведения, которое формируется под контролем высшей нервной деятельности.

Ни один класс позвоночных не дал такого разнообразия форм, как млекопитающие. Причина этого лежит в длительной прогрессивной эволюции класса, в течение которой отдельные его группы, расселяясь по земному шару, приспосабливались к крайне разнообразным условиям существования.

Первоначально млекопитающие были, по-видимому, наземными и, быть может, наземно-древесными животными. Приспособительная эволюция привела к возникновению следующих основных экологических типов зверей: 1) наземных, 2) подземных, 3) водных, экологических типов зверей: 1) наземных, 2) подземных, 3) водных, 4) летающих. Каждая из названных групп делится на более мелкие, отличные по степени и характеру связанности с той или иной средой.

1. Наземные звери - наиболее обширная группа млекопитающих, заселивших практически всю сушу. Разнообразие этой группы отражает многоплановость наземной среды, которая и отразилась в большом разнообразии видов зверей, ее населяющих. В пределах разбираемой группы можно выделить две основные ветви: звери лесные и звери открытых местообитаний.

Звери, населяющие лес и заросли крупных кустарников, обнаруживают различную степень и разные формы связи с условиями, создающимися в лесных и кустарниковых насаждениях. Лесные местообитания характеризуются закрытостью угодий, в связи с чем возникает у зверей возможность видеть лишь вблизи; наличием большого числа убежищ, яркостью местообитаний, разнообразием кормов.

Наиболее специализированная группа - древеснолазающие звери. Большую часть жизни они проводят на деревьях, добывая там пищу, а для размножения и отдыха устраивая гнезда; на деревьях они спасаются и от врагов. Представители этой группы есть среди разных отрядов: из грызунов - белки, летяги; из хищных - некоторые медведи

(южноазиатские), некоторые куницы, леопарды; из неполнозубых - ленивцы, некоторые муравьеды; кроме того, лемуры, многие обезьяны и др.

Приспособления для жизни на деревьях разнообразны. Белки, куницы, муравьеды лазают по коре деревьев и сучьям, используя острые когти. Лемуры и обезьяны имеют хватательные лапы с сильно развитыми пальцами, которыми они хватаются за ветки или неровности коры. У многих южноамериканских обезьян, древесных муравьедов, древесных дикобразов, из сумчатых - у опоссума развит цепкий хвост.

Многие звери способны перепрыгивать с ветки на сетку, иногда предварительно раскачавшись; таковы гиббоны и паукообразные обезьяны. Часто прыжок сопровождается планированием. Способность к планированию хорошо выражена у летяг и шерстокрылов, имеющих кожистые перепонки по бокам тела (рис. 209). У белок и куниц некоторая способность к планированию связана с длинным пушистым хвостом: это легко видеть при непосредственном наблюдении этих зверей.

Пища у многих зверей этой группы преимущественно растительная. Среди них есть виды, специализирующиеся на семенах хвойных, например обыкновенная белка. Некоторые обезьяны кормятся в основном плодами. Древесные медведи питаются более разнообразной пищей: мясистыми плодами, ягодами, вегетативными частями растений. Хищные звери этой группы используют также растительные корма (семена, ягоды), но прежде всего охотятся на птиц и зверьков.

Для выведения и выкармливания детенышей и отдыха эти звери на деревьях устраивают гнезда из ветвей или занимают дупла, например белки, летяги (рис. 211).

Среди лесных зверей многие виды ведут полу древесный, полу наземный образ жизни. Они лишь частично добывают пищу на деревьях, а гнезда устраивают в различной обстановке. Так, соболь большую часть пищи находит на земле (мышевидные грызуны - 20-50%, кедровые орехи и ягоды - 30-60%), но кроме того он ловит птиц (5-10%), белок (1-15%). Гнезда устраивает соболь в невысоких дуплах, в поваленных стволах деревьев, под корнями. Дальневосточный белогрудый медведь кормится на земле (ягоды, грызуны, насекомые) и на деревьях (ягоды, мед, пчелы). Этот медведь очень хорошо лазает по деревьям. Днем отдыхает обычно в примитивном гнезде из веток, сделанном в верхней части дерева. На зиму в спячку ложится обычно в дуплах деревьев (чаще тополей). Из грызунов к этой группе принадлежит бурундук. Большую часть времени он проводит на земле, где кормится ягодами, семенами, грибами. По деревьям лазает очень хорошо, по прыгать с ветки на ветку так же далеко, как белка, не может - его хвост короче и менее густо опушен. Гнездится чаще в норах под корнями или в дуплах упавших деревьев.

Все перечисленные виды являются строго лесными. Однако к деревьям как к месту добычи корма и устройства гнезда они прибегают далеко не всегда и много времени проводят на земле.

Несколько иную группировку составляют виды, которые обитают также только или преимущественно в лесу, но ведут наземный образ жизни. Таковы бурые медведи, россомахи, хорьки, лоси, настоящие олени, косули. Весь корм они добывают на земле. По деревьям не лазают (за редким исключением) и детенышей выводят в норах (колонок, россомаха) или на поверхности земли (олени, лоси, косули). Для этих видов значение деревьев сводится в основном к использованию укрытий; только отчасти деревья (точнее, их ветки и кора) служат им пищей.

Таким образом, приведенные примеры позволяют проследить различный характер связи между лесными животными и древесной растительностью.

2. Обитатели открытых пространств представляют не менее многочисленную и разнообразную группу. Характерные условия их существования следующие: слабо выраженная ярусность местообитаний, их "открытость", отсутствие или малое количество естественных убежищ - делает мирных животных издали заметными для хищников, а обилие растительной пищи, преимущественно в виде травянистых растений, способствует концентрации претендентов на нее. Представители этой экологической группы зверей есть

среди отрядов: сумчатых, насекомоядных, грызунов, хищных, копытных, но основу ее составляют травоядные зверигрызуны и копытные.

В этой жизненной обстановке выработались следующие основные типы зверей.

А. Копытные - чаще всего крупные травоядные виды, потребители грубых кормов в виде травы, подчас жесткой и сухой. Они много времени тратят на пастбу и широко перемещаются. Способность к длительному и быстрому перемещению у них связана также с поисками редкой в степях и пустынях воды и с необходимостью спастись от врагов бегством. Максимальная скорость бега у некоторых видов этой группы такова, км/ч: бизон - 40-45, жираф-45-50, дикий осел -50-55, зебра -65, газель Томсона - 80. Максимальная скорость бега у некоторых хищников, могущих преследовать описываемых копытных, км/ч: волк - 45-60, лев - 80, гепард - 104-112 км/ч. Никаких жилищ или временных убежищ эти животные не сооружают. Приспособительными особенностями кроме быстрого бега являются относительно большая острота зрения, крупные размеры тела, высоко поднятая на длинной шее голова. Многие виды подолгу могут обходиться без воды, довольствуясь влагой, получаемой с травой. Существенное значение имеет рождение хорошо развитых детенышей, которые уже в первый день своего появления могут следовать за матерью.

Кроме копытных (лошадей, антилоп, верблюдов, жирафов) к этой экологической группе, вероятно, можно отнести крупные виды наземных кенгуру. Как и копытные, они населяют открытые, степные и пустынные пространства, кормятся травой, много пасутся, хорошо видят и от врагов спасаются длинными прыжками. Гигантский кенгуру может развивать скорость около 40 км/ч.

Б. Тушканчики - мелкие зверки, обитатели пустынных пространств с редкой растительностью и бедным животным населением. Для добычи корма им приходится много и быстро передвигаться (до 20 км/ч). Способность к быстрому передвижению достигается не путем бега на четырех ногах, как у копытных, а путем в той или иной мере развитой способности к прыганью на очень длинных задних ногах (так называемое "рикошетирование"). Подобная черта свойственна совершенно различным в систематическом отношении млекопитающим открытых пространств. Кроме тушканчиков она характерна для песчанок, североамериканских кенгуровых крыс (*Heteromyidae*), африканских долгоногов (*Pedetidae*), африканских насекомоядных из семейства прыгунчиков (*Macroscelidae*) и для некоторых мелких австралийских сумчатых (*Antechinomys*).

В отличие от предыдущей группы рассматриваемые виды кормятся не только травой, но и сочными луковцами и клубнями растений, а некоторые - насекомыми. Они никогда не пьют и довольствуются водой, получаемой с пищей.

Существенной особенностью описываемой группы следует считать и наличие у ее видов постоянных или временных убежищ в виде нор. Роют они очень быстро, и многие виды ежедневно сооружают новую просто устроенную нору. В связи с наличием нор - надежных убежищ, в которых происходит деторождение, беременность у них короткая и детеныши рождаются беспомощными. В. Суслики - это малой и средней величины грызуны, населяющие степи, полупустыни и горные луга с густым травостоем (рис. 212). Кормятся травой и семенами. В связи с густым травяным покровом быстрое передвижение этих небольших животных затруднено. Но у них нет и потребности совершать длительные кормовые экскурсии, так как корм в их местообитаниях обилен практически везде. Живут в постоянных норах, где отдыхают, размножаются, а большинство видов в норах залегают на летнюю и зимнюю спячку. В связи с обилием корма далеко от норы не отходят. Часто сооружают дополнительные, так называемые кормовые, норы, служащие временными убежищами от опасности, появившейся во время кормежки. Бегают медленно. Имеют вальковатое тело на коротких ногах, хорошо приспособленное к передвижению в норах. В связи с наличием подземных гнезд детенышей рождают слепых, голых, беспомощных.

К описываемой группе кроме сусликов относятся сурки, хомяки и степные виды сеноставок.

Среди наземных млекопитающих есть ряд видов, которые не могут быть отнесены ни к одной из указанных групп. Это широко распространенные звери, обитающие в различной обстановке и не имеющие узкой специализации. Таковы многие хищники, например волк, лисица, барсук, отчасти кабан и др. Достаточно указать, что волк и лисица живут в тундре (последняя только в южных ее частях), в лесу, степи, пустыне, горах. Состав пищи, характер ее добывания, условия размножения в разной обстановке различны. Так, волки в лесном поясе щелятся на поверхности земли, используя логово, а в пустыне и тундре иногда роют норы.

II. Подземные млекопитающие - очень специализированная группа видов, проводящих всю жизнь или значительную ее часть в толще почвы. Представители этой группы встречаются в разных отрядах. Например, многочисленные виды кротов из отряда насекомоядных, слепыш, цокор, слепушонка из отряда грызунов, сумчатый крот и некоторые другие. Они распространены в различных частях света: в Евразии (кроты, цокоры, слепыши, слепушонки), в Северной Америке (кроты), в Африке (златокрот), в Афстралии (сумчатый крот).

Зверьки, живущие в почве, используют разные приемы прокладывания подземных ходов. Крот разрыхляет землю вывернутыми наружу передними лапами и, действуя ими, как ложками, отодвигает ее в стороны и назад (рис. 213). Передней частью тела через вертикальные отнорки он выбрасывает землю наружу (рис. 214). Передними лапами роет цокор. Слепыш и слепушонка имеют слабые лапы с маленькими когтями; они роют почву далеко выступающими из рта резцами (рис. 215), главным образом нижними, а выбрасывают землю наружу по-разному: или передней частью тела, как крот, цокор, слепыш, или задними ногами, как слепушонка (рис. 216). У этих грызунов резцы находятся как бы вне рта, так как позади резцов находится складка кожи, которая может полностью изолировать рот от резцов. Как показал Б.С. Виноградов, у слепышей нижняя челюсть может занимать различное положение: при питании положение челюстей нормальное и нижние резцы упираются в верхние. При рытье же нижняя челюстью отодвигается и обнаженные резцы могут быть использованы, как мотыга, для разрушения земли.

Чрезвычайно интересными оказались зверьки недавно подробно описанного вида голых землекопов (*Heterocephalus glaber*), имеющих небольшие размеры (масса тела 40 г) и распространенных в засушливых саваннах и полупустынях Кении, Сомали, Эфиопии. Они живут колониями в обширных и сильно разветвленных подземных тоннелях длиной 3-5 км, на поверхность никогда не выходят, тоннели роют коллективно, вгрызаясь резцами и передавая почву по цепочке друг другу для выброса ее наверх.

III. Водные звери. Как и в предыдущем случае, имеется длинный ряд переходов от наземных видов к полностью водным. Особенно наглядную картину дают представители отряда хищных, которые филогенетически наиболее близки к одной из групп водных млекопитающих - к ластоногим. Первоначально связь с водной средой заключается в том, что животные добывают корм не только на суше, но и около воды или в самой воде. Так, один из видов куньих - норка - обитает по берегам пресных водоемов. Она селится в норе, выход из которой открывается на сушу. Кормится она обитающими у воды грызунами, главным образом водяными крысами (15-30%), амфибиями (10-30%) и рыбой (30-70%). Норка хорошо плавает.

В большей мере с водой связана выдра. Этот хищник устраивает норы только по берегам водоемов и вход располагает под водой. Выдра обычно не отходит от берега далее 100-200 м. Пищу добывает главным образом в воде: рыбу (50-80%), амфибий (10-20%). Наземные грызуны имеют для нее малое значение. конечности выдры укорочены, пальцы связаны широкой перепонкой. Очень малы ушные раковины. Шерстный покров состоит из редкой ости и густой низкой подпуши. Морская выдра (канал) - настоящий морской зверь, обитающий в северной части тихого океана. Большую часть жизни проводит в оде, где добывает всю необходимую пищу (морских ежей, моллюсков, крабов, реже рыб). Отдыхает на воде, а на сушу выходит лишь для размножения, при сильном шторме, иногда и для

отдыха. Спят каналы на воде или на берегу. Плавают очень хорошо, в тихую погоду отплывают от берега на десятки километров. Никаких жилищ на берегу не сооружают. Их конечности короткие, типа ластов; все пальцы объединяются толстой перепонкой. Ушных раковин нет. Шерстный покров из редкой ости и густой подпуши.

Много полуводных видов среди грызунов: бобр, ондатра, нутрия. Все эти виды связаны с водой как с основным местом добычи корма, однако частично добывают корм на суше. В воде они часто спасаются от преследования врагов. Гнездятся в земляных норах или в хатках, которые сооружают на берегу или на плавающих остатках гниющей растительности (рис. 217). У всех этих зверей нет ушных раковин, лапы имеют перепонки. Шерстный покров - с редкой жесткой остью и густой подпушью. У выхухоли, ондатры и бобра сильно развиты сальные железы, смазывающие волосяной покров.

Ластоногие уже почти полностью водные звери. Они кормятся исключительно в воде, на воде обычно и отдыхают. Только щенка, спаривание и линька бывают у них вне воды - на берегу или на льдах. В их строении много своеобразных черт. Общая форма тела веретенообразная, конечности превращены в ласты. При этом задние ласты далеко отодвинуты назад, у большинства видов они не принимают участия в передвижении по твердому субстрату, а служат основным локомоторным орудием при плавании и нырянии. Шерстный покров в той или иной мере редуцирован, а функцию термоизоляции выполняет слой подкожного жира. Следует отметить, что у ушастых тюленей (например, у котика), в большей мере связанных с сушей, шерстный покров сохраняется еще довольно хорошо, а подкожный слой жира, наоборот, развит слабо. У этих тюленей сохраняется и рудиментарная ушная раковина.

Полностью водным зверями, никогда не выходящими на сушу. Являются китообразные и сирены. Шерстный покров у них исчезает полностью, задние конечности отсутствуют. Локомоторным органом служит мощный хвостовой плавник.

В заключение подчеркнем, что вода является для млекопитающих средой, освоенной вторично. Будучи изначально наземными животными, они смогли к ней приспособиться. Несомненно, что начальной причиной перехода к полуводному, а затем и целиком к водному существованию были поиски в воде пищи и укрытия от врагов. По этому пути шли различные систематические группы зверей. Таблица 18 дает представление о некоторых возможностях использования этой среды.

Таблица 18

Глубина погружения и длительность пребывания под водой некоторых водных зверей
(по D. Davis, F. Lalley, 1963)

Виды	Длительность пребывания под водой, мин	Максимальная глубина погружения, м
Ондатра	12	-
Бобр	15	-
Морской слон	7	-
Обыкновенный тюлень	15	-
Серый тюлень	15	128-146
Гренландский тюлень	-	183
Морской лев	-	110-146
Синий кит	50	-
Финвал	20-30	76-348
Кашалот	60-75	909
Бутылконос	120	-

IV. Летающие звери, несомненно, возникли из наземных лесных зверей путем развития способности к прыжкам, затем к планированию и в конечном итоге к полету. Этот ряд можно видеть и при обзоре современных видов. Белка при прыжке широко расставляет лапы, увеличивая плоскость тела, поддерживаемую воздухом. Летательных перепонок у нее еще нет. У австралийской сумчатой летяги (*Petauridae*) есть небольшие летательные перепонки, которые на передних лапах доходят до кисти. У обыкновенной летяги и южноазиатского шерстокрыла (*Galeorhynchus*) перепонка тянется вдоль обоих боков тела между передними и задними лапами. Эти звери могут “перелетать” на десятки метров (см. рис. 209).

Настоящими летающими зверями стали среди зверей только рукокрылые. У них возник даже ряд признаков, близких к таковым у птиц: есть облегченный тонкий скелет, грудина имеет киль, летательные грудные мышцы, грудная клетка становится более прочной, что обусловлено срастанием некоторых ее элементов. Сливаются кости черепа. В связи с ночным образом жизни большее развитие получают органы слуха и осязания.

Приведенный выше очерк экологических групп млекопитающих не является исчерпывающим. Его задача - показать разнообразие приспособлений животных этого класса к самым различным условиям жизни.

Питание. Важнейшими предпосылками видового разнообразия млекопитающих и широкого их распространения следует считать чрезвычайно разнообразный набор кормов и широту арены кормодобывания. По роду пищи млекопитающих можно подразделить на две условные группы: плотоядные и растительноядные. Условность этого деления определяется тем, что только немногие виды питаются исключительно животными или исключительно растениями. Большинство кормятся как растительной, так и животной пищей, причем удельно значение этих кормов может существенно меняться в зависимости от условий места, времени года существенно меняться зависимости от условий места, времени года в других причин.

Исходным типом питания для зверей, видимо, была насекомоядность. Ранее млекопитающие кормились, судя по характеру зубов, преимущественно наземными, отчасти древесными насекомыми, моллюсками, червями, а также мелкими амфибиями и рептилиями. Подобный характер питания сохранили наиболее примитивные современные группы, а именно многие виды отряда насекомоядных: землеройки, тенреки, отчасти ежи и некоторые виды сумчатых. Они собирают свой корм главным образом с поверхности земли, в неглубоких норах.

Наряду с насекомоядами возникли и более специализированные по питанию ветви. Таково большинство летучих мышей, добывающих насекомых в воздухе, муравьеды, ящеры, трубказубы, а из однопроходных - ехидна, кормящиеся термитами, муравьями и их личинками, которых они добывают, используя специальные приспособления: вытянутая морда, длинный клейкий язык, сильные когти, служащие для разрушения гнезд насекомых, и т.д. несомненно, специализированными насекомоядными являются кроты, добывающие пищу в толще почвы.

Хищные (по типу питания) звери относятся преимущественно к отрядам хищных, ластоногих и китообразных. Они близки филогенетически к насекомоядным и представляют собой ветви одного общего корня, перешедшие на питание более крупной добычей, частью - теплокровными позвоночными. Только немногие виды этой группы целиком плотоядны: таковы, кошки, белые медведи. Большинство же используют и растительные корма.

Особенно велико значение растительных кормов в питании бурого и белого медведей. Очень часто они длительное время кормятся только ягодами, орехами, плодами диких деревьев и животную пищу добывают как исключение. Так бывает, например, у кавказских, среднерусских медведей.

Многие плотоядные питаются и падалью. Особенно часто едят ее шакалы. Почти исключительно падалью питаются гиены. Избегают питаться падалью кошки.

Растительоядных зверей очень много. К ним относятся большинство обезьян, полуобезьян, из неполнозубых - ленивцы, большинство грызунов, копытные, сумчатые, некоторые летучие мыши (крыланы), а из морских зверей - сирены. По характеру пищи они могут быть разделены на травоядных, кормящихся листьями и ветками, зерноядных и плодоядных. Деление это в известной мере условно, так как многие виды могут менять свои пищевые привязанности.

Типичные травоядные звери - лошади, быки, козлы, бараны, некоторые олени и многие грызуны. У копытных приспособление к питанию травой выражается в сильном развитии мясистых губ и языка и большой их подвижности, в форме зубов и в усложнении кишечного тракта. В связи с питанием парнокопытных мягкой травой верхние резцы у них редуцированы. У лошадей, пасущихся в степях и пустынях с более жесткой растительностью, верхние копытные, а резцы сохраняются. Грызуны захватывают траву не губами, как копытные, а резцами, которые у них особо сильно развиты. Таковы нутрии, ондатры, полевки. Для травоядных характерно увеличение длины кишечника, усложнение желудка, сильное развитие слепой кишки.

Ветвями, корой, листьями кормятся олени, жирафы, слоны, зайцы, бобры, ленивцы. Большинство этих видов едят и траву. Веточный корм и кору чаще потребляют зимой, траву - летом.

Многие из растительоядных зверей питаются преимущественно семенами. Таковы белка, пищевое благополучие которой зависит от наличия семян хвойных, бурундуки, которые кроме семян хвойных едят много семян злаков и бобовых, мыши. Семеноеды сравнительно ограничены в добыче пищи, и успех их жизнедеятельности зависит от урожая семян немногих видов растений. Неурожаи таких кормов влекут за собой массовые миграции зверей или их гибель. К примеру, белка в годы неурожая хвойных вынуждена питаться их почками, богатыми смолой. Зубы и рот таких зверьков зачастую бывают сплошь залеплены смолой.

Специализированных плодоедов сравнительно немного. К ним принадлежат некоторые обезьяны, полуобезьяны, крыланы, из грызунов - соня-полчок. Нектаром цветков питаются тропические летучие мыши.

Многие виды зверей способны использовать очень широкий спектр кормов и успешно приспосабливаются к географическим, сезонным и годовым особенностями кормовых условий. Так, северный олень летом кормится главным образом зеленой растительностью, а зимой - почти исключительно лишайниками. Заяц-беляк питается ветками и корой только зимой, летом он ест траву.

Характер питания изменчив географически. Так, бурые медведи Южного Кавказа растительоядны, а на побережье Дальнего Востока они кормятся почти исключительно рыбой и тюленями.

Примеров подобного характера можно приспособлений млекопитающих. Одновременно они показывают, сколь необходимо иметь точные данные о питании животных. Такие материалы позволят судить о значении того или иного вида в конкретном биоценозе.

Количество поедаемого корма зависит от его калорийности и большей или меньшей легкости переваривания. В связи с этим растительоядные звери потребляют несколько больше (по массе) пищи, чем плотоядные.

Еще более наглядно выглядит зависимость между количеством потребляемой пищи и размерами тела: чем мельче тело зверька, тем относительно больше пищи он съедает в сутки.

Для крупных видов та же картина: суточная пищевая норма быка массой 181 600 г равна 0,30, а африканского слона массой 3672000 г - 0,10. Все эти примеры отражают зависимость интенсивности метаболизма от размеров тела.

Размножение. Систематизируя основные размножения млекопитающих, следует выделить три основных варианта.

1. Откладывание оплодотворенного внутри тела матери “яйца” с последующим завершением его развития в гнезде (утконос) или в кожистой сумке родителя (ехидны). Яйца в этом случае относительно богаты желтком и в связи с этим сравнительно крупные (10-20 мм), с развитой жидкой белковой оболочкой. Число одновременно созревающих яиц у ехидн 1, у утконоса - 1-3.

Следует оговориться, что термин “яйцо” в двух приведенных случаях не отражает полностью существа явления. Это обусловлено тем, что у ехидны и утконоса оплодотворенные яйца задерживаются в половых путях на значительное время и проходят там большую часть своего развития.

2. Рождение недоразвитых живых детенышей, которые развиваются в матке, но без образования настоящей плаценты. Слаборазвитый новорожденный плотно прикрепляется к соску, который чаще всего находится в кожистой выводковой сумке, появляющейся у самки на брюхе ко времени размножения. В сумке происходит донашивание детеныша, который самостоятельно не сосет, а проглатывает молоко, впрыскиваемое ему в рот самкой. Описанный тип размножения свойствен сумчатым (рис. 218, 219).

У сумчатых яйца мелкие (0,2-0,4 мм), бедные желтком; жидкая белковая оболочка развита слабо. У большинства видов одновременно развиваются единицы яиц и лишь у опоссумов - иногда более 10.

3. Рождение развитых детенышей, которые, во всяком случае, могут самостоятельно сосать молоко. Полное утробное развитие обусловлено появлением у этих видов плаценты, откуда и название описываемой группы - плацентарные млекопитающие.

Яйца плацентарных очень мелкие (0,05-0,2 мм), практически лишенные желтка. Белковой оболочки нет. У большинства видов единовременно вызревают несколько овоцитов.

Степень развитости новорожденных у плацентарных различна. Один рождаются слепыми и голыми, другие - зрячие, слышащие, покрыты шерстью и способны в первый же день следовать за матерью.

Особенности размножения у разных групп млекопитающих имеют ясно выраженный приспособительный характер и связаны с условиями жизни. Рассмотрим разные показатели размножения у плацентарных зверей. Прежде всего это обусловлено обстановкой, в которой происходит деторождение. Многие виды грызунов рожают детенышей в специально устроенных гнездах, в норах, на деревьях или в траве. Детеныши у них более или менее полно заков. Эти виды имеют короткую беременность, и новорожденные у них беспомощные, голые, слепые. Так, у серого хомячка беременность равна 11-13 суткам, у домового мыши - 18 - 24, у серой полевки - 16 - 23 суткам. У крупной ондатры беременность длится всего 25-26 суток, у сурков - 30-40 суток, у белок - 35-40 суток. Сравнительно короткая беременность и у рождающихся в норах видов собачьих: у песца она равна 52-53 суткам, у леопарда - 4 месяцам, у барса - 3 месяцам. Еще продолжительнее период эмбрионального развития у зверей, которые рожают детенышей на поверхности земли и у которых новорожденные в силу условий существования вынуждены уже в первые дни после появления на свет следовать за матерью. Таковы копытные. Беременность у оленей длится 8-9 месяцев, и даже у мелких антилоп, козлов и баранов она продолжается 5-6 месяцев. Показательно, что наиболее хорошо развитыми (из числа сухопутных зверей) рождаются детеныши у лошадей (лошади, ослы, зебры), т.е. у видов, обитающих в открытых степно-пустынных пространствах. Детеныши у них уже через несколько часов могут следовать за матерью. Беременность этих животных длится 10-11 месяцев.

Длительность беременности связана и с размерами зверей, но все же приведенные цифры, а главное - степень развитости новорожденных с очевидностью подтверждают положение, что продолжительность эмбрионального развития имеет приспособительное значение. Это можно демонстрировать и сопоставлением близких видов, живущих в разных условиях. Зайцы-белки гнезд не устраивают и котятся на поверхности земли. Беременность у них длится 49-51 сутки, детеныши рождаются зрячими, покрытыми шерсткой и способными

активно передвигаться уже в первые дни жизни. Кролики живут в норах, в них и рожают детенышей. Беременность кроликов равна 30 суткам, новорожденные у них беспомощные - слепые и голые (рис. 220).

Очень показательны примеры водных млекопитающих. Тюлени рожают на суше или на льдах, и их детеныши (у большинства видов) лежат без всякого прикрытия. Их эмбриональное развитие длится 11-12 месяцев. Щенки рождаются хорошо сформированными, зрячими, в густой шерсти. Размеры их равны 25-30% размеров матери. Весьма длительная беременность и крупные размеры детенышей, позволяющие им вести самостоятельный образ жизни, свойственны китам, у которых акт деторождения проходит в воде.

Весьма различна у разных видов млекопитающих быстрота размножения. Это связано с длительностью времени достижения половой зрелости, величиной выводка. Крупные звери достигают половозрелости сравнительно поздно. Так, у слонов это бывает в возрасте 10-15 лет, у носорогов в 12-20 лет, у разных видов оленей в 2-4 года; самцы котика становятся половозрелыми на третьем-четвертом году, самки - на втором-третьем году; на третьем-четвертом году становятся способными к размножению медведи, многие тюлени, тигры. Более быстро получают способность к размножению виды собак и куниц - на втором-третьем году жизни.

Особенно скороспелы грызуны и зайцеобразные. Даже крупные виды, например зайцы, размножаются на следующее лето жизни, т.е. в возрасте несколько менее года. Ондатра приступает к размножению в возрасте 5 месяцев. Еще быстрее созревают мелкие мышевидные грызуны: домовая мышь - в возрасте 2,5 месяцев, полевая и лесная мыши - 3 месяцев, а полевки - в возрасте 2 месяцев.

Различны частота деторождения и численность выводка. Слоны, усатые киты, моржи, тигры размножаются раз в 2-3 года и приносят обычно по одному детенышу. Ежегодно рожают дельфины, полорогие олени, которые приносят тоже по одному детенышу. Собаки, куницы и крупные виды кошек, хотя и размножаются в году, но плодовитость их заметно большая, так как они рожают по нескольку детенышей. Так, в помете у рыси бывает 2-3 детеныша, у собелей, куниц, хорьков - 2-3, у волков - 3-8 (до 10), у лисиц - 3-6 (до 10), у песцов 4-12 (до 18).

Очень плодовиты грызуны и зайцеобразные. Зайцы приносят в году 2-3 помета по 3-8 (до 10) детенышей; белки - 2-3 помета по 2-10 детенышей, полевки - по 3-4 выводка в году по 2-10 детенышей. Если учесть что половозрелыми полевки становятся в возрасте двух месяцев, то станет понятна громадная быстрота их размножения. Быстрота размножения связана с продолжительностью жизни и скоростью отмирания особей. Как общее правило, долгожители размножаются медленнее. Так, слоны живут 70-80 лет, медведи, крупные кошки - 30 - 40 лет, виды собачьих - 10 - 15 лет, мышевидные грызуны - 1 - 2 года.

Скорость размножения существенно меняется по годам, отражая многолетнюю изменчивость условий жизни. Особенно это заметно у видов с высокой плодовитостью. Так, в годы с благозаметными кормовыми и метеорологическими условиями белки приносят 3 помета по 6-8 (до 10) детенышей, а в тяжелые годы, когда самки истощены, число выводков сокращается до 1-2, а число детенышей в выводке - до 2-3 (максимум 5). Меняется и процент яловых самок. В итоге быстрота размножения резко сокращается. Подобная картина характерна и для других зверей, например зайцев, ондатр, мышевидных грызунов.

Плодовитость меняется с возрастом. Так, процент беременных у котика Аляски оказался таким: в возрасте 3-4 лет - 11%, 5 лет - 52%, 7 лет - 78%, 9 лет - 69%, 10 лет - 48%.

Для многих видов свойственна географическая изменчивость плодовитости. Приведем один пример применительно к длиннохвостому суслику (*Citellus undulatus*). Это выглядит так (табл. 19).

Таблица 19

Географическая изменчивость плодовитости длиннохвостого суслика (по Лабутину, Соломонову, 1968)

Районы	% размножающихся самок	Средняя величина выводка (в особиях)	Приплод на 100 плодущих самок (в особиях)
Центральный Хангай	76	4,0	305
Юго-Восточная Монголия	80	5,9	470
Прибайкалье	79	6,9	543
Центральная Якутия	90	8,2	739

Большинство сведений подобного рода демонстрирует возрастание видовой плодовитости в направлении с юга на север. Примечательно, что подобная зависимость обнаруживается у некоторых видов при сличении плодовитости популяций, обитающих на разных высотах в горных странах. Например, американская оленья мышь (*Peromyscus maniculatus*) в Колорадо и Калифорнии на высоте 3,5-5 тыс. футов имеет среднюю величину выводка 4,6, на высоте 5,5-6,5 тыс. футов - 4,4, на высоте 8-11 тыс. футов - 5,4, на высоте 10,5 тыс. футов - 5,6.

Полагают, что увеличение плодовитости к северу, а в горных странах - вверх связано с повышенной смертностью, которая в какой-то мере компенсируется увеличением рождаемости.

Среди млекопитающих есть виды как моногамные, так правило, только на один сезон размножения. Так бывает у песцов, часто у лисиц и бобров. Более редки случаи образования пар на несколько лет (волоки, обезьяны). У моногамных видов в воспитании молодых, как правило, принимают участие оба родителя. Однако у некоторых настоящих тюленей пары образуются только на период сокоупления, после чего самец оставляет самку.

Большинство зверей полигамы. Таковы ушастые тюлени, например котики, самцы которых в период спаривания собирают вокруг себя гаремы из 15-80 самок. Примером полигамных зверей могут служить олени, ослы, лошади, образующие косяки, состоящие из одного самца и нескольких самок. Полигамны многие грызуны и насекомоядные. Однако эти звери гаремов или косяков не образуют. Это понятно, так как они спариваются несколько раз в году, и периоды между деторождениями у них обычно короткие.

Период спаривания у разных видов приходится на весьма различные сроки. Так, у волков и лисиц оно наблюдается в конце зимы, у норок, хорьков, зайцев - в начале весны, у соболей, куниц, росомех - в середине лета, у многих копытных - осенью. В процессе эволюции период деторождения и воспитания молодых оказался приуроченным к наиболее благоприятному для этого сезону - обычно это конец весны и первая половина лета. Любопытно, что это свойственно весьма разнообразным видам, в том числе и таким, у которых период спаривания приходится на совершенно разные сезоны года (весна, лето, осень). В этой связи в очень больших пределах варьирует продолжительность беременности (вне той зависимости, о которой говорилось ранее). Так, у горностая беременность длится 300-320 суток, у соболя - 230-280 суток, у норки - 40-70 суток, а у волка - 60 суток. Длительная беременность у таких мелких зверей, как горностай и соболь, связана с тем, что оплодотворенное яйцо после очень кратковременного развития впадает в состояние покоя, длящегося большую часть зимы (так называемая латентная фаза беременности). Только в конце зимы развитие яйца начинается вновь. Таким образом, действительный период развития у этих зверей оказывается коротким. Эти факты вновь напоминают о рождении детенышей в наиболее благоприятный сезон.

Годовой цикл жизни зверей складывается из ряда последовательных фаз, реальность которых обуславливается закономерными сезонными изменениями природной обстановки и тем, что в разные периоды жизни животные испытывают разные потребности. В любую фазу годового цикла доминирующее значение имеют конкретные явления в жизни вида.

1. Подготовка к размножению, связанная с созревaniem половых продуктов, характеризуется в первую очередь поисками особей противоположного пола. Гаремов. Моногамные виды образуют пары. При формировании пар или гаремов доминирующее значение имеет химическая (запаховая) сигнализация. Посредством ее синхронизируется половой цикл, опознается вид, пол, возраст, готовность к совокуплению, иерархическое положение встреченной особи в популяции.

Выбор места, особенно благоприятного для вывода молодых. В связи с этим некоторые виды предпринимают дальние (в сотни и даже тысячи километров) миграции. Так бывает у некоторых летучих мышей, китов, у большинства ластоногих, тундровых северных оленей, песцов и ряда других видов.

2. Период деторождения и воспитания молодняка характеризуется тем, что в это время даже широко мигрирующие виды становятся оседлыми. Многие хищники (бурые медведи, соболя, куницы, лисицы, песцы, волки) и грызуны (белки, летяги, многие полевки, мыши и др.) занимают гнездовые участки, границы которых метят запахами или визуальными метками. Участки эти по мере возможности охраняются от вторжения других особей своего вида или конкурентных видов.

В больших пределах варьирует длительность лактационного периода. Зайцы уже через - 2-8 дней начинают есть траву, хотя одновременно сосут и материнское молоко. У ондатры период молочного кормления длится примерно 4 недели, у волка - 4-6 недель, у песца - 6-8 недель, у бурого медведя - около 5 месяцев, у горного барана - 5-7 месяцев. Эти различия определяются рядом обстоятельств: характером пищи, на которую переходят молодые, ее доступностью, общим типом поведения молодых и их родителей, химизмом (питательностью) молока (табл. 20).

Таблица 20

Состав молока млекопитающих

Виды животных	Состав молока, %				
	вода	белки	жиры	сахар	минеральные вещества
Муравьед	63	11	20	0,3	0,8
Заяц	71	12	13	2	2
Лисица	82	7	5	5	1
Гренландский тюлень	44	12	43	0	1
Синий кит	47	13	38	?	1
Северный олень	65	11	20	3	1
Верблюд	88	3	3	5	1
Домашняя корова	88	3	3	5	1
Слон индийский	71	4	18	6	1

Продолжительность существования семьи у большинства видов менее года. У сусликов молодые расселяются в возрасте 1 месяца, примерно такое же непродолжительное время существуют выводки у зайцев и белок; лисьи выводки распадаются при возрасте молодых в 3-4 месяца, выводки песца - несколько ранее, что связано с малой обеспеченностью гнездового участка кормом. Значительно дольше существуют выводки волков - 9-11 месяцев. Медведица часто залегает в берлогу вместе с молодыми. Семьями зимуют сурки и еноты. Тигрица ходит с молодыми до следующей течки, которая бывает у нее один раз в 2-3 года. Более года ходят за матерью олени.

3. Период подготовки к зиме характеризуется линькой зверей и интенсивным питанием. Многие животные сильно жиреют. Звери, не привязанные к постоянному жилищу, широко перемещаются, выбирая места, наиболее богатые кормом. У нас, в средней полосе, медведи посещают ягодники и посевы овса. На хлебные поля выходят кабаны. Повышение упитанности является важным приспособлением для перенесения зимних условий. Так, малый суслик весной имеет массу

140-160 г, а в середине лета - 350-400 г. Масса енотовидной собаки летом 4-6 кг, зимой -6-10 кг. Соняполчок жиреет к концу лета настолько, что количество жира равно 20% общей массы.

Подготовка к зиме часто связана с миграциями. Осенью по мере ухудшения условий жизни основная масса песцов кочует к югу, в лесотундру и в северную часть лесной зоны. Еще более заметны миграции у северных оленей: осенью они идут на юг, а весной - в обратном направлении. Многие горные звери летом поднимаются вверх на высокогорные луга, где много корма и мало кровососущих насекомых. Зимой они спускаются в нижние пояса гор, где меньше глубина снежного покрова и где корм более доступен. Таковы, например, сезонные миграции кабанов, оленей, лосей, диких баранов и косуль. С выпадением снега спускаются в малоснежные предгорья лесные кошки, лисицы и волки. Отмечены вертикальные миграции рысей, тигров, ирбисов.

Сезонные миграции есть и пустынных копытных. Например, джейраны осенью идут из пустынь в предгорья, где лучше сохраняется корм. Весной они возвращаются во внутренние области пустынь. Сайгак в Казахстане летом держится в северных глинистых полупустынях; к зиме он откочевывает к югу, в область менее снежных полынно-типчаковых и полынно-солянковых полупустынь.

Некоторые летучие мыши из полосы тайги, смешанных лесов и даже лесостепей и в Евразии, и в Северной Америке улетают на зиму в более теплые области.

Хотя можно привести и еще ряд примеров миграции как приспособления к сезонной смене условий жизни, все же у млекопитающих в целом они развиты значительно слабее, чем у рыб и птиц. В наибольшей мере они свойственны морским млекопитающим, летучим мышам и копытным. Широкое распространение среди млекопитающих имеет спячка, хотя она и свойственна видам только некоторых отрядов: однопроходных, сумчатых, насекомоядных, рукокрылых, неполнозубых, хищных, грызунов.

По степени глубины зимней спячки можно выделить три ее типа.

1. Зимний сон, или факультативная спячка, свойственна медведям, енотам, енотовидной собаке, барсукам. Она характеризуется незначительным снижением уровня обмена веществ, температуры тела и дыхательных явлений и легко может быть прервана. Интересный факт наблюдали зоологи США у американского черного медведя, заснувшего в зоопарке в куче сена. Частота дыхания у него сократилась до 2-3 в минуту (против 8-14 в период бодрствования); при температуре воздуха -8°С температура в сене была -7...-8°С, под медведем +4...+10°С, на поверхности волосяного покрова 0°С, на поверхности кожи +4°С, в прямой кишке +22°С, в ротовой полости +35°С (против 38°С в период бодрствования). Как видно, сдвиги в физиологическом состоянии спящего медведя оказались очень малыми. Укажем к этому, что медведи рожают детенышей в берлоге во время зимнего сна. У белого медведя в берлоги залегают только беременные самки и неполовозрелые звери.

Условия, в которых проводят зимний сон разные виды, различны. Бурые медведи спят в неглубоких земляных пещерах, под свалившимся деревом, под кустом. Черные медведи и еноты залегают обычно в дуплах стоящих на корню деревьев, енотовидные собаки - в неглубоких норах или в куче сена. Более сложна нора у барсуков. Сроки спячки и ее продолжительность у упомянутых видов зависят от географии их протекания. Так, бурый медведь на севере Сибири лежит в берлоге с октября по начало мая, на Европейском Севере - с ноября по апрель, на южных склонах Кавказского хребта - с декабря по конец февраля, а в Закавказье медведи в некоторые годы вовсе не ложатся в спячку. Барсуки на севере спят с октября по май, а в Южном Закавказье они обычно в спячку не залегают.

Длительность зимнего сна меняется по годам. Известны многочисленные случаи, когда енотовидные собаки, еноты при длительных оттепелях выходят из нор и дупел и ведут активный образ жизни.

2. Настоящая спячка, периодически прерываемая, характеризуется состоянием довольно глубокого оцепенения, понижением температуры тела, заметным уменьшением частоты дыхания, но с сохранением способности пробуждаться и короткое время

бодрствовать среди зимы, преимущественно при сильных оттепелях. Такая спячка свойственна хомякам, бурундукам, многим летучим мышам.

3. Настоящая непрерывная сезонная спячка характеризуется еще более сильным оцепенением, более резким падением температуры и уменьшением частоты дыхания. Такая спячка бывает у ежей, некоторых видов летучих мышей, сурков, сусликов, тушканчиков, сонь. Представление о сдвигах в состоянии, наступающих у зверей, впадающих в спячку, дает таблица 21.

У млекопитающих в состоянии спячки снижается не только частота дыхания, но и его регулярность: вслед за 5-8 дыханиями обычно наступает пауза в 4-8 мин, когда животное вовсе не производит дыхательных движений.

Таблица 21

Некоторые физиологические характеристики зверей в состоянии спячки
(по Слониму, 1961 и др.)

Виды животных	Масса тела, г		Частота дыханий в 1 мин		Число сердцебиений в 1 мин		Теплопродукция, кДж/(кг.ч)		Температура тела, °С	
	летом	зимой	при бодрствовании	при спячке	при бодрствовании	при спячке	при бодрствовании	при спячке	при бодрствовании	при спячке
Еж	684	600	40-50	6-8	-	-	14,5	0,33	34	2
Сурок	1868	2146	20-25	3-5	100	10	9,8	0,46	36-38	5-8
Суслик	227	275	100-360	1-15	100-350	5-19	17,7	0,46	35-39	1-13
Соняполчок	127	130	-	-	-	-	20,8	0,29	37-38	3-4
Хомяк	-	-	32	8	150-200	12-15	-	-	38-39	4-5

Таблица 22

Потери массы за время спячки (по Калабухову, 1959)

Виды животных	Длительность спячки, дни	Потеря массы, %
Сурок	163	35
Суслик	156	37-49
Еж	127	31
Летучая мышь	102	34

Хотя во время спячки обмен веществ у животных резко падает, организм спящих зверей функционирует за счет расходования энергетических запасов, существенно теряя при этом в массе тела (табл. 21).

В первую очередь расходуется запасенный жир, но одновременно теряют в массе и ткани других органов. У сурка этот расход тканей других органов выглядит так (цитировано по Калабухову, 1956): жировая ткань - 99%, печень - 59%, диафрагма - 46%, легкие - 45%, мышцы - 30%, сердце - 27%, скелет - 12%.

Не во всех случаях расход бывает таким большим. Неоднократно наблюдали сурков, пробудившихся от спячки с вполне заметными еще отложениями жира.

Настоящая спячка бывает не только зимой, но и летом. Особенно это характерно для сусликов. К примеру, такой относительно северный вид сусликов, как крапчатый (*itellus suslicus*), впадает в спячку уже в августе. Малый суслик (*S.pugmaeus*) в полупустынных областях впадает в нее уже в июле. Наиболее рано наступает спячка у желтого суслика (*S. fulvus*) в Средней Азии: в июне-июле. Летняя спячка обычно без перерыва переходит в зимнюю. Общей причиной летней спячки у сусликов служит высыхание растительности, приводящее к невозможности получить с кормом необходимое для нормального функционирования организма количество воды.

Следует учитывать, что в основе настоящей непрерывной спячки лежит не только влияние закономерно меняющихся внешних условий, но и эндогенный ритм физиологического и биохимического состояния организма зверька. Длительность цикла такой ритмичности равна примерно году. Эта эндогенная ритмичность наследственна, и только на ее фоне внешние условия могут вызвать спячку.

Широко распространенным приспособлением для переживания неблагоприятных в кормовом отношении периодов года является запасание корма. Особенно это характерно для грызунов. Большие запасы кормов делают лесные мыши (*Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis*). Они собирают зерна злаков, сорняков, орехи, желуди, семена клена, реже насекомых. Запасы складывают в специальные камеры нор, в дупла стволов лежащих деревьев, под корни. Величина запасов достигает 3-4 кг.

Среди полевок особую известность получила полевка-экономка (*Microtus oeconomus*), распространенная в таежной полосе. В кладовые своих нор она собирает зерна злаков, других трав и деревьев, лишайники, сухую траву, корешки. Величина запасов у этого вида может достигать 10 кг и более. У других полевок способность делать запасы развита слабее.

Запасы делают и роющие грызуны. Так, у цокора находили в норах до 10 кг корнеплодов, луковиц, корней. У слепыша однажды в 5 камерах одной норы было найдено 4911 кусочков корней дуба массой 8,1 кг, 280 желудей массой 1,7 кг, 179 картофелин массой 3,6 кг, 51 клубень степного горошка массой 0,6 кг - всего 14 кг. Некоторые виды грызунов запасают вегетативные части растений. Большая песчанка (*Rhombomys opimus*), живущая в пустынях Средней Азии, в начале лета срезает траву и затаскивает ее в норы или оставляет на поверхности в виде стожков. Корм этот песчанки используют во второй половине лета, осенью и зимой. Величина запасов песчанок в одной норе измеряется многими килограммами. Высушенную траву запасают на зиму виды пищух, или сеностовок. В степных районах они стаскивают сено в стожки высотой 35-45 см и диаметром у основания 40-50 см. В лесных областях и в горах пищухи стожков не делают, а прячут запасенное сено в трещины между камнями или под плиты камней. Иногда кроме травы они запасают мелкие ветки березы, осины, малины, черники и др.

Речные бобры на зиму делают запасы пищи в виде обрубков деревьев, веток и корневищ водных растений, которые складывают в воду возле жилища. Склады эти часто достигают больших размеров; находили запасы лозы объемом до 20 м³.

Запасы кормов делают и некоторые виды, впадающие зимой в спячку. Таковы хомяки, бурундуки (рис. 223), восточносибирские длинохвостые суслики. Другие суслики запасов не делают. Бурундуки запасают кедровые орехи и семена злаков и бобовых. Запасы в количестве 3-8 кг складывают в норе. Используются они главным образом весной после пробуждения зверьков, когда еще мало новых кормов. В норы складывают запасы и хомяки. Белки сушат на деревьях грибы.

Среди хищных зверей лишь немногие делают большие запасы кормов. Таковы, например, норка и темный хорь, собирающие лягушек, ужей, мелких зверьков и т.п. Иногда небольшие запасы пищи делают медведи, куницы, росомахи, лисицы.

Контрольные вопросы

1. Охарактеризуйте условия существования и общее распространение млекопитающих.
2. Охарактеризуйте экологическую группу наземные млекопитающие и приведите характерных представителей.
3. Охарактеризуйте экологическую группу подземные млекопитающие и приведите характерных представителей.
4. Охарактеризуйте экологическую группу водные млекопитающие и приведите характерных представителей.
5. Охарактеризуйте экологическую группу наземные млекопитающие и приведите характерных представителей.

6. Охарактеризуйте экологическую группу летающие млекопитающие и приведите характерных представителей.
7. На какие группы подразделяются млекопитающие по роду питания? Охарактеризуйте их.
8. Какие варианты размножения млекопитающих можно выделить?
9. Представителям каких отрядов свойственна с пячка?
10. Назовите промысловые виды млекопитающих?
11. Какие виды млекопитающих включены в Красную книгу Узбекистана? Сколько их?

ПРАКТИЧЕСКИЕ ЗАНЯТИЯ

Тема 1. СТРОЕНИЕ ОБОЛОЧНИКОВ

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ОБЪЕКТА

Тип Хордовые, *Chordata*
 Подтип Оболочники, *Tunicata*
 Класс Асцидии, *Ascidiae*
 Представитель – Асцидия, *Ascidiae* sp.

МАТЕРИАЛ И ОБОРУДОВАНИЕ

Т а б л и ц ы: Строение асцидии, схема строения личинки асцидии, последовательные стадии метаморфоза личинки асцидии, строение сальпы и боченочника, строение аппендикулярии.

На одного-двух студентов необходимы:

1. Фиксированная асцидия.
2. Фиксированные сальпы, помещенные в чашки Петри в воде (под чашку Петри необходимо положить черную бумагу).
3. Влажные препараты асцидий, сальп.
4. Ванночка.
5. Препарировальные иглы – 2.
6. Ручная лупа 4–6 X.

ЗАДАНИЕ

Рассмотреть внешний вид фиксированной одиночной асцидии, одиночной сальпы и колониальной асцидии – пиромомы. Сделать следующие рисунки:

1. Схема внутреннего строения асцидии.
2. Схема строения личинки асцидии.
3. Схема строения одиночной сальпы.
4. Схема строения пиромомы.

ВНЕШНИЙ ВИД И ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ АСЦИДИИ

По внешнему облику одиночная асцидия напоминает двугорлую банку (рис. 1), плотно прикрепленную основанием к субстрату и имеющую два отверстия – ротовой и клоакальный (атриальный) сифоны. Тело снаружи покрыто туникой, обладающей сложной структурой: она одета тонкой, обычно твердой кутикулой, под которой лежит плотная фиброзная сеть, содержащая клетчаткоподобное вещество – туницин (это единственный в мире животных случай образования большого количества вещества, близкого к растительной клетчатке (целлюлозе) и кислые мукополисахариды. Туника выделяется эпителием и обычно

пропитывается неорганическими солями, превращаясь в упругую и плотную защитную оболочку. В нее проникают отдельные эпителиальные и мезенхиматозные клетки, нередко и кровеносные сосуды. У одних видов асцидий туника тонкая, гладкая, полупрозрачная, иногда студенистая или желеобразная, у других – толстая, бугристая. У части видов туника плотно прилегает к эктодерме, у других – сростается с ней лишь по краям сифонов.

Под туникой лежит мантия или кожно-мускульный мешок из однослойного кожного эпителия (эктодермы) и сросшихся с ним двух-трех слоев продольных и поперечных мускульных пучков, лежащих в рыхлой соединительной ткани. В области сифонов расположены особые кольцевые пучки мышц, закрывающие и открывающие эти отверстия. Сокращение и расслабление мантийной мускулатуры наряду с мерцанием ресничек эпителия внутренних стенок ротового сифона обеспечивает нагнетание воды в глотку.

Ротовой сифон ведет в огромную глотку (рис 1, 4), занимающую большую часть тела асцидии. Границу между внутренней поверхностью ротового сифона и стенками глотки образует утолщенный кольцевой валик – околожаберная или окологлоточная борозда, вдоль которой расположены невидимые снаружи тонкие щупальца; у некоторых видов их бывает до 30 штук. Стенки глотки пронизаны множеством мелких жаберных отверстий – стигм, открывающихся не наружу, а в атриальную полость. От дна глотки отходит короткий пищевод, переходящий в расширение – желудок, за которым идет кишка, открывающаяся анальным отверстием в атриальную полость, вблизи клоакального сифона, (рис. 1, 14). По брюшной стороне глотки проходит эндостиль (рис. 1, 7) – желобок, выстланный мерцательным эпителием и имеющий железистые поля, в выделяемой ими слизи содержатся тиреоидные гормоны. С противоположной стороны в полость глотки вдается тонкая подвижная складка – спинная борозда, или пластинка (рис. 1, 8). Движения ресничек мерцательного эпителия, окаймляющего края жаберных отверстий (стигм), создают ток выделенной эндостилем слизи, близ внутренних стенок глотки по направлению к спинной пластинке. Так возникает непрерывно движущаяся пелена («сеть») слизи, улавливающая пищевые частицы из поступившей в глотку через ротовой сифон воды, через жаберные отверстия вытекающей в атриальную полость и через клоакальный сифон – наружу. Потоки слизи с захваченными пищевыми частицами у спинной пластинки превращаются в слизистый жгут, стекающий в пищевод. В желудке и кишечнике пища переваривается и всасывается, а непереваренные остатки через анальное отверстие выбрасываются в атриальную полость и с током воды выводятся наружу. На стенках желудка у некоторых видов имеются складчатые или бугорчатые выпячивания, которые называют печеночными выростами. Их, однако, нельзя считать аналогом печени высших хордовых. Выделяющие пищеварительные ферменты трубчатые пилорические железы расположены в стенке желудка.

Глотка служит и органом дыхания. Кровеносная система оболочников своеобразна. Сердце (рис. 1, 9) имеет вид короткой трубки, от одного конца которой вдоль спинной пластинки идет сосуд, ветвящийся в стенках глотки; сосуды, отходящие от другого конца сердца, направлены к внутренним органам (желудку, кишечнику, половым железам и т. д.) и мантии, где и изливают кровь в небольшие полости – лакуны. Сердце последовательно, в течение нескольких минут, сокращается сначала в одном, потом в противоположном направлении. Поэтому кровь направляется то к внутренним органам и мантии, то в стенки глотки, где она насыщается кислородом. Таким образом, кровообращение заменено маятникообразным движением крови по одним и тем же сосудам, попеременно выполняющим функцию то артерий, то вен. Такой тип «кровообращения», видимо, сокращает трение вязкой жидкости (крови) в очень сложной сети сосудов громадной глотки, в то же время обеспечивая относительно невысокую потребность в кислороде этих сидячих животных.

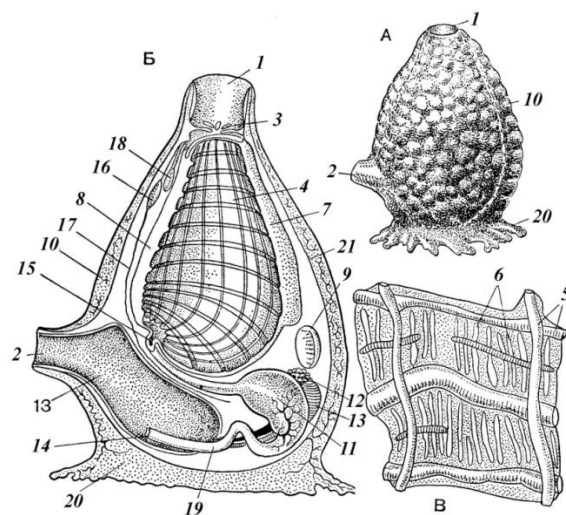


Рис. 1. Строение асцидии:

А – общий вид; Б – продольный разрез;

В – увеличенная часть стенки глотки со стигмами и сосудами:

1 – ротовой сифон, 2 – клоакальный сифон, 3 – ротовые щупальца, 4 – глотка, 5 – кровеносные сосуды, 6 – стигма, 7 – эндостиль, 8 – спинная борозда, 9 – сердце, 10 – туника, 11 – желудок, 12 – семенники, 13 – яичники, 14 – анальное отверстие, 15 – начало пищевода, 16 – нервный узел, 17 – спинной нервный ствол, 18 – субневральная железа, 19 – кишечник, 20 – подошва, 21 – эпителий

Глотка и большая часть внутренних органов окружены атриальной полостью, открывающейся наружу клоакальным сифоном (рис. 1, 2); стенки атриальной полости выстланы эктодермой. Между стенкой тела – мантией – и стенками глотки развиваются мезентериальные спайки. Образование атриальной полости усиливает ток воды через глотку, интенсифицируя и дыхание, и пищедобывание. На обращенной к атриальной полости стенке мантии, иногда на стенках кишечника располагаются мелкие вздутия – почечные пузырьки (у некоторых видов развивается один крупный пузырек). В таких «почках накопления» скапливаются кристаллы мочевой кислоты, удаления которых из пузырьков в течение жизни особи не происходит. У некоторых колониальных асцидий продукты азотистого обмена выводятся из организма в окружающую среду в виде аммиака (свойство многих беспозвоночных), одновременно накапливаются и конкреции мочевой кислоты в «почечных пузырьках».

Асцидии, как и остальные оболочники, – гермафродиты. Обычно парные яичники (рис. 1, 13) в виде длинных, заполненных яйцами мешков лежат в полости целома и прикреплены к стенкам мантии; короткие трубчатые яйцеводы открываются в атриальную полость близ клоакального сифона. У некоторых видов есть до десятка небольших округлых яичников. Семенники (рис. 1, 12) в виде многочисленных долек или компактных овальных тел также расположены на стенках мантии; их короткие протоки открываются в атриальную полость. Самооплодотворение предотвращается тем, что у каждой особи половые клетки созревают не одновременно, и поэтому она функционирует то как самец, то как самка. Оплодотворение яиц происходит в воде вне организма или в клоакальном сифоне, куда сперматозоиды проникают с током воды через жаберные отверстия. Оплодотворенные яйца выносятся из клоакального сифона и развиваются вне организма.

В результате развития оплодотворенного яйца образуется хвостатая личинка, резко отличающаяся по строению от взрослых асцидий (рис. 2). Личинка асцидии обладает основными характерными признаками хордовых: хордой (рис. 2, 11), расположенной над ней

нервной трубкой (рис. 2, 9), глоткой с жаберными отверстиями (рис. 2, 19), но она не питается.

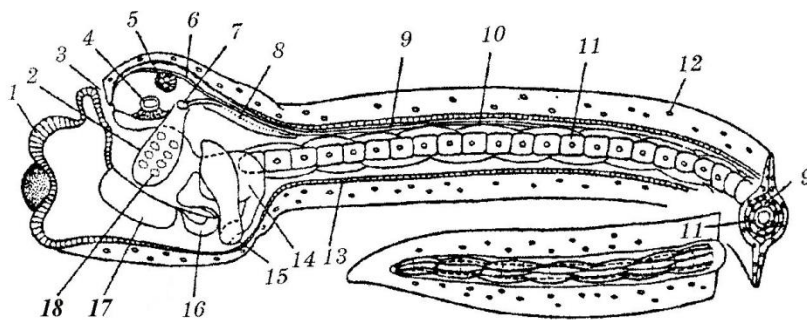


Рис. 2. Схема строения личинки асцидии:

1 – присоска, 2 – закладка атриальной полости, 3 – рот, 4 – статоцист, 5 – глазное пятно, 6 – мозговой пузырек, 7 – атриопор, 8 – висцеральный ганглий, 9 – нервная трубка, 10 – мускульные клетки, 11 – хорда, 12 – свободные клетки в тунике, 13 – эпидермис, 14 – желудок, 15 – кишечник, 16 – сердце, 17 – эндостиль, 18 – жаберные отверстия

Стадия свободно плавающей личинки продолжается всего несколько часов. На переднем конце ее тела образуются эктодермальные выросты – сосочки прикрепления (рис. 2, 1), выделяющие клейкую слизь. При их помощи личинка, обнаружив пригодный грунт, прикрепляется к подводному предмету (камню, крупной раковине и т. п.) и проходит регрессивный метаморфоз. Хвост (хорда, нервная трубка, мускульные клетки) подвергается резорбции и постепенно исчезает. Разрастается глотка, в которой резко увеличивается число жаберных отверстий; дифференцируется кишечная трубка, а ее конец прорывается в разросшуюся атриальную полость. Одновременно формируется кровеносная система, образуются гонады (половые железы), перемещаются ротовой и клоакальный сифоны, и тело приобретает характерный для взрослой асцидии мешкообразный вид. В ходе метаморфоза исчезает пигментный глазок (рис. 2, 5) и статоцист (рис. 2, 4), а нервные клетки стенок мозгового пузырька группируются в компактный нервный узел – спинной ганглий.

Помимо полового у асцидии широко распространено и бесполое размножение. Развившаяся из оплодотворенного яйца, осевшая на дно и прошедшая метаморфоз асцидия растет; затем в нижней части ее тела образуется вырост – почкородный столон (иногда их бывает несколько), в который врастают, отростки всех внутренних органов. На конце столона формируются вздутия – почки; в каждой из них путем сложной дифференцировки формируются органы взрослой половой особи. Образовавшиеся в результате почкования животные либо отрываются от столона, падают на грунт и прикрепляются рядом с материнским организмом (одиночные асцидии), либо сохраняют с ним тесную связь (колониальные асцидии).

Специализированная и недолго существующая форетическая личинка, развивающаяся из оплодотворенного яйца, дает асцидиям возможность, расселяясь, занимать части морского дна, отдаленные от места рождения.

Класс асцидий объединяет три отряда: одиночные асцидии (*Monascidiae*), сложные асцидии (*Synascidiae*) и огнетелки (*Pirosomata*).

Обособленное положение занимают пирсомы – сальпоподобные колониальные асцидии (рис. 3). Колония образуется путем почкования. Из оплодотворенного яйца развивается асцидиеподобный зооцид – основатель колонии. Путем почкования возникает

группа из четырех крестообразно расположенных особей, лежащих в общей тунике. На их брюшных столонах формируются почки, которые, преобразуясь в зооиды, отрываются от столона и занимают в тунике определенное положение. В результате возникает колония в виде конуса или замкнутой с одного конца пробирки (рис.3, А); она может включать несколько сотен отдельных особей – зооидов (рис.3, Б, 15). Их ротовые сифоны открываются на поверхности колонии (рис.3, 2), а клоакальные – в ее внутреннюю полость (рис.3, 9). Благодаря такому расположению сифонов колония способна к реактивному движению. Около ротового сифона каждого зооида образуется пальцеобразный вырост туники (рис.3, 1). Подвижная расселительная личинка отсутствует. Огнетелками эти животные названы потому, что по бокам передней части глотки у каждого зооида имеются группы клеток, в которых живут симбиотические светящиеся бактерии (рис 3, 6).

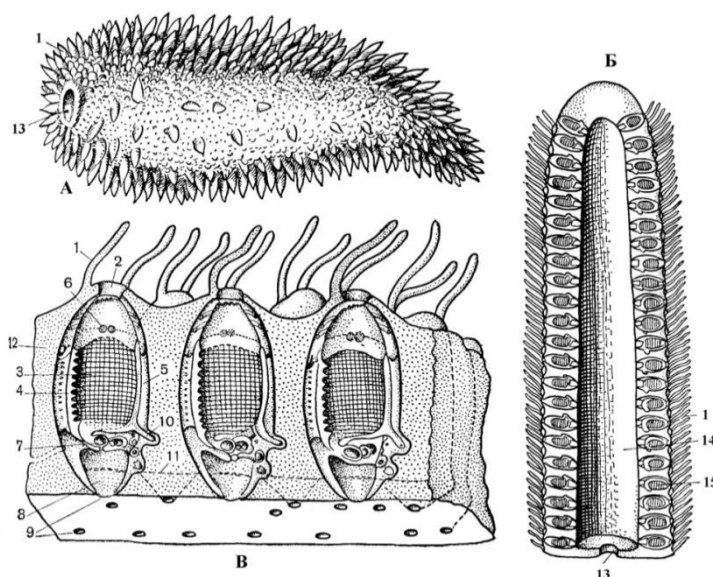


Рис 3. Строение пирсомы:

А – внешний вид колонии; Б – продольный разрез колонии;

В – строение зооида пирсомы:

1 – околоротовой вырост туники; 2 – ротовой сифон; 3 – глотка с жаберными щелями; 4 – спинная пластинка; 5 – эндостиль; 6 – светящиеся органы; 7 – кишечник; 8 – клоака; 9 – клоакальные отверстия; 10 – столон; 11 – волокнистые тяжи туники; 12 – общеколонияльная туника; 13 – отверстие полости колонии; 14 – полость колонии; 15 – зооиды

Сальпы – плавающие (пелагические) морские животные, имеющие общие с асцидиями черты строения, но отличающиеся способностью к реактивному движению – ротовой и клоакальный сифоны расположены на противоположных концах тела (рис. 4), окруженного тонкой, студенистой, полупрозрачной туникой (рис.4, 1). Мантия образована однослойным эпителием, к внутренней поверхности которого прилегают мускульные ленты, наподобие обручей охватывающие тело животного (рис.4, 6). В отличие от взрослых асцидий, имеющих гладкую мускулатуру, у сальп волокна мускульных лент поперечнополосатые. Почти всё тело занимает глоточная и атриальная полости, разделённые перегородкой – спинным выростом. Эта перегородка прободена несколькими жаберными отверстиями – стигмами. По дну глотки проходит хорошо развитый эндостиль (рис.4, 3). От задней части глотки отходит короткий пищевод, переходящий в желудок (рис.4, 10); кишечник открывается в атриальную полость анальным отверстием (рис.4, 11). Сердце лежит под пищеводом (рис.4, 12). В передней части тела на спинной стороне имеется нервный узел – ганглий (рис.4, 5), к

которому пимыкает пигментированный глазок (орган световых восприятия). Под ганглием расположена невральная желёзка, а на некотором расстоянии от него лежит орган равновесия –статоцист, соединённый с ганглием нервом (рис.4, 4).

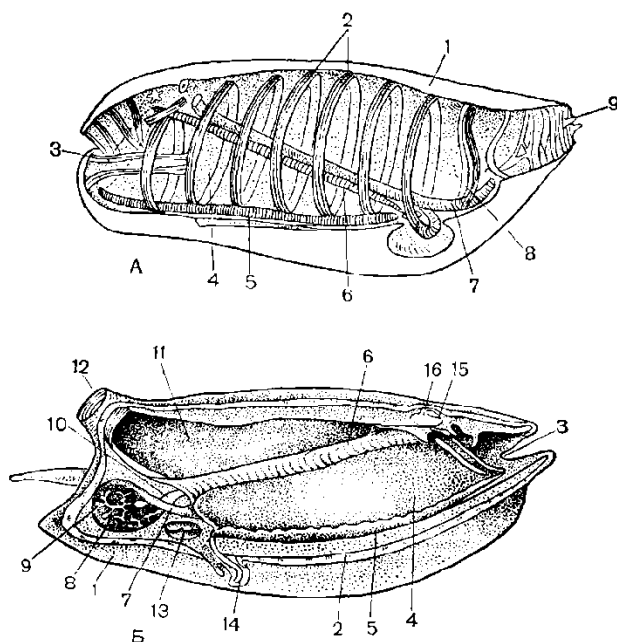


Рис. 4. Внешнее и внутреннее строение сальпы:

А – внешний вид: 1 – туника; 2 – мышечные тяжи; 3 – ротовой сифон; 4 – глотка; 5 – эндостиль; 6 – жаберное отверстие; 7 – кишка; 8 – клоака; 9 – клоакальный сифон.

Б – внутреннее строение сальпы: 1 – туника; 2 – мантия; 3 – ротовой сифон; 4 – глотка; 5 – эндостиль; 6 – жабра; 7 – пищевод; 8 – желудок; 9 – пищеварительная железа; 10 – кишка; 11 – клоака; 12 – клоакальный сифон; 13 – сердце; 14 – почкородный стolon; 15 – нервный ганглий; 16 – глаз

Для сальп характерно чередование полового и бесполого поколений (метагенез), обычно связанное с образованием сложных полиморфных колоний.

Представители третьего класса оболочников – аппендикулярии – по внешнему виду и строению похожи на личинок асцидий. Это мелкие плавающие оболочники длиной от нескольких миллиметров до 1–2 см, не имеющие настоящей туники и атриальной полости; жаберных отверстий в глотке только одна пара. Хорда окружена тонкой соединительнотканной оболочкой. Над хордой лежит нервный ствол, а по ее бокам тянутся два мускульных тяжа, образованных гигантскими клетками. Тело окружено прозрачным домиком, форма которого у разных видов неодинакова. Размножаются только половым путем. Таким образом, у аппендикулярий нет чередования поколений, нет бесполого размножения и нет четко выраженной стадии личинки.

Тема 2. СТРОЕНИЕ ЛАНЦЕТНИКА

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ОБЪЕКТА

Тип Хордовые, *Chordata*

Подтип Бесчерепные, *Acrania*

Класс Головохордовые, *Cephalochordata*

Отряд Трубкасердечные, *Leptocardii*

Представитель – Ланцетник, *Branchiostoma lanceolatum*

МАТЕРИАЛ И ОБОРУДОВАНИЕ

Т а б л и ц ы: внешний вид ланцетника и общее расположение внутренних органов; поперечный разрез в области глотки и в области кишечника; схема кровеносной системы; строение выделительной системы ланцетника.

На одного-двух студентов необходимы:

1. Фиксированный ланцетник, помещенный в чашку Петри с водой (под чашку Петри следует положить черную бумагу).
2. Препарат целого ланцетника, лежащего на боку на предметном стекле, просветленного и окрашенного кармином.
3. Препарат поперечного разреза ланцетника в области глотки.
4. Препарат поперечного разреза ланцетника в области кишки.
5. Ручная лупа.
6. Микроскоп.
7. Препарироваальные иглы.

ЗАДАНИЕ

Рассмотреть внешний вид фиксированного ланцетника, а затем под лупой и микроскопом – строение систем его органов.

Каждому студенту в своем альбоме необходимо сделать следующие рисунки:

1. Общий вид и расположение внутренних органов ланцетника.
2. Поперечный разрез ланцетника в области глотки.
3. Поперечный разрез ланцетника в области кишечника.
4. Схема кровеносной системы ланцетника.

Обратить внимание на черты сходства и различия между ланцетником и оболочниками.

ВНЕШНИЙ ВИД И ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ ЛАНЦЕТНИКА

Внешний вид ланцетника и общий план его строения изучить под лупой (увеличение 8X) на фиксированном животном и тотальном препарате. Более подробно детали строения рассмотреть на поперечных срезах под малым увеличением микроскопа.

Внешний вид. На переднем конце удлинённого тела ланцетника располагается предротовая воронка (рис. 5, 1), окруженная осязательными щупальцами (рис. 5, 2). Почти все тело окружено непарной плавниковой складкой: по дорзальной стороне тела тянется невысокий спинной плавник (рис. 5, 3; рис. 6, 1; рис. 7, 1); задний конец тела окаймлен более широким хвостовым плавником (рис. 5, 4), напоминающим по форме медицинский ланцет (отсюда и название животного). Хвостовой плавник на брюшной

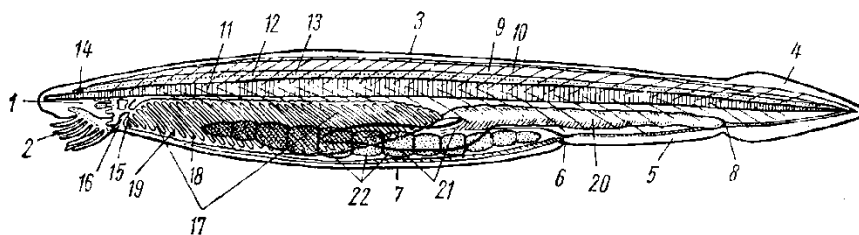


Рис. 5. Общий вид и расположение внутренних органов ланцетника:

- 1 – предротовая воронка, 2 – щупальца, 3 – спинной плавник, 4 – хвостовой плавник, 5 – подхвостовой плавник, 6 – атриопор, 7 – метаплевральная складка, 8 – анальное отверстие, 9 – миомер, 10 – миосепта, 11 – хорда, 12 – нервная трубка, 13 – глазки Гессе, 14 – непарный «глазок», 15 – ротовое отверстие, 16 – парус, 17 – глотка, 18 – жаберная щель, 19 – межжаберная перегородка, 20 – кишка, 21 – печеночный вырост, 22 – половые железы

стороне переходит в подхвостовой плавник (рис. 5, 5), заканчивающийся примерно на уровне задней трети тела ланцетника. В этом месте располагается особое отверстие – атриопор (рис. 5, 6), сообщающее атриальную полость с внешней средой. От атриопора к предротовой воронке по границе между брюшной и боковыми поверхностями тела идут парные метаплевральные складки (рис. 5, 7; рис. 6, 2). Позади атриопора, недалеко от заднего конца тела ланцетника, находится заднепроходное (анальное) отверстие (рис. 5, 8).

Кожные покровы. Тело ланцетника покрыто однослойным эпидермисом (рис. 6, 3; рис. 7, 3), который подстилается студенистым соединительнотканным слоем кожи – кориумом, или кутисом (рис. 6, 4; рис. 7, 4).

Мышечная система. Мускулатура ланцетника имеет метамерное (посегментное) строение. Каждый мышечный сегмент (миомер, или миотом) согнут углом и вершиной направлен вперед (рис. 5, 9).

Соседние миомеры отделены друг от друга студенистыми соединительнотканными перегородками – миосептами (рис. 5, 10). Из-за изогнутости миомеров на поперечных срезах видно несколько миомеров (рис. 6, 10, рис. 7, 10) и миосепт (рис. 6, 9; рис. 7, 9). Миомеры одной стороны смещены на половину сегмента по отношению к миомерам другой стороны (асимметричность мускулатуры). По брюшной стороне тела впереди атриопора проходит особый слой поперечных мышц (рис. 6, 20).

Полость тела. Как и все хордовые, ланцетник имеет вторичную полость тела – целом (рис. 6, 19; рис. 7, 13). Однако вследствие сильного развития атриальной полости целом в области глотки сильно сокращается и сохраняется лишь по бокам верхнего отдела этой области и под эндостилем. В задней части тела целом развит хорошо; он занимает все пространство между стенкой тела и кишкой (рис. 7, 13).

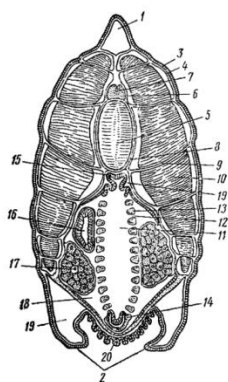


Рис. 6. Поперечный разрез ланцетника в области глотки:

1 – спинной плавник, 2 – метаплевральные складки, 3 – эпидермис, 4 – кутис, 5 – хорда, 6 – нервная трубка, 7 – глазки Гессе, 8 – студенистая оболочка хорды, 9 – миосепта, 10 – миомер, 11 – полость глотки, 12 – жаберная щель, 13 – межжаберная перегородка, 14 – эндостиль, 15 – наджаберная борозда, 16 – печеночный вырост, 17 – половая железа, 18 – атриальная полость, 19 – целомическая полость, 20 – поперечные мышцы

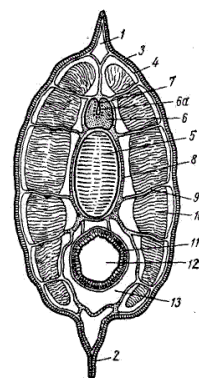


Рис. 7. Поперечный разрез ланцетника в области кишечника:

1 – спинной плавник, 2 – подхвостовой плавник, 3 – эпидермис, 4 – кутис, 5 – хорда, 6 – нервная трубка, 6а – невроцель, 7 – глазки Гессе, 8 – студенистая оболочка хорды, 9 – миосепта, 10 – миомер, 11 – стенка кишки, 12 – полость кишки, 13 – целомическая полость

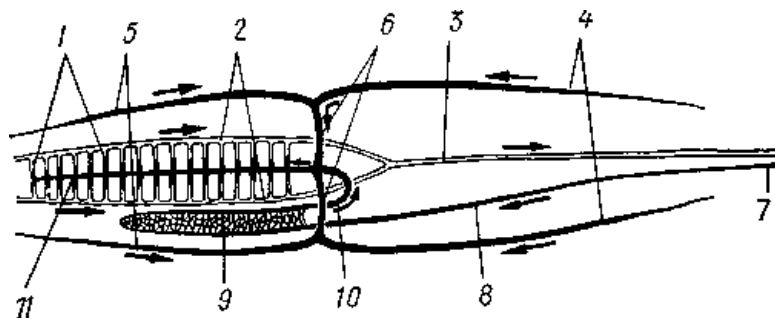


Рис. 8. Схема кровеносной системы ланцетника (вид снизу):

1 – выносящие жаберные артерии, 2 – корни спинной аорты, 3 – спинная аорта, 4 – задние кардинальные вены, 5 – передние кардинальные вены, 6 – кювьеровы протоки, 7 – хвостовая вена, 8 – подкишечная вена, 9 – воротная система печеночного выроста, 10 – печеночная вена, 11 – брюшная аорта с отходящими от нее приносящими жаберными артериями

Кровеносная система. На обычных препаратах кровеносная система не видна, поэтому приходится ограничиться рассмотрением прилагаемой схемы (рис. 8). Кровеносная система замкнутая, сердца нет; круг кровообращения один. По брюшной стороне глотки проходит брюшная аорта (рис. 8, 11), от которой к каждой межжаберной перегородке отходят приносящие жаберные артерии несущие венозную кровь. Ток крови создается пульсацией брюшной аорты и расширенных участков приносящих жаберных артерий. Окислившаяся в межжаберных перегородках, уже артериальная кровь по выносящим жаберным артериям (рис. 8, 1) впадает в проходящие над глоткой парные корни аорты (рис. 8, 2), которые позади глотки сливаются в непарную спинную аорту (рис. 8, 3); по ее ответвлениям кровь доставляется во все участки тела.

Венозная кровь из передней части тела собирается в парные передние кардинальные вены (рис. 8, 5), а из задней – в задние кардинальные вены (рис. 8, 4). Передние и задние кардинальные вены каждой стороны вливаются в кювьеровы протоки (рис. 6, 6), впадающие в брюшную аорту. Несущая венозную кровь от кишечника подкишечная вена (рис. 8, 8) в печеночном выросте распадается на капилляры, образуя воротную систему (рис. 8, 9), которые затем сливаются, образуя печеночную вену (рис. 8, 10), впадающую в брюшную аорту.

Органы пищеварения и дыхания. На дне предротовой воронки расположено небольшое ротовое отверстие (рис. 5, 15), окруженное мускулистой перегородкой – парусом (рис. 5, 16). На его передней поверхности расположены тонкие лентовидные выросты мерцательного органа. Ротовое отверстие ведет в обширную глотку (рис. 5, 17; рис. 6, 11), стенки которой пронизаны многочисленными (более сотни пар) жаберными щелями (рис. 5, 18; рис. 6, 12), отделенными друг от друга тонкими косо расположенными межжаберными перегородками (рис. 5, 19; рис. 6, 13). Поэтому не только при рассматривании сбоку, но и на поперечных срезах боковые стенки глотки оказываются прободенными многочисленными жаберными щелями (рис. 6, 12). Жаберные щели ведут в окружающую глотку атриальную, или окологлоточную, полость (рис. 6, 18). Атриальная полость окружает глотку с боков и снизу и открывается наружу отверстием – атриопором (рис. 5, 6). В виде слепого замкнутого выроста атриальная полость проходит назад несколько дальше атриопора. Вода, поступающая в глотку через ротовое отверстие, проходит через жаберные щели в атриальную полость и через атриопор выводится наружу. По дну глотки проходит поджаберная борозда, или эндостиль (рис. 6, 14). На поперечном разрезе эндостиль имеет форму желоба. По спинной стороне глотки проходит наджаберная борозда (рис. 6, 15). Обе борозды выстланы реснитчатым

эпителием, среди клеток которого размещены клетки, выделяющие слизь. Выделяемая железистыми клетками эндостия слизь мерцанием ресничек гонится к переднему концу глотки, навстречу току воды, обволакивая и захватывая попавшие в глотку с током воды пищевые частицы. Далее по двум полукольцевым бороздкам склеенные слизью комочки пищи передвигаются в наджаберную борозду, по которой реснитчатые клетки гонят их назад к началу кишки.

Резко сужаясь, глотка переходит в относительно короткую, не имеющую изгибов кишку (рис. 5, 20; рис. 7, 11, 12), которая заканчивается анальным отверстием (рис. 5, 8). От переднего конца кишки, сразу же за глоткой, отходит направленный вперед слепой пальцевидный печеночный вырост (рис. 5, 21), располагающийся справа от глотки (рис. 6, 16).

Половая система. Ланцетники – раздельнополые животные, но половой диморфизм у них не выражен. Округлые половые железы (рис. 6, 22) в количестве около 25 пар лежат в стенках тела в области задней половины глотки и начальной части кишки. При рассматривании под микроскопом поперечного разреза яичники (рис. 6, 17) легко отличимы от семенников по наличию в них крупных яйцеклеток. Половых протоков у ланцетника нет. Зрелые половые продукты через разрыв стенки половой железы выпадают в атриальную полость и с током воды выносятся через атриопор наружу. Оплодотворение происходит во внешней среде.

Выделительная система ланцетника нефридиального типа. На обычных препаратах нефридии не видны. Над глоткой лежат около ста пар нефридиев. Нефридий представляют собой изогнутую трубку, отверстием открывающуюся в атриальную полость над вершиной жаберной щели. Почти вся трубка нефридия вдаётся в полость тела – целом. На этой части трубки имеются несколько отверстий – нефростом, каждое из которых замкнуто группой специальных клеток – соленоцитов, представляющих собой булавовидные клетки; в их длинных ножках имеется узкий канал, внутри которых находится мерцательный волосок. В стенках тела у нефридиев находятся клубочки капилляров, через которые продукты распада фильтруются в полость целома и далее проникают в тело соленоцита и в канал в его ножке. Мерцательная ресничка облегчает стекание продуктов распада из канала соленоцита в просвет нефридиальной трубки, откуда через отверстие они выделяются в атриальную полость и с постоянно идущим через нее током воды выводятся наружу.

Нервная система. Центральная нервная система представлена тонкой нервной трубкой (рис. 5, 12; рис. 6, 6; рис. 7, 6), лежащей над хордой. На тотальном препарате она отчетливо видна благодаря цепочке черных точек, которые представляют собой светочувствительные органы – глазки Гессе (рис. 5, 13), состоящие из пигментной и чувствующей клеток. Глазки Гессе располагаются непосредственно в стенке нервной трубки (рис. 6, 7; рис. 7, 7) и хорошо видны почти на всем ее протяжении. В переднем конце нервной трубки, образующей здесь небольшое расширение – «мозговой пузырь» – находится крупное пигментное пятно – «непарный глазок» (рис. 5, 14), его функция не выяснена. Непарный глазок отчетливо заметен в виде темного пятнышка (лучше его смотреть на тотальном препарате под малым увеличением микроскопа).

В поперечном сечении нервная трубка имеет почти треугольную форму (рис. 6, 6; рис. 7, 6). В центре ее видна очень маленькая внутренняя полость нервной трубки – невроцель (рис. 7, 6а). Глазки Гессе концентрируются вокруг невроцеля. Как и у всех хордовых животных, нервная трубка ланцетника образуется путем свертывания первичной нервной пластинки с последующим срастанием ее краев. На препаратах поперечных срезов след этого срастания хорошо заметен в виде вертикальной линии, проходящей от невроцеля к спинной поверхности нервной трубки.

На хороших препаратах можно увидеть, что от нервной трубки отходят корешки спинномозговых нервов: спинные в передней части каждого сегмента и брюшные в его задней части. В отличие от высших хордовых спинные и брюшные корешки у бесчерепных

не объединяются в единый нерв.

Скелет. Осевой скелет ланцетника представлен спинной струной, или хордой (рис. 5, 11; рис. 6, 5; рис. 7, 5), проходящей вдоль всего тела и суживающейся спереди и сзади. Хорда выступает вперед за передний конец нервной трубки (отсюда название класса – головохордовые). Нотохорд ланцетника – сложная система поперечных мышечных пластинок, на большом расстоянии изолированных друг от друга и только местами соединённых тонкими поперечными выростами. Хорда окружена оболочкой из студенистой соединительной ткани (рис. 6, 8; рис. 7, 8); отростки этой оболочки в виде миосепт разделяют мышечные сегменты, обеспечивая тем самым связь мускулатуры с хордой (миохордальный комплекс). Упругость хорды обеспечивается повышенным тургором ее клеток и упругостью оболочки.

Непарная плавниковая складка поддерживается столбикообразными студенистыми соединительнотканными выростами; на обычно изготовленных препаратах их не видно.

Тема 3. СТРОЕНИЕ РЕЧНОЙ МИНОГИ

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ОБЪЕКТА

Подтип Позвоночные, *Vertebrata*

Класс Круглоротые, *Cyclostomata*

Подкласс Миноги, *Petromyzones*

Отряд Миногообразные, *Petromyzoniformes*

Представитель — Минога речная, *Lampetra fluviatilis*

МАТЕРИАЛ И ОБОРУДОВАНИЕ

Т а б л и ц ы: внешний вид миноги; продольный разрез речной миноги; поперечный разрез миноги в области жаберных мешков и в туловищном отделе; кровеносная система миноги; головной мозг миноги; скелет миноги.

На одного-двух студентов необходимы:

1. Фиксированная минога.
2. Разрезанная в дорзо-вентральном направлении вдоль средней линии фиксированная минога.
3. Поперечный разрез миноги в области жаберных мешков.
4. Поперечный разрез миноги в области кишечника.
5. Ванночка.
6. Препарировальные иглы – 2.
7. Ручная лупа 4–6 X.

ЗАДАНИЕ

Рассмотреть внешний вид миноги и изучить особенности строения внутренних органов сначала на продольном, а затем на поперечных разрезах ее тела. Сделать следующие рисунки:

1. Расположение внутренних органов на продольном разрезе миноги.
2. Поперечный разрез миноги в области жаберных мешков.
3. Поперечный разрез миноги в области кишки.
4. Схему кровеносной системы миноги.
5. Скелет миноги.

ВНЕШНИЙ ВИД

Речная минога имеет удлиненное змеевидное тело, без четких границ разделяющееся

на голову, туловище и хвост. Голова и туловище в сечении округлые, а хвост сжат с боков.

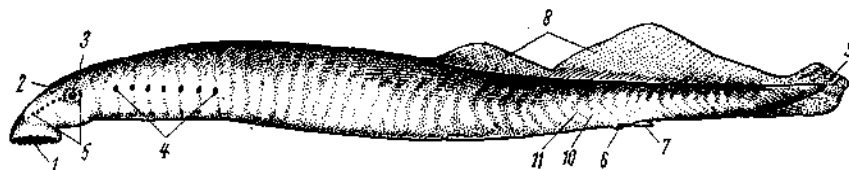


Рис 9. Внешний вид речной миноги:

1 – ротовая (присасывательная) воронка, 2 – непарная ноздря, 3 – глаз, 4 – наружные отверстия жаберных мешков, 5 – органы боковой линии, 6 – анальное отверстие, 7 – мочеполовой сосочек, 8 – спинные плавники, 9 – хвостовой плавник, 10 – миомер, 11 – миосепта

Спереди располагается присасывательная ротовая воронка (рис. 9, 1), окруженная кожными сосочками и имеющая на внутренней поверхности роговые «зубы» (рис. 10). Расположение и число роговых «зубов» имеют систематическое значение.

В глубине воронки находится ротовое отверстие (рис. 10, 1) и виден конец языка (рис. 10, 2), вооруженный сложной роговой зубной пластинкой (рис. 10, 3). На верхней поверхности головы имеется не парная ноздря (рис. 9, 2) и позади нее участок непигментированной кожи в области расположения теменного органа, который служит добавочным светочувствительным органом. Парные глаза (рис. 9, 3), находящиеся по бокам головы, прикрыты полупрозрачной кожей. Позади глаз открывается 7 пар наружных отверстий жаберных мешков (рис. 9, 4). В коже головы и туловища находятся органы боковой линии (рис. 9, 5); они заметны в виде бугорков слизи, прикрывающих наружные отверстия расположенных в толще кожи каналов. На вентральной поверхности тела на границе туловища и хвоста расположено заднепроходное отверстие (рис. 9, 6), а позади него – небольшой мочеполовой сосочек (рис. 9, 7).

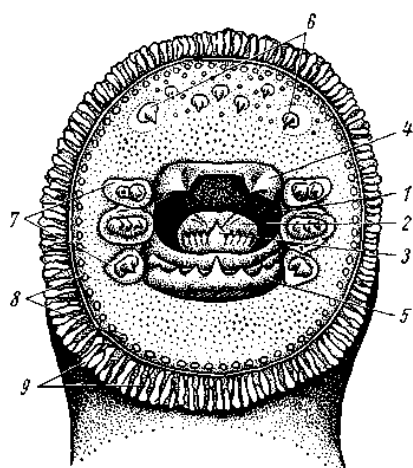


Рис. 10. Ротовая воронка речной миноги:

1 – ротовое отверстие, 2 – конец языка, 3 – роговая зубная пластинка на конце языка, 4 – верхняя (надротовая) роговая зубная пластинка, 5 – нижняя (подротовая) роговая зубная пластинка, 6 – верхние губные «зубы», 7 – боковые губные «зубы», 8 – мелкие краевые губные «зубы», 9 – кожистая

бахрома краев воронки

На дорзальной поверхности тела находятся два спинных плавника (рис. 9, 8) – остатки непарной плавниковой складки. Задний конец тела окаймлен хвостовым плавником (рис. 9, 9). Осевой скелет разделяет хвостовой плавник на две равные части. Такой первично равнолопастной плавник принадлежит к протоцеркальному типу.

Голая кожа миноги покрыта слизью, обильно выделяемой специальными кожными железами. Чешуи или каких-либо иных элементов наружного скелета кожа не содержит.

СТРОЕНИЕ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ

Мускулатура. Боковые мышцы туловища и хвоста состоят из изогнутых сегментов миомеров (рис. 9, 10; рис. 11, 6; рис. 12, 4), имеющих сложную форму и разделенных миосептами (рис. 9, 11; рис. 11, 7; рис. 12, 5). Миомеры становятся хорошо видны, если на небольшом участке тела миноги удалить кожный покров. В жаберной области мускульные тяжи раздваиваются, образуя наджаберную и поджаберную мускулатуру. В головном отделе миноги хорошо развита сложно дифференцированная мускулатура языка (рис. 12, 8; рис. 13, 9).

Кровеносная система. У круглоротых имеется хорошо развитое сердце, сокращения которого обеспечивают циркуляцию крови по организму. Сердце расположено позади последней пары жаберных мешков и отграничено от лежащей за ним печени окологердечным хрящом (рис. 11, 5). Сердце миноги двухкамерное: оно состоит из одного предсердия (рис. 11, 2) и одного желудочка (рис. 11, 3), а сзади них расположена венозная пазуха (рис. 11, 1). Венозная кровь по венам поступает в венозную пазуху, оттуда переходит в предсердие и затем в желудочек. От желудочка отходит мощный артериальный ствол – брюшная аорта (рис. 11, 5), разветвляющаяся на приносящие жаберные артерии, по которым венозная кровь поступает в капилляры складок жаберных мешков. Окисленная (артериальная) кровь по выносящим жаберным артериям собирается в непарную спинную аорту (рис. 11, 6) и по ее ответвлениям разносится по всему телу.

Из переднего отдела тела венозная кровь собирается передними кардинальными венами (рис. 11, 8), а от мощной мускулатуры языка – нижней яремной веной (рис. 11, 9). Хвостовая вена (рис. 11, 10) в полости тела разделяется на парные задние кардинальные вены (рис. 11, 11). Кровь от кишечника собирает подкишечная вена (рис. 11, 12); она входит затем в печень и распадается на капилляры, образуя воротную систему печени (рис. 11, 13), а печеночные капилляры сливаются в печеночную вену (рис. 11, 14). Все эти крупные вены (передние и задние кардинальные, нижняя яремная, печеночная) впадают

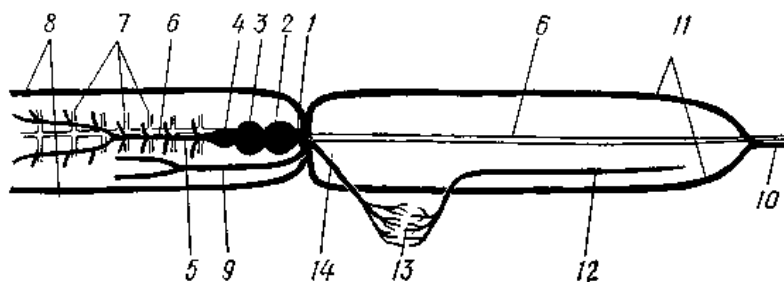


Рис 11. Схема кровеносной системы речной миноги
(вид с брюшной стороны):

1 – венозный синус, 2 – предсердие, 3 – желудочек, 4 – луковица аорты, 5 – брюшная аорта с отходящими от нее приносящими жаберными артериями, 6 – спинная аорта, 7 – впадающие в спинную аорту выносящие жаберные артерии, 8 – передняя кардинальная вена, 9 – нижняя яремная вена, 10 – хвостовая вена, 11 – задняя кардинальная вена, 12 – подкишечная вена, 13 – воротная система печени, 14 – печеночная вена

в венозную пазуху (рис. 11, 1). Таким образом, у круглоротых, как и у бесчерепных, один

круг кровообращения. Полностью кровеносную систему можно видеть лишь на специальных инъецированных препаратах; на рассматриваемых поперечных срезах видны лишь отдельные сосуды (рис. 12 и 13).

Дыхательная система. В отличие от всех других позвоночных у круглоротых в жаберных щелях развиваются жаберные мешки (рис. 12, 18; рис. 13, 11), имеющие энтодермальное происхождение. Внутренняя поверхность жаберных мешков образует многочисленные складки слизистой оболочки, в которых расположена густая сеть мелких кровеносных сосудов – капилляров. У миноги каждый жаберный мешок (всего их 7 пар) открывается наружу самостоятельным наружным отверстием (рис. 9, 4; рис. 13, 12). Внутреннее отверстие жаберного мешка (рис. 13, 13) соединяет его полость с дыхательной трубкой (рис. 12, 19; рис. 13, 14), которая представляет собой слепой вырост, спереди соединенный с ротовой полостью и отграниченный от нее подвижной складкой – парусом.

У плавающей миноги вода поступает в ротовую полость, оттуда проходит в дыхательную трубку и, пройдя сквозь жаберные мешки, через их наружные отверстия выбрасывается наружу. При этом кислород, растворенный в воде, проникает в капилляры и связывается пигментом

крови, а насыщающий венозную кровь углекислый газ переходит в воду и с ней выводится наружу. В том случае, когда минога питается (или если она присосалась к какому-либо предмету), ток воды через ротовую полость становится невозможным. Парус при этом закрывает вход в дыхательную трубку, не пропуская воду, а жидкая пища проходит из ротовой полости в пищевод. При этом дыхание осуществляется иным путем: под воздействием мускулатуры стенок тела жаберные мешки сжимаются, и вода выталкивается через наружные жаберные отверстия (активный выдох); далее, благодаря упругости хрящевой жаберной решетки жаберная область снова расширяется, и вода через те же наружные отверстия вновь засасывается в жаберные мешки (пассивный вдох).

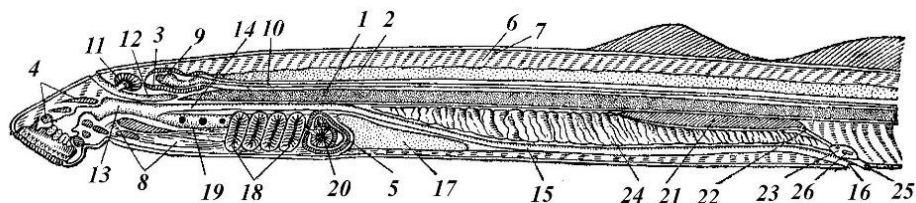


Рис. 12. Продольный разрез речной миноги:

1 – хорда, 2 – соединительнотканная оболочка хорды, 3 – мозговой череп, 4 – хрящи ротовой воронки, 5 – околосердечный хрящ, 6 – миомер, 7 – миосепта, 8 – мускулатура языка, 9 – головной мозг, 10 – спинной мозг, 11 – обонятельный мешок, 12 – питуитарный вырост, 13 – ротовая полость, 14 – пищевод, 15 – кишка, 16 – анальное отверстие, 17 – печень, 18 – жаберные мешки, 19 – дыхательная трубка с внутренними отверстиями жаберных мешков, 20 – сердце, 21 – почка, 22 – мочеточник, 23 – мочеполовой синус, 24 – половая железа, 25 – мочеполовой сосочек, 26 – половая пора

Пищеварительная система. Ротовое отверстие, лежащее в глубине присасывательной воронки, ведет в ротовую полость (рис. 12, 13). Глотка у миноги имеется только на стадии личинки. Во время метаморфоза она разделяется на два самостоятельных отдела: пищевод и дыхательную трубку. Пищевод (рис. 12, 14; рис. 13, 10) начинается от задней части ротовой полости, идет под хордой и, обогнув сердце, незаметно переходит в кишку (рис. 12, 15; рис. 13, 16). Кишка тянется над печенью, далее идет назад без изгибов по нижней поверхности брюшной полости и заканчивается анальным (заднепроходным) отверстием.

Внутренняя часть слизистой оболочки кишечника образует продольную складку, вдающуюся в полость кишки и увеличивающую всасывающую поверхность кишечника – ее называют спиральным клапаном (рис. 13, 17).

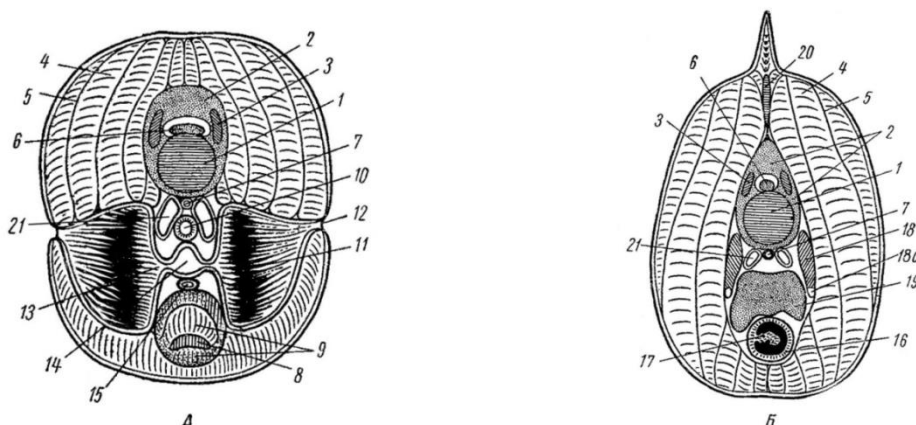


Рис. 13. Поперечный разрез речной миноги:

А – в области жаберных мешков; Б – в области кишки:

1 – хорда, 2 – соединительнотканная оболочка хорды, 3 – хрящевые зачатки верхних дуг, 4 – миомер, 5 – миосепта, 6 – спинной мозг, 7 – спинная аорта, 8 – хрящ языка, 9 – мускулатура языка, 10 – пищевод, 11 – жаберный мешок, 12 – наружное отверстие жаберного мешка, 13 – внутреннее отверстие жаберного мешка, 14 – дыхательная трубка, 15 – брюшная аорта, 16 – кишка, 17 – спиральный клапан, 18 – почка, 18а – мочеточник, 19 – половая железа, 20 – плавниковый луч, 21 – лимфатические полости, 22 – задние кардинальные вены

Позади сердца располагается крупная компактная печень (рис. 12, 17). У взрослых миног, живущих в море, есть желчный пузырь и желчный проток; у особей, которые идут в реки на нерест и перестают питаться, они редуцируются. Миноги, питаясь, присасываются ротовой воронкой к телу жертвы (рыбы). Роговые «зубы», расположенные на внутренней поверхности ротовой воронки, способствуют более прочному прикреплению миноги. При помощи роговой зубной пластинки на кончике языка минога проделывает отверстие в коже жертвы. Благодаря ритмичным сокращениям мощного мускулистого языка, действующего как поршень, кровь насасывается в ротовую полость и оттуда поступает в пищевод.

Мочеполовая система. Органами выделения круглоротых служат мезонефрические (туловищные) почки (рис. 12, 21; 13, 18), которые в виде парных лентовидных образований подвешены на брыжейке к дорзальной стенке задней половины полости тела. По нижнему краю почек проходит тонкий канал – мочеточник – вольфов канал (рис. 12, 22). У заднего края почек мочеточники правой и левой сторон соединяются и образуют ампулообразное расширение – мочеполовой синус (рис. 12, 23), открывающийся наружу на вершине мочеполового сосочка (рис. 12, 25).

Половая железа (рис. 12, 24; рис. 13, 19) непарная, занимает почти всю свободную часть полости тела. Яичники самок хорошо отличимы от семенников самцов по зернистой структуре. Половых протоков нет; половые продукты через разрывы в стенке железы попадают в полость тела, затем через половые поры (отверстия в стенках мочеполового синуса) (рис. 12, 26) протекают внутрь мочеполового синуса и через его отверстие выводятся наружу.

Центральная нервная система отчетливо разделяется на головной мозг (рис. 12, 9) и спинной мозг (рис. 12, 10; рис. 13, 6). Головной мозг относительно мал, его отделы лежат в одной плоскости и не налегают друг на друга. От головного мозга миноги отходит 10 пар головных нервов (IX и X пары отходят от мозга вне черепа). Спинной

мозг имеет лентовидно уплощенную форму, располагается над хордой и прикрыт сверху и с боков соединительнотканной оболочкой хорды.

Органы чувств. Наружная непарная ноздря коротким носовым каналом сообщается с округлым темноокрашенным складчатым обонятельным мешком (рис. 12, 11). От обонятельного мешка вниз и назад под головной мозг и передний отдел хорды отходит слепой питуитарный вырост (рис. 12, 12). Питуитарный вырост вместе с носовым каналом служит своеобразной пипеткой, насасывающей и выталкивающей воду из обонятельного мешка.

Скелет образован хрящевой и соединительной тканью. Функции осевого скелета выполняет плотная хорда (рис. 12, 1; рис. 13, 1; рис. 14, 13), имеющая в поперечном сечении округлую форму. Она окружена толстой соединительнотканной оболочкой (рис. 12, 2; рис. 13, 2). Кверху от боковых отделов хорды находятся небольшие парные хрящи – зачатки верхних невральных дуг (рис. 13, 3; рис. 14, 14), ограничивающие с боков полость, в которой располагается спинной мозг.

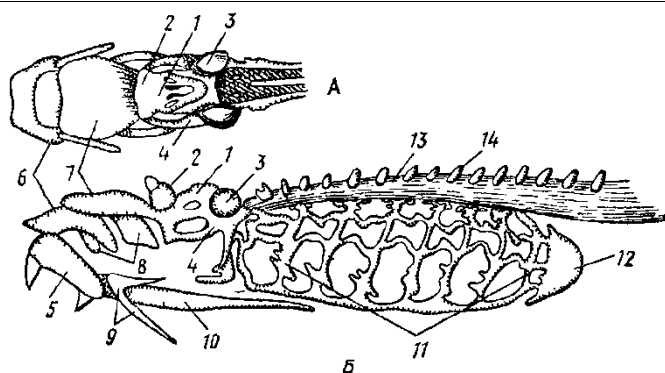


Рис. 14. Скелет миноги. А – вид сверху; Б – вид сбоку.

1 – черепная коробка, 2 – обонятельная капсула, 3 – слуховая капсула, 4 – подглазничная дуга, 5 – кольцевой хрящ, 6 – передний верхний хрящ, 7 – задний верхний хрящ, 8 – боковые хрящи, 9 – палочковидные хрящи, 10 – подъязычный хрящ, 11 – жаберная решетка, 12 – околосердечный хрящ, 13 – хорда, 14 – зачатки невральных дуг

Череп миноги, как и всех позвоночных животных, разделяется на два отдела: осевой, или мозговой, череп и висцеральный. Мозговым черепом называется скелетное образование, защищающее головной мозг и органы чувств. У миноги он представлен корытообразным хрящевым образованием, защищающим головной мозг снизу и с боков (рис. 12, 3; рис. 14, 1); затылочная часть не развивается. Спереди к черепу примыкает обонятельная капсула (рис. 14, 2), а с боков – слуховые капсулы (рис. 14, 3). Боковые стенки мозгового черепа образуют слабо выраженные углубления – глазницы, снизу ограниченные подглазничной дугой (рис. 14, 4).

Висцеральным черепом называются скелетные образования, развивающиеся в стенках переднего отдела пищеварительной трубки. Функционально эти образования представляют собой скелет ротового и жаберного аппаратов. У миноги в состав висцерального черепа входят хрящи, поддерживающие ротовую воронку (рис. 12, 4; рис. 14, 5–9), и язык (рис. 14, 10), а также ажурная хрящевая решетка, поддерживающая область жаберных мешков (ее строение хорошо видно на специально отпрепарированных скелетах, рис. 14, 11). В задней части висцерального черепа располагается околосердечный хрящ (рис. 12, 5; рис. 14, 12), окружающий сердце сзади и с боков и соединяющийся с околожаберной решеткой хрящевыми мостиками.

Плавники миноги поддерживаются тонкими хрящевыми плавниковыми лучами (рис. 13, 20).

Тема 4. ВНЕШНЕЕ И ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ ХРЯЩЕВЫХ РЫБ

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ОБЪЕКТА

Подтип Позвоночные, *Vertebrata*
Класс Хрящевые рыбы, *Chondrichthyes*
Подкласс Пластиножаберные, *Elasmobranchii*
Надотряд Акулы, *Selachomorpha*
Отряд Катранообразные, или Колючие акулы, *Squaliformes*
Представитель – Акула колючая, *Squalus acanthias*

МАТЕРИАЛ И ОБОРУДОВАНИЕ

Т а б л и ц ы: внешний вид акулы; общее расположение внутренних органов акулы; схема кровеносной системы акулы; схема мочеполовой системы самца и самки акулы; головной мозг акулы.

На одного-двух студентов необходимы:

1. Фиксированная в спирте или формалине акула.
2. Ванночка.
3. Пинцет.
4. Иглы препарировальные – 2.

ЗАДАНИЕ

Рассмотреть внешний вид и расположение внутренних органов. Сделать следующие рисунки:

1. Общее расположение внутренних органов, включая сердце и отходящие от него сосуды.
2. Мочеполовая система самца и самки.
3. Кровеносная система.

ВНЕШНИЙ ВИД

Торпедообразное тело акулы в туловищном отделе несколько сплющено в дорзовентральном направлении и в поперечном сечении имеет более или менее треугольную форму. Тело подразделяется на три отдела (без четких границ): голову, туловище и хвост.

Голова имеет короткое рыло (рис. 15, 1). По бокам головы расположены крупные парные глаза (рис. 15, 2); в отличие от миног глазное яблоко не прикрыто кожей. Подвижных век, как и у всех рыб, нет. Позади и несколько выше каждого глаза находится по небольшому отверстию – брызгальцу (рис. 15, 3); оно представляет собой редуцированную жаберную щель, расположенную между челюстной и подъязычной дугами висцерального черепа. Брызгальце ведет в полость глотки. На нижней стороне головы расположена поперечная ротовая щель (рис. 15, 4). На челюстях находятся острые, направленные назад зубы; они представляют собой видоизмененные плакоидные чешуи. Впереди рта на нижней поверхности головы расположены парные ноздри (рис. 15, 5). Каждая ноздря кожным клапаном подразделена на два отверстия. Позади рта на боковых поверхностях головы хорошо видны пять пар вертикальных жаберных щелей (рис. 15, 6); каждая щель спереди прикрыта кожистой складкой.

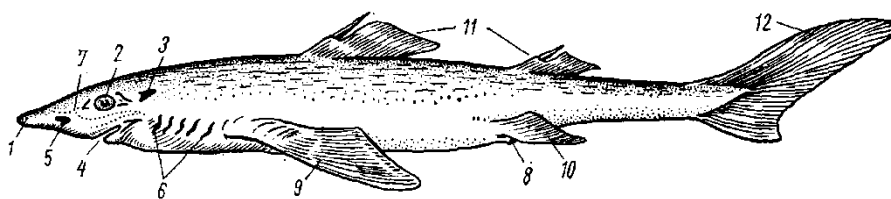


Рис. 15. Внешний вид колючей акулы (катрана):

1 – рыло, 2 – глаз, 3 – брызгальце, 4 – рот, 5 – ноздря, 6 – жаберные щели, 7 – отверстия органа боковой линии, 8 – клоака, 9 – грудной плавник, 10 – брюшной плавник, 11 – спинные плавники, 12 – хвостовой плавник

На нижней и боковой сторонах головы расположены многочисленные отверстия каналов боковой линии (рис. 15, 7). Это характерный для водных позвоночных сейсмочувствительный орган, воспринимающий колебания воды.

Туловищный отдел начинается от последней жаберной щели и кончается отверстием клоаки (рис. 15, 8). Позади отверстия клоаки расположен хвостовой отдел.

У акуловых имеются парные грудные (рис. 15, 9) и брюшные (рис. 15, 10) плавники. У самцов акуловых рыб внутренняя часть каждого брюшного плавника преобразуется в специальный вырост – копулятивный орган (птеригоподий). На спинной поверхности тела имеются два непарных спинных плавника (рис. 15, 11). У колючей акулы перед каждым спинным плавником есть роговая колючка.

Хвостовой стебель заканчивается мощным гетероцеркальным хвостовым плавником.

На боковых поверхностях туловища и хвоста располагается по ряду мелких отверстий каналов боковой линии, которые здесь выражены значительно хуже, чем на голове.

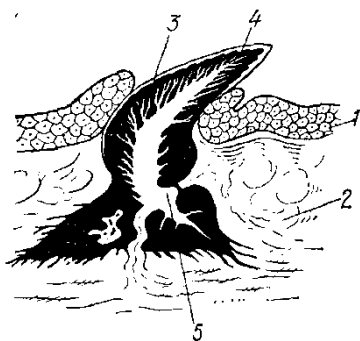


Рис. 16. Схематический разрез через кожу и плакоидную чешую акуловой рыбы:

1 – эпидермис, 2 – кориум, 3 – дентин, 4 – эмаль, 5 – внутренняя полость плакоидной чешуи

Кожа акул имеет многочисленные плакоидные чешуи – дентиновые пластинки, несущие направленные назад зубчики, покрытые эмалью (рис. 16); они легко ощущаются, если провести пальцем по коже акулы от хвоста к голове.

Мускулатура туловища и хвоста состоит из мышечных сегментов – миомеров, отделенных друг от друга соединительнотканными перегородками (миосептами). В отдельных участках тела метамерное расположение мускульных сегментов сменяется образованием отдельных мышц, имеющих специальную функцию (например, мышцы парных плавников).

ОБЩАЯ ТОПОГРАФИЯ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ

Положите отпрепарированную акулу в ванночку брюхом вверх и рассмотрите строение различных систем органов в порядке, изложенном ниже.

Кровеносная система. Сердце состоит из двух камер – предсердия и желудочка. Кровь из вен собирается в венозный синус или венозную пазуху (рис. 17, 1). Она хорошо заметна и имеет вид тонкостенного треугольного образования (желудочек сердца немного оттянуть пинцетом вперед). Из венозной пазухи кровь поступает в тонкостенное предсердие (atrium; рис. 17, 2), хорошо видимое по бокам желудочка. Из предсердия кровь переходит в толстостенный мускулистый желудочек сердца (рис. 17, 3). Сокращениями мышечных стенок желудочка кровь проталкивается в последний отдел сердца – короткий артериальный конус (рис. 17, 4), который переходит в брюшную аорту (рис. 17, 5; рис. 18, 5). Стенки артериального конуса, как и желудочка, состоят из поперечнополосатых мышц; стенки брюшной аорты, как и остальных кровеносных сосудов, состоят из гладких мышц.

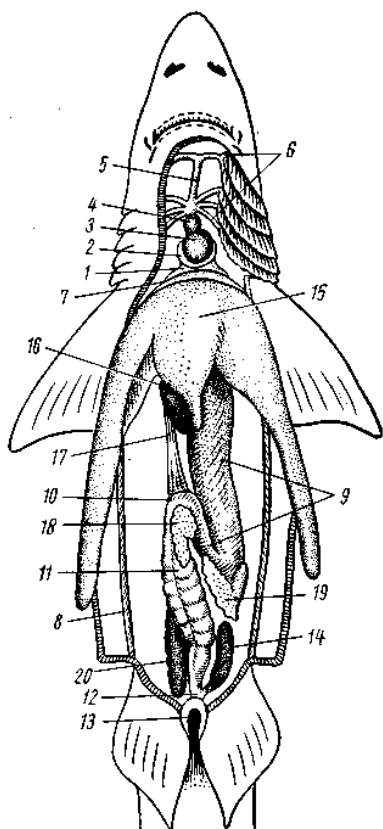


Рис. 17. Общее расположение внутренних органов колючей акулы:

1 – венозный синус, 2 – предсердие, 3 – желудочек, 4 – артериальный конус, 5 – брюшная аорта, 6 – приносящие жаберные артерии, 7 – кювьеров проток, 8 – боковая вена, 9 – желудок, 10 – тонкая кишка, 11 – толстая кишка (просвечивает спиральный клапан), 12 – прямая кишка, 13 – клоака, 14 – ректальная железа, 15 – печень, 16 – желчный пузырь, 17 – желчный проток, 18 – поджелудочная железа, 19 – селезенка, 20 – правая почка (левая не изображена)

От брюшной аорты отходят пять пар приносящих жаберных артерий (рис. 17, 6). Передняя приносящая жаберная артерия снабжает кровью переднюю полужабру; вторая, ответвляясь от первой, – первую целую жабру. Последующие три пары приносящих жаберных артерий подходят каждая к одной из следующих трех жабр.

При обычной препарировке периферическую часть кровеносной системы, описание которой приводится далее (рис. 18), рассмотреть не удастся; видна она лишь на специальном препарате с инъецированными сосудами.

Приносящие жаберные артерии в жаберных лепестках распадаются на сеть капилляров, через стенки которых происходит газообмен. Насыщенная кислородом артериальная кровь собирается в выносящие жаберные артерии, которые впадают в спинную аорту (рис. 18, 7), проходящую под позвоночным столбом. По ответвлениям спинной аорты кровь попадает во все участки тела.

Венозная кровь из головы собирается в парные передние кардинальные вены (рис. 18, 8) и нижние яремные вены (рис. 18, 9). Идущая из хвоста хвостовая вена (рис. 18, 10) входит в полость тела и разделяется на правую и левую воротные вены почек, которые, распадаясь в

почках на капилляры, образуют воротную систему почек (рис. 18, 10). Из почек кровь собирается парными задними кардинальными венами (рис. 18, 12). Яремные, а также передние и задние кардинальные вены каждой стороны сливаются в кювьеров протоки (рис. 18, 14). От брюшных плавников кровь идет по боковым венам (рис. 18, 13), которые сливаются с подключичными венами, несущими кровь от грудных плавников, и

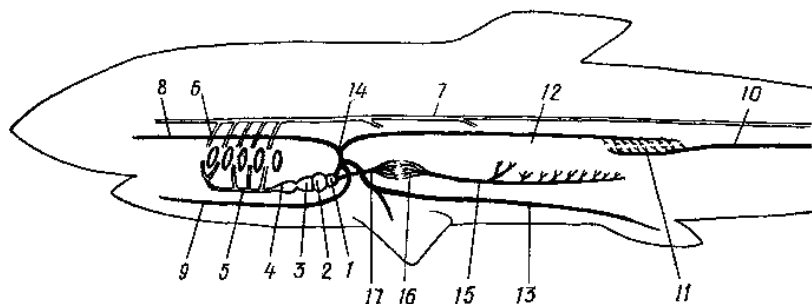


Рис. 18. Схема кровеносной системы акулы:

1 – венозная пазуха, 2 – предсердие, 3 – желудочек, 4 – артериальный конус, 5 – брюшная аорта с отходящими от нее приносящими жаберными артериями, 6 – выносящие жаберные артерии, 7 – спинная аорта, 8 – передняя кардинальная вена, 9 – яремная вена, 10 – хвостовая вена, разделяющаяся на воротные вены почек, 11 – воротная система почек, 12 – задняя кардинальная вена, 13 – боковая вена, 14 – кювьеров проток, 15 – воротная вена печени, 16 – воротная система печени, 17 – печеночная вена.

впадают в соответствующий кювьеров проток. Кювьеровы протоки правой и левой сторон впадают в венозную пазуху. От желудка, кишечника и селезенки кровь собирают несколько вен, сливающихся в воротную вену печени, распадающуюся в печени на капилляры. Выносящие кровь из печени печеночные вены впадают в венозную пазуху.

Дыхательная система. Глотка акулы пронизана пятью парами жаберных щелей, открывающихся наружу. В стенках глотки между жаберными щелями располагаются хрящевые жаберные дуги. К жаберным дугам прикрепляются кожистые межжаберные перегородки (рис. 19, 1), доходящие до наружного жаберного отверстия и прикрывающие лежащую позади жаберную щель. На каждой стороне межжаберной перегородки в ее основных двух третях располагаются многочисленные пластинчатые жаберные лепестки (рис. 19, 2). Каждая сторона межжаберной перегородки с жаберными лепестками называется полужаброй, а две полужабры, прикрепленные к одной жаберной дуге, составляют жабру. У колючей акулы имеется одна полужабра, расположенная на подъязычной дуге (рис. 19, а), и четыре целые жабры (рис. 19, б в, г, д) – на I–IV жаберных дугах; V жаберная дуга жабры не несет. Небольшая, так называемая ложная жабра расположена на нижней стороне кожистой складки, нависающей над брызгальцем.

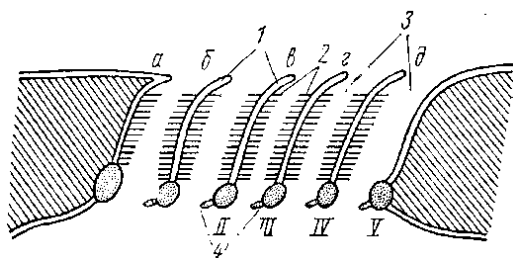


Рис. 19. Схема жаберного аппарата акулы:

1 – межжаберная перегородка, 2 – жаберные лепестки, 3 – жаберная щель, 4 – жаберные тычинки, I–V – жаберные дуги, а – первая полужабра, б, в, г, д – целые жабры

Пищеварительная система. Рот акулы снабжен подвижными хрящевыми челюстями. На коже, покрывающей челюсти, плакоидные чешуи преобразовались в крупные конические, загнутые вершинами назад зубы, которые располагаются несколькими рядами. На дне ротовой полости находится язык – небольшая складка слизистой оболочки, поддерживаемая непарным элементом подъязычной дуги; собственной мускулатуры он не имеет. Ротовая полость без заметной границы переходит в обширную глотку, пронизанную жаберными щелями. Выпадению пищи через жаберные щели препятствуют сидящие на жаберных дугах палочковидные хрящи – жаберные тычинки (рис. 19, 4). От задней части глотки начинается пищевод; на препарате он прикрыт печенью. Пищевод без заметных границ переходит в обширный, легко растяжимый U-образный желудок (рис. 17, 9). От желудка отходит короткая тонкая кишка (рис. 17, 10), переходящая в значительно более широкую толстую кишку (рис. 17, 11). За ней следует прямая кишка (рис. 17, 12), которая открывается в клоаку (рис. 17, 13). Внутри толстой кишки имеется просвечивающий сквозь ее стенки так называемый спиральный клапан; он представляет собой складку слизистой оболочки, которая вдается в просвет кишки. Складка расположена спирально; образует около десятка витков. Спиральный клапан значительно увеличивает всасывающую поверхность; его можно хорошо рассмотреть, сделав на участке толстой кишки продольный разрез. От средней части прямой кишки отходит полый пальцеобразный вырост – ректальная железа (рис. 17, 14) – орган солевого обмена. В период размножения ректальная железа выделяет пахучую слизь, которая в виде тонких нитей остается позади плывущей рыбы. Это облегчает встречу особей разного пола.

Железы пищеварительного тракта у акул хорошо развиты. Массивная трехлопастная печень (рис. 17, 15) занимает переднюю часть брюшной полости. Вырабатываемая в печени желчь собирается в желчный пузырь (рис. 17, 16), связанный с тонкой кишкой отчетливо заметным желчным протоком (рис. 17, 17). Компактная поджелудочная железа (рис. 17, 18) прилегает к тонкой кишке, сообщаясь с ней мелкими (на препарате не видны) протоками.

К изогнутой части желудка примыкает компактная, с заостренным краем селезенка (рис. 17, 19) – орган кроветворения.

Мочеполовая система. Почки акулы – парные, сильно вытянутые, лежат по бокам позвоночника примерно от уровня грудных плавников до клоаки (рис. 20, 1; рис. 21, 1). Почки акул относятся к мезонефрическому типу. В заднем отделе почек на их брюшной поверхности неясно видны тоненькие трубочки – мочеточники (рис. 20, 2; рис. 21, 2). Они открываются в полость вдающегося в клоаку мочевого (у самок; рис. 21, 3) или мочеполового (у самцов; рис. 20, 3) сосочка, на вершине имеющего отверстие.

Самцы имеют парные семенники (рис. 20, 4); они лежат в виде удлиненных тел по бокам пищевода под лопастями печени. От семенников отходят тонкие семявыносящие каналы (рис. 20, 5), видные как тонкие беловатые нити, проходящие по брыжейке, на которой подвешен семенник (пинцетом слегка оттянуть семенник). Семявыносящие каналы впадают в верхнюю часть почки, фактически выполняющую функцию придатка семенника. Каналы этой части почки сливаются в семяпровод – вольфов канал (рис. 20, 6); он проходит по средней линии брюшной поверхности почки.

У половозрелых самцов самая концевая часть семяпровода образует расширение – семенной пузырек. Оба семяпровода (вольфовы каналы) открываются в полость вдающегося в клоаку мочеполового сосочка. К концу каждого вольфова канала примыкает, открываясь тоже в полость мочеполового сосочка, тонкостенный полый вырост – семенной мешок. Семенные мешки – остатки задней части мюллеровых каналов. Полость мочеполового сосочка открывается в клоаку расположенным на его вершине мочеполовым отверстием (рис. 20, 3).

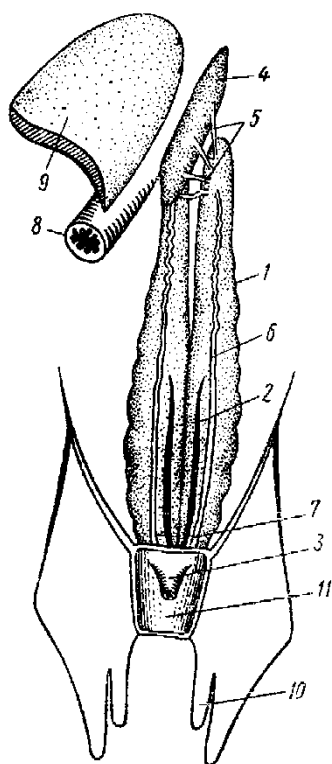


Рис. 20. Схема мочеполовой системы самца акулы:

1 – почка, 2 – мочеточник, 3 – мочеполовой сосочек, 4 – левый семенник (правый семенник не изображен), 5 – семявыносящие каналцы, 6 – семяпровод, 7 – семенной пузырек, 8 – семенной мешок, 9 – печень, 10 – копулятивный отросток брюшного плавника, 11 – полость клоаки

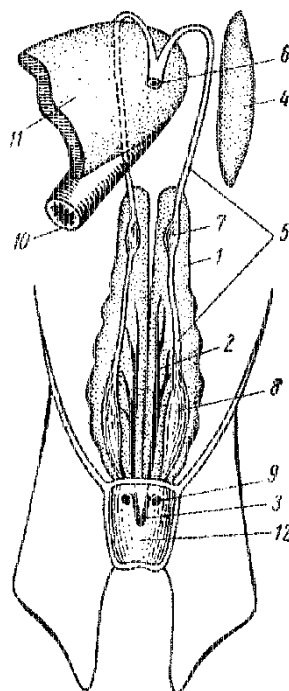


Рис. 21. Схема мочеполовой системы самки акулы:

1 – почка, 2 – мочеточник, 3 – мочевого сосочек, 4 – левый яичник (правый яичник не нарисован), 5 – яйцевод, 6 – общая воронка обоих яйцеводов, 7 – скорлуповая железа, 8 – «матка», 9 – отверстие яйцевода, 10 – пищевод, 11 – печень, 12 – полость клоаки

Формирование мужских половых клеток происходит в канальцах семенника. Еще не окончательно созревшие сперматозоиды через семявыносящие каналцы попадают в переднюю часть почки. Здесь происходит их дозревание. Зрелые сперматозоиды скапливаются в семенных пузырьках и семенных мешках. При оплодотворении сокращениями стенок семенных пузырьков и семенных мешков сперматозоиды выталкиваются в клоаку самца, откуда при помощи копулятивных органов вводятся в клоаку самки.

У самок парные яичники (рис. 21, 4) хорошо видны по бокам пищевода (так же, как у самцов семенники). Парные яйцеводы (рис. 21, 5), или мюллеровы каналы, расположены на брюшной поверхности почек. Передние концы правого и левого яйцеводов, огибая печень, соединяются в общую воронку яйцеводов (рис. 21, 6); она находится на брюшной поверхности центральной лопасти печени. В области передней части почек яйцеводы образуют небольшие расширения – скорлуповые железы (рис. 21, 7), секрет которых формирует оболочку яйца. Расширенную заднюю часть каждого яйцевода называют «маткой» (рис. 21, 8). «Матки» открываются в полость клоаки самостоятельными отверстиями (рис. 21, 9) по бокам мочевого сосочка.

Созревшее яйцо через разрыв в стенке яичника выпадает в полость тела и, скатываясь

по поверхности печени, попадает в увеличившуюся воронку яйцеводов. Таким образом, яичник не имеет непосредственной связи с яйцеводами. Перистальтические сокращения стенок яйцеводов перемещают яйцо по направлению к «матке». Для акул характерно внутреннее оплодотворение: слияние яйцеклетки со сперматозоидом происходит в верхних отделах яйцеводов. У живородящих форм яйца задерживаются в маточных отделах яйцеводов до полного формирования зародыша; у яйцекладущих видов одетые плотной оболочкой яйца выделяются наружу.

Тема 5. СКЕЛЕТ АКУЛЫ

МАТЕРИАЛ И ОБОРУДОВАНИЕ

Т а б л и ц ы: череп акулы; плечевой пояс и скелет грудного плавника акулы; тазовый пояс и скелет брюшных плавников акулы; скелет хвостового плавника акулы.

На одного-двух студентов необходимы:

1. Заранее отпрепарированные и хранящиеся в 70%-ном спирте: череп акулы (осевой вместе с висцеральным); плечевой пояс с грудными плавниками; тазовый пояс с брюшными плавниками; хвостовой плавник; позвонки акулы.
2. Ванночка.
3. Пинцет.
4. Препарировальные иглы – 2.

ЗАДАНИЕ

Рассмотреть особенности строения черепа, позвоночника, парных и непарных конечностей акулы. Сделать следующие рисунки:

1. Череп акулы сбоку.
2. Плечевой пояс с грудным плавником.
3. Тазовый пояс с брюшными плавниками.
4. Хвостовой плавник.

ОПИСАНИЕ СКЕЛЕТА

Скелет хрящевых рыб образован хрящевой тканью и разделяется на следующие отделы: осевой скелет (позвочник), череп, парные плавники и их пояса, непарные плавники.

Осевой скелет представлен позвоночным столбом, образованным хрящевыми позвонками. Хорда в значительной степени редуцирована; она сохраняется в виде относительно тонкого тяжа, пронизывающего тела позвонков и расширяющегося в местах соединения двух соседних позвонков. Позвоночник подразделяется на два отдела: туловищный и хвостовой.

Каждый позвонок состоит из тела позвонка (рис. 22, 2), имеющего цилиндрическую форму. Передняя и задняя поверхности тела позвонка вогнуты; такие позвонки называются двояковогнутыми или **амфицельными**.

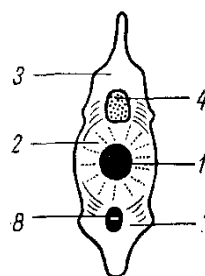
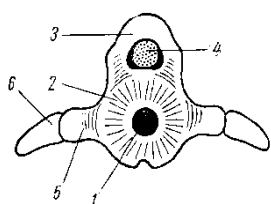


Рис. 22. Поперечный разрез позвонков акулы.

А – туловищный позвонок, Б – хвостовой позвонок:

1 – хорда, 2 – тело позвонка, 3 – верхняя дуга, 4 – спинной мозг, 5 – поперечный отросток, 6 – ребро, 7 – нижняя дуга, 8 – гемальный канал

Пространство, образованное вогнутыми поверхностями тел соседних позвонков, заполнено хордой. В центре тел позвонков имеется сквозной продольный канал, также заполненный хордой (рис. 22, 1). От верхнебоковых поверхностей тел позвонков отходят парные выросты, вверху смыкающиеся друг с другом; они образуют верхние дуги (рис. 22, 3). Верхние дуги имеют широкое основание и суженную вершину. В местах соединения соседних позвонков между верхними дугами вклиниваются хрящевые вставочные пластинки; при рассматривании сбоку они имеют вид треугольников, направленных вершинами книзу. В канале, образованном верхними дугами и вставочными пластинками, располагается спинной мозг (рис. 22, 4).

От боковых сторон туловищных позвонков отходят короткие поперечные отростки (рис. 22, 5), к которым причленяются очень короткие хрящевые ребра (рис. 22, 6). В хвостовых позвонках поперечные отростки направлены вниз и смыкаются, давая нижние дуги (рис. 22, 7). Между нижними дугами соседних позвонков имеются маленькие, плохо заметные вставочные пластинки. Канал, образованный нижними дугами, называется гемальным; в нем располагаются основные кровеносные сосуды хвостового отдела – хвостовая артерия и хвостовая вена. Благодаря развитию нижних дуг и формированию гемального канала эти сосуды не пережимаются при резких изгибах хвоста.

Череп состоит из двух отделов: осевого (мозговая коробка) и висцерального (скелет ротового и жаберного аппаратов).

Мозговой отдел черепа представляет собой сплошную хрящевую коробку, прикрывающую головной мозг со всех сторон (только в крыше черепа остается небольшое отверстие – фонтанель, затянутое соединительной тканью). В этой сплошной черепной коробке различают несколько частей. Спереди вытянутый хрящ поддерживает рыло – рострум (рис. 23, 1). У основания рострума лежат обонятельные капсулы (рис. 23, 2). Позади них расположены обширные углубления боковых стенок черепа – глазницы (рис. 23, 3), в которых помещаются глаза. За глазницами располагается слуховой отдел черепа (рис. 23, 4), в стенках которого заключены слуховые капсулы. Задняя часть черепа называется затылочным отделом (рис. 23, 5). В нем имеется большое затылочное отверстие, через которое проходит спинной мозг. К затылочному отряду черепа неподвижно прикрепляется первый туловищный позвонок. Сверху головной мозг защищает хрящевая крыша черепа (рис. 23, 6). Основание черепа довольно широкое; черепная коробка, внутри которой заключен головной мозг, разделяет глазницы. Такой тип черепа называется **платибазальным**.

Висцеральный отдел черепа представлен серией подвижных, расчлененных хрящевых дуг. Передняя дуга – челюстная – состоит из двух парных отделов: небно-квадратного хряща (рис. 23, 6), выполняющего функцию верхней челюсти, и подвижно сочлененного с ним меккелева хряща (рис. 23, 7), составляющего нижнюю челюсть. Небно-квадратные хрящи правой и левой сторон спереди срастаются; то же происходит и с меккелевыми хрящами.

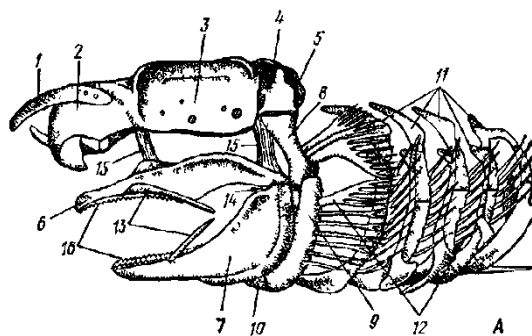


Рис. 23. Череп акулы сбоку:

1 – рострум, 2 – обонятельная капсула, 3 – глазница, 4 – слуховой отдел, 5 – затылочный отдел, 6 – небно-квадратный хрящ, 7 – меккелев хрящ, 8 – подвесок, 9 – гиоид, 10 – непарный элемент подъязычной дуги, 11 – жаберные дуги (I-V), 12 – губные хрящи

Позади челюстной дуги располагается подъязычная дуга, состоящая из двух парных и одного непарного хрящей. Верхний парный хрящ называют подвеском – гиомандибуляре (рис. 23, 8). Своей верхней частью подвесок при помощи сустава и связок подвижно прикрепляется к слуховому отделу осевого черепа, а к его нижнему концу подвижно прикрепляются: челюстная дуга и нижний парный элемент подъязычной дуги – гиоид (рис. 23, 9).

Гиоиды правой и левой сторон соединяются через непарный элемент – основной гиоидный хрящ – копулу (рис. 23, 10), который поддерживает складку языка.

Таким образом, у акулосых рыб челюстная дуга соединяется с мозговым черепом через верхний элемент подъязычной дуги – гиомандибуляре. Такой тип соединения челюстной дуги с осевым черепом называется **гиостилией**.

Позади подъязычной дуги располагаются пять пар жаберных дуг (рис. 23, 11), каждая из которых состоит из четырех подвижно соединенных между собой хрящевых элементов. Каждая жаберная дуга одной стороны соединяется с соответствующей дугой другой стороны через непарные элементы жаберных дуг – копулы, которые иногда частично сливаются друг с другом. Это обеспечивает укрепление нижней части жаберного аппарата. На боковой поверхности жаберных дуг в один ряд расположены палочковидные хрящи – жаберные тычинки, не пропускающие пищу в жаберные щели. Все жаберные дуги соединяются друг с другом и с осевым скелетом связками и пучками межжаберных мышц.

Впереди челюстной дуги располагаются маленькие хрящи – губные (рис. 23, 13) – остатки двух редуцированных висцеральных дуг, лежавших впереди челюстной.

Парные конечности и их пояса. Плечевой пояс (рис. 24) имеет вид хрящевого полукольца, лежащего в мускулатуре стенок тела позади жаберного отдела. На его боковой поверхности с каждой стороны имеются сочленовные выросты (рис. 24, 3). Часть пояса, лежащая дорзальнее этого выроста, называется лопаточным отделом (рис. 24, 1), вентральнее – коракоидным (рис. 24, 2). В основании скелета свободной конечности (грудного плавника) расположены три уплощенных базальных хряща (рис. 24, 4), причлененных к сочленовному выросту плечевого пояса. Дистальнее базальных хрящей расположены три ряда палочковидных радиальных хрящей (рис. 24, 5). Остальная часть лопасти свободного плавника поддерживается многочисленными тонкими эластиновыми нитями (рис. 24, 6) – элементами вторичного кожного скелета.

Тазовый пояс представлен хрящевой пластинкой (рис. 25, 1), лежащей в толще брюшной мускулатуры перед клоакальной щелью. К его концам причленяется скелет брюшных плавников. В брюшных плавниках имеется только один базальный элемент

(рис. 25, 2). Он сильно удлиннен, и к нему прикрепляется один ряд радиальных хрящей (рис. 25, 3). Остальная часть свободного плавника поддерживается эластиновыми нитями (рис. 25, 5).

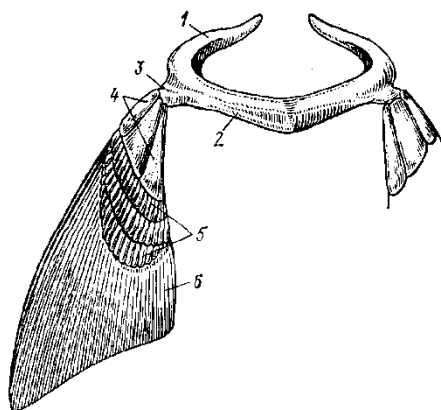


Рис. 24. Плечевой пояс и скелет грудного плавника акулы:

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

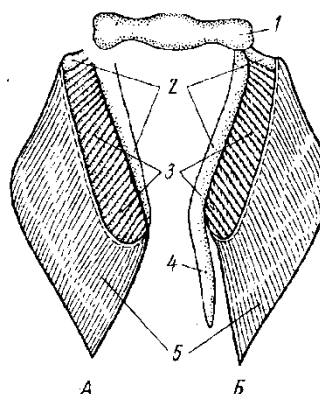


Рис. 25. Тазовый пояс и скелет брюшных плавников акулы.

А – плавник самки; Б – плавник самца:

1 – тазовая пластинка, 2 – базальный хрящ брюшного плавника, 3 – радиальные хрящи, 4 – копулятивный вырост базального хряща брюшного плавника самца, 5 – эластиновые нити

У самцов удлинненный базальный элемент продолжается за пределы лопасти плавника как скелетная основа копулятивного выроста (рис. 25, 4).

Непарные плавники. Представлены хвостовым, анальным и спинными плавниками. У колючей акулы анального плавника нет.

Хвостовой плавник (рис. 26) акул гетероцеркальный; т. е. его верхняя лопасть значительно длиннее нижней; осевой скелет – позвоночник (рис. 26, 3) заходит только в верхнюю лопасть. Скелетную основу хвостового плавника образуют удлинненные верхние и нижние дуги позвонков и ряд дорзоспинальных хрящей (рис. 26, 4), прикрепляющихся к верхним дугам хвостовых позвонков. Большая часть лопасти хвостового плавника поддерживается эластиновыми нитями (рис. 26, 5).

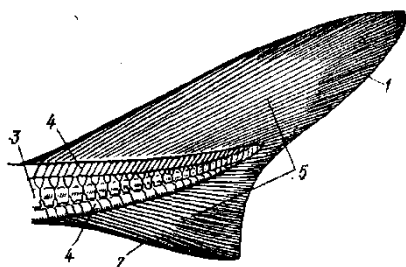


Рис. 26. Гетероцеркальный хвостовой плавник акулы:

1 – верхняя лопасть, 2 – нижняя лопасть хвостового плавника, 3 – позвоночный столб, 4 – дорзоспинальные хрящи, 5 – эластиновые нити

В основании скелета спинных и анального плавников лежат радиальные хрящи, которые погружены в толщу мускулатуры. Иногда они сливаются в более крупные образования. Свободная лопасть плавника поддерживается эластиновыми нитями. У колючей акулы перед каждым спинным

плавником расположен роговой шип, который, как и плакоидные чешуи, представляет собой элемент кожного скелета.

Тема 6. ВНЕШНЕЕ И ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ КОСТНЫХ РЫБ

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ОБЪЕКТА

Подтип Позвоночные, *Vertebrata*
Класс Костные рыбы, *Osteichthyes*
Подкласс Лучеперые, *Actinopterygii*
Группа Костистые рыбы, *Teleostei*
Отряд Окунеобразные, *Perciformes*
Представитель – Окунь речной, *Perca fluviatilis*

МАТЕРИАЛ И ОБОРУДОВАНИЕ

Т а б л и ц ы: общее расположение внутренних органов окуня речного; схема кровеносной системы костистой рыбы; головной мозг костистой рыбы.

На одного-двух студентов необходимы:

1. Окунь (свежий или фиксированный).
2. Ванночка.
3. Скальпель.
4. Пинцет.
5. Ножницы.
6. Препарировальные иглы – 2.
7. Булавки – 10–15.
8. Вата гигроскопическая.
9. Марлевые салфетки – 1–2.

ЗАДАНИЕ

Познакомиться с особенностями внешнего вида рыбы. Произвести вскрытие; рассмотреть строение основных систем внутренних органов. Сделать следующие рисунки.

1. Общее расположение внутренних органов.
2. Схема кровеносной системы костной рыбы.

Форма тела костистых рыб очень разнообразна. Подразделение его на голову, туловище и хвост нечеткое. По бокам головы видны относительно крупные жаберные крышки (рис. 27, 2). Их задний край служит границей головного и туловищного отделов. Костные жаберные крышки покрыты кожей, края которой сзади выступают, прикрывая общее (одно с каждой стороны) жаберное отверстие.

ВНЕШНИЙ ВИД

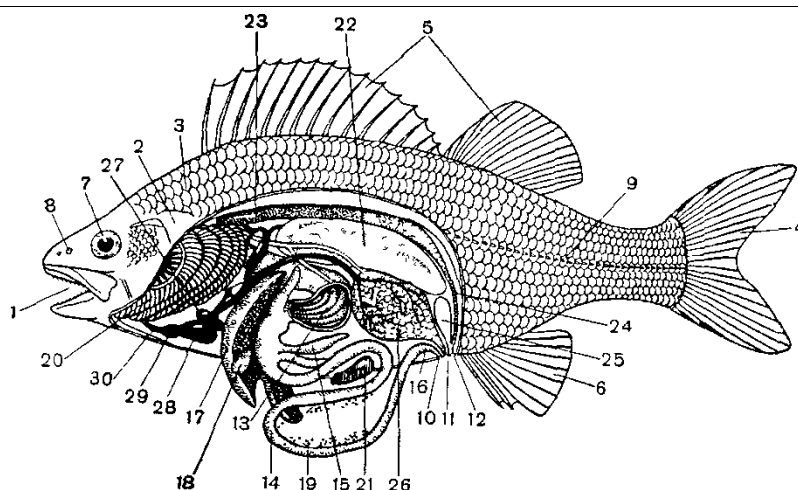


Рис. 27. Внешнее и внутреннее строение окуня:

1 – рот с зубами; 2 – жаберная крышка; 3 – костная чешуя; 4 – гомоцеркальный хвостовой плавник; 5 – спинные плавники; 6 – анальный плавник; 7 – глаза, 8 – ноздря, 9 – боковая линия; 10 – анальное отверстие; 11 – половое отверстие; 12 – выделительное отверстие; 13 – вскрытый желудок с продольными складками; 14 – кишка; 15 – пилорические выросты; 16 – прямая кишка; 17 – печень; 18 – желчный пузырь; 19 – поджелудочная железа; 20 – жабры; 21 – селезенка; 22 – плавательный пузырь; 23 – почки; 24 – мочеточник, 25 – мочевой пузырь, 26 – яичники; 27 – предсердие; 28 – желудочек; 29 – луковица аорты; 30 – брюшная аорта

Рот у костных рыб расположен на переднем конце головы, отчего таких рыб называют конечноротыми (рис. 27, 1). По бокам головы перед глазами располагаются ноздри (рис. 27, 8). Они имеют вид ямок, каждая из которых подразделена поперечной перегородкой на два отверстия. Ноздри не сообщаются с ротовой полостью (проверить введением иголки или щетинки).

Туловище покрыто костной чешуей. Каждая чешуйка представляет собой тонкую, округлой формы костную пластинку, которая передним краем укреплена в коже. У окуня свободный (задний) край чешуи зазубрен, такая чешуя носит название **ктеноидной**. У некоторых других видов рыб (например, у представителей семейства Карповые) свободный край чешуи гладкий, такая чешуя называется **циклоидной**. Чешуи снаружи покрыты тонким эпидермисом. Из-за замедления роста чешуи осенью и зимой и более интенсивного роста летом на чешуе образуются так называемые годовые кольца: более светлые (интенсивно росшие) участки чешуи чередуются с более темными (зоны замедленного роста). Подсчет годовых колец позволяет определить возраст рыбы.

При рассмотрении свежего материала хорошо заметно, что тело рыбы покрыто слизью. Слизь выделяется многочисленными одноклеточными кожными железами.

Вдоль боков туловища тянется боковая линия (рис. 27, 9), обнаруживаемая при внешнем осмотре в виде тонких отверстий, прободающих чешуи. Эти отверстия ведут в особые каналы, где располагаются органы боковой линии с нервными окончаниями, воспринимающими колебания окружающей тело воды. На голове боковая линия разделяется на несколько ветвей (надглазничную, подглазничную, подъязычно-челюстную и др.).

По бокам передней части туловища видны парные, относительно небольшие грудные плавники, а ближе к заднему концу туловища – парные брюшные плавники.

На брюшной стороне туловища, каудальнее места прикрепления брюшных плавников, заметно анальное отверстие (рис. 27, 10), а сразу за ним отверстие половых протоков (рис. 27, 11) и выделительное отверстие (рис. 27, 12). Место расположения

заднепроходного, полового и мочевого отверстий служит границей туловищного и хвостового отделов.

Хвостовой отдел имеет непарные плавники: хвостовой (рис. 27, 4) и подхвостовой, или анальный, (рис. 27, 6). У костистых рыб лопасти хвостового плавника внешне равны по величине – такой тип хвостового плавника называют **гомоцеркальным** (вторичноравнолопастной – позвоночный столб заходит в верхнюю лопасть хвостового плавника). Анальный плавник расположен впереди нижней лопасти хвостового плавника. На спинной стороне туловищного отдела окуня располагаются два спинных плавника (рис. 27, 5). У других костистых рыб иногда их бывает один, три и даже больше)

Мышечная система костных рыб в принципе сходна с акуловыми.

ВСКРЫТИЕ

1. Ножницами сделать короткий поперечный разрез брюшной стенки впереди анального отверстия.

2. Осторожно ввести в разрез тупую ветвь ножниц по направлению к голове и, все время прижимая эту ветвь к брюшной стенке (чтобы не повредить внутренностей), сделать разрез вдоль средней линии брюха. Разрез довести до самой передней части так называемого перешейка (часть брюшной стенки, вдающаяся между нижними краями жаберных крышек), перерезав кости плечевого пояса.

3. От начала продольного разреза (у анального отверстия) сделать еще один разрез – вверх до позвоночника.

4. Приподнимая боковую стенку тела, вести разрез вперед вдоль позвоночника до жаберной крышки, отделяя боковую стенку тела.

5. Срезать жаберную крышку.

6. Осторожно с помощью пинцета, скальпеля и иглолок освободить препарат от кусков мышц и пленок, мешающих его рассмотреть (особенно аккуратно надо действовать в области сердца и отходящей от него брюшной аорты!). Кровь отсасывать ватными тампонами.

7. Последовательно рассмотреть строение различных систем внутренних органов.

ОБЩАЯ ТОПОГРАФИЯ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ

Кровеносная система. Сердце располагается в нижней передней части полости тела, в основании перешейка. Венозная кровь собирается в венозной пазухе, или венозном синусе (рис. 28, 1). Отсюда кровь переходит в предсердие (рис. 28, 27; рис. 28, 2) и затем в более толстостенный желудочек (рис. 27, 28; рис. 28, 3).

В отличие от хрящевых костистые рыбы не имеют артериального конуса (точнее, он рудиментарен и при внешнем осмотре незаметен). Непосредственно от желудочка отходит крупная брюшная аорта (рис. 27, 30; рис. 28, 5), образующая в этом месте расширение – луковичку аорты (рис. 27, 29; рис. 28, 4). Брюшная аорта отдает четыре пары приносящих жаберных артерий (рис. 28, 6).

При обычной препарировке периферическую часть кровеносной системы, описание которой дается далее, рассмотреть не удастся (для детального ознакомления с кровеносной системой нужно иметь специальные препараты с цветной инъекцией сосудов). В жаберных лепестках каждая приносящая жаберная артерия распадается на систему капилляров. Через их стенки происходит газообмен крови с омывающей жабры водой. Обогащенная кислородом артериальная кровь по системе капилляров собирается в выносящие жаберные артерии, которые на спинной стороне впадают в парные корни спинной аорты. Корни аорты в заднем отделе головы сливаются, образуя непарную спинную аорту; она проходит под позвоночником и отправляет многочисленные артериальные сосуды ко всем участкам тела.

Венозная кровь из хвостового отдела идет по непарной хвостовой вене (рис. 28, 10), которая разделяется на две воротные вены почек (рис. 28, 11), входящие в почки. У костистых рыб в отличие от хрящевых воротная система образуется только в левой почке. Из

почек кровь по парным задним кардинальным венам (рис. 28, 13) направляется вперед. На уровне сердца задние кардинальные вены сливаются с передними кардинальными венами, несущими кровь от головы (иногда их называют верхними яремными венами. В результате слияния задних и передних кардинальных вен образуются парные кювьеровы протоки (рис. 28, 9), впадающие в венозную пазуху. В нее же впадает несущая кровь от нижних частей головы нижняя яремная вена (рис. 28, 8).

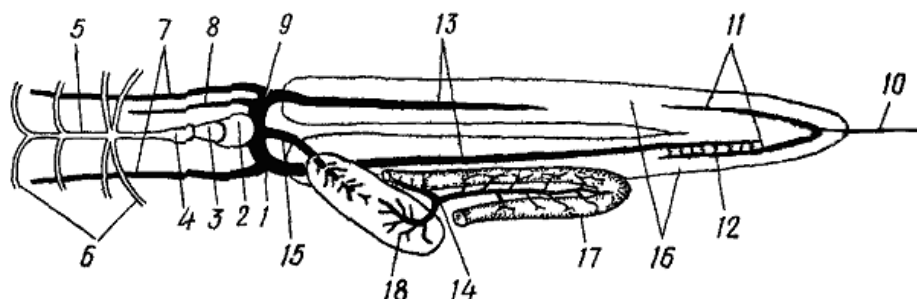


Рис. 28. Схема кровеносной системы костистой рыбы (вид снизу; не показаны выносящие жаберные артерии, их слияние в спинную аорту и ветвление последней): 1 – венозная пазуха, 2 – предсердие, 3 – желудочек, 4 – луковица аорты, 5 – брюшная аорта, 6 – приносящие жаберные артерии, 7 – передние кардинальные вены, 8 – яремная вена, 9 – кювьеров протоки, 10 – хвостовая вена, 11 – воротные вены почек, 12 – анастомозы между воротной веной правой почки и правой задней кардинальной веной, 13 – задние кардинальные вены, 14 – воротная вена печени, 15 – печеночная вена, 16 – почки, 17 – кишечник, 18 – печень

От кишечника кровь по воротной вене печени (рис. 28, 14) попадает в печень, где эта вена распадается на систему капилляров, т. е. образует воротную систему печени. По выходе из воротной системы печени кровь по короткой печеночной вене (рис. 28, 15) попадает в венозную пазуху. Боковых вен, свойственных хрящевым рыбам, у костистых рыб нет.

У костистых рыб, как и у хрящевых, один замкнутый круг кровообращения. В сердце рыб находится только венозная кровь. Сокращениями сердца эта кровь направляется в жабры, где происходит освобождение от углекислого газа и насыщение кислородом. Насыщенная кислородом артериальная кровь, выходящая из жаберной системы, по многочисленным артериям направляется к различным органам и тканям тела, где происходит обратный процесс: отдача кислорода из крови в ткани и насыщение крови углекислотой, т. е. превращение крови из артериальной в венозную. По системе вен венозная кровь возвращается в сердце. Понятия «артериальная» и «венозная» кровь определяют качественные отличия в газовом составе крови. Эти понятия не всегда совпадают с названиями кровеносных сосудов. Так, по брюшной аорте (артерии) и по приносящим жаберным артериям движется венозная кровь; независимо от состава крови артериями называют сосуды, по которым кровь идет от сердца, а венами – сосуды, по которым кровь направляется к сердцу.

Дыхательная система. Органами дыхания у костистых рыб служат жабры, имеющие, как и у хрящевых рыб, эктодермальное происхождение. С каждой стороны располагаются четыре полные жабры; у некоторых рыб рудиментарная полужабра находится на внутренней стороне жаберной крышки. Вырежьте кусок жабры и рассмотрите ее строение. Межаберных перегородок, характерных для хрящевых рыб, у костных рыб нет. Два ряда жаберных лепестков своими основаниями прикрепляются непосредственно к костной жаберной дуге или к рудименту межаберной перегородки, а их

свободные окончания свешиваются в околожаберную полость. Эта полость снаружи прикрыта костной жаберной крышкой, имеющей существенное значение в акте дыхания. С внутренней стороны каждой жаберной дуги имеются многочисленные отростки – жаберные тычинки, идущие по направлению к соседней жаберной дуге. Жаберные тычинки образуют своеобразный цедильный аппарат, препятствующий выходу пищевых частиц из глотки через жаберную полость наружу. У видов, питающихся планктоном (например, сельдей), этот аппарат представлен особенно длинными и густо сидящими тычинками.

Через стенки кровеносных капилляров в жаберных лепестках, как уже говорилось, происходит газообмен крови с омывающей жабры водой. Более крупные сосуды (приносящие и выносящие жаберные артерии) проходят по жаберным дугам в основании жаберных лепестков.

Пищеварительная система. У большинства рыб в захвате пищи участвуют вторичные челюсти и элементы первичных челюстей. У окуня на челюстных костях, а также на небных костях и сошнике, имеются зубы (у карповых зубы на челюстях отсутствуют; на последней жаберной дуге у большинства карповых хорошо развиты мощные глоточные зубы). Без четких границ ротовая полость переходит в глотку, прободенную жаберными щелями. Мускулистого языка нет. В глубине глотки начинается короткий пищевод, который почти сразу же переходит в желудок (рис. 27, 13). В начальной части кишечника расположены пилорические придатки (рис. 27, 15). Здесь же в кишечник впадают протоки желчного пузыря и поджелудочной железы. За желудком следует слабо дифференцированный кишечник, открывающийся наружу анальным отверстием (рис. 27, 10).

Сразу за сердцем в передней части брюшной полости под желудком располагается крупная печень (рис. 27, 17). На ее внутренней стороне находится желчный пузырь (рис. 27, 18) – полость, в которой скапливается вырабатываемая в печени желчь. Поджелудочная железа в виде небольших долек разбросана в брыжейке по всей длине кишечника (рис. 27, 19). Компактная селезенка расположена в брыжейке кишечника (рис. 27, 21).

Над кишечником в верхней части брюшной полости находится крупный плавательный пузырь (рис. 27, 22), который служит гидростатическим органом. Плавательный пузырь окуня во-взрослом состоянии полностью изолирован от кишечника.

Мочеполовая система. В верхней части брюшной полости по бокам плавательного пузыря располагаются парные половые железы. У самок окуня половая железа представлена непарным яичником (рис. 27, 26), который имеют хорошо заметную «зернистую» структуру. Задний, вытянутый отдел яичника играет роль выводного протока и открывается половым отверстием (рис. 27, 11) позади анального отверстия (у большинства видов яичники парные).

Половые железы самцов – длинные, гладкие, довольно плотные семенники; они занимают такое же положение, как и яичники.

Задние отделы семенников превратились в короткие выносящие протоки, открывающиеся общим половым отверстием позади анального отверстия.

Чтобы рассмотреть почки, нужно удалить кишечник и плавательный пузырь. Почки (рис. 27, 23) располагаются на спинной стороне полости тела по обе стороны от позвоночника. По их краю проходят мочеточники (рис. 27, 24), которые, выйдя из почек, сливаются в единый непарный мочевой проток. Мочевой пузырь (рис. 27, 25) представляет собой вырост передней стенки начальной части этого протока. Непарный мочевой проток открывается наружу мочевым отверстием (рис. 27, 12) позади полового отверстия.

Тема 7. СКЕЛЕТ КОСТИСТЫХ РЫБ

МАТЕРИАЛ И ОБОРУДОВАНИЕ

Т а б л и ц ы: схема расположения костей в черепе костной рыбы; плечевой пояс и скелет грудного плавника судака; тазовый пояс и скелет брюшных плавников судака; скелет хвостового плавника судака.

На одного-двух студентов необходимы:

1. Смонтированный на картонных планшетах разборный скелет судака.

Смонтированный скелет судака на подставке – один на всю группу.

ЗАДАНИЕ

Рассмотреть скелет в целом. Найти его основные части: череп, позвоночник, скелет парных конечностей и их поясов, скелет непарных конечностей. Рассмотреть детали строения отдельных частей скелета. Сделать следующие рисунки:

2. Схема расположения костей в черепе костной рыбы.
3. Грудной пояс с плавником.
4. Тазовый пояс с плавником.
5. Хвостовой плавник.

ОПИСАНИЕ СКЕЛЕТА

Осевой скелет (позвоночник). Осевой скелет костистых рыб составлен многочисленными костными позвонками. Тела позвонков спереди и сзади вогнутые – такие позвонки называют **амфицельными**. Пространство, образующееся между вогнутыми поверхностями соседних позвонков, и узкий канал, пронизывающий в центре тела позвонков, заполнены остатками хорды, имеющей четковидную форму. Позвоночник делится на два отдела: туловищный и хвостовой; позвонки этих отделов отличаются своим строением.

Туловищные позвонки (рис. 29, А) имеют округлое в поперечном сечении тело (29, 1), от которого в стороны отходят поперечные отростки (рис. 29, 2). К этим отросткам причленяются ребра (рис. 29, 3), а к некоторым ребрам – тоненькие мышечные косточки (рис. 29, 8). От верхней (спинной) части позвонка отходят верхние дуги (рис. 29, 4), замыкающиеся остистым отростком (рис. 29, 5). В канале, образованном верхними дугами позвонков, располагается спинной мозг.

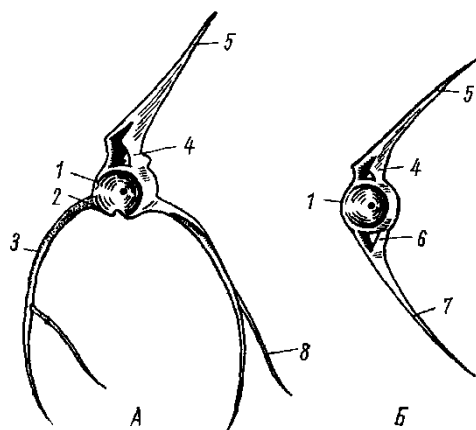


Рис. 29. Позвонки судака.

А – туловищный позвонок;

Б – хвостовой позвонок:

- 1 – тело позвонка, 2 – поперечный отросток, 3 – ребро, 4 – верхняя дуга, 5 – верхний остистый отросток, 6 – нижняя дуга, 7 – нижний остистый отросток, 8 – мышечная косточка

Хвостовые позвонки (рис. 29, Б) также имеют тело и верхние дуги, но поперечные отростки их смещены вниз и образуют нижние дуги (рис. 29, 6), замыкающиеся непарным нижним остистым отростком (рис. 29, 7). Канал, образуемый нижними дугами хвостовых позвонков, носит название гемального; в нем располагаются хвостовые артерия и вена. Расположение этих крупных кровеносных сосудов внутри костного канала предохраняет их от сдавливания при сокращениях мощной мускулатуры хвоста.

Череп. Как и у хрящевых рыб, череп костистых рыб состоит из двух отделов: осевого черепа, или мозговой коробки, и лицевого, или висцерального, черепа. Но в

отличие от хрящевых череп костистых рыб почти целиком образован костной тканью и состоит из многочисленных отдельных костей.

Мозговой отдел черепа костистых рыб подразделяется на те же отделы, что и у хрящевых рыб. В каждом отделе образуется несколько костей. Затылочный отдел черепа составлен четырьмя костями: основной, или нижней, затылочной (рис. 30, 3), двумя боковыми затылочными (рис. 30, 10) и верхней затылочной (рис. 30, 26). Эти кости окаймляют большое затылочное отверстие, через которое головной мозг соединяется со спинным. В слуховом отделе черепа располагается по пять ушных костей (рис. 30, 29–33) с каждой стороны. В области глазницы имеются парные боковые клиновидные (рис. 30, 15) и глазоклиновидные кости (рис. 30, 20). Последние расположены на тонкой межглазничной перегородке и при препарировке, как правило разрушаются; у судака их нет. В основании мозговой коробки образуется основная клиновидная кость (рис. 30, 4); при рассматривании черепа сбоку виден лишь ее передний конец. Впереди, в области обонятельного отдела, находятся парные боковые обонятельные (рис. 30, 7) и непарная средняя обонятельная (рис. 30, 16) кости. Все эти кости по происхождению замещающие (первичные), они возникли путем замещения соответствующих участков хрящевого черепа костной тканью.

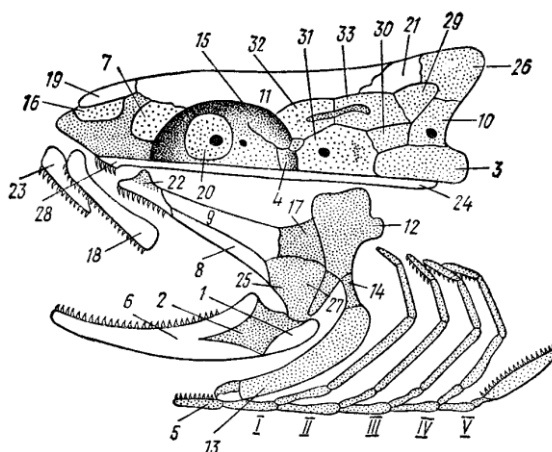


Рис. 30. Схема расположения костей в черепе костистой рыбы.

Основные кости и хрящ заштрихованы, покровные кости – белые:

1 – угловая, 2 – сочленовная, 3 – основная затылочная, 4 – основная клиновидная, ушные кости, 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, 26 – верхняя затылочная, 27 – дополнительная – symplecticum, 28 – сошник, 29–33 – ушные кости, I–V – жаберные дуги

Кости, прикрывающие череп сверху и снизу, по происхождению относятся к покровным (вторичным) костям. Они закладываются в соединительнотканном слое кожи и позже, погружаясь под кожу, прирастают к хрящевой основе черепа. Среди них в крыше черепа заметны крупные плоские лобные кости (рис. 30, 11), покрывающие большую часть черепной коробки. Сзади от них по обе стороны от гребня верхней затылочной располагаются относительно небольшие теменные кости (рис. 30, 21). Спереди от лобных костей в области обонятельного отдела находятся парные носовые кости (рис. 30, 19), разделенные уже упоминавшейся средней обонятельной костью.

Дно черепа прикрыто крупной непарной костью, называемой парасфеноидом (рис. 30, 24), впереди которого расположен непарный сошник (рис. 30, 28), в своей передней части снабженный зубами.

При рассматривании черепа сбоку помимо уже отмеченных костей видно полукольцо из мелких косточек, окаймляющих глазницу – окологлазничных (рис. 31, 1). Передняя из них носит особое название – слезная кость (рис. 31, 2). Все эти кости покровные.

Висцеральный череп костистых рыб представлен серией висцеральных дуг: челюстной (самая передняя), подъязычной и пятью жаберными, из которых последняя (задняя) заметно редуцирована.

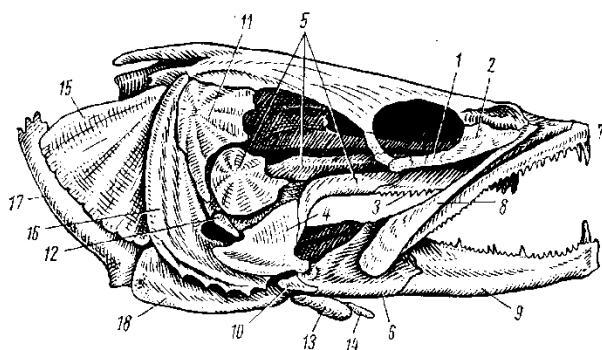


Рис. 31. Череп судака сбоку:

1 – окологлазничные кости, 2 – слезная кость, 3 – небная кость, 4 – квадратная кость, 5 – крыловидные кости. 6 – сочленовная кость, 7 – предчелюстная кость, 8 – верхнечелюстная кость, 9 – зубная кость, 10 – угловая кость, 11 – подвесок, 12 – симплектик (дополнительная), 13 – гиоид, 14 – копула подъязычной дуги, 15 – крышечная кость, 16 – предкрышечная кость, 17 – подкрышечная кость, 18 – межкрышечная кость

В челюстной дуге можно различить первичные и вторичные челюсти. Первичные челюсти образованы преимущественно замещающими костями и гомологичны хрящам небно-квадратному и меккелеву хрящевых рыб. В верхней челюсти они представлены спереди смешанной небной костью (рис. 30, 22, рис. 31, 3), сзади (в месте сочленения с нижней челюстью) – квадратной костью (рис. 30, 25, рис. 31, 4); между ними расположены три крыловидные кости (рис. 29, 5). Из них лишь одна – задняя крыловидная (рис. 30, 17) замещающая, тогда как остальные две – наружная крыловидная (рис. 30, 8) и внутренняя крыловидная (рис. 30, 9) – по происхождению покровные.

В нижней челюсти первична лишь одна сочленовная кость (рис. 30, 2, рис. 31, 6), осуществляющая подвижное приращение нижней челюсти к верхней (через квадратную кость).

Вторичные челюсти представлены предчелюстными (рис. 30, 23, рис. 31, 7) и верхнечелюстными (рис. 30, 18, рис. 31, 8) костями в верхней половине и крупной зубной костью (рис. 30, 6, рис. 31, 9) – в нижней. Кроме того, в нижней челюсти имеется еще маленькая угловая кость (рис. 30, 1, рис. 31, 10), приросшая к задне-нижнему краю сочленовной. Предчелюстная и зубная кости снабжены довольно крупными зубами. Вторичным челюстям принадлежит главная хватательная функция. Дополнительную функцию удерживания добычи выполняют зубы, расположенные на небных костях и сошнике.

Все перечисленные кости челюстной дуги – парные; они симметрично повторяются на правой и левой половинах челюстей.

Подъязычная дуга целиком составлена первичными (замещающими) костями. Верхний элемент ее – подвесок (рис. 30, 12, рис. 31, 11) верхним концом приращается к слуховому отделу осевого черепа, а нижним – через маленькую дополнительную косточку – *symplecticum*

(рис. 30, 27, рис. 31, 12) – к квадратной кости челюстной дуги. Кроме этого, подвесок срастается с задней крыловидной костью. Таким образом, подвесок выполняет функцию причленения челюстной дуги к осевому черепу; иными словами, череп у костистых рыб, как и у акул, **гиостилический**. Нижняя ветвь подъязычной дуги, гомологичная гиоидному хрящу акул, представлена несколькими окостенениями. Из них крупный – гиоид (рис. 30, 13, рис. 31, 13). Гиоиды правой и левой сторон соединяются через непарную кость (рис. 30, 5, рис. 31, 14), одновременно поддерживающую язык. К гиоиду прикрепляются тонкие изогнутые косточки – лучи жаберной перепонки, поддерживающие кожистый край жаберной крышки.

Жаберные дуги представлены каждая четырьмя парными косточками, подвижно сочлененными между собой и объединяющимися снизу при помощи непарных костных элементов – копул. Исключение составляет лишь пятая, самая задняя жаберная дуга, имеющая лишь один парный (нижний) отдел.

Жаберные крышки являются по сравнению с хрящевыми рыбами новообразованием. Каждая состоит из четырех вторичных (покровных) костей: крышки (рис. 31, 15), предкрышки (рис. 31, 16), подкрышки (рис. 31, 17) и межкрышки (рис. 31, 18). Жаберная крышка каждой стороны через предкрышечную кость прикрепляется к соответствующему подвеску и к квадратной кости.

Парные конечности и их пояса. Парные конечности представлены грудными и брюшными плавниками. Опорой грудных плавников в теле рыбы служит плечевой пояс (рис. 33). Он представлен двумя небольшими замещающими (первичными) и несколькими покровными костями. Верхняя из замещающих костей – лопатка (рис. 33, 1) – расположена в области причленения свободной конечности (ее легко отличить по небольшому круглому отверстию в центре кости). Сразу под ней находится коракоид (рис. 33, 2). Эти два элемента составляют первичный пояс. Они неподвижно соединены с крупной покровной костью клейтрум (рис. 33, 5), верхний конец которой направлен несколько вперед; к нему присоединяется небольшая кость надклеитрум (рис. 33, 4).

Клейтрум в свою очередь соединяется с заднетеменной костью (рис. 33, 5). Направленные вперед нижние концы правого и левого клейтрумов соединяются друг с другом. Позади клейтрума неподалеку от лопатки и коракоида расположена небольшая заднеключичная кость (рис. 33, 6). Все названные кости парные; они составляют вторичный плечевой пояс. Правая и левая заднетеменные кости причленяются к осевому черепу, что обеспечивает более прочную фиксацию пояса и таким образом усиливает его опорную функцию.

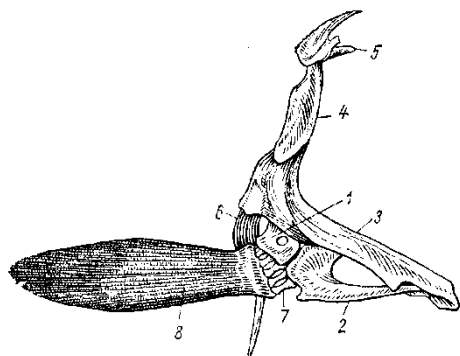


Рис. 33. Плечевой пояс и грудной плавник судака:

1 – лопатка, 2 – коракоид, 3 – клейтрум, 4 – надклеитрум, 5 – заднетеменная кость, 6 – заднеключичная кость, 7 – радиалии, 8 – костные кожные лучи

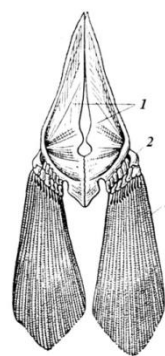


Рис. 34. Тазовый пояс и брюшной плавник судака:

1 – тазовые кости, 2 – кожные костные лучи

Грудной плавник в своем основании имеет один ряд мелких косточек – радиалий (рис. 33, 7), отходящих от лопатки (частично и от коракоида). Вся свободная лопасть плавника состоит из членистых кожных лучей (рис. 33, 8) (эти лучи составлены из мелких чешуеобразных косточек кожного происхождения; отсюда и их название). Особенность скелета грудных плавников костистых рыб, по сравнению с хрящевыми, заключается в редукции базалий. Подвижность грудных плавников увеличивается потому, что мышцы прикрепляются к расширенным основаниям кожных лучей, подвижно сочленяющихся с радиальями.

Тазовый пояс (рис. 34) представлен сливающимися друг с другом парными плоскими треугольными костями, лежащими в толще брюшной мускулатуры и не связанными с осевым скелетом. К боковым сторонам тазового пояса причленяются брюшные плавники. У большинства костистых рыб в скелете брюшных плавников отсутствуют базалий и полностью редуцировались радиалии: лопасть плавника поддерживается кожными костными лучами, расширенные основания которых непосредственно причленяются к тазовому поясу. Такое упрощение скелета брюшных плавников, видимо, связано с их ограниченными функциями.

Непарные конечности. Непарные конечности представлены спинными (у судака их два; некоторые виды имеют только один или три и даже больше спинных плавников), подхвостовым (анальным) и хвостовым плавниками. Анальный и спинные плавники состоят из костных лучей, подразделяющихся на внутренние (скрытые в толще мускулатуры) птеригофоры и наружные плавниковые лучи – лепидотрихии.

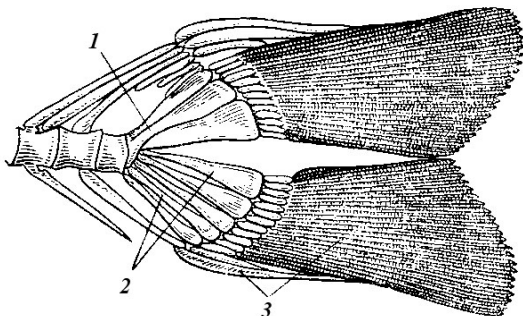


Рис. 35. Хвостовой плавник судака:

1 – конец позвоночного столба – уростиль, 2 – гипуралии, 3 – костные кожные лучи – лепидотрихии

Хвостовой плавник, как это было видно уже при наружном осмотре, имеет внешне равнолопастное строение, однако при рассмотрении его внутреннего скелета (рис. 35) видно, что концевые позвонки позвоночного столба сливаются в палочковидную косточку – уростиль (рис. 35, 1), которая заходит в основание лишь верхней лопасти плавника, а основание нижней лопасти поддерживается разросшимися, довольно широкими нижними дугами позвонков – гипуралиями (рис. 35, 2). Такой тип строения хвостового плавника, вполне или почти симметричного по внешней форме, но асимметричного по расположению внутреннего скелета, носит название гомоцеркального. Наружный скелет хвостового плавника составлен многочисленными кожными лучами – лепидотрихиями (рис. 35, 3).

Тема 8. ВНЕШНЕЕ И ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ ЗЕМНОВОДНЫХ

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ОБЪЕКТА

Подтип Позвоночные, *Vertebrata*
Класс Земноводные, *Amphibia*
Отряд Бесхвостые, *Anura (Ecaudata)*

Представитель – Лягушка травяная, *Rana temporaria*

МАТЕРИАЛ И ОБОРУДОВАНИЕ

Т а б л и ц ы: общее расположение внутренних органов лягушки; схема кровеносной системы земноводных; схема мочеполовой системы самца и самки лягушки; головной мозг лягушки.

На одного-двух студентов необходимы:

1. Свежеусыпленная лягушка.
2. Ванночка.
3. Скальпель.
4. Пинцет анатомический.
5. Ножницы хирургические.
6. Иглы препарировальные – 2.
7. Булавки 10–15 шт.
8. Стеклянная трубочка с оттянутым концом.
9. Вата гигроскопическая.
10. Марлевые салфетки – 2.

На каждом рабочем столе должны быть выставлены прозрачные цилиндрические сосуды с живыми лягушками.

ЗАДАНИЕ

Изучить особенности внешнего строения на живой лягушке. Провести наблюдения за процессом дыхания. Вскрыть фиксированную лягушку и рассмотреть строение основных систем органов. Сделать следующие рисунки:

1. Общее расположение внутренних органов.
2. Схема кровеносной системы.
3. Мочеполовая система другого по сравнению со вскрытым объектом пола.

ВНЕШНИЙ ВИД

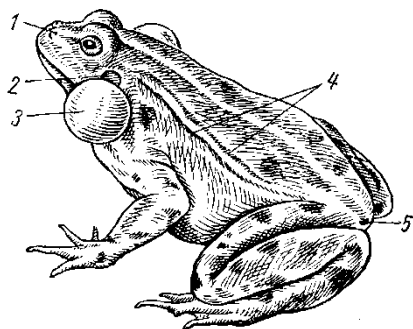


Рис. 1. Внешний вид самца прудовой лягушки:

1 – ноздря, 2 – барабанная перепонка, 3 – резонатор, 4 – спинно-боковые складки, 5 – отверстие клоаки

Тело лягушки подразделяется на голову, туловище, передние и более длинные задние конечности (приспособление к движению прыжками). Шея внешне не выражена (рис. 1). Передняя конечность состоит из плеча, предплечья и кисти, оканчивающейся 4 пальцами, задняя – из бедра, голени и стопы с 5–6 длинными пальцами, соединенными тонкой кожистой складкой – плавательной перепонкой (приспособление к плаванию). У основания первого (внутреннего) пальца передней конечности самца имеется вздутие – половая бородавка, помогающая удерживать самку при спаривании.

По бокам широкой уплощенной головы располагаются крупные выпуклые глаза, снабженные малоподвижным верхним и хорошо подвижным нижним веками (пинцетом открыть и закрыть веки на усыпленной лягушке; рассмотреть движение век на живой).

Ближе к концу морды располагаются парные наружные носовые отверстия – ноздри (рис. 1, 1). Позади глаз, над углом рта расположен округлый участок кожи, натянутый на полуокостеневшем хрящевом кольце; это барабанная перепонка (рис. 1, 2), закрывающая вход в полость среднего уха. Изнутри к центру барабанной перепонки прикрепляется слуховая косточка – стремечко.

В углах рта у самцов зеленых лягушек (озерной, *Rana ridibunda* Pall. и прудовой, *R. lessonae* L.) расположены тонкие складочки кожи – голосовые мешки, или резонаторы (рис. 1, 3), раздувающиеся при кваканье (если надавить пальцем на бока тела живого самца позади передних конечностей, то резонаторы надуются в виде тонкостенных шарообразных вздутий).

У самцов бурых лягушек (травяной, *Rana temporaria* L. и остромордой *R. arvalis* L.) небольшие резонаторы скрыты под кожей; при кваканье они, раздуваясь, приподнимают кожу ниже углов рта.

По бокам тела у лягушек рода *Rana* расположены продольные утолщения кожи – спиннобоковые складки (рис. 1, 4). Сверху у заднего конца туловища расположено отверстие клоаки (рис. 1, 5).

Брюшная сторона тела у лягушек светлая, спинная – более темная, защитной окраски. У бурых лягушек от глаза назад через барабанную перепонку проходит черная полоса, маскирующая глаз. Мягкая, тонкая, богатая слизистыми железами кожа лишена чешуи и очень подвижна (легко оттягивается от туловища) благодаря большим подкожным лимфатическим полостям, расположенным практически по всему телу.

Под многослойным эпидермисом лежит кориум – волокнистый соединительнотканый слой кожи, в котором разбросаны пигментные клетки. Многоклеточные железы развиваются из эпидермиса и погружаются в толщу кориума. Они имеют вид пузырьков, стенки которых образованы одним слоем железистых клеток, снаружи покрытых гладкими мускульными клетками. Секрет накапливается в просвете железы и через узкий проток вытекает на поверхность кожи. Секрет кожных желез земноводных препятствует подсыханию кожи, затрудняет проникновение бактерий и паразитов. У ряда видов секрет некоторых кожных желез служит защитой от хищников.

В отличие от рыб у земноводных сильно редуцируется метамерная мускулатура – от нее сохраняются лишь относительно слабо развитые порции мышц вдоль позвоночника. В основном же мускульная система устроена по принципу порционной мускулатуры – сильно дифференцированные порции мышц выполняют различные, узкоспециализированные функции. Такой тип строения мускулатуры наилучшим образом отвечает задаче совершения сложных движений в условиях наземной среды.

СТРОЕНИЕ РОТОВОЙ ПОЛОСТИ

Разрезать ножницами суставы в углах рта, широко раскрыть ротовую полость и рассмотреть ее строение. Прежде всего бросаются в глаза размеры ротовой полости и широкий разрез рта; это облегчает захватывание добычи и важно для дыхания.

Мелкие однородные зубы (рис. 2, 1) прирастают к внутренней боковой поверхности верхней челюсти; на нижней челюсти зубов нет. Мускулистый, липкий, раздвоенный на свободном конце язык (рис. 2, 2) прикрепляется своим передним концом к переднему концу нижней челюсти и может выбрасываться изо рта при ловле добычи. На нёбе (крыша ротовой полости) хорошо видны небольшие косточки – сошники (рис. 2, 3) с сидящими на них мелкими сошниковыми зубами. Спереди от сошников расположены парные отверстия внутренних ноздрей, или хоан (рис. 2, 4). Введя в них конец иглы, убедитесь, что они сообщаются с наружными носовыми отверстиями. В центре нёба хорошо просвечивают глазные яблоки (рис. 2, 5); при сокращении глазных мышц глаза могут вдаваться в ротовую полость, помогая проталкиванию пищи в пищевод. Слегка надавливая на глаза сверху, посмотрите, насколько глубоко они могут вдавливаются в ротовую полость. В глубине ротовой полости, вблизи челюстных суставов, расположены отверстия евстахиевых

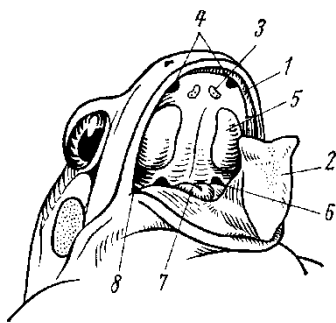


Рис. 2. Ротовая полость лягушки:
 1 – зубы, 2 – язык, 3 – сошник с сошниковыми зубами, 4 – хоаны, 5 – просвечивающее глазное яблоко, 6 – отверстие евстахиевой трубы, 7 – гортань, 8 – отверстие резонатора

труб (рис. 2, 6), ведущих в полость среднего уха; игла, введенная в отверстие евстахиевой трубы, выходит наружу через барабанную перепонку. В развилке между задними кончиками языка на дне ротовой полости видно небольшое возвышение с продольной щелью – гортань (рис. 2, 7), образованную парными черпаловидными хрящами. Через гортанную щель воздух попадает в легкие. На дне ротовой полости около углов рта у самцов есть небольшие отверстия (рис. 2, 8), ведущие в резонаторы. За гортанной щелью ротовая полость незаметно переходит в широкий пищевод.

ВСКРЫТИЕ

1. Расправить конечности лягушки, положить ее на спину в ванночку, оттянуть пинцетом кожу в нижней части брюха и надрезать ее ножницами (рис. 3).

2. Ввести в разрез тупую ветвь ножниц, и оттягивая все время кожу кверху, чтобы не повредить нижележащие мышцы, сделать разрез от заднего конца тела до ротового отверстия.

3. В области передних конечностей сделать поперечные разрезы кожи (рис. 3, А). Кожные лоскуты отвернуть в сторону и заколоть булавками (рис. 3, Б); булавки вкалывать в воск под острым углом к наружным краям ванночки. При отворачивании кожи обратить внимание, что она приросла к нижележащим мышцам лишь в немногих участках; все остальное пространство занято полостями подкожных лимфатических лакун.

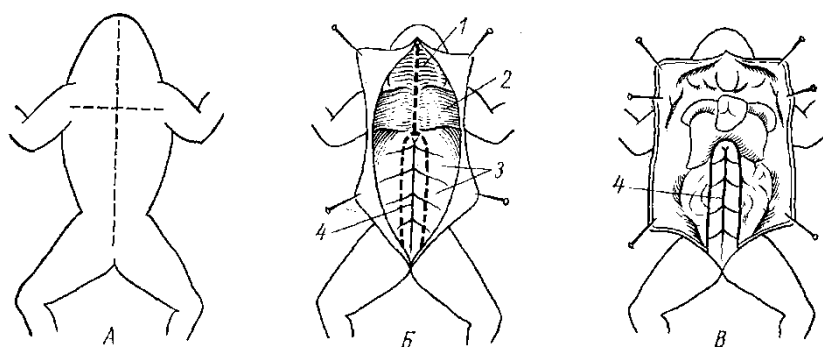


Рис. 3. Последовательность проведения вскрытия лягушки.

А – разрезать кожу; *Б* – разрезать стенку тела; *В* – отвернуть стенки тела:

1 – межчелюстные мышцы, *2* – мышцы плечевого пояса, *3* – мышцы брюшной стенки, *4* – брюшная вена; пунктир – линии разрезов

Между ветвями нижней челюсти видно широкую межчелюстную мышцу (рис. 3, Б, 1), играющую важную роль в механизме дыхания. Дальше назад расположены комплексы мышц плечевого пояса (рис. 3, Б, 2), укрепляющих его и обеспечивающих движение конечностей. Хорошо видна имеющая метамерное строение мускулатура живота (рис. 3, В,

3); только здесь и в мышцах позвоночного столба у бесхвостых земноводных еще сохраняется метамерность мускулатуры. По средней линии живота просвечивает темная полоска – брюшная вена (рис. 3, Б, 4) и впадающие в нее вены брюшной стенки.

4. Оттянуть кверху пинцетом мышечную стенку задней части живота, прорезать ее и, введя в разрез тупую ветвь ножниц и все время приподнимая ею мышечную стенку (чтобы не повредить внутренние органы), провести разрез вперед, в 3–4 мм сбоку от брюшной вены (рис. 3, Б) вплоть до начала ротовой полости. Особенно осторожно перерезается пояс передних конечностей, под которым лежит сердце с отходящими от него сосудами. Второй разрез провести, как показано на рис. 3, Б, таким же образом, но с другой стороны от брюшной вены.

5. Пинцетом осторожно отвести мышечные стенки в стороны (при необходимости подрезая ножницами тонкие связки, идущие к внутренним органам) и заколоть их булавками (рис. 3, В); брюшная вена остается на месте в мышечном лоскуте.

При сильном кровотечении (чего можно избежать при тщательном выполнении указаний по методике вскрытия) тампонами из комочков гигроскопической ваты остановить кровь и удалить ее (ни в коем случае не промывать препарат водой!).

ОБЩАЯ ТОПОГРАФИЯ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ

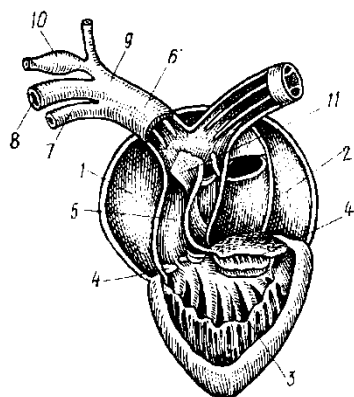


Рис. 4. Схема вскрытого сердца лягушки;

1 – правое предсердие, 2 – левое предсердие, 3 – желудочек, 4 – клапаны, закрывающие общее отверстие, ведущее из обоих предсердий в желудочек, 5 – артериальный конус, 6 – общий артериальный ствол, 7 – кожно-легочная артерия, 8 – дуга аорты, 9 – общая сонная артерия, 10 – сонная «железа», 11 – спиральный клапан артериального конуса

Кровеносная система. В верхней части препарата, между легкими и печенью в перикардиальной полости, образованной тонкой пленкой – перикардиальной сумкой, лежит сердце (рис. 4, 5); иногда при вскрытии оно еще продолжает медленно сокращаться. Оттянуть на вершине сердца пинцетом тоненькую бесцветную пленку перикардиальной сумки и осторожно, не повреждая сердце, прорезать ее ножницами; сердце выскользнет из сумки. Не вскрывая сердца, приподнять пинцетом направленную назад его вершину; видно темную, тонкостенную, не имеющую отчетливых границ венозную пазуху, образованную слиянием крупных двух передних и задней полых вен. В верхней части сердца лежат полностью разделенные друг от друга более крупное правое предсердие (рис. 4, 1; рис. 5, 1; рис. 6, 2; в него открывается венозная пазуха) и левое предсердие (рис. 4, 2; рис. 5, 2; рис. 6, 3 – на препарате справа; в него впадают легочные вены). Внешне граница между предсердиями выражена очень слабо. Видна нижняя, розоватого цвета конусовидная наиболее мускулистая часть сердца – это желудочек (рис. 4, 3; рис. 5, 3; рис. 6, 4); с ним общим отверстием сообщаются оба предсердия. Специальные клапаны (рис. 4, 4) этого отверстия делают возможным ток крови только в одном направлении – из предсердий в желудочек.

От правой стороны желудочка отходит артериальный конус (рис. 4, 5; рис. 5, 4). Таким образом, сердце земноводных трехкамерное (два предсердия и один желудочек), но состоит из пяти отделов: венозной пазухи, двух предсердий, желудочка и артериального конуса. Артериальный конус дает три пары артериальных дуг. Каждая дуга отходит от

артериального конуса самостоятельным отверстием. Все три дуги левой и соответственно правой стороны идут сначала вместе общим артериальным стволом (рис. 4, 6; рис. 5, 5), окруженные общей оболочкой, так что создается впечатление о делении артериального конуса лишь на два крупных ствола. Однако если приподнять этот ствол иглой, отчетливо видно, что он состоит из отдельных, но рядом лежащих сосудов. Эти сосуды (в порядке их отхождения от артериального конуса) следующие:

Первыми от спинного отдела артериального конуса отходят парные (правая и левая) кожно-легочные артерии (рис. 4, 7; рис. 5, 6) – гомологи IV пары жаберных артериальных дуг рыб. Очень скоро каждая кожно-легочная артерия распадается на легочную артерию (рис. 5, 7), проходящую по краю легкого до его вершины, и большую кожную артерию (рис. 5, 8), ветвящуюся в коже спинной поверхности тела (при описании кровеносной системы указаны лишь основные кровеносные стволы, которые можно рассмотреть при тщательном препарировании без применения инъекции).

Сразу за кожно-легочными артериями, но от брюшного отдела артериального конуса отходят парные дуги аорты (рис. 4, 8; 5, 9, 10). Они гомологичны II паре жаберных артериальных дуг. Загибаясь вверх (к спинной поверхности тела) и в стороны, каждая из дуг аорты отделяет затылочно-позвоночную (рис. 5, 11) и подключичную (рис. 5, 12, снабжает кровью переднюю конечность) артерии. Затем дуги аорты сливаются друг с другом под позвоночным столбом (на уровне задней части желудка) в непарную спинную аорту (рис. 5, 13). От спинной аорты отходит мощная кишечно-брыжеечная артерия (рис. 5, 14); она проходит по складкам брыжейки и несет кровь к желудку, кишечнику, печени и селезенке. Идущая назад спинная аорта (имеет вид более тонкого ствола, чем отошедшая от нее кишечно-брыжеечная артерия) отдает несколько тонких артерий к почкам и половым органам. На уровне задних концов почек спинная аорта распадается на две общие подвздошные артерии (рис. 5, 16), разветвления которых снабжают кровью заднюю часть туловища и задние конечности.

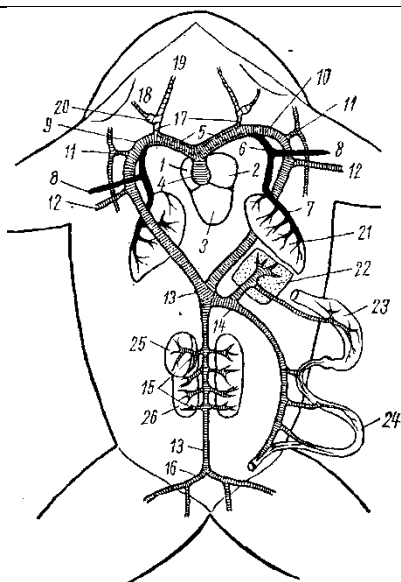
Сонные дуги, снабжающие кровью голову, отходят вслед за дугами аорты также от брюшной части артериального конуса в виде общих сонных артерий (рис. 4, 9; 5, 17). Почти сразу после отхождения от общего артериального ствола каждая сонная дуга распадается на наружную сонную (рис. 5, 19) и внутреннюю сонную (рис. 5, 18) артерии. В месте их разделения на основании внутренней артерии лежит сонная, или каротидная, «железа» (рис. 4, 10; 5, 20), видимо, регулирующая давление крови в сонных артериях.

Венозная кровь из головы идет по наружной и внутренней яремным венам (рис. 6, 5, 6). Окислившаяся в коже артериальная кровь течет по мощной большой кожной вене (рис. 6, 7), в которую впадает несущая из передней конечности венозную кровь плечевая вена (рис. 6, 8). Кожная и плечевая вены сливаются в подключичную вену (рис. 6, 9). Почти сразу же подключичная вена каждой стороны сливается с наружной и внутренней яремными венами, образуя правую (рис. 6, 10) и левую (рис. 6, 11) передние полые вены. Обе передние полые вены, несущие венозную кровь с примесью артериальной (поступает по большой кожной вене), впадают в венозную пазуху.

Из задних конечностей и тазовой области венозная кровь идет по нескольким венам. Наиболее крупные из них – бедренная (рис. 6, 12) и седалищная (рис. 6, 13) вены, которые с каждой стороны сливаются вместе, образуя парные общие подвздошные вены, или воротные вены почек (рис. 6, 14), идущие в почки и распадающиеся в них на сеть капилляров (воротная система почек).

*Рис. 5. Артериальная система
лягушки.*

*Артериальная кровь показана редкой
штриховкой, смешанная – густой
штриховкой, венозная – черным цветом:*



1 – правое предсердие, 2 – левое предсердие, 3 – желудочек, 4 – артериальный конус, 5 – общий артериальный ствол, 6 – кожно-легочная артерия, 7 – легочная артерия, 8 – большая кожная артерия, 9 – правая дуга аорты, 10 – левая дуга аорты, 11 – затылочно-позвоночная артерия, 12 – подключичная артерия, 13 – спинная аорта, 14 – кишечно-брыжеечная артерия, 15 – мочеполовые артерии, 16 – общая подвздошная артерия, 17 – общая сонная артерия, 18 – внутренняя сонная артерия, 19 – наружная сонная артерия, 20 – сонная «железа», 21 – легкое, 22 – печень, 23 – желудок, 24 – кишечник, 25 – семенник, 26 – почка

От правой и левой бедренных вен отходят стволы, которые сливаются друг с другом в брюшную вену (рис. 6, 15). Она проходит по брюшной стенке тела, собирая кровь от мочевого пузыря и мышц, около заднего конца грудины погружается в брюшную полость и уходит в печень, где распадается на капилляры. Венозная кровь от всех отделов кишечника, желудка и пищевода по системе вен собирается в крупную воротную вену печени (рис. 6, 16), уходящую в печень и распадающуюся там на капилляры. Таким образом, у земноводных воротную систему печени образуют две вены: собственно воротная вена печени и брюшная вена.

Венозная кровь, пройдя по капиллярам почек, собирается в несколько выносящих почечных вен (рис. 6, 17), которые сливаются в непарную заднюю полую вену (рис. 6, 18); в нее же впадают вены, несущие кровь от половых желез. Задняя полая вена вскоре входит в центральную часть печени и пронизывает ее (кровь из нее в печень не попадает!). У выхода из печени задняя полая вена принимает две короткие печеночные вены (рис. 6, 19; они собирают кровь от всех участков печени) и впадает в венозную пазуху.

Артериальная кровь от легких идет по легочным венам (рис. 6, 20), которые сливаются вместе и впадают в левое предсердие. Место их слияния прикрыто левой передней полой веной.

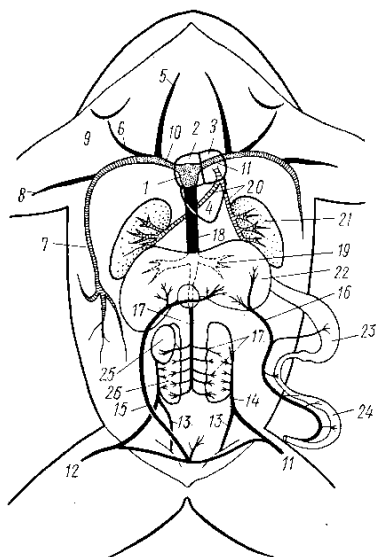


Рис. 6. Венозная система лягушки.

Венозная кровь показана черным цветом, артериальная – штриховкой, смешанная - точками:

1 – венозная пазуха, 2 – правое предсердие, 3 – левое предсердие, 4 – желудочек, 5 – наружная яремная вена, 6 – внутренняя яремная вена, 7 – большая кожная вена, 8 – плечевая вена, 9 – подключичная вена, 10 – правая передняя полая вена, 11 – левая передняя полая вена, 12 – бедренная вена, 13 – седалищная вена, 14 – общая подвздошная вена, или воротная вена почки, 15 – брюшная вена, 16 – воротная

вена печени, 17 – выносящие почечные вены, 18 – задняя полая вена, 19 – печеночная вена, 20 – легочная вена, 21 – легкое, 22 – печень, 23 – желудок, 24 – кишечник, 25 – семенник, 26 – почка

У земноводных отчетливо выражены два круга кровообращения: малый (желудочек – легкие – левое предсердие) и большой (желудочек – все тело – венозная пазуха – правое предсердие). Однако благодаря единственному желудочку эти круги полностью еще не разобщены – в желудочке часть крови смешивается. В активном состоянии у земноводных насыщение крови кислородом идет и в легких, и в коже. Поэтому в правом предсердии оказывается венозная кровь (собранная венами со всего тела в венозную пазуху) с примесью артериальной (принесена большими кожными венами). В левом предсердии кровь артериальная (поступила из легких по легочным венам). Предсердия сокращаются одновременно, и кровь поступает в желудочек. Благодаря сильному развитию мышечных выростов полость желудочка как бы разделена на ряд камер (рис. 4), мешающих перемешиванию крови. Поэтому в правой части желудочка оказывается венозная кровь с примесью артериальной (того же состава, что и в правом предсердии), в левой части желудочка – артериальная (как и в левом предсердии), а в средней части – смешанная.

Ток крови из желудочка в артериальные стволы пока еще недостаточно изучен. Упрощенно этот процесс можно представить следующим образом. При сокращении желудочка в артериальный конус (благодаря его отхождению от правой части желудочка) поступает сначала более венозная кровь; она сразу же заполняет через открытые отверстия кожно-легочные артерии (отверстия остальных артериальных дуг закрыты спиральным клапаном артериального конуса) и уходит в легкие и кожу для окисления. После заполнения кожно-легочных артерий при продолжающемся сокращении желудочка давление в артериальном конусе возрастает. Происходит сдвигание спирального клапана, и открываются устья дуг аорты. В них устремляется смешанная кровь из центральной части желудочка, расходящаяся по ответвлениям дуг аорты и ветвям спинной аорты по всему телу.

Артериальная кровь из левой части желудочка, выходящая в артериальный конус при максимальном сокращении желудочка, не может пройти в кожно-легочные артерии и дуги аорты, так как они уже заполнились кровью. Происходит максимальное сдвигание спирального клапана, освобождающего устья сонных артерий. По ним артериальная кровь идет в голову (в том числе к головному мозгу и органам чувств).

Механизм разделения токов крови у бесхвостых амфибий при продолжительном выключении легочного дыхания (например, во время зимовки на дне водоема, когда дыхание осуществляется только поверхностью кожи) пока не выяснен. У хвостатых земноводных спиральный клапан артериального конуса развит слабо, поэтому во все артериальные дуги поступает более смешанная кровь.

Дыхательная система. В дыхательную систему входят и проводящие пути и легкие. Гортанная щель, отграниченная от ротовой полости несколькими хрящами, ведет в небольшую полость – гортань. Гортанная щель может открываться и закрываться при сокращении специальных гортанных мышц. На внутренней вогнутой поверхности черпаловидных хрящей расположены голосовые связки – складки слизистой оболочки гортани. При колебании этих связок, вызванном прохождением воздуха через гортань, возникают звуки (кваканье), усиливаемые резонаторами. Два небольших отверстия из полости гортани ведут непосредственно в парные легкие.

Лежащие по бокам сердца легкие (рис. 7, 5) представляют собой тонкостенные мешки с эластичными стенками, внешне имеющими ячеистое строение (чтобы лучше рассмотреть легкие, следует их слегка надуть через стеклянную трубочку, вставленную тонким концом в гортанную щель). Ячеистость обусловлена небольшими выростами (септами) на внутренней

стороне стенок легких, благодаря чему несколько увеличивается их внутренняя поверхность. Однако общая внутренняя поверхность легких земноводных невелика и обычно даже несколько меньше (у немногих видов – чуть больше) поверхности кожи (у млекопитающих внутренняя поверхность легких превышает поверхность кожи в 60–100 раз).

У настоящих наземных позвоночных животных (пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие) насыщение воздуха в легкие осуществляется преимущественно путем изменения объема грудной клетки (соединение грудины с позвоночным столбом через ребра). Земноводные же грудной клетки не имеют (ребра отсутствуют или развиты очень слабо), и механизм дыхания у них нагнетательного типа. На живой лягушке хорошо видно, что дно ее ротовой полости ритмично поднимается и опускается; в ином ритме открываются и закрываются наружные отверстия ноздрей.

При опускании дна ротовой полости объем последней значительно увеличивается и воздух через носовые ходы (открытые наружные ноздри и хоаны) засасывается в ротовую полость; в это время гортанная щель закрыта. Затем закрываются наружные ноздри (это происходит под действием специальной мускулатуры ноздрей; закрыванию помогают и отростки межчелюстных костей, изменяющих свое положение) и одновременно открывается гортанная щель. В продолжающую расширяться ротовую полость поступает воздух из легких (под давлением внутренних органов и сокращения мышц брюшной стенки) и смешивается с находящимся там атмосферным воздухом.

Далее дно ротовой полости начинает постепенно подниматься к небу и смешанный воздух из ротовой полости проталкивается в легкие. Потом гортанная щель закрывается, а дно ротовой полости прижимается к нёбу, выталкивая остатки смешанного воздуха через открывшиеся ноздри наружу. Затем вновь начинается первая фаза вдоха.

В промежутках между нерегулярными дыхательными движениями дно ротовой полости совершает меньшие по амплитуде колебания при открытых ноздрях и закрытой гортанной щели. При этом воздух в ротовой полости обновляется и кровь в капиллярах слизистой оболочки ротовой полости насыщается кислородом.

Пищеварительная система. Пищеварительный тракт начинается ротовой полостью и кончается клоакой. От ротовой полости за гортанной щелью широким отверстием начинается короткий, легко растяжимый пищевод (рис. 7, 6), проходящий по спинной стороне полости тела над сердцем, легкими и печенью; заднюю его часть хорошо видно, если отвернуть влево правую (от вскрывающего) долю печени.

Пищевод впадает в желудок (рис. 7, 7), отделенный от него кольцевидной перетяжкой. Желудок слегка изогнут и имеет более толстые, чем пищевод, мускульные стенки. Задний суженный конец желудка (рис. 7, 8) едва заметной кольцевой перетяжкой отделяется от начального отдела тонкого кишечника – двенадцатиперстной кишки (рис. 7, 9), которая идет параллельно желудку вперед. В брыжейке между желудком и двенадцатиперстной кишкой в виде рыхлого желтоватого тяжа лежит поджелудочная железа (рис. 7, 10). Без резкой границы двенадцатиперстная кишка переходит в имеющую несколько меньший диаметр тонкую кишку (рис. 7, 11), расположенную в виде нескольких петель в правой части полости тела. Тонкий кишечник переходит в короткую широкую прямую кишку (рис. 7, 12), и, утончаясь, образует клоаку с отверстием на спинной стороне.

Печень (рис. 7, 14) – крупный компактный трехлопастный орган – лежит сразу за сердцем. На нижней поверхности ее маленькой средней доли расположен округлый зеленовато-черный желчный пузырь (рис. 7, 15) – резервуар, где скапливается выделяемая печенью желчь. По дорзальной поверхности правой и левой долей печени проходят (заметны лишь при внимательном рассматривании) печеночные протоки, сливающиеся вместе с протоком желчного пузыря (его можно увидеть лишь при специальной препарировке) в общий желчный проток (рис. 7, 16). Желчный проток в виде плотного тяжа проходит через ткань поджелудочной железы (рис. 7, 10), принимая от нее несколько мелких коротких протоков, и впадает в начальную часть двенадцатиперстной кишки. Печень, желудок и весь кишечник подвешены к спинной поверхности полости тела на тонкой полупрозрачной складчатой пленке – брыжейке

(рис. 7, 17).

Функция пищевода – проведение пищи в желудок. Здесь пища размельчается давлением мускулистых стенок и пропитывается пищеварительными ферментами, выделяемыми железами желудка. В тонком отделе кишечника пищевая масса пропитывается ферментами, поступающими по желчному протоку из печени и поджелудочной железы, переваривается и через стенки кишечника всасывается. В прямой кишке происходит всасывание воды и формирование каловых масс, выделяемых наружу через полость клоаки.

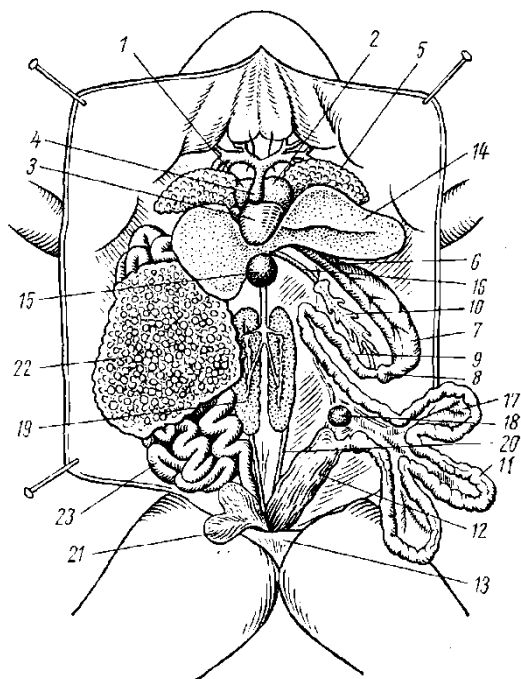


Рис. 7. Общее расположение внутренних органов самки лягушки:

1 – правое предсердие, 2 – левое предсердие, 3 – желудочек, 4 – артериальный конус, 5 – легкое, 6 – пищевод, 7 – желудок, 8 – пилорическая часть желудка, 9 – двенадцатиперстная кишка, 10 – поджелудочная железа, 11 – тонкая кишка, 12 – прямая кишка, 13 – область клоаки. 14 – печень, 15 – желчный пузырь, 16 – желчный проток, 17 – брыжейка, 18 – селезенка, 19 – почка, 20 – мочеточник, 21 – мочевого пузыря, 22 – яичник, 23 – яйцевод (левые яичник и яйцевод на рисунке не изображены)

В брыжейке тонкого отдела кишечника лежит (на вскрытой лягушке – обычно между желудком и прямой кишкой) небольшая округлая селезенка (рис. 7, 18) – очень важный орган ретикуло-эндотелиальной системы. В селезенке происходит образование форменных элементов крови (эритроцитов, лимфоцитов), идет фагоцитоз попавших в кровь бактерий и т. п. Селезенка также служит и депо крови, при необходимости (кровопотери, длительное энергичное движение и т. д.) выделяемой в кровяное русло.

Мочеполовая система. Парные компактные удлинено-овальной формы мезонефрические (или туловищные) почки (рис. 7, 19; рис. 8, 1; рис. 9, 1) расположены по бокам позвоночного столба в задней части полости тела. По внешнему краю каждой почки проходит тоненький тяж сероватого цвета – вольфов канал (рис. 7, 20; рис. 8, 2; рис. 9, 2) – мочеточник мезонефрической почки. Вольфовы каналы правой и левой почек открываются в спинной части клоаки самостоятельными отверстиями (рис. 8, 4; рис. 9, 4). Непарное отверстие в вентральной стенке клоаки ведет в обширный двухлопастный тонкостенный мочевого пузырь (рис. 7, 21; рис. 8, 5; рис. 9, 5); вводя пипеткой через клоаку в отверстие мочевого пузыря воду, легко убедиться в сильной растяжимости его стенок. Попадающая в клоаку по вольфовым каналам (мочеточникам) моча стекает на дно клоаки и попадает в мочевого пузырь. Довольно густая сеть капилляров в его стенках обеспечивает всасывание воды из мочи. Моча становится более концентрированной и сокращениями стенок мочевого пузыря вновь выводится в клоаку, а из нее – наружу. Эти особенности характерны для выделительной системы обоих полов.

У переднего края каждой почки, в той же брыжейке, что и половые железы, располагаются пальцевидной формы оранжевые жировые тела (рис. 8, 10; рис. 9, 10) – резерв питательных веществ для формирования половых клеток. По поверхности каждой почки

тянется узкая, иногда слабо заметная желтоватая полоска – надпочечник (рис. 8, 11; рис. 9, 11) – железа внутренней секреции.

Семенники (рис. 8, 7) – парные округлые желтоватого или буроватого цвета подвешены в брыжейке вместе с жировыми телами около передних краев печек. Если осторожно оттянуть пинцетом семенник, то в брыжейке станут заметными отходящие от семенника тонкие беловатые нити – семявыносящие каналы (рис. 8, 8), впадающие в переднюю часть почки. Семявыносящие каналы открываются в почечные каналы и, таким образом, передняя часть почки земноводных функционально выполняет роль придатка семенника, а вольфов канал у самцов земноводных одновременно выполняет функцию и мочеточника, и семяпровода. В период размножения (апрель, май) в стенках вольфовых каналов почти сразу же после их выхода из почек хорошо заметны карманообразные расширения – семенные пузырьки (рис. 8, 9); они служат хранилищем семенной жидкости. Вне периода размножения размеры семенных пузырьков уменьшаются, но они все-таки видны.

Парные яичники (рис. 9, 7) представляют собой подвешенные на брыжейках (вместе с жировыми телами) тонкостенные мешки, заполняющие в зависимости от сезона более или менее значительную часть полости тела. Через стенки яичников ясно просвечивают заполняющие их полость пигментированные яйцеклетки. Половыми путями самок служат парные яйцеводы – мюллеровы каналы (рис. 9, 8), подвешенные на коротких брыжейках по бокам полости тела. Длина яйцеводов сильно изменяется по сезонам года; особенно сильно они извиты и удлинены весной, в период размножения (превышают длину тела в 6–8 раз). Передний конец каждого яйцевода открывается в полость тела (рядом с сердцем) расширенным отверстием – воронкой яйцевода (рис. 9, 9). Нижняя часть яйцевода – ее часто называют маточной частью – более широкая. Каждый яйцевод открывается в клоаку самостоятельным отверстием (рис. 9, 12).

При созревании яйцеклетки лопается окружающая ее фолликулярная оболочка, и яйцо выталкивается в полость тела. Здесь оно подхватывается резко увеличившейся к началу яйцекладки воронкой яйцевода и, благодаря перистальтике его стенки, движется по яйцеводу. При этом выделения желез, расположенных в стенках яйцевода, формируют вокруг яйцеклетки прозрачную студенистую яйцевую оболочку. В нижних (маточных) частях яйцеводов вполне сформированные яйца (икринки) группируются в готовые к откладыванию комки.

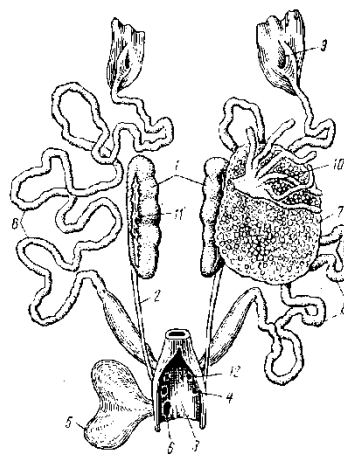
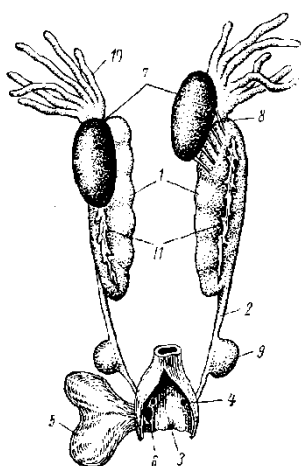


Рис. 8. Мочеполовая система самца лягушки:

1 – почка, 2 – мочеточник (он же семяпровод), 3 – полость клоаки, 4 – мочеполовое отверстие, 5 – мочевой пузырь, 6 – отверстие мочевого пузыря, 7 – семенник, 8 – семявыносящие канальцы, 9 – семенной пузырек, 10 – жировое тело, 11 – надпочечник

Рис. 9. Мочеполовая система самки лягушки:

1 – почка, 2 – мочеточник, 3 – полость клоаки, 4 – мочевое отверстие, 5 – мочевой пузырь, 6 – отверстие мочевого пузыря, 7 – левый яичник (правый яичник на рисунке не изображен), 8 – яйцевод, 9 – воронка яйцевода, 10 – жировое тело (жировое тело правой стороны не изображено), 11 – надпочечник, 12 – половое отверстие (отверстие яйцевода)

Таким образом, у земноводных (типичных *Anamnia*), как и у хрящевых рыб, во взрослом состоянии функционируют почки мезонефрического типа. У самцов вольфов канал служит и мочеточником и семяпроводом, сперматозоиды никогда не выпадают в полость тела, мюллеровы каналы редуцируются. У самок вольфов канал служит только мочеточником, а мюллеров канал – яйцеводом. Зрелое яйцо выпадает в полость тела, а затем через воронку попадает в яйцевод.

Периферическая нервная система. Если после зарисовки всех систем органов удалить у вскрытой лягушки внутренности, то станут хорошо видны отходящие от позвоночного столба плотные белые тяжи – спинномозговые нервы. По бокам позвоночного столба видны белые «известковые мешочки», через лимфатические сосуды связанные с полостью перепончатого лабиринта капсулы внутреннего уха. Функциональное значение этих мешочков пока не выяснено.

Тема 9. СКЕЛЕТ ЗЕМНОВОДНЫХ

МАТЕРИАЛ И ОБОРУДОВАНИЕ

Т а б л и ц ы: череп лягушки (сверху, снизу, сзади, нижняя челюсть); плечевой пояс и передняя конечность лягушки; тазовый пояс и задняя конечность лягушки.

На одного-двух студентов необходимы:

1. Отпрепарированный и смонтированный на картонных планшетах скелет лягушки.
2. Препарироваальные иглы – 2.

ЗАДАНИЕ

Уяснить особенности строения скелета земноводных. Сделать следующие рисунки:

1. Череп лягушки сверху, снизу и скелет нижней челюсти.
2. Пояс передних конечностей снизу и скелет передней конечности.
3. Тазовый пояс сбоку и скелет задней конечности.

Скелет земноводных, как и других позвоночных животных, разделяется на осевой скелет (позвоночный столб), череп (мозговой и висцеральный), парные конечности и их пояса.

Практически во всех отделах скелета земноводных сохраняется значительное количество хрящевой ткани.

Осевой скелет. Осевой скелет у земноводных представлен позвоночным столбом (рис. 10), состоящим из окостеневших позвонков; хорда во взрослом состоянии обычно редуцируется. По сравнению с рыбами осевой скелет земноводных состоит из большего числа отделов.

1. Шейный отдел (рис. 10, 1) у всех земноводных представлен одним шейным позвонком, который при помощи двух суставных площадок подвижно сочленяется с черепом.

2. Туловищный отдел (рис. 10, 2) позвоночника лягушек состоит из 7 позвонков (у хвостатых земноводных – от 14 до 63).

3. Крестцовый отдел (рис. 10, 3) у всех земноводных представлен одним крестцовым позвонком, к массивным поперечным отросткам которого причленяются подвздошные кости тазового пояса (рис. 10, 5).

4. Хвостовой отдел у личинок бесхвостых земноводных состоит из довольно большого числа отдельных позвонков, которые во время метаморфоза сливаются в одну хвостовую косточку – уростиль (рис. 10, 4). У хвостатых земноводных в хвосте сохраняется 26–36 отдельных позвонков.

Туловищные позвонки большинства лягушек **процельного** типа: тело позвонка спереди вогнуто, сзади выпукло, однако последний туловищный позвонок имеет амфицельный (двояковогнутый) тип строения. Над телами позвонков располагаются верхние дуги, образующие канал

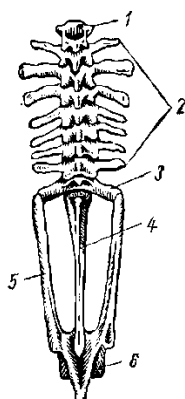


Рис. 10. Осевой скелет и тазовый пояс лягушки (вид сверху);

1 – шейный позвонок, 2 – туловищные позвонки.
3 – крестцовый позвонок, 4 – уростиль (слившиеся хвостовые позвонки), 5 – тазовый пояс, 6 – вертлужная впадина

для спинного мозга. На спинной стороне дуги имеется небольшой остистый отросток. От верхнебоковой поверхности тела позвонка отходят парные поперечные отростки; у хвостатых земноводных к их концам прикрепляются коротенькие ребра, у бесхвостых земноводных ребра отсутствуют. Позвонки соединяются друг с другом сочленением самих тел позвонков (что обеспечивается процельным типом их строения) и соединением специальных парных сочленовных отростков, располагающихся спереди и сзади на основании верхней дуги.

По сравнению с рыбами для земноводных характерна большая дифференцировка позвоночного столба на отделы, изменение формы тел позвонков и более сильное развитие сочленовных отростков. Эти преобразования связаны с наземным образом жизни и обеспечивают большую прочность осевого скелета при сохранении его подвижности, прочное соединение с ним тазового пояса и допускают некоторую подвижность черепа в вертикальной плоскости относительно туловища (возможность поднимать и опускать голову).

Череп. Осевой, или мозговой, череп земноводных, как и череп хрящевых рыб, платибазального типа: с широким основанием и широко расставленными глазницами, между которыми располагается передний конец головного мозга. В черепе, по сравнению с костистыми рыбами, сохраняется много хряща, а число окостенений относительно невелико.

В хряще затылочного отдела мозгового черепа образуются только парные боковые затылочные кости (рис. 11, 1), окаймляющие большое затылочное отверстие (рис. 11, 2). Каждая из них образует мыщелок (рис. 11, 2) для сочленения с шейным позвонком. В области слуховой капсулы вместо пяти пар ушных костей, характерных для костистых рыб, у земноводных возникает лишь одна пара – переднеушные кости (рис. 11, 3). В передней

части мозгового черепа при окостенении хряща образуется непарная клиновидно-обонятельная кость (рис. 11, 4), имеющая вид костного кольцевого пояса.

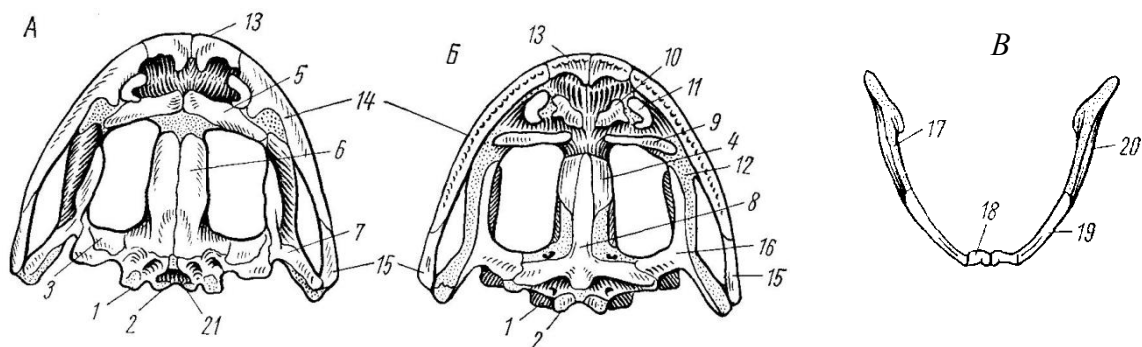


Рис. 11. Череп лягушки. А – сверху; Б – снизу; В – нижняя челюсть сверху, пунктиром показаны хрящевые участки черепа:

1 – боковая затылочная кость, 2 – затылочный мыщелок, 3 – переднеушная кость, 4 – клиновидно-обонятельная кость, 5 – носовая кость, 6 – лобно-теменная кость, 7 – чешуйчатая кость, 8 – парасфеноид, 9 – небная кость, 10 – сошник, 11 – хоана, 12 – небно-квадратный хрящ, 13 – межчелюстная кость, 14 – верхнечелюстная кость, 15 – квадратно-скуловая кость, 16 – крыловидная кость, 17 – меккелев хрящ, 18 – подбородочно-челюстная кость, 19 – зубная кость, 20 – угловая кость, 21 – большое затылочное отверстие

Вся остальная часть мозгового черепа остается хрящевой. Ее укрепляют покровные (кожные) кости. Сверху в передней части черепа лежат имеющие удлинённо-треугольную форму парные носовые кости (рис. 11, 5), затем слившиеся из лобных и теменных костей парные лобно-теменные кости (рис. 11, 6), и кнаружи от ушных костей – имеющие сложную форму чешуйчатые кости (рис. 11, 7). Дно мозгового черепа прикрывает мощная покровная кость крестообразной формы – парасфеноид (рис. 11, 8). Спереди от него лежат тоже покровные парные небные кости (рис. 11, 9) и парные сошники (рис. 11, 10); на сошниках сидят мелкие зубы. Впереди сошников располагаются парные внутренние ноздри – хоаны (рис. 11, 11).

Висцеральный отдел черепа земноводных также сохраняет много хряща. В течение всей жизни сохраняется небно-квадратный хрящ (рис. 11, 12), прирастающий передним концом к обонятельной области мозгового черепа, а задним — к основанию черепа перед слуховой капсулой. Поэтому череп земноводных, как и остальных наземных позвоночных животных, по типу прикрепления челюстной дуги – аутостилический.

К небно-квадратному хрящу прилегают возникающие в коже кости вторичной верхней челюсти: парные межчелюстные кости (рис. 11, 13), несущие зубы (у жаб зубы в верхней челюсти отсутствуют) и верхнечелюстные кости (рис. 11, 14). За ними, укрепляя заднюю часть небно-квадратного хряща сверху образуется покровная квадратно-скуловая кость (рис. 11, 15), а снизу также покровная – крыловидная кость (рис. 11, 16) (у аксолотля и некоторых других хвостатых земноводных задняя часть небно-квадратного хряща окостеневает, образуя маленькую квадратную кость).

Первичная нижняя челюсть – меккелев хрящ (рис. 11, 17) также остается хрящевой, только самый ее передний конец окостеневает в маленькие парные подбородочно-челюстные кости (рис. 11, 18). К ним присоединяются покровные зубные кости (рис. 11, 19), у земноводных лишенные зубов. Задняя часть меккелева хряща обрастает длинной покровной угловой костью (рис. 11, 20) и еще несколькими мелкими покровными косточками. Через суставной отросток меккелева хряща нижняя челюсть подвижно сочленяется с задней частью небно-квадратного хряща (рис. 11, 12).

Полная редукция у земноводных жаберной крышки и смена гиостилического типа прикрепления челюстей аутостилистическим приводят к потере основных функций подъязычной дуги (укрепление челюстей, опора жаберной крышки). Подъязычная дуга еще у предков современных земноводных начала редуцироваться, а полость брызгальца (остаток жаберной щели между челюстной и подъязычной дугами) в связи с переходом к жизни в воздушной среде преобразовалась в полость среднего уха. Расположенный рядом с брызгальцем верхний элемент подъязычной дуги – подвесок превратился в слуховую косточку – столбик, или стремечко. У современных бесхвостых земноводных стремечко имеет вид тоненькой палочковидной косточки, лежащей перпендикулярно мозговому черепу под чешуйчатой и квадратно-скуловой костями. Одним концом стремечко упирается в центр барабанной перепонки, а другим – в овальное окно слуховой капсулы. Этот механизм, усиливающий звуковые колебания и обеспечивающий возможность слуха в воздушной среде, у части современных земноводных в различной степени вторично редуцирован. Добавочными механизмами, обеспечивающими восприятие звуковых волн, распространяющихся по твердому субстрату, у них становится нижняя челюсть, а также передача звуковых колебаний по кровеносным стволам.

Нижний элемент подъязычной дуги – гиоид и функции нирующие у личинок земноводных жаберные дуги во время метаморфоза превращаются в подъязычный аппарат. У бесхвостых земноводных он представляет собой хрящевую пластинку с двумя главными парами отростков – рожек. Передние, более длинные рожки (видоизменившиеся гиоиды) направляются назад и вверх и прикрепляются к стенкам слуховых капсул мозгового черепа. Подъязычный аппарат укрепляет дно ротовой полости: к нему прикрепляются мышцы, расположенные между ветвями нижней челюсти.

Предполагают, что гортанные хрящи также представляют собой преобразованные остатки жаберных дуг.

Парные конечности и их пояса. Конечности земноводных, как и конечности других наземных позвоночных животных, представляют в схеме систему рычагов, подвижно соединенных друг с другом.

Проксимальный отдел передней конечности – плечо (рис. 12, 1) – трубчатая кость; средняя ее часть называется диафизом, а утолщенные концы – эпифизами. У земноводных эпифизы плеча (и бедра) остаются хрящевыми. Проксимальный конец имеет округлую головку плеча (рис. 12, 2), которая входит в суставную ямку пояса передних конечностей; на дистальном конце – полушаровидная поверхность для сочленения с костями предплечья. Поверхность плеча имеет гребни, к которым прикрепляются мышцы.

У бесхвостых земноводных лежащая снаружи локтевая (рис. 12, 4) и с внутренней стороны – лучевая (рис. 12, 5) кости сливаются в единую кость предплечья (рис. 12, 3); продольная бороздка показывает границу их слияния. У хвостатых земноводных эти кости самостоятельны. Проксимальные концы обеих костей образуют сочленовную ямку для соединения с плечом; позади этой ямки находится локтевой отросток (рис. 12, 6) локтевой кости, ограничивающий разгибание конечности.

Запястье (рис. 12, 7) состоит из двух рядов мелких косточек. К дистальному ряду косточек запястья примыкают пять удлинённых косточек пясти (рис. 12, 8). С дистальными концами пястных костей сочленяются фаланги пальцев (рис. 12, 9). У земноводных первый (большой) палец сильно редуцирован и кисть заканчивается лишь четырьмя хорошо развитыми пальцами.

Пояс передних конечностей, или плечевой пояс, у земноводных, как и у акуловых рыб, лежит в толще мускулатуры туловища, связывающей

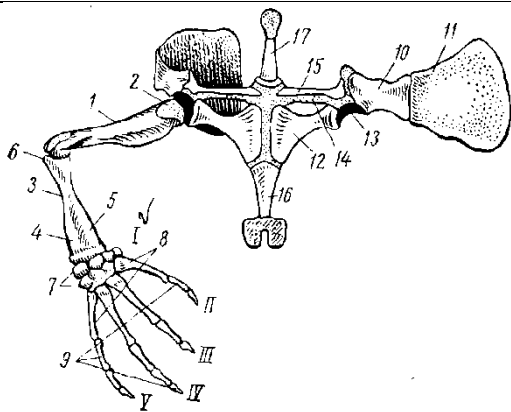


Рис. 12. Передняя конечность и плечевой пояс лягушки:

1 – плечевая кость, 2 – головка плеча, 3 – предплечье, 4 – локтевая кость, 5 – лучевая кость, 6 – локтевой отросток, 7 – запястье, 8 – пясть, 9 – фаланги пальцев, 10 – лопатка, 11 – надлопаточный хрящ, 12 – коракоид, 13 – суставная впадина для приращения головки плеча, 14 – прокоракоидный хрящ, 15 – ключица, 16 – грудина, 17 – предгрудинник, 18 – редуцированный первый палец, II – V – хорошо развитые пальцы

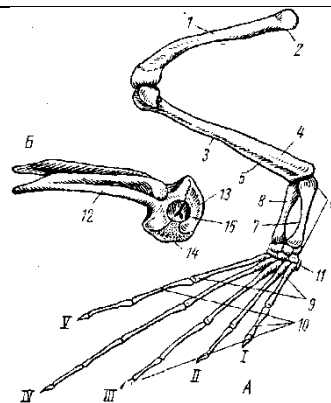


Рис. 13. Задняя конечность (А) и тазовый пояс (Б) лягушки сбоку:

1 – бедренная кость, 2 – головка бедра, 3 – голень, 4 – большая берцовая кость, 5 – малая берцовая кость, 6 – предплюсна, 7 – tibiale, 8 – fibulare, 9 – плюсна, 10 – фаланги пальцев, 11 – рудимент VI пальца, 12 – подвздошная кость, 13 – седалищная кость, 14 – лобковый хрящ, 15 – вертлужная впадина, I – V – пальцы

его с осевым скелетом. Из верхней (дорзальной) лопаточной части первичного пояса образуется лопатка (рис. 12, 10); его самая верхняя часть остается хрящевой в виде широкого надлопаточного хряща (рис. 12, 11). На передне-наружной поверхности надлопаточного хряща у некоторых бесхвостых амфибий имеется небольшое окостенение – остаток клейтрума рыбообразных предков. Окостеневшая коракоидная часть пояса превратилась в мощную коракоидную кость (рис. 12, 12), вместе с лопаткой образующую суставную впадину для головки плеча (рис. 12, 13). Кпереди от коракоида за небольшим отверстием лежит хрящевой прокоракоид (рис. 12, 14), на который налегает тоненькая покровная кость – ключица (рис. 12, 15). Неокостеневшие хрящевые внутренние концы коракоидов и прокоракоидов правой и левой сторон сливаются вместе по средней линии. Позади коракоидов располагается костная грудина (рис. 12, 16) с хрящевым задним концом. Впереди от прокоракоидов выдается предгрудинник (рис. 12, 17) также с хрящевым концом. В поясе передних конечностей хвостатых земноводных заметно больше хряща, а окостенения имеют меньшие размеры; ключицы часто не развиваются.

Плечевой пояс служит опорой для передних конечностей и местом прикрепления управляющих ими мышц. Грудная клетка у земноводных не развивается: грудина не сочленяется с ребрами.

Задняя конечность имеет удлиненную трубчатую кость бедро (рис. 13, 1), проксимальная часть которой заканчивается головкой (рис. 13, 2), входящей в вертлужную впадину (рис. 13, 15) тазового пояса. Большая берцовая (рис. 13, 4) и малая берцовая (рис. 13, 5) кости бесхвостых земноводных сливаются в единую кость голени (рис. 13, 3); у хвостатых земноводных они сохраняются разделенными.

Проксимальный ряд костей предплюсны (рис. 31, 6) бесхвостых земноводных состоит из двух удлинённых костей, образующих добавочный рычаг конечности. Внутренняя из них называется *tibiale* (рис. 13, 7; примыкает к большеберцовому краю голени), наружная – *fibulare* (рис. 13, 8). Между голенью и этими костями образуется голеностопный сустав. От дистального ряда костей предплюсны у земноводных сохраняются лишь 2–3 маленькие косточки. Плюсна (рис. 13, 9) образована пятью длинными косточками, к которым причленяются фаланги пальцев (рис. 13, 10). Самый длинный палец у лягушек – IV. Сбоку от 1 (внутреннего) пальца располагается маленький рудимент VI (“предпервого”) пальца (рис. 13, 11).

Пояс задних конечностей, или тазовый, у земноводных, как и у всех наземных позвоночных, состоит из трех парных элементов; причем все они вместе образуют суставную вертлужную впадину (рис. 13, 15) для соединения с головкой бедра. Длинные, направленные вперед подвздошные кости (рис. 13, 12) своими концами причленяются к поперечным отросткам крестцового позвонка (см. рис. 10). Нижняя часть тазового пояса у земноводных не окостеневает и представлена лобковым хрящом (*cartilage pubis*, рис. 13, 14). Позади него лежат парные седалищные кости (рис. 13, 13).

У хвостатых земноводных, по сравнению с бесхвостыми, в тазовом поясе много больше хряща, а сформировавшиеся кости малы.

Тема 10. ВНЕШНЕЕ И ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ОБЪЕКТА

Подтип Позвоночные, *Vertebrata*
Класс Пресмыкающиеся, *Reptilia*
Подкласс Лепидозавры, *Lepidosauria*
Отряд Чешуйчатые, *Squamata*
Подотряд Ящерицы, *Sauria*
Представитель – Кавказская агама, *Agama caucasica*

МАТЕРИАЛ И ОБОРУДОВАНИЕ

Т а б л и ц ы: Общее расположение внутренних органов ящерицы; схема кровеносной системы пресмыкающихся; мочеполовая система самца и самки кавказской агамы; головной мозг пресмыкающихся.

На одного-двух студентов необходимы:

1. Фиксированная ящерица (лучше свежая, усыпленная незадолго до занятия).
2. Ванночка.
3. Скальпель.
4. Ножницы.
5. Пинцет.
6. Иглы препарировальные – 2.
7. Булавки – 10–15.
8. Вата гигроскопическая.
9. Марлевые салфетки – 2.

ЗАДАНИЕ

Познакомиться с особенностями внешнего облика ящерицы. Обратит внимание на отделы тела, строение покровов, внешнее строение глаз, наружные отверстия ноздрей, ушные отверстия и т. п.

Произвести вскрытие. Ознакомиться с общим расположением внутренних органов;

последовательно рассмотреть строение отдельных систем органов, начиная с кровеносной системы. Сделать следующие рисунки:

1. Общее расположение внутренних органов ящерицы.
2. Схема кровеносной системы.
3. Мочеполовая система самца и самки.

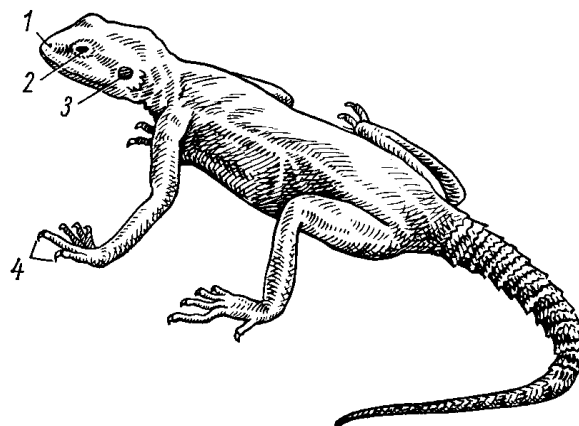


Рис. 14. Внешний вид кавказской агамы:

1 – наружные ноздри, 2 – глаз, 3 – наружное ушное отверстие, 4 – когти

ВНЕШНИЙ ВИД

Тело ящерицы отчетливо разделяется на голову, шею, туловище, хвост и парные конечности – передние и задние (рис. 14).

Поверхностные слои эпидермиса кожи ящерицы (как и всех других пресмыкающихся) ороговевают: клетки постепенно отмирают, заполняясь роговым веществом – кератогиалином. Утолщение рогового слоя происходит небольшими участками – чешуями, между которыми роговой слой очень тонок, поэтому гибкость кожи (и всего тела) сохраняется. Форма чешуи на разных участках тела одного и того же животного может существенно различаться. У разных видов форма, расположение и количество чешуи обычно более или менее различны, поэтому эти особенности широко используются в систематике пресмыкающихся.

Голова агамы покрыта мелкой, неправильной формы чешуей; у некоторых других ящериц (например, рода *Lacerta*) на голове имеются довольно крупные роговые щитки, расположенные в строго определенном порядке. На верхней поверхности головы видны парные наружные ноздри (рис. 14, 1), открывающиеся в ротовую полость так называемыми внутренними ноздрями, или хоанами (проверить введением иголки или щетинки!). Глаза (рис. 14, 2) прикрыты подвижными веками (у некоторых рептилий веки срослись и прикрывают глаз в виде прозрачной роговой пленки (змеи, некоторые ящерицы); в заднем углу глаза имеется мигательная перепонка. Позади глаз расположены ушные отверстия (рис. 14, 3), на некоторой глубине затянутые барабанной перепонкой (у некоторых ящериц (круглоголовки и др.) и у змей ушные отверстия полностью зарастают).

Удлиненное туловище агамы также покрыто роговой чешуей – мелкими, неправильной формы чешуйками на спинной стороне и рядами более крупных щитков на брюхе. В заднем конце туловища на границе с хвостовым отделом между брюшными щитками располагается щелевидное отверстие клоаки.

Хвостовые чешуи у кавказской агамы образуют двойные кольца; у других ящериц расположение хвостовых чешуи иное.

Пятипалые конечности ящериц, как и других рептилий, оканчиваются роговыми образованиями – когтями (рис. 14, 4).

Кожа ящериц, как и у всех пресмыкающихся, сухая, что связано с отсутствием слизистых желез. Кожные железы имеются в небольшом количестве и размещены лишь на немногих, определенных для данного вида участках. Они выделяют густой жироподобный секрет и несут специальные функции, по всей вероятности связанные с оставлением пахучего следа, облегчающего образование пар при размножении. У агамы хорошо видна группа таких желез в задней части брюшка; их секрет в виде «воскового» налета покрывает чешуи в этой области. Это скопление желез особенно хорошо выражено у самцов.

ВСКРЫТИЕ

1. Положить ящерицу на спину в ванночку и закрепить булавками конечности.
2. Ножницами сделать продольный разрез кожи от клоакального отверстия до подбородка.
3. Сделать поперечные разрезы кожи в области конечностей; отвернуть кожные лоскуты в стороны и закрепить их булавками.
4. По средней линии в задней части брюшной стенки просвечивает брюшная вена. Оттянув пинцетом брюшную стенку примерно посредине тела (где уже не видно брюшной вены), прорезать ее и, введя в разрез тупую ветвь ножниц и все время приподнимая ею стенку тела (чтобы не повредить внутренние органы), провести разрез вперед, вплоть до конца челюстей. Особенно осторожно перерезать пояс передних конечностей, так как под ним лежит сердце.
5. Назад, вплоть до клоаки, сделать два продольных разреза, ведя каждый из них сбоку от брюшной вены (чтобы она осталась в мускульном лоскутке, как это делали при вскрытии лягушки). Удалить брюшную часть тазового пояса.
6. Сделать поперечные разрезы в области конечностей, отвернуть мускульные лоскуты в стороны и закрепить их булавками.
7. Рассмотреть общее расположение внутренних органов. Обратит внимание на черную пигментированную брюшину, выстилающую поверхность брюшной полости.
8. Расположить кишечник по боковой стороне препарата, чтобы открыть для рассмотрения скрытые под ним внутренние органы (при этом не перерезать кишечник и брыжейки, удерживающей его петли в определенном положении!).
9. Слегка оттянув пинцетом окологердечную сумку (pericardium) в задней (более «острой») части сердца, ножницами подрезать ее и освободить сердце от пленок.
10. Последовательно рассмотреть строение различных систем внутренних органов; начинать с рассмотрения кровеносной системы.

ОБЩАЯ ТОПОГРАФИЯ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ

Кровеносная система. Сердце располагается на брюшной стороне передней части грудной полости. Как и у земноводных, сердце ящериц трехкамерное: оно состоит из двух предсердий – правого и левого (рис. 15, 1, 2) и одного желудочка (рис. 15, 3).

Желудочек сердца поделен неполной, так называемой горизонтальной перегородкой на две полости: меньшую вентральную (точнее – вентролатеральную), расположенную вниз и вправо от перегородки, и большую дорзальную (дорзолатеральную) – вверх и влево от перегородки. Левое предсердие открывается в левую часть дорзальной полости желудочка, а правое предсердие – в правую часть той же полости, в области свободного края перегородки. Дорзальная полость поделена на отдельные камеры многочисленными мышечными гребнями. Один из них, наиболее развитый, представляет собой так называемую вертикальную перегородку, которая подразделяет дорзальную полость желудочка на две половины – левую и правую. Благодаря такому строению в желудочке сердца рептилий не происходит полного смешивания артериальной и венозной крови. При сокращении предсердий артериальная кровь, выталкиваемая из левого предсердия, собирается главным образом в левой части дорзальной полости желудочка; венозная кровь

из правого предсердия попадает в правую половину дорзальной части желудочка и, обтекая край горизонтальной перегородки, собирается в вентральной части желудочка. Лишь в правой половине спинной части желудочка артериальная и венозная кровь смешивается.

Свойственный амфибиям артериальный конус у пресмыкающихся редуцирован, и главные артериальные стволы большого и малого кругов кровообращения отходят от желудочка самостоятельно. При этом в отличие от амфибий, у которых от артериального конуса отходят три пары артериальных стволов, у пресмыкающихся в сердце начинаются только три непарных сосуда: легочная артерия и две (правая и левая) дуги аорты.

Легочная артерия (рис. 15, 4) начинается от вентральной (венозной) части желудочка и вскоре делится на две ветви, несущие кровь к правому и левому легким. По легочным артериям движется венозная кровь. Насыщенная кислородом артериальная кровь по легочным венам (рис. 15, 5) возвращается к сердцу. Правая и левая легочные вены сливаются в один непарный сосуд, впадающий в левое предсердие. Вся система рассмотренных сосудов составляет малый (легочный) круг кровообращения.

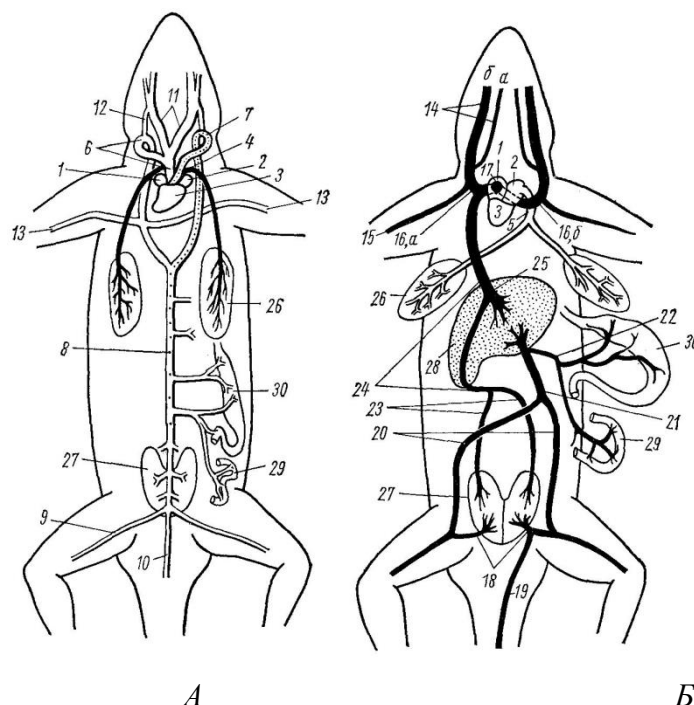


Рис. 15. Схема кровеносной системы кавказской агамы. А – артериальная система;

Б – венозная система (белым цветом показаны сосуды с артериальной кровью, пунктиром – со смешанной и черным цветом – с венозной кровью):

1 – правое предсердие, 2 – левое предсердие, 3 – желудочек, 4 – легочная артерия, 5 – легочная вена, 6 – правая дуга аорты, 7 – левая дуга аорты, 8 – спинная аорта, 9 – подвздошная артерия, 10 – хвостовая артерия, 11 – сонная артерия, 12 – сонный проток, 13 – подключичная артерия, 14 – яремные вены (а – внутренняя, б – наружная), 15 – подключичная вена, 16 – передняя полая вена (а – правая, б – левая), 17 – венозная пазуха, 18 – воротная вена почек, 19 – хвостовая вена, 20 – тазовая вена, 21 – брюшная вена, 22 – воротная вена печени, 23 – почечная вена, 24 – задняя полая вена, 25 – печеночная вена, 26 – легкое, 27 – почка, 28 – печень, 29 – кишечник, 30 – желудок

Сосуды большого круга кровообращения начинаются также в желудочке сердца. От

его левой спинной (артериальной) части отходит правая дуга аорты (рис. 15, 6), а правее ее, в области свободного края горизонтальной перегородки, – левая дуга аорты (рис. 15, 7). Соответственно месту отхождения этих сосудов в желудочке в правую дугу аорты попадает преимущественно артериальная кровь, тогда как в левую – смешанная (артериальная с примесью венозной). Обе дуги аорты огибают сердце и на спинной стороне позади него объединяются в непарную спинную аорту (рис. 15, 8), отсылающую многочисленные сосуды к различным органам тела. В области задних конечностей спинная аорта разветвляется на две крупные подвздошные артерии (рис. 15, 9), несущие кровь к конечностям, и хвостовую артерию (рис. 15, 10).

От правой дуги аорты коротким, сразу же раздваивающимся общим стволом отходят сонные артерии (рис. 15, 11). Обе сонные артерии, вначале идущие параллельно восходящим ветвям дуг аорты, несут кровь к голове. Выше места поворота дуг аорты кверху (книзу от наблюдателя) и назад каждая сонная артерия отсылает от себя сонный проток (рис. 15, 12), впадающий соответственно в правую или левую дугу аорты.

Все перечисленные сосуды достаточно хорошо видны на свежеумерщвленной ящерице. Если осторожно отпрепарировать правую дугу аорты, то примерно посередине между местом ее поворота и местом

слияния дуг аорты, на уровне заднего конца сердца можно увидеть отходящие от нее подключичные артерии (рис. 15, 13), идущие в передние конечности. Таким образом, у пресмыкающихся в отличие от земноводных сонные и подключичные артерии отходят асимметрично – только от правой дуги аорты. Благодаря этому в голову и в передние конечности попадает кровь, наиболее богатая кислородом.

Венозная кровь от головы собирается в крупные парные яремные вены (рис. 15, 14), которые, сливаясь с идущими от передних конечностей менее заметными подключичными венами (рис. 15, 15), образуют парные передние полые вены (рис. 15, 16). Передние полые вены впадают в венозную пазуху (рис. 15, 17), сообщающуюся с правым предсердием. У ящериц венозная пазуха, как и у большинства рептилий, выражена слабо.

От задней части туловища венозная кровь попадает в сердце двумя путями. Вены, несущие кровь от задних конечностей, образуют короткие парные воротные вены почек (рис. 15, 18), с каждой из которых сливаются ветви разделившейся непарной хвостовой вены (рис. 15, 19). Эти сосуды обычно удается рассмотреть лишь на инъецированных препаратах. По воротным венам почек кровь попадает в систему капилляров – воротную систему почек.

Большая же часть крови из заднего отдела тела идет по довольно крупным парным тазовым венам (рис. 15, 20; иногда их называют подвздошными венами), которые, сливаясь, образуют непарную брюшную вену (рис. 15, 21), несущую венозную кровь в печень. Венозная кровь от кишечника идет по нескольким венам, сливающимся в непарную воротную вену печени (рис. 15, 22). В печени или перед входом в нее воротная вена печени сливается с брюшной веной, и этот общий сосуд сразу же распадается на систему печеночных капилляров. Следовательно, как и у земноводных, воротную систему печени образуют две вены: брюшная и воротная печени.

Из воротной системы почек кровь собирается в парные почечные вены (рис. 15, 23), которые сливаются в крупную непарную заднюю полую вену (рис. 15, 24). Задняя полая вена пронизывает печень (не отсылая в нее сосудов) и впадает в венозную пазуху. Из воротной системы печени кровь по системе капилляров собирается в короткую печеночную вену (рис. 15, 25), впадающую в заднюю полую вену в области переднего края печени.

Дыхательная система. Дыхательные пути ящерицы начинаются наружными носовыми отверстиями – ноздрями. Далее воздух через носовой проход и внутренние ноздри – хоаны, попадает в ротовую полость. В глубине ротовой полости несколько впереди пищевода расположена гортань, состоящая из трех хрящей. Она снабжена особой мускулатурой и связана с подъязычным аппаратом. Из ротовой полости вдыхаемый

воздух через гортань попадает в трахею (рис. 16, 4) – довольно длинную трубку, в стенках которой находятся кольцеобразные хрящи, не дающие ей спадаться. Трахея проходит вдоль шеи и в грудной полости, примерно на уровне сердца, разделяется на два коротких бронха, входящих в легкие.

Легкие (рис. 16, 5) представляют собой тонкостенные полые мешки. По сравнению с легкими земноводных у ящерицы они имеют более сложную внутреннюю структуру: внутренние их стенки, в которых ветвятся капилляры, имеют губчатое строение, что заметно увеличивает общую дыхательную поверхность легких.

Легкие – единственный орган дыхания пресмыкающихся. Кожа этих животных сухая, покрыта роговыми чешуями и ороговевшим эпителием и не участвует в дыхании. Акт дыхания у ящериц происходит путем расширения и сжатия грудной клетки под действием специальной мускулатуры.

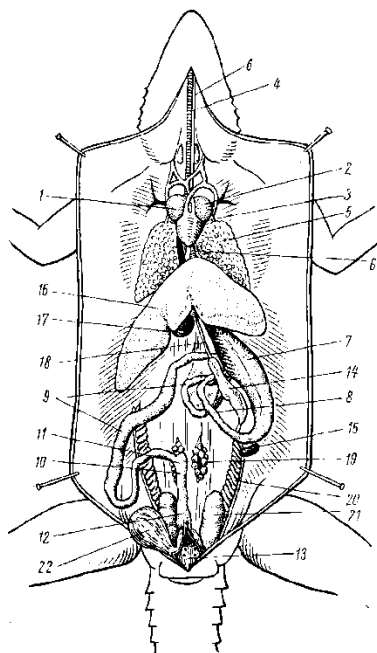


Рис. 16. Общее расположение внутренних органов самки кавказской агамы:

1 – правое предсердие, 2 – левое предсердие, 3 – желудочек, 4 – трахея, 5 – легкое, 6 – пищевод, 7 – желудок, 8 – двенадцатиперстная кишка, 9 – тонкая кишка, 10 – толстая кишка, 11 – зачаточный слепой вырост кишки, 12 – прямая кишка, 13 – полость клоаки, 14 – поджелудочная железа, 15 – селезенка, 16 – печень, 17 – желчный пузырь, 18 – желчный проток, 19 – яичник, 20 – яйцевод, 21 – почка, 22 – мочевого пузырь

Пищеварительная система. В ротовой полости находится плоский, суживающийся кпереди язык; он помогает в захвате и проглатывании добычи. У многих ящериц и змей язык тонкий и длинный, раздваивающийся на конце. Он очень подвижен, может довольно далеко высовываться из рта и выполняет также функцию органа осязания: ящерицы и змеи ощупывают им находящиеся впереди предметы. Кроме того, когда язык убирается в рот, его кончики попадают в особые углубления, снабженные чувствующими нервными окончаниями – яacobсонов орган, воспринимающий химические раздражения от прилипших к языку частиц. В заднем конце ротовой полости позади гортанной щели находится отверстие пищевода. Пищевод (рис. 16, 6) в виде мускулистой растяжимой трубки тянется вдоль шеи над трахеей и в передней части брюшной полости впадает в желудок (рис. 16, 7). От заднего конца желудка вперед параллельно ему идет двенадцатиперстная кишка (рис. 16, 8), переходящая в тонкую кишку (рис. 16, 9). Границей двенадцатиперстной и тонкой кишок служит первый изгиб кишечника (место, где кишка поворачивает назад). Тонкая кишка делает несколько изгибов и переходит в толстую кишку (рис. 16, 10). На границе тонкой и толстой кишок имеется небольшой слепой вырост – зачаток слепой кишки (рис. 16, 11). Задний отдел толстой кишки представляет собой прямую кишку (рис. 16, 12). У ящериц толстая и прямая кишки разделены плохо заметным сужением. Прямая кишка открывается в клоаку (рис. 16, 13) и через клоакальную щель – наружу.

Между желудком и двенадцатиперстной кишкой располагается удлинённая компактная поджелудочная железа (рис. 16, 14). Рядом с желудком, ближе к концу его, находится небольшая удлинённая красноватая (на свежем материале) селезенка (рис. 16, 15). Вся передняя часть брюшной полости (кзади от сердца) занята крупной, имеющей несколько lobастей печенью (рис. 16, 16). На ее внутренней стороне расположен желчный пузырь (рис. 16, 17). Отходящий от него желчный проток (рис. 16, 18) идет вдоль поджелудочной железы и впадает в начало двенадцатиперстной кишки. Желчный проток становится более заметным, если слегка надавить пинцетом на желчный пузырь и таким образом протолкнуть часть желчи в проток.

Мочеполовая система. В отличие от ранее изученных классов у пресмыкающихся во взрослом состоянии функционируют не туловищные (мезонефрические), а тазовые (метанефрические) почки (рис. 17, 1; рис. 18, 1). Они располагаются в самом заднем отделе брюшной полости и прикрыты костями таза. Вдоль каждой почки проходит мочеточник, открывающийся в клоаку. Мочеточники ящериц, как и других рептилий, образуются одновременно с развитием метанефрической почки как тонкостенные выпячивания задней части вольфовых каналов. От брюшной стенки клоаки в виде тонкостенного слепого выроста отходит мочевой пузырь (рис. 17, 2; рис. 18, 2) – у змей и крокодилов мочевой пузырь не развивается.

Половые железы самцов – парные семенники (рис. 17, 3) – подвешены на брыжейке в задней спинной части брюшной полости. Семенники при помощи семявыносящих канальцев тесно связаны с придатками семенников (рис. 17, 4), от которых идут семяпроводы (рис. 17, 5). Перед самым впадением в клоаку семяпроводы сливаются с мочеточниками и открываются в клоаке общими отверстиями (рис. 17, 6). Придатки семенника представляют собой остатки переднего отдела туловищной (мезонефрической) почки, а семяпроводы гомологичны выводному протоку этой почки – вольфову каналу. Мюллеровы каналы у самцов не развиваются. В боковых стенках клоаки у самцов располагаются два полых выроста, которые могут выворачиваться через отверстие клоаки наружу. Они играют роль совокупительных органов.

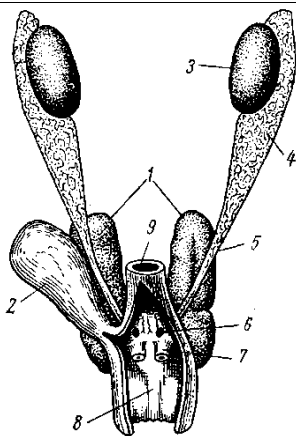


Рис. 17. Мочеполовая система самца кавказской агамы:

1 – почка, 2 – мочевой пузырь, 3 – семенник, 4 – придаток семенника, 5 – семяпровод, 6 – мочеполовое отверстие, 7 – совокупительный мешок, 8 – полость клоаки, 9 – прямая кишка

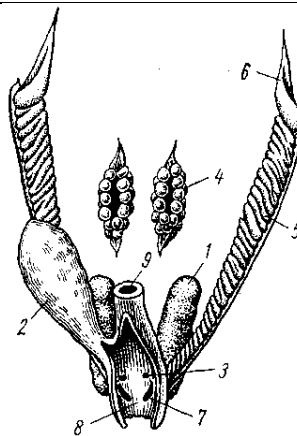


Рис. 18. Мочеполовая система самки кавказской агамы:

1 – почка, 2 – мочевой пузырь, 3 – мочевое отверстие, 4 – яичник, 5 – яйцевод, 6 – воронка яйцевода, 7 – половое отверстие, 8 – полость клоаки, 9 – прямая кишка

Половые железы самок – парные яичники (рис. 18, 4), подвешены в брюшной полости на брыжейке и не имеют прямой связи с выводными протоками. Созревшие яйцеклетки выпадают в полость тела и потом захватываются воронкой яйцевода (рис. 18, 6), открывающейся в передней части полости тела. Яйцеводы (рис. 18; 5), гомологичные мюллеровым каналам, открываются в клоаку самостоятельными (отдельными от мочеточников) отверстиями (рис. 18, 7). Нижние отделы яйцеводов у ящериц часто бывают расширенными и тогда получают название «матки». Вольфовы каналы у самок редуцированы.

Тема 11. СКЕЛЕТ ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ

МАТЕРИАЛ И ОБОРУДОВАНИЕ

Т а б л и ц ы: череп варана (сбоку, снизу, сверху, сзади); череп крокодила (сверху, снизу); череп черепахи и череп змеи; плечевой пояс варана; тазовый пояс варана; конечности варана.

Смонтированные скелеты варана, змеи, черепахи – по одному на группу студентов; черепа крокодила (или муляж) – 1–2 на группу.

На одного-двух студентов необходимы:

1. Разборный скелет варана.

ЗАДАНИЕ

Рассмотреть скелет варана в целом. Найти его основные части: череп, позвоночник, скелет парных конечностей и их поясов. Рассмотреть особенности строения скелета змеи и черепахи. Рассмотреть детали строения скелета варана и черепов варана, крокодила и черепахи. Сравнить строение черепа крокодила, варана, змеи и черепахи. Сделать следующие рисунки:

1. Череп варана (сбоку, снизу, сверху).
2. Плечевой пояс варана.
3. Передняя конечность варана.
4. Тазовый пояс варана.
5. Задняя конечность варана.

ОПИСАНИЕ СКЕЛЕТА

Осевой скелет. Дифференцировка осевого скелета, или позвоночника, на отделы выражена у пресмыкающихся значительно отчетливее, чем у земноводных. Шейный отдел всегда составлен несколькими позвонками, из которых два передних имеют особое устройство. Первый шейный позвонок называется атлас или атлант (рис. 19, А). Он лишен тела позвонка и имеет форму разделенного на две части кольца. На нижней передней поверхности этого позвонка имеется сочленовная впадина, подвижно соединяющаяся с мыщелком черепа. Второй шейный позвонок – эпистрофей (рис. 19, Б), имеет спереди крупный зубовидный отросток (рис. 19, 1), который представляет собой тело первого шейного позвонка, сросшееся с эпистрофеем. Зубовидный отросток свободно входит в нижнее отверстие атласа. Такое строение первых шейных позвонков обеспечивает большую подвижность головы. Остальные шейные позвонки имеют обычное строение; многие из них несут короткие шейные ребра.

Грудной и поясничный отделы различаются не вполне отчетливо и обычно рассматриваются как единый отдел. Собственно грудным отделом считается та часть позвоночника, в которой отходящие от позвонков ребра нижним концом причленяются к груди. Позвонки поясничного отдела несут ребра, не достигающие до грудины. Тела позвонков (рис. 19, 2) спереди вогнутые, а сзади выпуклые; такие позвонки носят название **процельных**. Над телом позвонка поднимаются верхние дуги (рис. 19, 3), заканчивающиеся остистым отростком (рис. 19, 4). В канале, образованном верхними дугами, располагается

спинной мозг.

От переднего и заднего отделов основания верхних дуг отходят соответственно передние (рис. 19, 6) и задние (рис. 19, 7) сочленовные отростки. Эти парные отростки соединяются с сочленовными отростками соседних позвонков и способствуют большей прочности позвоночника при изгибах. По бокам на теле позвонка (вблизи основания верхних дуг) имеются небольшие углубления, к которым причленяются ребра.

Крестцовый отдел состоит из двух позвонков, для которых характерны мощно развитые поперечные отростки; к ним присоединяются кости таза. Хвостовой отдел представлен многочисленными позвонками, постепенно уменьшающимися в размерах.

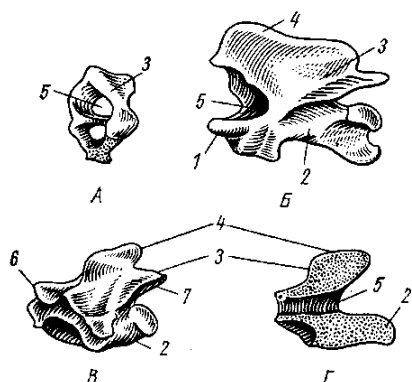


Рис. 19. Позвонки варана. А – атлант;
Б – эпистрофей; В – грудной позвонок;
Г – продольный разрез грудного позвонка:
1 – зубовидный отросток эпистрофея,
2 – тело позвонка, 3 – верхняя дуга, 4 –
остистый отросток, 5 – канал для спинного
мозга, 6 – передний сочленовный
отросток, 7 – задний сочленовный отросток

Такое строение позвоночника типично для класса пресмыкающихся, но в некоторых группах оно претерпевает вторичные изменения. В частности, у змей в связи с редукцией парных конечностей и возникновением иного типа передвижения – переползания на брюхе путем изгибов туловища – позвоночник отчетливо делится лишь на туловищный и хвостовой отделы. Все туловищные позвонки имеют подвижные ребра, нижние концы которых свободны (грудина у змей отсутствует) и упираются в брюшные роговые щитки.

У черепах осевой скелет принимает участие в образовании костной основы их панциря. Верхний щит панциря – карапакс (рис. 20, А) – составлен несколькими рядами костных пластинок. Средний (непарный) ряд этих пластинок образован срастанием расширенных и уплощенных остистых и поперечных отростков туловищных позвонков с кожными костями; по бокам от среднего ряда лежат парные ряды костных пластинок, сросшихся с расширенными ребрами. Край карапакса образуют костные пластинки покровного происхождения. Таким образом, туловищный отдел позвоночника черепах неподвижен и прочно сращен со спинным щитом панциря. Шейный же и хвостовой отделы позвоночника – подвижны. При этом передние шейные позвонки **опистоцельные** (тело позвонка спереди выпуклое, сзади вогнутое), задние – **процельные**, а между этими двумя группами располагается один позвонок, тело которого имеет выпуклую поверхность и спереди и сзади.

Череп. По сравнению с земноводными череп пресмыкающихся характеризуется значительно более полным окостенением. Некоторое количество хряща сохраняется лишь в обонятельной капсуле и в слуховой области. Осевой и висцеральный отделы черепа эмбрионально закладываются отдельно, но у взрослых животных представляют собой единое образование. В состав черепа входят как хрящевые (замещающие, или первичные), так и многочисленные кожные (покровные, или вторичные) кости. В качестве основного объекта для изучения удобно использовать череп крупной ящерицы – варана.

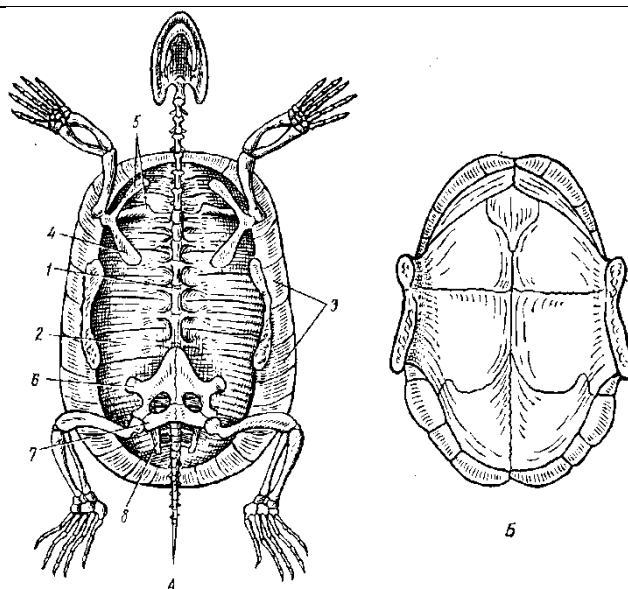


Рис. 20. Скелет болотной черепахи. А – карапакс; Б – пластрон:
1 – туловищный отдел позвоночного столба, 2 – реберные пластинки, 3 – краевые пластинки, 4 – кораконд, 5 – лопатка, 6 – подвздошная кость, 7 – лобковая кость, 8 – седалищная кость

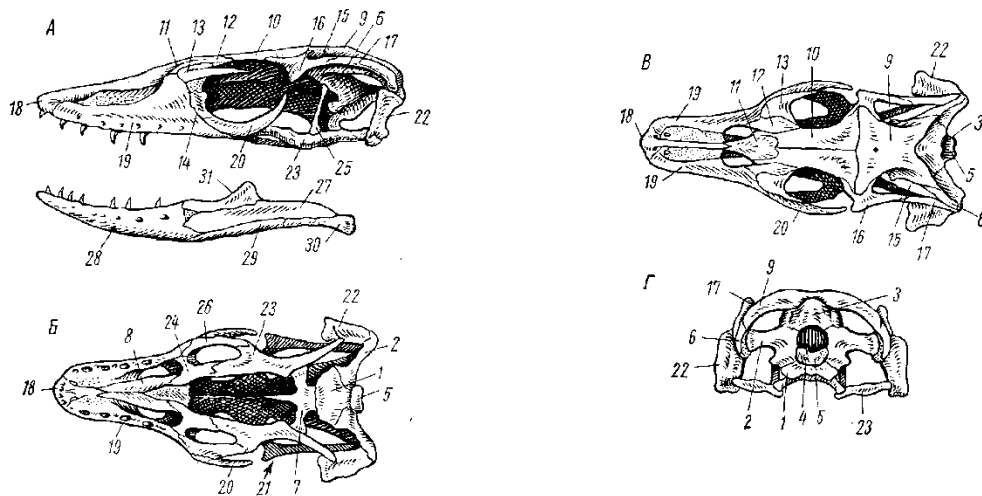


Рис. 21. Череп варана.
А – сбоку; Б – снизу; В – сверху; Г – сзади:
1 – основная затылочная кость, 2 – боковая затылочная кость, 3 – верхняя затылочная кость, 4 – большое затылочное отверстие, 5 – затылочный мыщелок, 6 – переднеушная кость, 7 – основная клиновидная кость, 8 – сошник, 9 – теменная кость, 10 – лобная кость, 11 – носовая кость, 12 – предлобная кость, 13 – предглазничная кость, 14 – слезная кость, 15 – верхняя височная яма, 16 – заднелобная кость, 17 – чешуйчатая кость, 18 – предчелюстная кость, 19 – верхнечелюстная кость, 20 – скуловая кость, 21 – разрыв нижней височной дуги благодаря редукции квадратно-скуловой кости, 22 – квадратная кость, 23 – крыловидная кость, 24 – небная кость, 25 – верхнекрыловидная кость, 26 – поперечная кость, 27 – надугловая кость, 28 – зубная кость, 29 – угловая кость, 30 – сочленовная кость, 31 – венечная кость

Мозговой отдел черепа. В затылочном отделе черепа имеются все четыре затылочные кости: основная затылочная (рис. 21, 1), две боковые затылочные (рис. 21, 2) и верхняя затылочная (рис. 21, 3). Эти первичные по происхождению кости окружают большое затылочное отверстие (рис. 21, 4). Нижняя и боковые затылочные кости совместно образуют единственный (в отличие от земноводных) затылочный мыщелок (рис. 21, 5), подвижно сочленяющийся с первым шейным позвонком – атласом. Сочленение головы с шеей при помощи только одного мыщелка в сочетании с уже рассмотренными особенностями строения двух первых шейных позвонков придает голове рептилий значительную подвижность.

В слуховом отделе из хрящевых костей сохраняет самостоятельность только парная переднеушная кость (рис. 21, 6), тогда как верхнеушные срастаются с верхней затылочной костью, а заднее-ушные – с боковыми затылочными.

Межглазничная перегородка у пресмыкающихся тонкая, перепончатая, и лишь у крокодилов и ящериц в ней имеются отдельные небольшие окостенения, видимо, соответствующие глазо-клиновидным костям. Обонятельная капсула окостенений не имеет.

В основании черепа впереди от основной затылочной кости располагается довольно крупная покровная основная клиновидная кость (рис. 21, 7). Ее передний узкий отросток гомологичен парасфеноиду, который у рептилий заметно редуцирован. В передней части дна черепа под обонятельным отделом расположен парный сошник (рис. 21, 8), также имеющий покровное происхождение.

Крыша черепа представлена многочисленными покровными костями, некоторые из которых опускаются книзу и прикрывают череп с боков. К ним относятся теменные (рис. 21, 9), лобные (рис. 21, 10) и носовые (рис. 21, 11) кости. Впереди лобных костей обычно располагаются парные предлобные (рис. 21, 12) и предглазничные (рис. 21, 13) кости, а под ними в передней стенке глазницы – прободенные узким каналом парные слезные (рис. 21, 14).

Из остальных покровных костей осевого черепа особый интерес представляют кости, принимающие участие в образовании так называемых височных дуг. У крокодила в крыше черепа снаружи от теменной кости (рис. 22, 12) с каждой стороны имеется отверстие – верхняя височная яма (рис. 22, 9). По наружному краю верхняя височная яма ограничена заднелобной или заглазничной (рис. 22, 11) и чешуйчатой (рис. 22, 10) костями. Эти две кости вместе составляют верхнюю височную дугу. Сбоку черепа позади глазницы располагаются боковые височные ямы (рис. 22, 8), ограниченные снаружи нижними височными дугами.

Каждая нижняя височная дуга составлена двумя костями: скуловой (рис. 22, 3) и квадратно-скуловой (рис. 22, 4). Нижняя височная дуга соединяется с верхней челюстью: скуловая кость прирастает к верхнечелюстной, а квадратно-скуловая – к квадратной. Такой тип черепа, как у крокодила – с двумя височными ямами и двумя височными дугами, носит название диапсидного (двудужного).

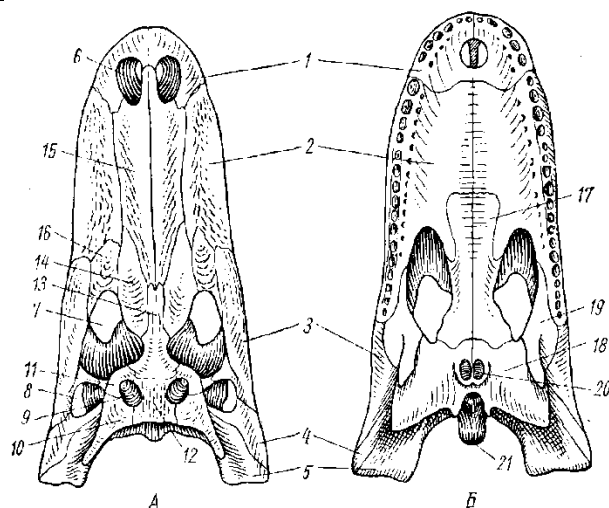


Рис. 22. Череп крокодила (миссисипский аллигатор). А – сверху; Б – снизу:

1 – предчелюстная кость, 2 – верхнечелюстная кость, 3 – скуловая кость, 4 – квадратно-скуловая кость, 5 – квадратная кость, 6 – наружная ноздря, 7 – глазница, 8 – боковая височная яма, 9 – верхняя височная яма, 10 – чешуйчатая кость, 11 – заднелобная (заглазничная) кость. 12 – теменная кость, 13 – лобная кость, 14 – предлобная кость, 15 – носовая кость, 16 – слезная кость, 17 – небная кость, 18 – крыловидная кость, 19 – поперечная кость, 20 – хоаны (внутренние отверстия ноздрей), 21 – затылочный мыщелок

У варана верхняя височная яма (рис. 21, 15) ограничена полной верхней височной дугой (рис. 21, 16, 17). В составе же нижней височной дуги редуцировалась квадратно-скуловая кость и сохранилась только скуловая (рис. 21, 20); боковые височные ямы вследствие этого незамкнуты снаружи и остаются открытыми. Поэтому череп варана может рассматриваться как череп диапсидного типа, но с редуцированной нижней дугой. У некоторых других ящериц частично редуцируется и верхняя височная дуга, а у змей (см. рис. 24) обе височные дуги редуцированы (заднелобная и чешуйчатая кости не соединяются друг с другом; обе височные ямы снаружи остаются открытыми). Таким образом, змеи и ящерицы (отряд чешуйчатых, *Squamata*) по строению черепа относятся к группе диапсидных (двудужных) пресмыкающихся, но характеризуются разной степенью редукции височных дуг.

У черепахи обе височные ямы отсутствуют, и боковая стенка крыши черепа, отграничивающая снаружи большую полость – так называемую ложную височную яму (рис. 23, 1), образовавшуюся как выемка в затылочной части черепа, составлена плотно сросшимися костями: заднелобной (рис. 23, 5), чешуйчатой (рис. 23, 7), скуловой (рис. 23, 4) и квадратно-скуловой (рис. 23, 5). Такой тип черепа, лишенный истинных височных ям и ограничивающих их височных дуг, называется **анапсидным** (бездужным).

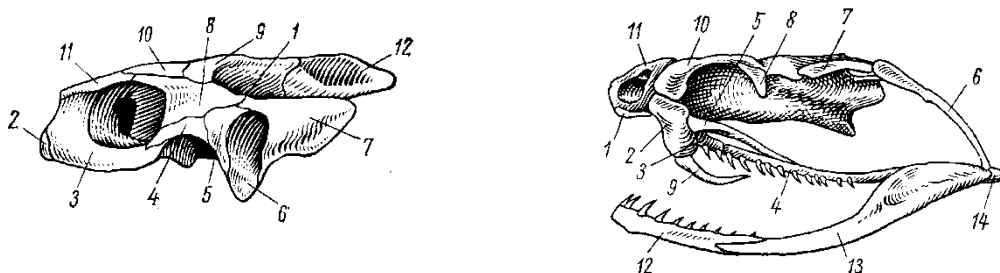


Рис. 23. Череп болотной черепахи:
1 – ложная височная яма, 2 – редчелюстная кость, 3 – верхнечелюстная кость, 4 – скуловая кость, 5 – вадратно-скуловая кость, 6 – квадратная кость, 7 – чешуйчатая кость, 8 – заднелобная кость, 9 – теменная кость, 10 – лобная кость, 11 – предлобная кость, 12 – верхняя затылочная кость

Рис. 24. Череп ядовитой змеи:
1 – предчелюстная кость, 2 – верхнечелюстная кость, 3 – небная кость, 4 – крыловидная кость, 5 – поперечная кость, 6 – квадратная кость, 7 – чешуйчатая кость, 8 – заднелобная кость, 9 – ядовитый зуб, 10 – лобная кость, 11 – носовая кость, 12 – зубная кость, 13 – угловая кость, 14 – сочленовная кость

Висцеральный отдел черепа. У варана небно-квадратный хрящ окостеневает, образуя в заднем отделе квадратную кость (рис. 21, 22), к нижнему концу которой причленяется нижняя челюсть; верхний конец квадратной кости подвижно сочленен с осевым черепом. Впереди квадратной кости расположена крыловидная кость (рис. 21, 23), а перед ней – небная кость (рис. 21, 24), соединяющаяся с верхнечелюстными костями и сошником. Все эти кости парные; из них только квадратные кости имеют хрящевое (первичное) происхождение.

От крыловидной кости вверх отходит верхнекрыловидная кость (рис. 21, 25). Эта парная кость, соединяющая крыловидную и теменную кости, гомологична вертикальному («восходящему») отростку небно-квадратного хряща и характерна из ныне живущих рептилий для ящериц и гаттерии. Кроме верхнекрыловидных от крыловидных костей отходят поперечные кости (рис. 21, 26), которые в передней своей части присоединяются к верхнечелюстным костям. Вторичная верхняя челюсть представлена предчелюстными (рис. 21, 18) и верхнечелюстными (рис. 21, 19) костями.

Нижняя челюсть состоит из первичной сочленовной кости (рис. 21, 30) и покровных костей: зубной (рис. 21, 28), угловой (рис. 21, 29), надугловой (рис. 21, 27), венечной (рис. 21, 31) и, иногда, еще нескольких мелких косточек.

На предчелюстной, челюстной и зубной костях рептилий (кроме черепах) расположены простые конические, иногда слегка загнутые назад зубы, которые прирастают к краю соответствующей кости.

Подъязычная дуга, как и у земноводных, полностью утратила функцию подвеска. Верхний элемент подъязычной дуги (гиомандибуляре) входит в состав среднего уха в виде палочковидной слуховой косточки – стремечка, а остальная ее часть вместе с остатками передних жаберных дуг образует подъязычный аппарат.

Описанное строение висцерального черепа в общем типично для всех пресмыкающихся. Но в некоторых группах имеются отступления от этой схемы, связанные главным образом со спецификой биологии этих групп.

У змей очень подвижны не только квадратные (рис. 24, 6), но и соединенные с ними чешуйчатые (рис. 24, 7), а также крыловидные (рис. 24, 4) и небные (рис. 24, 3) кости. Две последние несут острые зубы. Поперечные кости (рис. 24, 5) у змей служат как бы рычагами, передающими движения крыловидных костей верхнечелюстным костям (рис. 24, 2), которые в свою очередь очень подвижны. Вся эта система подвижно сочлененных костей не только способствует чрезвычайно широкому раскрытию рта, но и обеспечивает независимые движения правой и левой половин челюстного аппарата при проталкивании добычи в глотку с поочередным перехватыванием. Это позволяет змеям заглатывать относительно очень крупную (превышающую толщину туловища змеи) добычу. У ядовитых змей на верхнечелюстных костях расположены подвижно прикрепленные острые, загнутые назад ядовитые зубы (рис. 24, 9), имеющие внутренний канал или бороздку на передней поверхности, по которым при укусе в ранку стекает яд из расположенных у основания зуба ядовитых желез.

Череп крокодилов (рис. 22) характеризуется тем, что зубы не прирастают к краю зубной, предчелюстной и верхнечелюстной костей, как у других рептилий, а сидят в специальных углублениях (лунках, или альвеолах) этих костей – текодонтные зубы. Другая особенность висцерального черепа крокодилов – вторичное твердое небо, отделяющее ротовую полость от носоглоточного хода. В образовании вторичного твердого нёба принимают участие нёбные отростки предчелюстных (рис. 22, 7) и верхнечелюстных (рис. 22, 2) костей, а также нёбные (рис. 22, 17) и крыловидные (рис. 22, 18) кости. Благодаря образованию твердого нёба вторичные хоаны (рис. 22, 20) отнесены назад и расположены в крыловидных костях, над гортанью. Образование вторичного твердого нёба связано с характером образа жизни крокодилов: прямое соприкосновение гортани с хоанами открывает возможность бесперебойного дыхания при принятии пищи и когда крокодил отдыхает на мелководье, выставив из воды находящиеся на возвышениях ноздри, тогда как ротовая полость заполнена водой.

Парные конечности и их пояса. Плечевой пояс пресмыкающихся состоит из типичных костей: расположенной более дорзально лопатки (рис. 25, 1) и обращенного в вентральную сторону коракоида (рис. 25, 3). Обе эти кости принимают участие в образовании суставной ямки (рис. 25, 4) для прикрепления передней конечности. Дорзальнее лопатки располагается широкий уплощенный надлопаточный хрящ (рис. 25, 2), а впереди коракоида – хрящевой прокораконд (рис. 25, 5). Имеется хорошо развитая грудина (рис. 25, 6), к которой причленяется несколько ребер (рис. 25, 7). Таким образом, в отличие от земноводных у рептилий развивается грудная клетка и плечевой пояс имеет опору в осевом скелете. На вентральной стороне грудины располагается Т-образная покровная кость – надгрудинник (рис. 25, 8), впереди нее – тоже покровные кости – ключицы (рис. 25, 9). Наружные концы ключиц причленяются к лопаткам, а внутренние срастаются с ветвями надгрудинника. Ключицы и надгрудинник (отсутствующий у земноводных) увеличивают прочность соединения правой и левой частей плечевого пояса.

У змей плечевой пояс полностью редуцирован, а у черепах ключицы и надгрудинник вошли в состав костей брюшного щита панциря, образовав соответственно передние парные и вклинившуюся между ними непарную костные пластинки (остальные костные пластинки пластрона, по-видимому, гомологичны так называемым брюшным ребрам.).

Тазовый пояс состоит из двух симметричных половин, соединенных по средней линии хрящом. Каждая половина составлена тремя костями; расположенной дорзально подвздошной (рис. 26, 1), находящимися на вентральной стороне лобковой (рис. 26, 2) и седалищной (рис. 26, 3). Все эти кости принимают участие в образовании сочленовной ямки (рис. 26, 4), к которой причленяется задняя конечность. Таз у рептилий закрытый: правая и левая лобковые и седалищные кости на брюшной стороне сращены между собой.

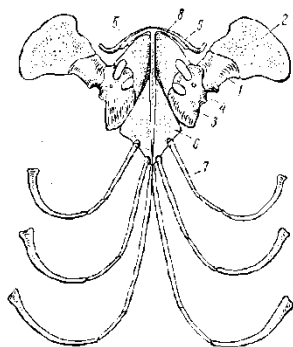


Рис. 25. Плечевой пояс варана
(вид снизу):

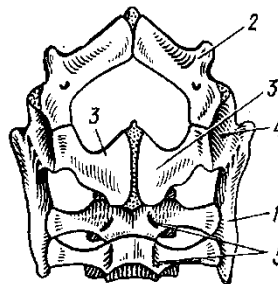


Рис. 26. Тазовый пояс варана
(вид снизу):

1 – лопатка, 2 – надлопаточный хрящ, 3 – коракоид, 4 – суставная впадина для головки плеча, 5 – прокоракоидный хрящ, 6 – грудина, 7 – ребра, 8 – надгрудинник, 9 – ключица, 1 – подвздошная кость, 2 – лобковая кость, 3 – седалищная кость, 4 – вертлужная впадина (сочленовная ямка) для головки бедра, 5 – крестцовые позвонки

Конечности пресмыкающихся построены по типичной схеме конечностей наземных позвоночных. Проксимальный отдел передней конечности (рис. 27, А) представлен одной костью – плечевой (рис. 27, 1), далее следует предплечье, состоящее из двух костей – локтевой (рис. 27, 2) и лучевой (рис. 27, 3).

Запястье (рис. 27, 4) состоит из относительно мелких косточек, располагающихся обычно в два ряда; сбоку от них находится еще одна косточка – грушевидная, принимаемая за остаток шестого пальца. Пясть (рис. 27, 5) составлена пятью удлиненными косточками, к которым прикрепляются фаланги пяти пальцев (рис. 27, 6). Последние фаланги несут когти. Сустав, обеспечивающий подвижность кисти, у рептилий проходит не между костями предплечья и проксимальным рядом костей запястья (как у амфибий), а между проксимальным и дистальным рядами костей запястья. Такой сустав называется **интеркарпальным** (рис. 27, 7).

В задней конечности проксимальный элемент – бедро (рис. 27, 8) сочленяется коленным суставом с голенью, состоящей из двух берцовых костей – большой (рис. 27, 9) и малой (рис. 27, 10). Над передней поверхностью этого сустава располагается маленькая косточка – коленная чашечка (рис. 27, 11). В предплюсне (рис. 27, 12) проксимальный ряд косточек срастается или почти неподвижно соединяется с костями голени,

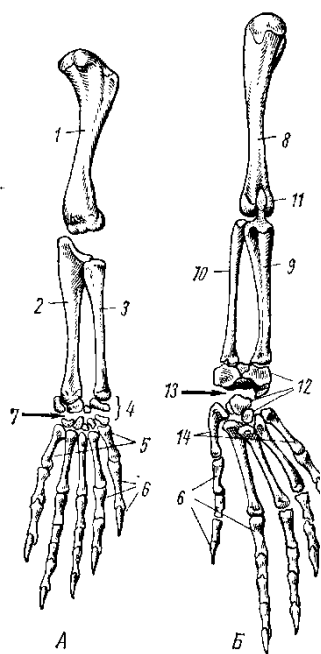


Рис. 27. Конечности варана.

А – передняя; Б – задняя:

1 – плечевая кость, 2 – локтевая кость, 3 – лучевая кость, 4 – запястье, 5 – пясть, 6 – фаланги пальцев, 7 – интеркарпальный сустав, 8 – бедренная кость, 9 – большая берцовая кость, 10 – малая берцовая кость, 11 – коленная чашечка, 12 – предплюсна, 13 – интертарзальный сустав, 14 – плюсна

а косточки дистального ряда также тесно связаны и частично сращены с плюсневыми костями. Благодаря этому суставная поверхность здесь расположена не между голенью и стопой, а между проксимальным и дистальным рядами косточек предплюсны. Такой сустав характерен для пресмыкающихся (и для птиц) и носит название **интертарзального** сустава (рис. 27, 13). Плюсна (рис. 27, 14) состоит из пяти удлиненных костей, к которым прикреплены фаланги пяти пальцев (рис. 27, 6). Концевые фаланги несут когти.

Тема 12. ВНЕШНЕЕ И ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ ПТИЦ

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ОБЪЕКТА

Подтип Позвоночные, *Vertebrata*

Класс Птицы, *Aves*

Отряд Голубеобразные, *Columbiformes*

Представитель – Сизый голубь, *Columba livia* (forma domestica)

МАТЕРИАЛ И ОБОРУДОВАНИЕ

Т а б л и ц ы: строение махового пера; схема скелета крыла и расположения маховых перьев; общая топография внутренних органов голубя; схема кровеносной системы птицы; схема пищеварительной системы голубя; мочеполовая система самца и самки голубя.

На одного-двух студентов необходимы:

1. Свежая тушка голубя.
2. Ванночка.
3. Скальпель.
4. Пинцет.
5. Ножницы хирургические.
6. Иглы препарировальные – 2.
7. Стеклянная трубочка с оттянутым концом.
8. Нитки – 20 см.
9. Вата гигроскопическая.
10. Салфетки марлевые – 2.
11. Лупа 4–6х.

Дополнительное оборудование: коллекция перьев птиц; коллекция тушек птиц, относящихся к разным отрядам.

ЗАДАНИЕ

Познакомиться с особенностями внешнего строения птицы, вскрыть ее и рассмотреть особенности строения основных систем органов. Сделать следующие рисунки:

1. Общее расположение внутренних органов.
2. Схема кровеносной системы.
3. Мочеполовая система самца и самки.

ВНЕШНИЙ ВИД

Для птиц характерна относительно небольшая голова, длинная подвижная шея, компактное плотное туловище и сильно редуцированный хвост (представляющий собой небольшой конический выступ заднего конца тела).

Все тело птицы, кроме клюва и нижних отделов задних конечностей, покрыто перьями. Выдернув одно из крупных перьев крыла или хвоста, рассмотрите его строение. Основание пера – полый внутри очин (рис. 1, 1), который погружен в толщу кожи. Он продолжается в плотный ствол, или стержень (рис. 1, 2). От стержня вправо и влево отходят тонкие роговые пластинки – бородки (рис. 1, 5); на которых располагаются в два ряда более мелкие пластинки – бородочки (рис. 1, 4). Бородочки дистального ряда каждой бородки накладываются на бородочки проксимального ряда бородок, сцепляясь с ними многочисленными мелкими крючочками (рис. 1, 5). Весь этот комплекс образует по бокам стержня опахало пера, которое подразделяется на более узкое наружное (рис. 1, 6) и более широкое внутреннее опахало (рис. 1, 7). Такая сложная структура пера обеспечивает его

легкость и одновременно прочность. При ударах эластичные бородочки сгибаются, а крюпочки расцепляются и в перье образуется щель. Птица клювом поправляет перо и крюпочки вновь сцепляются, восстанавливая сплошную поверхность опахала (убедитесь в этом: разорвите перо иголкой и затем, поглаживая пальцами разрыв, ликвидируйте его). В самой нижней части пера бородочки не несут крючков; эта часть опахала называется пуховой (рис. 1, 8).

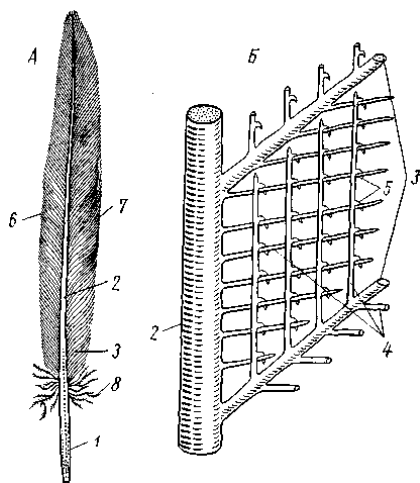


Рис. 1. Строение махового пера.

А – общий вид;

Б – схема строения опахала
(сильно увеличено):

1 – очин, 2 – стержень, 3 – бородки, 4 – бородочки, 5 – крюпочки, 6 – наружное опахало, 7 – внутреннее опахало, 8 – пуховая часть опахала

Перья, покрывающие все тело птицы, называются контурными, или покровными. Они расположены по ограниченным участкам кожи – птерилиям, между которыми лежат участки, не имеющие пера, – аптерии. Помимо контурных перьев, на птерилиях хорошо заметны нитевидные перья с тонкими стержнями и сильно редуцированными бородками и пуховые перья с сильно редуцированным стержнем и тонкими длинными бородками и бородочками, не несущими крючков.

Контурные перья обеспечивают обтекаемость тела птицы в полете, предохраняют кожу от механических повреждений, выполняют водозащитную и теплозащитную функции. Пуховые перья усиливают теплозащитную роль оперения (задерживают воздух), а нитевидные перья несут осязательную функцию.

Несущие плоскости крыла образуют маховые перья, отличающиеся от обычных контурных большей величиной и прочностью. К костям кисти прикрепляются первостепенные маховые (рис. 2, 1), к предплечью – второстепенные (рис. 2, 2). Промежуток между телом и второстепенными маховыми закрыт пучком перьев, укрепляющихся в коже плеча; их называют третьестепенными маховыми (рис. 2, 3). Прочность плоскости крыла увеличивается тем, что основания маховых перьев прикрыты несколькими слоями верхних и нижних кроющих перьев крыла. На рудименте первого пальца расположено несколько небольших плотных перьев, образующих крылышко (рис. 2, 4). Хвост образован крупными рулевыми перьями, основания которых покрыты верхними и нижними кроющими хвоста.

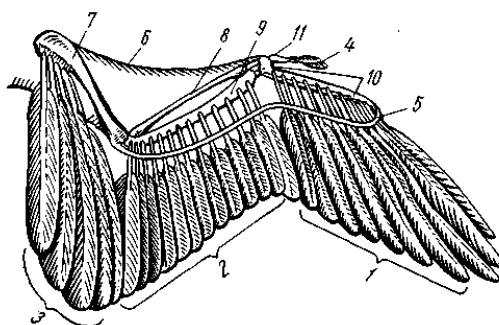


Рис. 2. Схема скелета крыла и расположения маховых перьев:

1 – первостепенные маховые, 2 – второстепенные маховые, 3 – третьестепенные маховые, 4 – крылышко, 5 – связка, укрепляющая основания маховых перьев, 6 – кожистая летательная перепонка, 7 – плечо, 8 – лучевая кость, 9 – локтевая кость, 10 – кисть, 11 – фаланга 1 пальца

Все перья крыла, черепицеобразно налегая друг на друга, своими опахалами образуют сплошную плоскость. При поднимании крыла вверх основания перьев могут несколько поворачиваться под напором воздуха сверху, и в плоскости крыла образуются узкие щели, через которые проходит воздух; это облегчает подъем крыла. Распрямляя и сгибая крыло, убедитесь, что подвижность крыла хорошо выражена лишь в одной плоскости; вращательные движения крайне ограничены. Это увеличивает прочность и жесткость крыла, что важно для полета.

Прочность крыла увеличивает и складка кожи (летательная перепонка; рис. 2, 6) проходящая по переднему краю крыла и соединяющая кистевой сгиб крыла с основанием плечевого сустава; она образует эластичный передний край крыла и сглаживает локтевой сгиб. Изменяя степень раскрытия крыла, птица может в значительных пределах менять его площадь, что важно при изменении режима полета. Разворачивая и складывая веер перьев хвоста, птица изменяет размеры его поверхности, что также важно при некоторых режимах полета, взлете и посадке.

Покрытые плотным роговым чехлом вытянутые вперед челюсти образуют клюв. Роговой покров верхней части клюва (надклювья) называют эпитекой, а нижней части клюва (подклювья) – гипотекой. Основание надклювья у некоторых птиц (совы, дневные хищники, попугаи и др.) покрыто голой, слегка вздутой кожей – восковицей, богатой осязательными тельцами. У всех остальных птиц покрытая мелкими контурными перьями кожа непосредственно примыкает к роговому покрову надклювья. Форма и размеры клюва в классе птиц варьируют в очень широких пределах и отражают пищевую специализацию вида.

Узкие щелевидные парные ноздри ведут в обонятельную полость, сообщаемую с ротовой полостью узкими щелевидными хоанами (убедитесь в этом, введя в ноздрю гибкую щетинку или стержень мелкого контурного пера с оборванным опахалом).

По бокам головы расположены крупные глаза с хорошо подвижными верхним и нижним веками и тонкой полупрозрачной мигательной перепонкой (прикреплена в переднем углу глазной щели). Кзади и книзу от глаз расположено отверстие наружного слухового канала, прикрытое несколько видоизмененными контурными перьями; этот канал ведет к барабанной перепонке. Ограниченная ею барабанная полость (полость среднего уха) сообщается с ротовой полостью узкой евстахиевой трубой (разорвав иглой барабанную перепонку и введя туда щетинку, убедитесь, что ее конец выйдет в ротовую полость).

Перережьте ножницами суставы и мышцы в углах рта, широко раскройте клюв и осмотрите строение ротовой полости. Зубы у птиц отсутствуют. На дне ротовой полости между ветвями нижней челюсти лежит длинный подвижный, заостренный спереди язык. В задней части языка образуются бахромки и шипики, помогающие заглатыванию пищи. Позади основания языка между двумя складками слизистой оболочки лежит продольно расположенное отверстие с зубчатыми краями – гортанная щель, ведущая в небольшую по размерам верхнюю гортань, она ограничена, как и у пресмыкающихся, тремя хрящами. На уровне гортанной щели начинается глотка, выстланная слизистой оболочкой с сильно выраженной складчатостью. Глотка незаметно переходит в пищевод. В ротовую полость открываются протоки нескольких пар слюнных желез.

У основания хвоста на нижней поверхности тела находится поперечная щель – отверстие клоаки, ограниченное узким валиком голой кожи. На спинной поверхности у

основания хвоста прощупывается парная копчиковая железа; раздвинув перья, легко увидеть ее сосочек. При надавливании на железу из сосочка появляется капелька секрета.

Бедро и голень у голубей (как и у большинства видов птиц) покрыты перьями. Цевка и пальцы покрыты роговыми щитками, гомологичными чешуе пресмыкающихся. Последние фаланги пальцев несут хорошо развитые роговые когти. У птиц обычно только четыре пальца. Один (первый) направлен назад (у многих водоплавающих и некоторых наземных видов он недоразвит или даже совсем редуцирован), а три (второй – четвертый) – вперед. Если сильно согнуть ногу голубя, пальцы сжимаются, что обусловлено специфическим для птиц расположением мышц и сухожилий, управляющих движением пальцев. Эти особенности обеспечивают автоматическое зажимание пальцев, когда птица садится на ветку, и нога сгибается под тяжестью тела.

ВСКРЫТИЕ

1. Расправить конечности, положить голубя на спину в ванночку.

2. Сделать скальпелем разрез кожи посередине груди. Введя в разрез тупую ветвь ножниц, провести разрез вперед до основания шеи и назад до клоаки. Пальцами раздвинуть кожу в стороны от разреза (рис. 3, А); при этом обнажаются киль грудины (рис. 3, 1) и лежащие справа и слева от него мощные грудные мышцы (рис. 3, 2). При их сокращении крылья опускаются. Далее пальцами разорвите кожу на шее, стараясь не повредить лежащий под кожей у основания шеи тонкостенный зоб (рис. 3А, 8).

3. Вплотную к килю грудины (справа и слева от него) сделать скальпелем два глубоких разреза, чтобы скальпель дошел до грудины. Продолжить эти разрезы вперед так, чтобы скальпель скользил вдоль вилок (слившихся ключиц), и довести разрез до плечевого сустава. Позади разрезы должны заканчиваться у заднего края грудины.

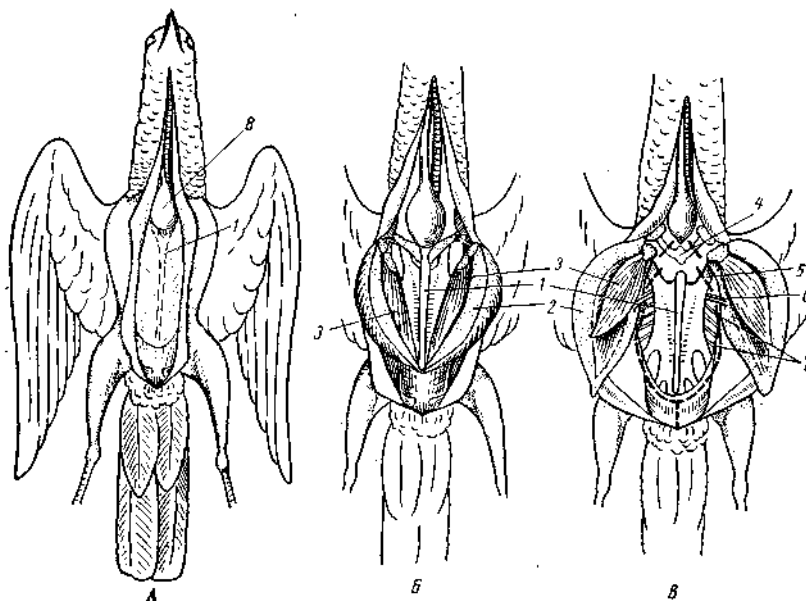


Рис. 3. Последовательность проведения вскрытия птицы:

А – сделать разрез кожи от клоаки до основания шеи; пальцами раздвинуть кожу в стороны от разреза и затем пальцами разорвать кожу на шее, стараясь не повредить тонкостенный зоб (8); Б – скальпелем прорезать мышцы по бокам киля грудины и сдвинуть их в стороны, обнажив грудину; В – ножницами разрезать ребра, прикрепляющиеся к краям грудины (положение разреза показано пунктиром; не перерезать пучки кровеносных сосудов!), перерезать коракоиды и обе ветви вилок; снять грудину, осторожно перерезая пленки, соединяющие ее с внутренними органами: 1 – киль грудины, 2 – большая грудинная мышца, 3 – подключичная мышца, 4 – вилочка, 5 – коракоид, 6 – пучок кровеносных сосудов, уходящих в грудные мышцы, 7 – ребра, 8 – зоб

4. Скальпелем сдвигая мышцы с кости, отвернуть их влево и вправо (рис. 3, Б). Сдвигая мышцы с грудины, будьте осторожны, когда подойдете к краю грудины в верхней ее трети (рис. 3, б); здесь в грудные мышцы входят из полости тела крупные кровеносные стволы, и нужно постараться их не повредить. Впереди переднего края грудины сдвиньте мышцы так, чтобы были видны отходящие от грудины к плечевому суставу коракоиды. Под большой грудной мышцей, прикрепляясь к грудины и к ее килью, лежит значительно меньшая по размерам подключичная мышца (рис. 3, 3); при ее сокращении крыло поднимается. Соотношение размеров этих мускулов показывает, что подъем крыла требует значительно меньшего усилия, чем его опускание.

5. Сделать ножницами небольшой разрез брюшной стенки и, введя внутрь тупую (!) ветвь ножниц, вести разрез вперед (по обеим сторонам грудины), перерезая брюшную стенку и ребра (рис. 3, В). Очень осторожно (самыми кончиками ножниц) прорезать первое ребро; сразу за ним лежит пучок крупных кровеносных сосудов, которые нужно сохранить (рис. 3В, б).

6. Ножницами перерезать обе ветви вилок и, примерно посередине, оба коракоида (при этом нужно заметное усилие). Затем, взяв пальцами киль, постепенно приподнимать задний край грудины, одновременно скальпелем подрезая тонкие пленки, идущие от грудины к внутренним органам (нужно резать скальпелем по кости!). Постепенно таким образом полностью освободить всю грудину и снять ее.

7. Разрезать ножницами (тупой конец внутрь) брюшную стенку до клоаки. Образовавшиеся кожно-мускульные лоскуты брюшной стенки отвести в стороны и обрезать их ножницами.

ОБЩАЯ ТОПОГРАФИЯ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ

Ввести через ротовую полость в трахею оттянутый конец стеклянной трубки, слегка подуть в него: распрямятся оставшиеся неповрежденными некоторые воздушные мешки (рис. 6, 3); они видны в виде полостей, ограниченных тонкими, легко растяжимыми прозрачными пленками. При аккуратном препарировании обычно сохраняются лежащие по бокам от кишечника брюшные и задние грудные воздушные мешки. Полностью все воздушные мешки и их связь с легкими можно рассмотреть лишь на специально изготовленных инъецированных препаратах дыхательной системы.

Посмотрев общее расположение внутренних органов (рис. 6), приступить к последовательному рассмотрению отдельных систем в порядке, изложенном ниже.

Кровеносная система. В верхней части полости тела лежит крупное сердце (рис. 4, 4). Его покрывает тонкостенная околосердечная сумка; на ней иногда бывают тонкие пленки жира. Пинцетом нужно оттянуть околосердечную сумку на вершине сердца и прорезать ножницами; введя в разрез тупой конец ножниц, осторожно разрезать сумку до сосудов и, пользуясь пинцетом и препарировальной иглой, осторожно снять ее. В верхней части сердца хорошо видны два отчетливо отделенных друг от друга, относительно тонкостенных темных предсердия: более крупное правое (рис. 5, 1), и несколько меньшее левое (от наблюдателя – справа; рис. 5, 2). Границу между предсердиями и желудочками обычно обозначает поперечная полоска жира. Желудочки светлее; граница между более толстостенным и большим по объему левым желудочком (рис. 5, 5) и полностью от него отделенным правым желудочком (рис. 5, 4) внешне выражена очень слабо. Таким образом, у птиц сердце четырехкамерное (два предсердия и два желудочка); правая – венозная и левая – артериальная половины сердца изолированы друг от друга, поэтому большой и малый круги кровообращения полностью разобщены.

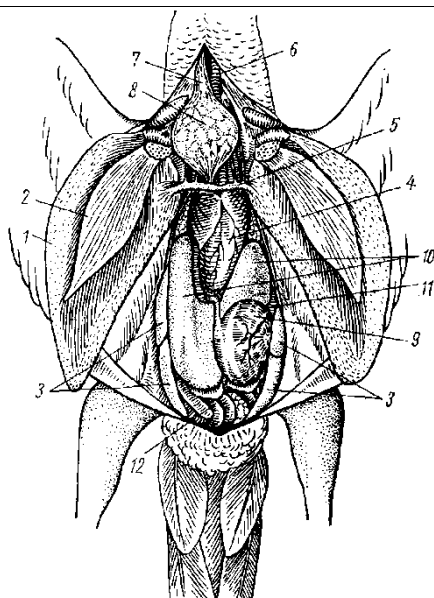


Рис. 4. Общая топография внутренних органов голубя:

- 1 – большая грудная мышца, 2 – подключичная мышца, 3 – воздушные мешки (сохранившиеся), 4 – сердце, 5 – безымянные артерии, 6 – трахея, 7 – пищевод, 8 – зоб, 9 – мускульный желудок, 10 – печень, 11 – селезенка, 12 – петли кишечника

От правого желудочка отходит единственный сосуд – легочная артерия (рис. 5, 5), сразу же у сердца разделяющаяся на правую и левую легочные артерии, несущие венозную кровь соответственно в правое и левое легкое. Легочные артерии можно увидеть, если пинцетом несколько оттянуть к себе лежащие прямо на предсердиях безымянные артерии (рис. 5, 8, 9). Из легких окисленная артериальная кровь по легочным венам (рис. 5, 6) вливается в левое предсердие. Если пинцетом отвернуть вверх вершину сердца и пальцем слегка подавить легкое, то легочные вены станут видны отчетливее. Правый желудочек – легкие – левое предсердие – таков малый круг кровообращения.

Левый желудочек – сосуды всего тела – правое предсердие – таков большой круг кровообращения. От левого желудочка отходит единственный сосуд – правая дуга аорты (рис. 5, 7). Сразу же по выходе из сердца она отделяет два мощных артериальных ствола – правую и левую безымянные артерии (рис. 5, 8, 9). Отослав безымянные артерии, дуга аорты проходит несколько вперед (это видно, если пинцетом осторожно оттянуть к себе правую безымянную артерию) и, круто повернув над правым бронхом на спинную сторону, направляется назад вдоль позвоночного столба как спинная аорта (рис. 5, 10).

Каждая из безымянных артерий в свою очередь делится на две ветви. Одна из них – общая сонная артерия (рис. 5, 11) – идет в голову. Вторая – более мощная подключичная артерия (рис. 5, 12) почти сразу же (через 2–4 мм) вновь разделяется на два ствола: идущую в крыло плечевую артерию (рис. 5, 13) и ветвящуюся в мышцах грудины мощную грудную артерию (рис. 5, 14). Если отвернуть влево печень и приподнять желудок и петли кишечника (для этого нужно порвать пленки воздушных мешков), станет видно проходящую вдоль позвоночного столба тоненькую спинную аорту.

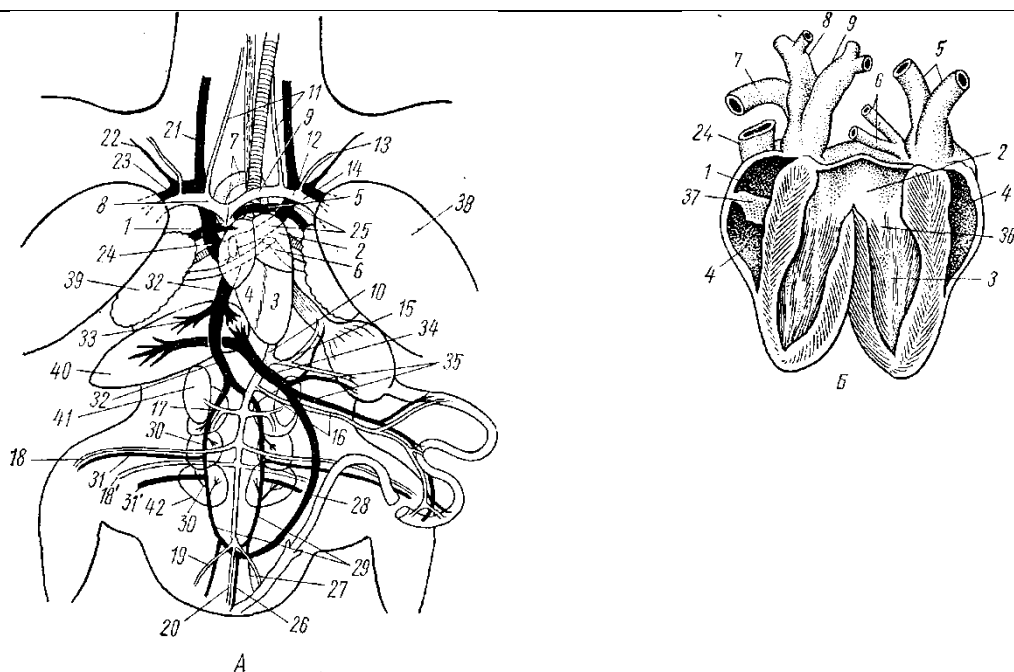


Рис. 5. Схема кровеносной системы голубя.

А – общий вид (белым цветом показаны кровеносные сосуды с артериальной кровью, черным – с венозной); *Б* – вскрытое сердце:

1 – правое предсердие, 2 – левое предсердие, 3 – левый желудочек, 4 – правый желудочек, 5 – легочная артерия, 6 – легочная вена, 7 – правая дуга аорты, 8 – правая безымянная артерия, 9 – левая безымянная артерия, 10 – спинная аорта, 11 – общая сонная артерия, 12 – подключичная артерия, 13 – плечевая артерия, 14 – грудная артерия, 15 – внутренностная артерия, 16 – брыжеечная артерия, 17 – почечная артерия, 18 – бедренная артерия. 18' – седалищная артерия, 19 – подвздошная артерия. 20 – хвостовая артерия. 21 – яремная вена, 22 – плечевая вена, 23 – грудная вена, 24 – правая передняя полая вена, 25 – левая передняя полая вена, 26 – хвостовая вена, 27 – внутренняя подвздошная вена, 28 – копчиково-брыжеечная вена, 29 – воротная вена почек, 30 – общая подвздошная вена, 31 – бедренная вена. 31' – седалищная вена, 32 – задняя полая вена, 33 – печеночные вены, 34 – воротная вена печени, 35 – вены пищеварительного тракта, 36 – трехстворчатый клапан между левым предсердием и левым желудочком, 37 – клапан между правым предсердием и правым желудочком, 38 – грудные мышцы, 39 – легкое, 40 – печень, 41 – семенник, 42 – почка

От нее на уровне желудка отходит внутренностная артерия (рис. 5, 15), а в 4–6 мм далее – брыжеечная артерия (рис. 5, 16), они снабжают кровью желудок и кишечник. На уровне почек спинная аорта отделяет парные почечные артерии (рис. 5, 17), затем снабжающие кровью задние конечности более крупные бедренные артерии (рис. 5, 18') и седалищные (рис. 5, 18). После этого спинная аорта распадается на парные подвздошные (рис. 5, 19) и непарную хвостовую (рис. 5, 20) артерии.

По бокам шеи проходят парные очень мощные яремные вены (рис. 5, 21), несущие венозную кровь из головы и шеи. Каждая яремная вена сливается с плечевой (рис. 5, 22), идущей из крыла, и крупной грудной веной (рис. 5, 23), которая несет кровь от грудных мышц. В результате слияния этих трех вен с каждой стороны образуются широкие и короткие передние полые вены (рис. 5, 24, 25). Правая передняя полая вена лежит снаружи от правой безымянной артерии и впадает в передний край правого предсердия. Левая (от наблюдателя правая) передняя полая вена (рис. 5, 25) лежит снаружи от левой безымянной артерии, далее идет по спинной стороне сердца, огибая левое предсердие, и впадает в правое

предсердие рядом с задней полую веной (см. ниже; это хорошо видно, если отвернуть вершину сердца вверх). Венозная пазуха у птиц не развита.

Для рассмотрения венозной системы заднего отдела тела нужно отвернуть влево печень и пальцами приподнять все петли кишечника, сдвигая их влево. Теперь видно, что от области клоаки идет несколько мелких, но отчетливо заметных вен: хвостовая (рис. 5, 26) и парные внутренние подвздошные (рис. 5, 27). Они сливаются вместе и дают начало трем венам: в брыжейке рядом с кишечником проходит через брюшную полость и впадает в печень копчиково-брыжеечная вена (рис. 5, 25); две другие вены – правая и левая воротные вены почек (рис. 5, 29) – входят в задние отделы почек.

В отличие от пресмыкающихся у птиц только часть крови из воротных вен почек расходуется по капиллярам почечной ткани; значительно большая часть крови идет по крупным сосудам – продолжениям воротных вен – общим подвздошным венам (рис. 5, 30). Поэтому говорят о частичной редукции воротной системы почек у птиц. Общие подвздошные вены проходят через почки, принимая несущие кровь из задних конечностей седалищные (рис. 5, 31'), и бедренные (рис. 5, 31), а также почечные вены и, выйдя из почек, сливаются вместе, образуя заднюю полую вену (рис. 5, 32). Чтобы увидеть образование задней полую вены, нужно пинцетом слегка сдвинуть в сторону семенники или яичник, прикрывающие место ее формирования. Почти сразу же после своего образования задняя полая вена идет в правую долю печени и проходит через нее, не отдавая кровь, а только принимая в себя печеночные вены (рис. 5, 33; на препарате их не видно, так как они лежат внутри печени). Из печени задняя полая вена идет толстым стволом и впадает в правое предсердие.

Воротная вена печени (рис. 5, 34) образована уже упоминавшейся копчиково-брыжеечной веной (рис. 5, 28) и несколькими венами (рис. 5, 35), несущими кровь от пищеварительного тракта. Почти сразу же после своего образования эта широкая вена разделяется на два коротких сосуда, входящих в правую и левую доли печени: здесь они распадаются на систему капилляров. Воротная вена печени лежит в складке брюшины, связывающей петлю двенадцатиперстной кишки с правой лопастью печени; ее можно увидеть, если приподнять кверху обе лопасти печени.

После зарисовки схемы кровеносной системы следует познакомиться со строением сердца. Для этого надо оттянуть его несколько кверху и назад, перерезать возможно дальше от сердца выходящие из него артерии и впадающие вены и выделить этот орган. Разрезать сердце вдоль так, чтобы на одной стороне были дуга аорты с отходящими от нее безымянными артериями, а на другой – легочные артерии (рис. 5, Б). Стенки левого желудочка значительно толще, чем правого; больше и его полость. Вход из левого предсердия в левый желудочек ограничивает трехстворчатый клапан (рис. 5, 36), створки которого сухожильными нитями прикрепляются к сосочковым мышцам стенки желудочка. Этот клапан не пропускает кровь в предсердие при сокращении желудочка. Вход из правого предсердия в правый желудочек закрывает более простой мышечный клапан (рис. 5, 37). Вводя иглу в правую дугу аорты и в одну из легочных артерий, можно увидеть, где они выходят из желудочков. Входы в артерии закрыты полулунными клапанами, которые не дают крови вновь возвращаться в желудочки, когда начинается их расширение (диастола).

Дыхательная система. Через ноздри и внутренние отверстия ноздрей – хоаны воздух попадает в ротовую полость. Далее дыхательный путь идет через гортанную щель и верхнюю гортань и далее в трахею (рис. 4, 6). Она представляет собой длинную гибкую трубку, поддерживаемую плотными хрящевыми (иногда частично окостеневающими) кольцами. В связи с удлинением шеи у птиц трахея значительно длиннее, чем у пресмыкающихся. Войдя в полость тела, она на уровне сердца разделяется на два бронха, впадающих в правое и левое легкие и там сильно ветвящихся.

Нижняя часть трахеи и начальные участки бронхов образуют характерную только для птиц нижнюю гортань – голосовой аппарат, строение которого очень сильно варьирует у разных видов птиц. Между нижним и вышерасположенным кольцом трахеи натянута тонкая

пленка – голосовая перепонка. От места соединения бронхов внутрь полости нижней гортани вдается хрящевой выступ – козелок, от которого к дорзальной стенке трахеи проходит тонкая складка слизистой оболочки – полулунная. Колебания полулунной складки и голосовой перепонки, возникающие при прохождении воздуха через нижнюю гортань при вдохе и выдохе, служат источником звуков. Узкие полосы бронхо-трахейных мышц, лежащие по бокам нижней части трахеи и начальных участков бронхов, изменяют натяжение голосовых перепонки, меняя высоту издаваемых звуков и их модуляцию.

Парные легкие птиц невелики по размерам и плотно прикреплены к ребрам по бокам позвоночного столба. Их хорошо видно, если несколько сдвинуть в сторону печень. Разрезав одно из легких скальпелем, можно увидеть плотное губчатое строение легких. От легких у птиц отходят воздушные мешки (рис. 4, 3), представляющие собой выросты слизистой оболочки проходящих через легочную ткань вентральных ответвлений бронхов. При вскрытии воздушные мешки порвались и сейчас их остатки в виде обрывков тонких пленок видны на вентральной поверхности легких. При внимательном рассмотрении на задне-боковой поверхности легкого удастся увидеть мелкие отверстия – входы в воздушные мешки.

Акт дыхания птиц, как и у всех амниот, осуществляется движениями грудной клетки. Благодаря сокращениям реберных мышц и подвижности ребер тело грудины отходит от позвоночного столба, объем полости тела увеличивается, растягиваются эластичные воздушные мешки и происходит засасывание воздуха в легкие и в задние воздушные мешки (задние грудные и брюшные); в растягивающиеся передние воздушные мешки (шейные, межключичный, передние грудные) при этом засасывается воздух из легких. При выдохе грудина придвигается к позвоночному столбу, тело грудины и внутренние органы сдавливают воздушные мешки, и уже прошедший через легкие воздух из передних воздушных мешков выдавливается в трахею, выводится наружу, а свежий воздух из задних воздушных мешков нагнетается в легкие. Таким образом, у птиц практически непрерывно – и во время вдоха и во время выдоха – через легкие в одном направлении идет поток свежего воздуха. Такое своеобразное строение дыхательной системы птиц обеспечивает интенсивное насыщение крови кислородом.

Пищеварительная система. Пищеварительная система начинается ротовой полостью. За основанием языка и гортанной щелью лежит вход в пищевод (рис. 4, 7; рис. 6, 1) – длинную, легко растяжимую тонкостенную трубку, идущую под кожей вдоль шеи. Начальные участки пищевода отчетливо видны, если ввести в него через рот ручку препаровальной иглы. В нижней части шеи у голубей образуется двухлопастное расширение пищевода – зоб (рис. 4, 8; рис. 6, 2). Зоб служит для накопления

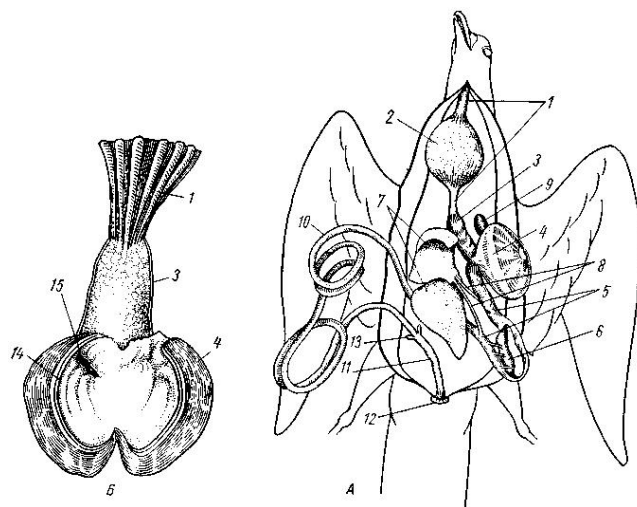


Рис. 6. Схема пищеварительной системы голубя
А – общий вид; Б – вскрытый желудок:

1 – пищевод, 2 – зоб, 3 – железистый желудок, 4 – мускульный желудок, 5 –

двенадцатиперстная кишка, 6 – поджелудочная железа, 7 – печень, 8 – желчные протоки, 9 – селезенка, 10 – петли тонкой кишки, 11 – прямая кишка, 12 – клоака, 13 – слепые кишки, 14 – кутикула мускульного желудка, 15 – вход в двенадцатиперстную кишку

пищи и ее размягчения (слюной и слизью, выделяемой железами стенок пищевода), а также и частичного ее переваривания ферментами, забрасываемыми из железистого желудка (у многих птиц, например, у врановых, зоб отсутствует). В период выкармливания птенцов у взрослых голубей усиленно делящиеся клетки слизистой оболочки зоба слущиваются в его просвет, образуя творожистую массу («молочко»), отрыжкой которого голуби выкармливают птенцов (кроме голубей, выкармливают своих птенцов выделениями стенок пищевода трубконосые, фламинго и некоторые другие птицы).

Продолжающийся после зоба короткий участок пищевода без резкой внешней границы переходит в более толстостенный железистый желудок (рис. 6, 3); его видно, если приподнять и сдвинуть вверх (от себя) правую долю печени. Железистый желудок переходит в резко от него отграниченный мускульный желудок (рис. 4, 9; рис. 6, 4), имеющий плотные, толстые мышечные стенки. Желудок подвешен к спинной стенке полости тела на тонкой складке брюшины.

От мускульного желудка рядом с впадением в него железистого отходит двенадцатиперстная кишка (рис. 6, 5), образующая узкую петлю, которая плотно охватывает компактную, обычно буровато-желтоватого цвета поджелудочную железу (рис. 6, 6). Слегка отодвинув поджелудочную железу от восходящего колена двенадцатиперстной кишки, можно увидеть три протока железы, впадающие в кишку.

Печень (рис. 4, 10; рис. 6, 7) прикрывает железистый и большую часть мускульного желудка; правая ее лопасть заметно больше левой. Желчного пузыря у голубя нет (у большинства других видов птиц желчный пузырь хорошо развит). Если отвернуть обе лопасти печени вверх, станут видны два тонких желчных протока (рис. 6, 8), отходящих от центрального участка печени; один впадает в дистальную, другой – в проксимальную часть двенадцатиперстной кишки.

Около спинной поверхности мускульного желудка лежит темно-красная селезенка (рис. 6, 9).

Двенадцатиперстная кишка незаметно переходит в тонкую кишку (рис. 6, 10), петли которой подвешены к спинной поверхности полости тела на тонкой пленке – кишечной брыжейке. Тонкая кишка птиц относительно много длиннее, чем у пресмыкающихся. В тазовой области тонкая кишка переходит в короткую прямую кишку (рис. 6, 11), впадающую в клоаку (рис. 6, 12). На границе между тонкой кишкой и прямой расположены короткие парные выросты – слепые кишки (рис. 6, 13). У большинства птиц их размеры очень невелики.

После рассмотрения основных отделов пищеварительной системы следует вскрыть (ножницами) желудок и пищевод (рис. 6, Б). Внутренняя стенка пищевода образует многочисленные продольные складки, обеспечивающие его легкую растяжимость. Стенки железистого желудка заметно толще стенок пищевода. Его внутренняя слизистая оболочка имеет сетчатый вид; на ее поверхности разбросаны многочисленные отверстия желез, выделяющих пищеварительные ферменты. Мускульный желудок имеет очень мощные мускулистые стенки, а его внутренняя поверхность выстлана плотной рогоподобной кутикулой – затвердевшим секретом желез этого отдела желудка. Сильные, ритмичные сокращения мускульного желудка обеспечивают перетирание пищи. Этому помогают складки и утолщения кутикулы, а также камешки, заглатываемые птицами и задерживающиеся в полости мускульного желудка. Дифференцировка желудка на два отдела – приспособление для измельчения пищи при отсутствии зубов; оно обеспечивает и более полное и быстрое переваривание.

Мочеполовая система. Как и у всех амниот, парные почки (рис. 7, 1) птиц

метанефрического типа. Они довольно велики по размерам, отчетливо дольчатые (у голубя состоят из трех долей) и лежат в углублениях тазового пояса, тесно с ним срастаясь. От внутренней поверхности каждой почки на границе между передней и средней лопастью отходит тонкая прямая трубочка – мочеточник (рис. 7, 2); он проходит сбоку от позвоночника и впадает в клоаку. На вентральной поверхности почек, около их переднего края, располагаются небольшие, обычно желтого цвета компактные тельца – надпочечные железы, или надпочечники (рис. 7, 4); у самцов они обычно прикрыты семенниками.

Половые железы самцов – беловатые или темно-бурые парные овальные семенники (рис. 7, 5), лежат около передних концов почек. К внутренней поверхности каждого семенника примыкает очень небольшое, плохо видимое вздутие – придаток семенника (рис. 7, 6), представляющий собой остаток мезонефрической почки. От придатка семенника отходит тонкий семяпровод (рис. 7, 7), гомологичный вольфову каналу. Семяпроводы идут параллельно мочеточникам по спинной стороне брюшной полости и перед впадением в клоаку образуют небольшие расширения – семенные пузырьки (рис. 7, 8), служащие резервуарами для зрелых сперматозоидов.

У самок у передней доли левой почки лежит непарный, имеющий зернистое строение яичник (рис. 7, 9); правый яичник у птиц редуцируется. К периоду размножения зернистость яичника сильно увеличивается, и становятся ясно различимыми отдельные, фолликулы, внутри которых формируются богатые желтком яйцеклетки. В связи с редукцией правого яичника редуцируется и правый яйцевод (у некоторых самок иногда бывает заметен его рудимент). Левый яйцевод (рис. 7, 10) – гомолог мюллерова канала – представляет собой длинную трубку, широкой воронкой (рис. 7, 11), открывающейся в полость тела около вершины левой почки. Задний конец яйцевода (маточный отдел) заметно утолщен и впадает в левую половину клоаки.

Вне периода размножения яйцевод имеет вид тонкой трубки, прилегающей к спинной стороне брюшной полости. К моменту яйцекладки яйцевод сильно утолщается и удлиняется; одновременно увеличиваются и размеры воронки. Созревшая яйцеклетка через разрыв стенки фолликула выпадает в полость тела и затем попадает в воронку яйцевода. Движением стенок воронки яйцеклетка перегоняется в яйцевод, где происходит оплодотворение. Сокращениями стенок яйцевода яйцо передвигается по направлению к клоаке, и вокруг него за счет выделений желез стенок яйцевода формируются сложные оболочки: толстая белковая оболочка – собственно белок яйца, тоненькие пленки подскорлуповых оболочек и известковая оболочка.

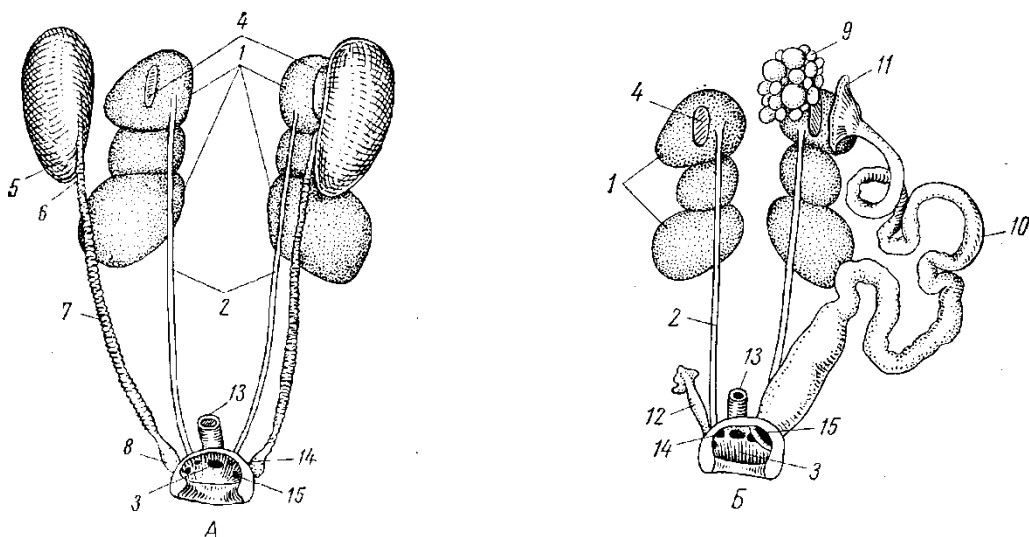


Рис. 7. Мочеполовая система голубя. А – самец; Б – самка:
1 – почки, 2 – мочеточник, 3 – полость клоаки, 4 – надпочечник, 5 – семенник 6 – придаток семенника, 7 – семяпровод, 8 – семенной пузырек, 9 – яичник, 10 – левый яйцевод, 11 – воронка яйцевода, 12 – остаток редуцированного правого яйцевода, 13 – прямая кишка, 14 – мочевое отверстие, 15 – половое отверстие

Клоака (рис. 7, 3) – полость, в которую открываются прямая кишка, парные мочеточники и парные семяпроводы (у самцов) или непарный яйцевод (у самок). Мочевых пузырей у птиц нет, и попадающая по мочеточникам в клоаку моча выводится непосредственно наружу. В задний отдел клоаки впадает проток лежащей на ее спинной поверхности фабрициевой сумки. Она хорошо развита у птенцов, затем сильно уменьшается и обычно исчезает у птиц, достигших половой зрелости. Фабрициева сумка служит органом, продуцирующим лимфатические клетки. Клоака открывается наружу поперечным отверстием, в стенках которого располагаются открывающие и закрывающие его мышцы.

Тема 13. СКЕЛЕТ ПТИЦ

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ОБЪЕКТА

Подтип Позвоночные, *Vertebrata*

Класс Птицы, *Aves*

Отряд Воробьинообразные, *Passeriformes*

Представитель – Ворона серая, *Corvus cornix*

МАТЕРИАЛ И ОБОРУДОВАНИЕ

Т а б л и ц ы: череп вороны сбоку; череп вороны снизу; скелет туловища сбоку; тазовый пояс и сложный крестец снизу; скелет крыла; скелет задней конечности; первый, второй и один из задних шейных позвонков (вид сбоку).

На одного-двух студентов необходимы:

1. Смонтированный скелет птицы.
2. Разборный скелет вороны – 1 комплект.
3. Препарироваальные иглы – 2.

ЗАДАНИЕ

Рассмотреть особенности строения скелета птиц. Сделать следующие рисунки:

1. Череп вороны сбоку, сверху и снизу.
2. Скелет туловища сбоку (включая позвоночный столб, пояс передних конечностей, грудину, ребра, тазовый пояс).
3. Скелет крыла.
4. Скелет задней конечности.

ОПИСАНИЕ СКЕЛЕТА

В скелете птиц отчетливо выражены черты, связанные с приспособлением к полету. Плоские кости обычно очень тонкие, пластинчатые. В больших трубчатых костях хорошо развиты полости, заполненные или костным мозгом, или воздухом. Все это обеспечивает повышенную прочность скелета и заметно облегчает его. Нужно, однако, иметь в виду, что общая масса скелета птиц составляет 8 – 18 % от массы тела, т. е. примерно столько же, сколько и у млекопитающих (6 – 14 % веса тела).

Скелет птиц подразделяется на осевой скелет, грудную клетку (грудина и ребра), череп, скелет конечностей и их поясов.

Осевой скелет. Осевой скелет, или позвоночный столб, как и у пресмыкающихся, разделяется на пять отделов: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой.

Шейный отдел очень подвижен (птицы легко поворачивают голову на 180° , некоторые даже на 270°). Число шейных позвонков варьирует в широких пределах: от 11 (попугаи) до 23 – 25 (лебеди, утки); у вороны, голубя 14 шейных позвонков.

Первый шейный позвонок – атлас, или атлант (рис. 8, А) имеет форму кольца. На нижней части его передней поверхности есть глубокая сочленовная ямка, в которую входит затылочный мыщелок черепа; на нижней задней поверхности – сочленовная плоскость для соединения с телом второго шейного позвонка. Просвет полости кольца поперечной сухожильной, обычно окостеневающей связкой разделен на две части: через верхнюю проходит спинной мозг, а в нижней помещается зубовидный отросток второго позвонка.

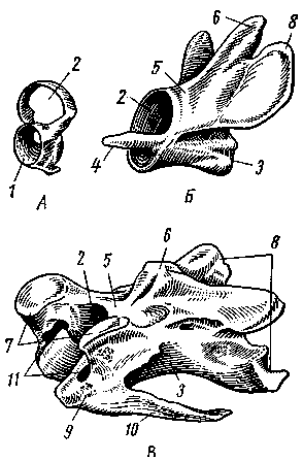


Рис. 8. Шейные позвонки вороны.

А – атлант; Б – эпистрофей;

В – средний шейный позвонок:

- 1 – сочленовная ямка для затылочного мыщелка,
2 – канал для спинного мозга, 3 – тело позвонка.
4 – зубовидный отросток, 5 – верхняя дуга,
6 – остистый отросток, 7 – передние сочленовные отростки, 8 – задние сочленовные отростки,
9 – поперечный отросток, 10 – шейное ребро,
11 – позвоночное отверстие

Второй шейный позвонок – эпистрофей (рис. 8, Б) имеет хорошо развитое тело с направленным вперед зубовидным отростком (рис. 8, 4). По происхождению зубовидный отросток, видимо, – тело первого позвонка, обособившееся от него и сросшееся с телом второго позвонка. Сбоку расположены поперечные отростки; к ним крепятся шейные мышцы, соединяющие второй позвонок с затылочным отделом черепа и с другими шейными позвонками. Над телом позвонка расположена хорошо развитая верхняя дуга (рис. 8, 5), через просвет которой проходит спинной мозг.

Остальные шейные позвонки имеют **гетероцельное** строение: довольно длинное тело каждого позвонка (рис. 8, 3) на передней и задней стороне имеет седловидные сочленовные поверхности. Такой характер сочленения обеспечивает значительную подвижность позвонков друг относительно друга как в вертикальной, так и в горизонтальной плоскостях. Это обеспечивает наряду со сложной системой дифференцированных шейных мышц большую подвижность шеи, что очень важно для птиц (компенсация неподвижного скелета туловища, возможность менять положение центра тяжести в полете, сгибая и выпрямляя шею, возможность сложных движений головы при чистке оперения, постройке гнезда и т. п.).

Над телом позвонка расположена верхняя дуга (рис. 8, 5), заканчивающаяся остистым отростком (рис. 8, 6); в канале дуги проходит спинной мозг. От передней и задней поверхности дуги отходят парные сочленовные отростки (рис. 8, 7, 8), соединяющиеся с такими же отростками соседних позвонков. Такой тип сочленения обеспечивает прочность соединения позвонков друг с другом при сохранении значительной подвижности. От боковой поверхности тел позвонков отходят короткие поперечные отростки (рис. 8, 9). Птицы, как и пресмыкающиеся, имеют шейные ребра (рис. 8, 10); они рудиментарны и только последние одно-два шейных ребра достаточно длинны и подвижны (рис. 9, 3), но не доходят до грудины. Шейное ребро прирастает своей головкой к телу

позвонка, а бугорком – к поперечному отростку. Таким путем образуются позвоночные отверстия (рис. 8, 11), создающие с обеих сторон шеи канал, по которому проходят позвоночная артерия и шейный симпатический нерв. Эта костная защита артерии и нерва особенно важна при длинной, очень подвижной шее.

Грудной отдел у вороны представлен шестью позвонками (у других видов птиц их число варьирует от 3 до 10), которые, как и у большинства птиц, срастаются друг с другом, образуя спинную кость (рис. 9, 2).

К грудным позвонкам подвижно причленяются грудные ребра (рис. 9, 4); число их пар равно числу грудных позвонков. Это плоские, слегка изогнутые костные пластинки, состоящие из двух подвижно соединенных друг с другом отделов – спинного и брюшного. Верхний конец спинного отдела ребра имеет два сочленовных отростка: бугорок, причленяющийся к поперечному отростку, и головку, сочленяющуюся с телом позвонка. Нижний конец брюшного отдела ребра подвижно сочленяется с телом грудины (рис. 9, 6). Подвижное соединение ребер с грудиной и позвоночным столбом вместе с подвижным сочленением спинного и брюшного отделов ребра обеспечивает возможность значительных изменений объема полости тела путем опускания грудины вниз и поднятия ее вверх. Эта подвижность возможна благодаря сильно развитой реберной мускулатуре. Жесткость грудной клетки усиливается костными образованиями – крючковидными отростками (рис. 9, 5) ребер, укрепляющимися на спинном отделе и налегающими на последующее ребро.

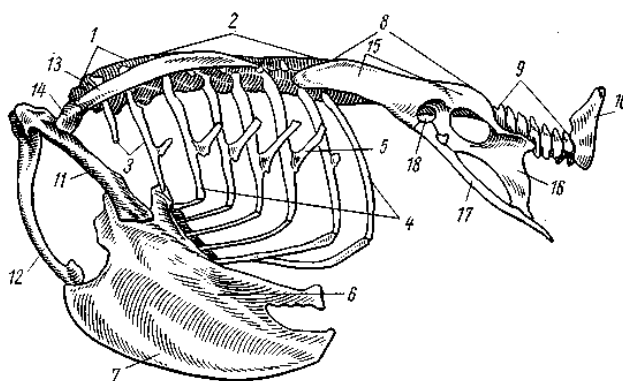


Рис. 9. Скелет туловища вороны сбоку:

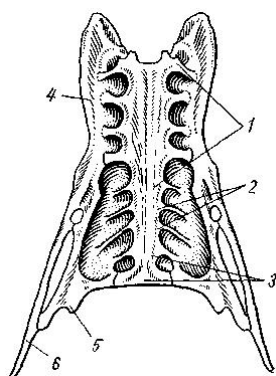
1 – последние шейные позвонки, 2 – сросшиеся грудные позвонки (спинная кость), 3 – шейные ребра, 4 – грудные ребра, 5 – крючковидный отросток, 6 – тело грудины, 7 – киль грудины, 8 – сложный крестец, 9 – подвижные хвостовые позвонки, 10 – пигостиль, 11 – коракоид, 12 – вилочка, 13 – лопатка, 14 – суставная впадина для головки плеча, 15 – подвздошная кость, 16 – седалищная кость, 17 – л о б к о в а я кость, 18 – вертлужная впадина для сочленения с головкой бедра

Грудина, или грудная кость (рис. 9, 6) – широкая и длинная, вогнутая изнутри костная пластинка, несущая по средней линии высокий костный гребень – киль грудины (рис. 9, 7). Резкое увеличение поверхности грудины, обусловленное как ее разрастанием, так и образованием киля, – прямое приспособление к полету; оно обеспечивает возможность прикрепления мощных мышц, приводящих в движение крыло. На переднем конце грудины по бокам киля расположены большие сочленовные площадки, обеспечивающие прочное прикрепление к телу грудины коракоидов (рис. 9, 11). На боковых краях грудины размещаются мелкие углубления, которые служат для сочленения с нижними концами брюшных отделов ребер.

За грудным отделом позвоночного столба расположен сложный крестец (рис. 9, 8; рис.

10), представляющий собой слившиеся в общую монолитную кость все поясничные (у ворон и голубей 6), все крестцовые (почти у всех видов птиц 2) и часть хвостовых (3–8) позвонков. Сложный крестец неподвижно срастается с последним грудным позвонком. Границы между отделами в сложном крестце провести трудно; крестцовые позвонки (рис. 10, 2) бывают заметны лишь по отверстиям между их поперечными отростками и подвздошными костями. Кости тазового пояса также неподвижно срастаются с позвонками сложного крестца.

Благодаря срастаниям позвонков туловищный участок осевого скелета птиц представляет собой прочное, монолитное образование, обеспечивающее неподвижность туловища, что крайне важно при полете. Образование сложного крестца, слившегося с костями тазового пояса, создает прочную опору для задних конечностей, на которые давит вся тяжесть тела при движении птицы по земле (рис. 10).



*Рис. 10. Сложный крестец вороны
(вид снизу):*

1 – поясничные позвонки, 2 – крестцовые позвонки, 3 – хвостовые позвонки, 4 – подвздошная кость, 5 – седалищная кость, 6 – лобковая кость

Число свободных, подвижно соединенных друг с другом хвостовых позвонков (рис. 9, 9) у птиц невелико (от 5 до 9; у вороны и голубя – обычно 7). Последние хвостовые позвонки (4–8) сливаются в вертикально уплощенную пластинку – копчиковую кость (рис. 9, 10), к боковым поверхностям которой веером прикрепляются основания рулевых перьев. Укорочение хвостового скелета увеличивает общую компактность тела. Характер прикрепления рулевых перьев позволяет использовать хвост в полете (добавочная несущая плоскость) и при посадке (торможение).

Череп птиц **тропибазального** типа (мозг не лежит между глазницами). По сравнению с пресмыкающимися заметно значительное увеличение объема мозговой полости, большие глазницы, появление клюва, полное исчезновение зубов, у большинства птиц – смещение вниз большого затылочного отверстия. Кости черепа настолько тонки, что соединение их друг с другом при помощи швов становится невозможным. Поэтому у птиц большинство костей черепа сливается друг с другом; границы между отдельными костями хорошо видны только на черепе птенцов. Тонкие кости и редукция зубов сильно облегчают скелет головы. В то же время благодаря сложной пластинчатой внутренней структуре кости черепа сохраняют большую прочность.

Череп делится на мозговой череп, включающий собственно мозговую (черепную) коробку, носовой отдел и область глазниц, и висцеральный череп, к которому относятся челюсти (клюв), кости нёба и подъязычный аппарат.

Начнем рассмотрение черепа с затылочной области. На задне-нижней стенке черепной коробки находится большое затылочное отверстие (рис. 11, 1), окруженное четырьмя сросшимися затылочными костями. Вентрально расположена основная затылочная кость (рис. 11, 2), по бокам – парные боковые затылочные кости (рис. 11, 3). Основная и боковые затылочные кости образуют единственный, как и у пресмыкающихся, затылочный мыщелок (рис. 11, 5), сочленяющий череп с первым шейным позвонком. Над затылочным отверстием располагается верхняя затылочная кость (рис. 11, 4).

Спереди от верхней и боковых затылочных костей лежат парные теменные кости (рис.

11, 6). Крышу черепа над глазницами, верхние и задние стенки глазниц и всю переднюю часть мозговой коробки образуют длинные и широкие лобные кости (рис. 11, 7). Впереди лобных костей у основания клюва лежат парные носовые кости (рис. 11, 5) с двумя отростками: верхний идет вперед сбоку от гребня клюва и ограничивает носовое отверстие, сверху, челюстной – вперед и вниз к верхнечелюстной кости и ограничивает носовое отверстие сзади. Боковую часть мозговой коробки образуют парные крупные чешуйчатые кости (рис. 11, 9), лежащие книзу от лобных и спереди от теменных и боковых затылочных костей. Верхняя височная дуга у птиц отсутствует. Чешуйчатая кость прикрывает ушные кости, которые срастаются вместе и образуют костные стенки среднего и внутреннего уха; снаружи они обычно не видны. При хорошей препарировке черепа в центре ушного прохода (рис. 11, 10) бывает виден конец тонкой столбчатой косточки (или стремечка), образовавшийся в результате окостенения подвеска – верхнего элемента подъязычной дуги.

Ниже лобных костей переднюю часть мозговой коробки (являющуюся также задней стенкой глазницы) образуют небольшие парные боковые клиновидные кости (рис. 11, 11). Практически почти всю тонкую межглазничную перегородку образует непарная средняя обонятельная кость (рис. 11, 12). Передние стенки глазницы образуют парные (по одной с каждой стороны) предлобные кости (рис. 11, 13); у вороны и других воробьиных птиц они очень малы, и основную часть передней стенки глазницы заполняет отросток средней обонятельной кости.

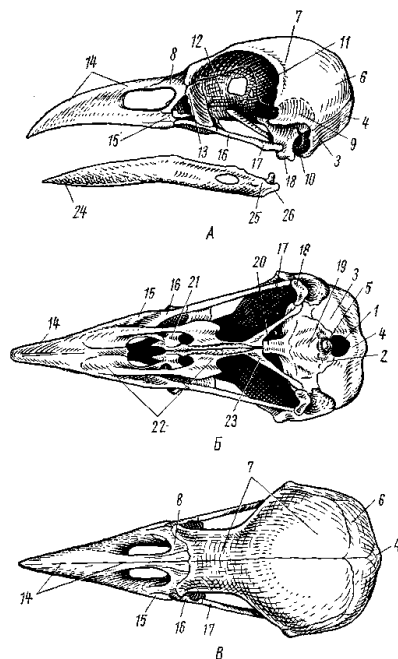


Рис. 11. Череп вороны.

А – сбоку; Б – снизу; В – сверху.

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

Клюв птицы состоит из двух частей: надклювья, образованного предчелюстными, верхнечелюстными и носовыми костями, и подклювья. Большую часть надклювья составляют слившиеся парные предчелюстные кости (рис. 11, 14). Спереди они образуют выпуклую сверху и слегка вогнутую снизу вершину клюва, а назад продолжают в виде трех парных отростков: 1) лобные отростки соединяются с верхними отростками носовых костей и образуют верхний гребень клюва (ограничивают носовое отверстие сверху и спереди); 2) челюстные отростки ограничивают носовое отверстие сбоку; 3) небные отростки образуют костное дно надклювья (они входят в состав твердого неба). Небольшие верхнечелюстные кости (рис. 11, 15) образуют лишь заднюю нижнюю часть надклювья, соединяясь спереди с челюстными отростками предчелюстных костей; снизу к ним примыкают (сливаясь) челюстные отростки небных костей.

От заднего края верхнечелюстной кости отходит назад тонкая костная перекладина, состоящая из двух слившихся костей – скуловой (рис. 11, 16) и квадратно-скуловой (рис. 11, 17). По своему положению это типичная нижняя дуга, поэтому череп птиц относят к **диапсидному** типу с редуцированной верхней дугой. Квадратно-скуловая кость причленяется к квадратной кости (рис. 11, 18). Нижний конец квадратной кости образует суставную поверхность для причленения нижней челюсти, а другой удлинённый ее конец подвижно сочленяется с чешуйчатой и переднеушной костями.

Рассмотрим теперь череп снизу. В основании черепа, впереди основной затылочной кости (рис. 11, 2) лежит небольшая основная клиновидная кость. Она полностью прикрыта широкой основной височной костью (рис. 11, 19) – производной парасфеноида. Передняя часть парасфеноида сохраняется в виде направленного вперед узкого клювовидного отростка (рис. 11, 20). У его переднего конца лежит сошник (рис. 11, 21). По бокам сошника располагаются хоаны – внутренние отверстия ноздрей.

Небные отростки предчелюстных и верхнечелюстных костей сливаются с удлинёнными парными небными костями (рис. 11, 22) и образуют костное дно надклювья. Задние, имеющие сложный профиль, концы небных костей налегают на клювовидный отросток парасфеноида. В этом месте к небным костям причленяются (суставом) парные крыловидные кости (рис. 11, 23), задние концы которых также суставом соединяются с квадратными костями.

Эти элементы твердого неба имеют очень важное значение для движения клюва. Если сокращаются мышцы, соединяющие направленный вперед длинный глазничный отросток квадратной кости со стенками глазницы, то направленный вниз конец квадратной кости несколько подвигается вперед и толкает вперед как крыловидные и небные кости (место сочленения этих костей может скользить по клювовидному отростку парасфеноида, на который они налегают), так и квадратно-скуловую и скуловую. Давление по этим двум костным мостикам передается на основание надклювья, благодаря чему вершина надклювья приподнимается кверху. При этом прогибаются кости у основания вершины надклювья, в области «переносицы». Перегиб облегчает очень сильное истончение костей в этом месте (у ряда видов здесь сохраняется хрящевая перемычка или даже образуется настоящий сустав). При сокращении мышц, соединяющих череп с нижней челюстью, нижний конец квадратной кости сдвигается назад, оттягивая на себя эти костные связи, и вершина клюва сдвигается книзу.

Описанный сложный костный механизм твердого неба (основа его – подвижно соединенная с черепом сложной формы квадратная кость) дополняется системой дифференцированных жевательных мышц. Все это обеспечивает возможность довольно разнообразных движений клюва, облегчающих захват добычи, чистку оперения, постройку сложного гнезда и т. п. Возможность выполнения дифференцированных движений клюва выработалась, видимо, в связи с преобразованием передних конечностей в крылья, выполняющие только функцию полета.

Подклювье – нижняя челюсть – представляет собой ряд слившихся костей, из которых наиболее крупные зубная (рис. 11, 24), сочленовная (рис. 11, 25) и угловая (рис. 11, 26). Челюстной сустав образуют, соединяясь друг с другом, квадратная и сочленовная кости.

Остатки гиоида и жаберных дуг превращаются в подъязычный аппарат. У некоторых птиц (например, дятлов) благодаря большой длине рожков и общей подвижности подъязычного аппарата язык может выдвигаться вперед почти на длину клюва, что облегчает захват добычи.

Конечности и их пояса. Пояс передних конечностей (плечевой пояс) птиц образован парными коракоидами, лопатками и ключицами.

Мощные удлинённые коракоиды (рис. 9, 11) своими расширенными нижними концами прочно соединяются малоподвижными суставами с передним краем грудины. Между передними концами коракоидов расположена прикрепляющаяся к ним вилочка (рис. 9, 12), возникшая путем слияния обеих ключиц. Длинные и узкие лопатки (рис. 9, 13) лежат над ребрами; их передние концы прочно соединены со свободными концами коракоидов. В месте соединения лопатки и коракоида расположена довольно глубокая суставная впадина (рис. 9, 14), в которую входит головка плечевой кости.

Мощность костей плечевого пояса и их прочное соединение с грудиной обеспечивают опору для крыльев в полете. Удлинение коракоидов увеличивает площадь прикрепления мышц крыла, а также позволяет вынести вперед плечевой сустав, что обеспечивает и удобное складывание крыла в покое, и аэродинамически выгодное его положение в полете, когда центры площадей крыльев лежат на линии, проходящей через центр тяжести птицы. Расположенная между свободными концами коракоидов вилочка обычно играет роль пружины, амортизирующей резкие толчки при взмахх крыла в полете.

Скелет передней конечности, превратившейся в крыло, подвергся значительным изменениям. Плечо (рис. 12, 1) – мощная трубчатая кость, проксимальный конец которой образует уплощенную головку плеча, входящую в суставную впадину плечевого сустава. Характер суставных поверхностей заметно ограничивает возможность вращательных движений в плечевом суставе, что обеспечивает устойчивость крыла в полете. Мощные эпифизы дистального конца плеча образуют суставные поверхности для сочленения с двумя костями предплечья:

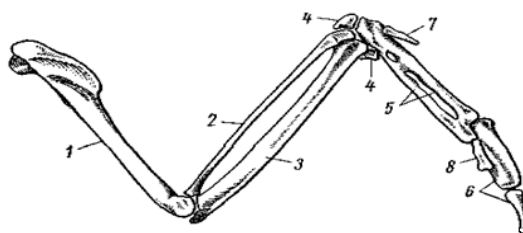


Рис. 12. Скелет крыла вороны:

1 – плечевая кость, 2 – лучевая кость, 3 – локтевая кость, 4 – самостоятельные косточки запястья, 5 – пряжка (слившиеся косточки запястья и пясти), 6 – фаланги II пальца, 7 – единственная фаланга I пальца, 8 – фаланга III пальца

более прямой и тонкой лучевой (рис. 12, 2) и более мощной, слегка изогнутой локтевой костью (рис. 12, 3). На поверхности локтевой кости видны бугорки – места прикрепления очинков второстепенных маховых перьев. Характер суставных поверхностей локтевого сустава обеспечивает прочное соединение костей плеча и предплечья и ограничивает вращательные движения и в этом суставе. При этом сохраняется большая подвижность в одной плоскости – плоскости крыла, что дает возможность птице складывать крыло в

покое и изменять его площадь при изменении режима полета.

Особенно резкие изменения в связи с приспособлением к полету произошли в строении кисти. В проксимальном отделе запястья сохраняются только две самостоятельные косточки (рис. 12, 4). Они связками почти неподвижно соединяются с костями предплечья. Подвижный сустав расположен между ними и остальными костями запястья, поэтому его называют **интеркарпальным**. Остальные кости запястья и все кости пясти сливаются в единое образование – пряжку (рис. 12, 5). Редуцируется скелет пальцев. Сохраняются две фаланги II пальца (рис. 12, 6), продолжающие ось пряжки и одна фаланга I пальца (рис. 12, 7), к которой прикрепляется пучок перьев, образующий крылышко (рис. 2, 4). III палец представлен также одной фалангой (рис. 12, 5), прикрепленной к основанию первой фаланги II пальца. Эти преобразования в скелете кисти (образование *carpometacarpus*, редукция пальцев) обеспечивают прочную опору для первостепенных маховых перьев – части крыла, несущей в полете наибольшую нагрузку.

Тазовый пояс состоит из трех пар срастающихся вместе костей: Широкая и длинная подвздошная кость (рис. 9, 15; рис. 10, 4) на большом протяжении срастается со сложным крестцом. К ее наружному краю прирастает седалищная кость (рис. 9, 16; рис. 10, 5), а ниже расположена направленная назад палочкообразная лобковая кость (рис. 9, 17; рис. 10, 6). Все три кости таза образуют вертлужную впадину (рис. 9, 18), в которую входит головка бедра.

Большая поверхность тазовых костей и их прочное (неподвижное) соединение с осевым скелетом обеспечивают прочную опору для прикрепления мощных мышц. Эти особенности тазового пояса определяются тем, что передние конечности выполняют только функцию полета, а при движении по земле вся тяжесть тела поддерживается лишь задними конечностями.

Лобковые и седалищные кости правой и левой сторон не соединяются друг с другом на брюшной поверхности (рис. 12). Поэтому таз птиц называют открытым; он дает возможность откладывать крупные яйца. Можно предполагать, что открытый таз, увеличивающий подвижность брюшной стенки в тазовой области, способствует интенсификации дыхания в полете.

Основной элемент голени – массивная большая берцовая кость, с нижним дистальным концом которой сливаются две проксимальные кости предплюсны; образуется костный комплекс, представляющий собой голено-предплюсну, или тибιο-тарзус (рис. 13, 3). Малая берцовая кость (рис. 13, 4) сильно редуцирована и в виде маленькой тоненькой косточки прирастает к верхней части наружной поверхности большой берцовой кости.

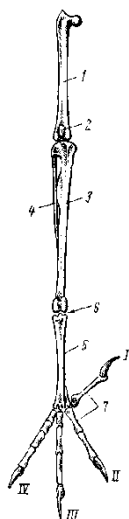


Рис. 13. Скелет задней конечности
вороны:

1 – бедренная кость, 2 – коленная чашечка, 3 – голено-предплюсна (tibio-tarsus), 4 – малая берцовая кость, 5 – цевка (слившиеся кости предплюсны и плюсны), 6 – интертарзальный сустав, 7 – фаланги пальцев;
I–IV – пальцы

Дистальные элементы предплюсны и все элементы плюсны сливаются у птиц в единую кость – цевку, или плюсну-предплюсну (рис. 13, 5). Благодаря этому в конечности появляется добавочный рычаг. Подвижное сочленение располагается между двумя рядами костей предплюсны (между костями, приросшими к голени, и костями, слившимися с плюсной), поэтому, как и у пресмыкающихся, этот сустав называется **интертарзальным** (рис. 13, 6).

На дистальном конце цевки образуются хорошо выраженные суставные поверхности для причленения фаланг пальцев (рис. 13, 7). У подавляющего большинства птиц в задней конечности развиваются четыре пальца, из которых I направлен назад, а II, III, IV – вперед. Мощные длинные кости скелета задних конечностей, появление добавочного рычага (образование *tarso-metatarsus*), резкий рельеф суставных поверхностей – все это обеспечивает прочность и подвижность задних конечностей.

Тема 14. ВНЕШНЕЕ И ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ОБЪЕКТА

Подтип Позвоночные, *Vertebrata*

Класс Млекопитающие, *Mammalia*

Отряд Грызуны, *Rodentia*

Представитель – Крыса серая, *Rattus norvegicus* var. *alba*

МАТЕРИАЛ И ОБОРУДОВАНИЕ

Т а б л и ц ы: общая топография внутренних органов крысы; схема кровеносной системы крысы; схема пищеварительной системы крысы; мочеполовая система самца и самки крысы, головной мозг кролика.

На одного-двух студентов необходимы:

1. Свежеумерщвленная крыса.
2. Тотальный препарат мозга кролика.
3. Ванночка.
4. Пинцет анатомический.
5. Ножницы хирургические.
6. Скальпель.
7. Иглы препарировальные – 2.
8. Булавки – 10–15.
9. Вата гигроскопическая.
10. Марлевые салфетки – 2–3.

ЗАДАНИЕ

Познакомиться с особенностями внешнего облика крысы. Вскрыть крысу и рассмотреть общее расположение внутренних органов. Последовательно изучить строение отдельных систем органов. Сделать следующие рисунки:

1. Общее расположение внутренних органов.
2. Схема кровеносной системы.
3. Мочеполовая система (другого пола, по сравнению с вскрытым объектом).

ВНЕШНИЙ ВИД

В теле крысы различают следующие отделы: голову, шею, туловище, хвост, передние и задние конечности.

Ротовое отверстие, расположенное на нижней стороне морды, ограничено подвижными губами. Верхняя губа не сращена по средней линии. Парные глаза обладают подвижными верхними и нижними веками, защищающими глаз от повреждений. Края век снабжены ресницами – щетинковидными волосками. Рудиментарное третье веко в виде небольшой складки расположено во внутреннем углу глаза. Сзади и кверху от глаз находятся крупные ушные раковины, представляющие собой кожную складку в виде раструба, поддерживаемую эластичным хрящом. Конец морды лишен волос, и на нем открывается пара щелевидных носовых отверстий.

В заднем отделе тела снизу расположены заднепроходное и мочеполовое отверстия у самца и заднепроходное, мочеовое и половое отверстия у самки.

Конечности крысы заканчиваются пальцами (4 на передних лапах и 5 на задних), снабженными когтями. Задние конечности развиты несколько сильнее передних. Длинный хвост крысы покрыт редкими волосами, между которыми видны роговые чешуи.

Все туловище крысы покрыто шерстью, разделяющейся на более длинные и грубые направляющие и остевые волосы и короткие, нежные пуховые. На конце морды растут длинные осязательные волосы, или вибриссы; они располагаются на верхней и нижней губах, над глазами и между глазами и ушами.

Самки крыс имеют от 4 до 7 пар сосков молочных желез расположенных на брюшной стороне тела.

Кожа млекопитающих состоит из трех слоев: эпидермиса, дермы (соединительнотканного слоя) и подкожной клетчатки. Поверхностные слои эпидермиса ороговевают. Каждый волос состоит из погруженного в кожу корня и выдающегося над ее поверхностью стержня. У направляющих и остевых волос длина и толщина стержня и корня значительно больше, чем у пуховых волос. Строение сальных желез гроздевидное. Потовые железы имеют вид свернутых клубком трубочек (у крыс, как и у всех грызунов, потовые железы в коже туловища отсутствуют).

ВСКРЫТИЕ

1. Расправить конечности и поместить крысу брюхом вверх в ванночку.
2. Пинцетом, оттягивая кожу на брюхе, ножницами сделать продольный разрез кожи на средней линии брюшной стороны тела от полового отверстия до подбородка (действовать осторожно, чтобы не прорезать мышцы брюшины). Кожу отвернуть влево и вправо и закрепить булавками.
3. Вскрыть брюшную полость: осторожно, чтобы не повредить внутренние органы, сделать продольный разрез по средней линии и поперечный – по заднему краю последней пары ребер; мышечные лоскуты отвернуть в стороны и приколоть булавками.
4. Ножницами сделать два боковых разреза грудной клетки – по границе костных и хрящевых отделов ребер. Вырезанную среднюю часть грудной клетки осторожно удалить.

ОБЩАЯ ТОПОГРАФИЯ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ

После знакомства с общим расположением внутренних органов (рис. 17), приступайте к последовательному рассмотрению отдельных систем в порядке, изложенном ниже.

Кровеносная система. Сердце (рис. 14, 15) млекопитающих находится в переднем отделе грудной клетки. Оно окружено тонкостенной околосердечной сумкой. Сердце разделяется на четыре камеры: правое и левое предсердия (рис. 14, 1; рис. 14, 2) и правый и левый желудочки (рис. 14, 3; рис. 14, 4). Артериальный конус и венозный синус в сердце млекопитающих редуцированы. Внешне тонкостенные и более темные предсердия отделены поперечной бороздой от толстостенных и светлоокрашенных желудочков, занимающих заднюю конусовидную часть сердца. Правая и левая половины сердца полностью изолированы друг от друга.

Малый круг кровообращения начинается легочной артерией (рис. 14, 5), которая отходит от правого желудочка, загибается на спинную сторону и вскоре делится на две ветви, направляющиеся в правое и левое легкое. Легочные вены (рис. 14, 6) несут обогащенную кислородом кровь из легких в левое предсердие. Артериальная система большого круга кровообращения начинается от левого желудочка сердца левой дугой аорты (рис. 14, 7), которая отходит в виде толстой упругой трубки и круто поворачивает налево вокруг левого бронха. Дуга аорты направляется к вентральной поверхности позвоночника; здесь она называется спинной аортой (рис. 14, 8) и идет назад вдоль всего позвоночного столба, постепенно уменьшаясь в диаметре. От дуги аорты отходит короткая безымянная артерия (рис. 14, 9), которая вскоре делится на правую подключичную артерию (рис. 14, 10), идущую в правую переднюю конечность, и правую сонную артерию (рис. 14, 11). Далее от дуги аорты самостоятельно отходят еще два кровеносных сосуда: сначала левая сонная артерия (рис. 14, 12), затем левая подключичная артерия (рис. 14, 13). Сонные артерии направляются вперед вдоль трахеи, снабжая кровью голову.

В брюшной полости от спинной аорты отходит внутренностная артерия (рис. 14, 14), снабжающая кровью печень, желудок и селезенку; несколько далее – передняя брыжеечная артерия (рис. 14, 15), идущая в поджелудочную железу, тонкую и толстую кишки. В дальнейшем от спинной аорты ответвляется еще ряд артерий к внутренним органам: почечные (рис. 14, 16), задняя брыжеечная (рис. 14, 17), половые (рис. 14, 18) и др. В области таза спинная аорта делится на две общие подвздошные артерии (рис. 14, 19), которые идут в задние конечности, и тонкую хвостовую артерию (рис. 14, 20), снабжающую кровью хвост.

Венозная кровь от головы собирается по яремным венам: с каждой стороны шеи проходят две яремные вены – наружная (рис. 14, 21) и внутренняя (рис. 14, 22). Яремные вены каждой стороны сливаются с идущей из передней конечности подключичной веной (рис. 14, 23), образуя соответственно правую и левую передние полые вены (рис. 14, 24; рис. 14, 25). Передние полые вены впадают в правое предсердие.

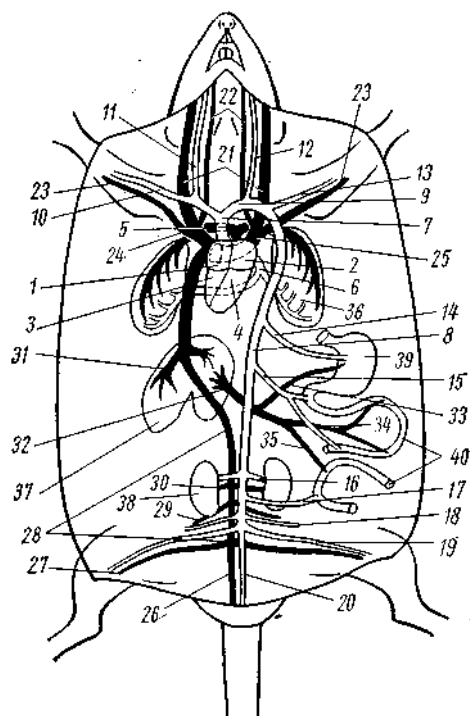


Рис. 14. Схема кровеносной системы крысы (артериальная кровь показана белым цветом, венозная – черным):

1 – правое предсердие, 2 – левое предсердие, 3 – правый желудочек, 4 – левый желудочек, 5 – легочная артерия, 6 – легочная вена, 7 – левая дуга аорты, 8 – спинная аорта, 9 – безымянная артерия, 10 – правая подключичная артерия, 11 – правая сонная артерия, 12 – левая сонная артерия, 13 – левая подключичная артерия, 14 – внутренностная артерия, 15 – передняя брыжеечная артерия, 16 – почечная артерия, 17 – задняя брыжеечная артерия, 18 – половая артерия, 19 – подвздошная артерия, 20 – хвостовая артерия, 21 – наружная яремная вена, 22 – внутренняя яремная вена, 23 – подключичная вена, 24 – правая передняя полая вена, 25 – левая передняя полая вена, 26 – хвостовая вена, 27 – подвздошная вена, 28 – задняя полая вена, 29 – половая вена, 30 – почечная вена, 31 – печеночные вены, 32 – воротная вена печени, 33 – селезеночно-желудочная вена, 34 – передняя брыжеечная вена, 35 – задняя брыжеечная вена, 36 – легкое, 37 – печень, 38 – почка, 39 – желудок, 40 – кишечник

Идущая из хвоста хвостовая вена (рис. 14, 26) сливается с несущими кровь из задних конечностей подвздошными венами (рис. 14, 27) в непарную заднюю полую вену (рис. 14, 25). Этот крупный сосуд направляется прямо к сердцу и впадает в правое предсердие. По пути задняя полая вена принимает в себя ряд венозных сосудов от внутренних органов (половые, почечные и другие вены) и проходит через печень (кровь из нее в сосуды печени не попадает). При выходе из печени в заднюю полую вену впадают мощные печеночные вены (рис. 14, 31).

Воротная система печени образована только одним сосудом – воротной веной печени (рис. 14, 32), образующейся слиянием ряда сосудов, несущих кровь от пищеварительного тракта: селезеночно-желудочной, передних и задних брыжеечных вен (рис. 14, 33–35). Воротная вена печени распадается на систему капилляров, пронизывающих ткань печени, и затем вновь сливающихся в более крупные сосуды, которые в конечном итоге образуют две короткие печеночные вены. Они, как уже говорилось, впадают в заднюю полую вену. Воротная система почек у млекопитающих отсутствует.

Дыхательная система. Воздух поступает через наружные ноздри в обонятельную полость, а оттуда через хоаны в глотку и гортань (рис. 15, 3), образованную несколькими хрящами. В гортани располагаются голосовые связки. Гортань переходит в трахею (рис. 15, 4) – длинную трубку, состоящую из незамкнутых на дорзальной стороне хрящевых колец. В грудной клетке трахея разделяется на два бронха, направляющихся в легкие. В легких бронхи многократно ветвятся на все меньшие по диаметру трубочки; самые мелкие из них оканчиваются тонкостенными пузырьками – альвеолами. В стенках альвеол располагаются кровеносные капилляры; именно

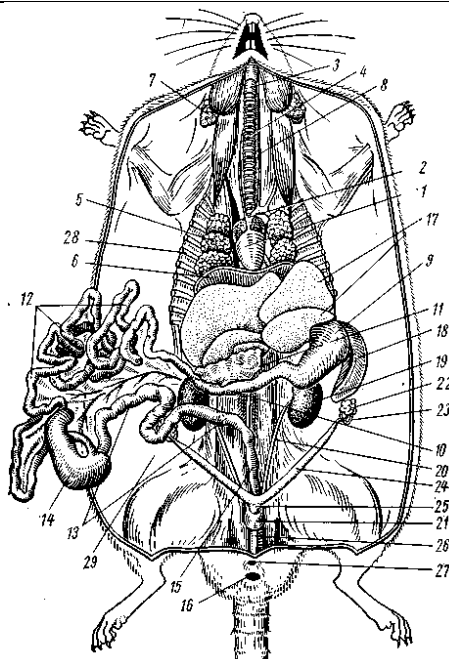


Рис. 15. Общее расположение внутренних органов самки крысы:

1 – сердце, 2 – левая дуга аорты, 3 – гортань, 4 – трахея, 5 – легкое, 6 – диафрагма, 7 – околоушная слюнная железа, 8 – пищевод, 9 – желудок, 10 – двенадцатиперстная кишка, 11 – поджелудочная железа, 12 – тонкая кишка, 13 – толстая кишка, 14 – слепая кишка, 15 – прямая кишка, 16 – анальное отверстие, 17 – печень, 18 – селезенка, 19 – почка, 20 – мочеточник, 21 – мочевой пузырь, 22 – яичник, 23 – яйцевод, 24 – рог матки, 25 – матка, 26 – влагалище, 27 – половое отверстие, 28 – грудная полость, 29 – брюшная полость

здесь и происходит газообмен. Альвеолярная структура легких свойственна только млекопитающим. Легкие (рис. 15, 5) свободно висят на бронхах в грудной полости. Каждое легкое разделяется на доли, количество которых варьирует у разных видов млекопитающих.

Грудная полость млекопитающих четко отделена от брюшной полости сплошной мускулистой перегородкой – диафрагмой (рис. 15, 6).

Акт дыхания осуществляется синхронными движениями грудной клетки и диафрагмы. При вдохе объем грудной полости резко возрастает благодаря расширению грудной клетки и уплощению диафрагмы; эластичные легкие при этом расширяются, насыщаясь воздухом. При выдохе стенки грудной клетки сближаются, а диафрагма куполом вдаётся в грудную полость. При этом общий объем грудной полости уменьшается, давление в ней возрастает и легкие сжимаются, воздух из них выталкивается.

Пищеварительная система. Ротовая щель снаружи ограничена подвижными губами, свойственными только классу млекопитающих.

Собственно ротовая полость ограничена сложно дифференцированными зубами. В нее открываются протоки нескольких пар слюнных желез. На дне ротовой полости расположен подвижный мускулистый язык, поверхность которого покрыта многочисленными вкусовыми сосочками. В заднем ее отделе находится глотка, частично разделенная мягким нёбом на верхний (носовой) и нижний (ротовой) отделы. Глотка продолжается в расположенный позади трахеи длинный пищевод (рис. 15, 8), переходящий в желудок (рис. 15, 9). Передний отдел желудка носит название кардиального, а задний – пилорического. От пилорического отдела желудка отходит двенадцатиперстная кишка (рис. 15, 10), образующая U-образную петлю, в которой расположена гроздевидная поджелудочная железа (рис. 15, 11). Двенадцатиперстная кишка переходит в образующую много петель тонкую кишку (рис. 15, 12),

заполняющую собой большую часть брюшной полости. В месте перехода тонкой кишки в толстую (рис. 15, 13) находится слепая кишка (рис. 15, 14). Толстая кишка заканчивается прямой кишкой (рис. 15, 15), открывающейся наружу заднепроходным отверстием (рис. 15, 16).

Крупная печень (рис. 15, 17) имеет у крыс шесть лопастей. Желчный пузырь отсутствует (его нет также у лошадей и оленей, но у большинства млекопитающих желчный пузырь есть).

Сбоку от желудка расположена удлинённая компактная буровато-красная селезенка (рис. 15, 18).

Мочеполовая система. Парные почки (рис. 15, 19; 16, 1) млекопитающих принадлежат к типу тазовых – метанефрических почек. Они расположены в поясничной области по бокам позвоночника, плотно прилегая к спинной стороне полости тела. У переднего конца каждой почки видно небольшое желтовато-розовое образование – надпочечник (рис. 16, 4). Почки имеют бобовидную форму. От ее внутренней стороны – в месте выемки – берет начало мочеточник (рис. 15, 20; рис. 16, 2). Он тянется назад и впадает в мочевой пузырь (рис. 15, 21; рис. 16, 3), расположенный в тазовой области. Проток мочевого пузыря открывается у самцов в мочеполовой канал, проходящий внутри полового члена, а у самок – самостоятельным отверстием на головке клитора (соответствует половому члену самца).

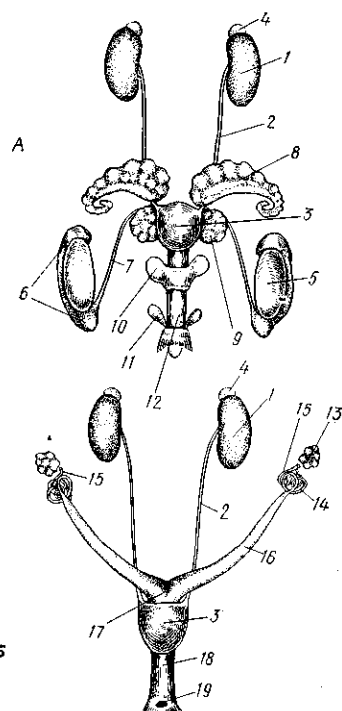


Рис. 16. Мочеполовая система крысы.

А – самец; Б – самка:

1 – почка, 2 – мочеточник, 3 – мочевой пузырь, 4 – надпочечник, 5 – семенник, 6 – придаток семенника, 7 – семяпровод, 8 – семенной пузырек, 9 – предстательная железа, 10 – куперова железа, 11 – препуциальная железа, 12 – половой член, 13 – яичник, 14 – яйцевод, 15 – воронка яйцевода, 16 – рог матки, 17 – матка, 18 – влагалище, 19 – половое отверстие

Семенники (рис. 16, 5) у взрослых самцов имеют удлиненную яйцевидную форму и находятся в мошонке – мышечном выпячивании брюшной стенки. Снаружи мошонка покрыта кожей. На дорзальной поверхности передней части семенника располагается узкий удлиненный придаток семенника (рис. 16, 6). От придатка отходит семяпровод (рис. 16, 7), который через паховый канал направляется в брюшную полость. В конечную часть каждого семяпровода открываются изогнутые семенные пузырьки (рис. 16, 8). Семяпроводы впадают в начальный отдел мочеполового канала. Сюда же открываются протоки дополнительных желез полового тракта: предстательной железы (рис. 16, 9) и куперовых желез (рис. 16, 10). Мочеполовой канал проходит внутри полового члена (рис. 16, 12).

Парные яичники (рис. 15, 22; 16, 13) самок представлены небольшими гроздевидными телами, расположенными около почек. К ним подходят открывающиеся в

полость тела расширенными воронками (рис. 16, 15) тонкие трубочки – парные яйцеводы (рис. 15, 23; рис. 16, 14), впадающие в более толстостенные трубчатые образования – рога матки (рис. 16, 16). Здесь у крыс происходит имплантация и развитие зародыша. Правый и левый рога матки сливаются в короткую матку (рис. 16, 17), которая открывается в удлиненное влагалище (рис. 16, 18). Влагалище открывается наружу половым отверстием (рис. 15, 27; рис. 16, 19).

Тема 15. СКЕЛЕТ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ОБЪЕКТА

Подтип Позвоночные, *Vertebrata*.

Класс Млекопитающие, *Mammalia*.

Отряд Хищные, *Carnivora*.

Представитель – Лисица, *Vulpes vulpes*

МАТЕРИАЛ И ОБОРУДОВАНИЕ

Т а б л и ц ы: позвонки лисицы (шейный, грудной), череп лисицы сбоку и снизу, продольный распил черепа лисицы, плечевой пояс и скелет передней конечности, тазовый пояс, скелет задней конечности.

На одного-двух студентов необходимы:

1. Разборный скелет лисицы.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

Коллекция черепов представителей различных отрядов млекопитающих.

ЗАДАНИЕ

Рассмотреть скелет и сделать следующие рисунки:

1. Череп сбоку
2. Череп снизу
3. Плечевой пояс и передняя конечность.
4. Тазовый пояс.
5. Задняя конечность.

ОПИСАНИЕ СКЕЛЕТА

Осевой скелет. Позвоночник лисицы, как и у всех млекопитающих, разделяется на 5 отделов: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой. Передняя и задняя поверхности тел позвонков млекопитающих плоские; такие позвонки относятся к **платицельному** типу. Между телами позвонков в виде прокладок расположены межпозвоночные дискообразные хрящи – мениски (на скелетных препаратах обычно не сохраняются или плохо заметны).

Шейный отдел почти всех млекопитающих содержит 7 позвонков. Первый шейный позвонок – атлант имеет вид кольца и двумя сочленовными поверхностями причленяется к двум затылочным мыщелкам черепа. Поперечные отростки атланта – уплощенные в дорзовентральном направлении широкие пластинки – пронизаны отверстием, сквозь которое проходит позвоночная артерия. Сзади в атлант входит зубовидный отросток второго шейного позвонка – эпистрофея. Зубовидный отросток, являющийся телом первого позвонка, полностью срастается с эпистрофеем. Поперечные отростки эпистрофея небольшие и направлены назад. Как и у атланта, они имеют отверстия для позвоночной артерии. Верхние, или невральные, дуги, замыкающие канал для спинного мозга, имеют наверху короткий остистый отросток.

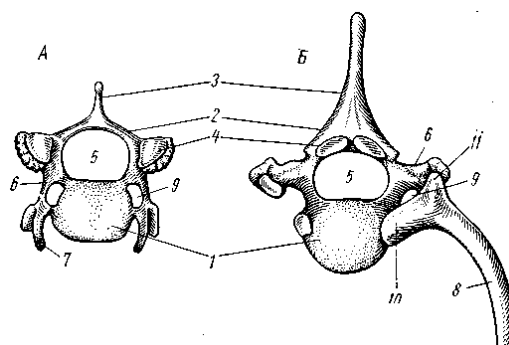


Рис. 17. Позвонки лисицы (вид спереди):

А – шейный позвонок; *Б* – грудной позвонок;

1 – тело позвонка, *2* – верхняя дуга, *3* – остистый отросток, *4* – сочленовные поверхности верхних дуг (для сочленения соседних позвонков), *5* – канал для спинного мозга, *6* – поперечный отросток, *7* – рудимент шейного ребра, *8* – ребро, *9* – отверстие для кровеносных сосудов, *10* – головка ребра, *11* – бугорок ребра

Остальные шейные позвонки характеризуются тем, что к их поперечным отросткам прирастают рудименты шейных ребер; при этом образуется отверстие, сквозь которое проходят кровеносные сосуды (рис. 17, *А*). На верхних дугах находятся сочленовные поверхности, обеспечивающие подвижное соединение соседних позвонков друг с другом.

Число грудных позвонков варьирует у разных видов млекопитающих от 9 до 24; у лисицы их обычно 13. От тела (рис. 17, *7*) грудного позвонка отходит верхняя дуга (рис. 17, *2*), которая ограничивает канал для спинного мозга (рис. 17, *5*). Над верхней дугой располагается высокий, несколько наклоненный назад остистый отросток (рис. 17, *3*). На верхне-передней стороне верхних дуг расположены сочленовные поверхности, к которым подвижно присоединяются небольшие сочленовные выступы, находящиеся в основании остистого отростка предыдущего позвонка. По бокам позвонка находятся короткие поперечные отростки (рис. 17, *6*) с сочленовными поверхностями на концах, к которым подходит бугорок ребра. На теле позвонка спереди и сзади основания верхней дуги имеются суставные поверхности, к которым причленяется головка ребра (рис. 17, *10*; она сочленяется сразу с двумя соседними позвонками). Таким образом, обеспечивается двойное причленение ребра к позвонку: головкой и бугорком. При этом образуется отверстие (рис. 17, *9*), через которое проходят кровеносные сосуды. Брюшные концы ребер прикрепляются к груди. Грудина у млекопитающих подразделяется на три отдела: рукоятку (передний расширенный отдел), тело (состоит из нескольких срастающихся друг с другом костных сегментов) и хрящевой мечевидный отросток.

Число поясничных позвонков у млекопитающих варьирует от 2 до 9 (у лисицы их 7). С их поперечными отростками сливаются рудиментарные ребра.

Крестец образуют 3 слившихся позвонка (у многих млекопитающих 4); из них 2 истинно крестцовые, остальные – хвостовые. Число хвостовых позвонков очень изменчиво; у лисицы их обычно 19.

Череп. У млекопитающих череп полностью окостеневает. Отдельные кости соединяются друг с другом при помощи швов, заметных в течение всей жизни животного. На наружной поверхности костей часто развиваются шероховатости или гребни для прикрепления мышц. Ряд костей срастается, образуя комплексы. Так, затылочный отдел черепа представлен одной затылочной костью (рис. 19, *1*), окружающей большое затылочное отверстие (рис. 19, *2*). Эта кость образовалась путем слияния всех четырех затылочных костей (рис. 18, 7–9). Она несет два затылочных мышечка (рис. 19, *3*),

обеспечивающих подвижное сочленение черепа с первым шейным позвонком.

Верхнюю часть мозгового черепа образуют несколько покровных костей. Впереди затылочной кости лежат непарная межтеменная кость (рис. 18, 15, рис. 19, 4) и парные теменные кости (рис. 18, 14, рис. 19, 5). Кпереди от них расположены парные лобные кости (рис. 18, 13, рис. 19, 6), боковые края которых образуют нависающие над глазницей надглазничные отростки (рис. 19, 7). Передняя часть крыши черепа занята удлинёнными носовыми костями (рис. 18, 11, рис. 19, 8).

Большую часть боковой стенки мозгового черепа образует крупная височная кость (рис. 19, 9). Она образуется путем слияния нескольких костей: чешуйчатой (рис. 18, 16), каменистой (образовалась слиянием ушных костей) (рис. 18, 6) и барабанной (ограничивает полость среднего уха; видимо, гомологична угловой кости нижней челюсти рептилий) (рис. 18, 27). От чешуйчатого отдела височной кости вперед отходит скуловой отросток (рис. 19, 10), который соединяется со скуловой костью (рис. 18, 22, рис. 19, 11). Передняя часть скуловой кости прирастает в заднем краю верхнечелюстной. Образованная этими костями скуловая дуга ограничивает глазницу снаружи.

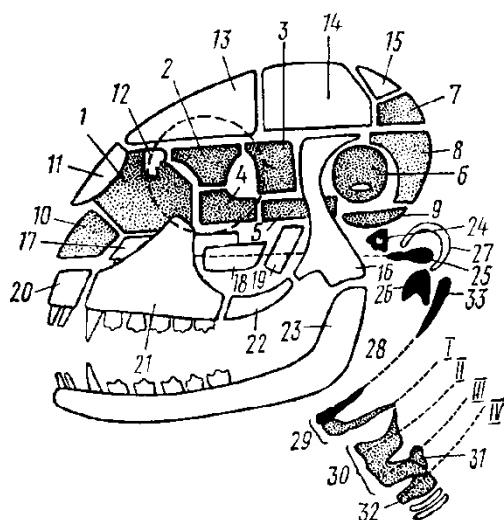


Рис. 18. Схема черепа млекопитающих
заштрихованные – первичные (замещающие) кости, светлые – вторичные (покровные) кости):

1 – решетчатая, 2 – глазо-клиновидная, 3 – крыло-клиновидная, 4 – передняя клиновидная, 5 – основная клиновидная, 6 – каменистая, 7 – верхняя затылочная, 8 – боковая затылочная, 9 – основная затылочная, 10 – носовая перегородка (остаток хрящевого черепа), 11 – носовая, 12 – слезная, 13 – лобная, 14 – теменная, 15 – межтеменная, 16 – чешуйчатая, 17 – сошник, 18 – небная, 19 – крыловидная, 20 – предчелюстная, 21 – скуловая, 22 – скуловая, 23 – зубная, 24 – стремечко, 25 – наковальня, 26 – молоточек, 27 – барабанная кость, 28–29 – подъязычная кость и хрящи гортани (остатки гиоида и жаберных дуг), 30 – щитовидный хрящ, 31 – черпаловидный хрящ, 32 – перстeneвидный хрящ, 33 – шиловидный отросток (остаток гиоида, прирастающий к височной кости), I–IV – висцеральные дуги

В черепе диапсидного типа, как уже было сказано, скуловая кость представляет собой элемент нижней височной дуги (квадратно-скуловая и скуловая кости), а чешуйчатая – верхней (заднелобная и чешуйчатая кости). Таким образом, скуловая дуга млекопитающих представляет собой височную дугу смешанного состава; череп такого строения относится к **синапсидному** типу.

Дно мозгового черепа в заднем отделе составлено затылочной костью и лежащей впереди нее основной клиновидной костью (рис. 18, 5, рис. 19, 12), перед которой лежат узкая передняя клиновидная кость (рис. 18, 4, рис. 19, 13) и маленький сошник (рис. 18, 17, рис. 19, 16). По сторонам от основной клиновидной кости лежат парные крылоклиновидные кости (рис. 18, 3, рис. 19, 14), а по бокам передней клиновидной – крыловидные кости (рис. 18, 19, рис. 19, 15). Они образуют нижнюю часть стенки глазницы. Переднюю стенку глазницы замыкает небольшая слезная кость (рис. 18, 12,

рис. 19, 23).

Висцеральный череп, как и у других позвоночных, составлен несколькими костями. Спереди расположены небольшие предчелюстные кости (рис. 18, 20, рис. 19, 17). Позади них находятся массивные верхнечелюстные кости (рис. 18, 21, рис. 19, 19). Небные отростки (рис. 19, 18, 20) этих костей вместе с небными костями (рис. 18, 18, рис. 19, 21) образуют характерное для всех млекопитающих твердое костное небо, отграничивающее носовой проход от ротовой полости. Твердое небо скрывает от наблюдателя лежащую впереди клиновидных костей и имеющую очень сложную форму решетчатую, или обонятельную, кость (рис. 18, 1, рис. 19, 22). К задним выступам небных костей, образующим желоб, прирастают уже упоминавшиеся небольшие крыловидные кости (рис. 18, 19, рис. 19, 15).

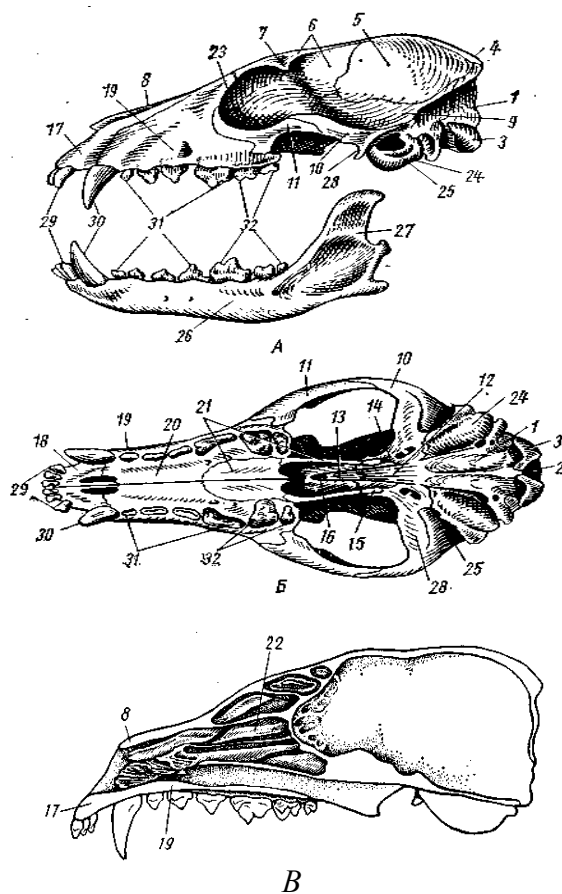


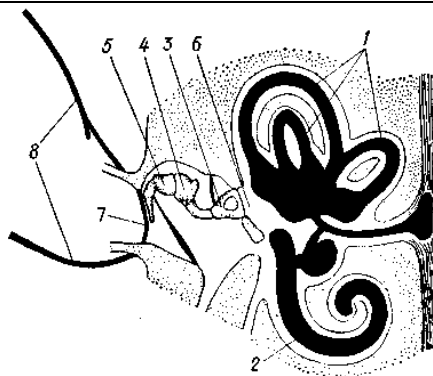
Рис.19. Череп лисицы. А – сбоку; Б – снизу; В – продольный распил черепа лисицы

1 – затылочная кость, 2 – большое затылочное отверстие, 3 – затылочный мыщелок, 4 – межтеменная кость, 5 – теменная кость, 6 – лобная кость, 7 – надглазничный отросток лобной кости, 8 – носовая кость, 9 – височная кость, 10 – скуловой отросток височной кости, 11 – скуловая кость, 12 – основная клиновидная кость, 13 – передняя клиновидная кость, 14 – крылоклиновидная кость, 15 – крыловидная кость, 16 – сошник, 17 – предчелюстная кость, 18 – небный отросток предчелюстной кости, 19 – верхнечелюстная кость, 20 – небный отросток верхнечелюстной кости, 21 – небная кость, 22 – решетчатая кость с носовыми раковинами, 23 – слезная кость, 24 – барабанная кость, 25 – наружный слуховой проход, 26 – зубная кость, 27 – венечный отросток зубной кости, 28 – место приращения нижней челюсти, 29 – резцы, 30 – клыки, 31 – предкоренные зубы, 32 – коренные зубы

Нижняя челюсть млекопитающих представлена только одной зубной костью (рис. 18, 23, рис. 19, 26). Подвижное сочленение ее с черепом осуществляется при помощи венечного отростка (рис. 19, 27), соединяющегося суставом со скуловым отростком височной кости. Освобожденные от функции причленения нижней челюсти квадратная и сочленовная кости у млекопитающих переходят в полость среднего уха и превращаются соответственно в наковальню (рис. 18, 25, рис. 20, 4) и молоточек (рис. 18, 26, рис. 20, 5), вместе со стремечком (рис. 18, 24, рис. 20, 3) образующих аппарат, передающий колебания барабанной перепонки на перепонку овального окна и тем самым на внутреннее ухо. На обычных препаратах слуховых косточек не видно.

Рис. 20. Схема строения уха млекопитающих:

1 – полукружные каналы, 2 – улитка, 3 – стремечко, 4 – наковальня, 5 – молоточек, 6 – овальное окно, 7 – барабанная перепонка, 8 – наружное ухо



Для млекопитающих характерна сложно дифференцированная гетеродонтная зубная система. Различают следующие группы зубов: резцы (рис. 19, 29), клыки (рис. 19, 30), предкоренные (рис. 19, 31) и коренные (рис. 19, 32). Зубы млекопитающих сидят в особых углублениях костей – альвеолах (текодонтная зубная система). В зависимости от пищевой специализации количество и форма зубов могут варьировать в очень широких пределах. В отряде хищных млекопитающих, в том числе и у лисицы, достигают крупных размеров и имеют острые режущие края последний предкоренной верхней челюсти и первый коренной нижней челюсти; их называют «хищническими» зубами.

Для упрощения описания зубов употребляют так называемые зубные формулы: в числителе указывают число зубов одной половины верхней челюсти, в знаменателе – нижней. Сокращенно обозначают: резцы – *i* (*incisivi*), клыки – *c* (*canini*), предкоренные – *pm* (*praemolares*), коренные – *m* (*molares*). Например, зубная формула лисицы имеет следующий вид:

$$i \ 3/3 \ c \ 1/1 \ pm \ 4/4 \ m \ 2/3 = 42$$

Конечности и их пояс. Пояс передней конечности лисицы состоит только из лопатки (рис. 21, 1). Треугольная по форме, широкая и тонкая лопатка на латеральной поверхности несет высокий гребень (рис. 21, 2), заканчивающийся акромиальным отростком (рис. 21, 3). В дистальном отделе лопатки располагается суставная ямка (рис. 21, 4), в которую входит головка плечевой кости. Около суставной ямки виден коракоидный отросток (рис. 21, 5), представляющий собой редуцированный и приросший к лопатке коракоид.

Ключицы у лисицы отсутствуют, как и у большинства хищных (а также копытных, хоботных и китообразных). У большинства сумчатых, насекомоядных, рукокрылых, приматов, грызунов, зайцеобразных ключицы развиты хорошо.

Передняя конечность состоит из трех отделов: плеча, предплечья и кисти. В плечевом отделе всего одна кость – плечевая (рис. 21, 6). Ее проксимальный отдел

заканчивается округлой головкой, входящей в суставную ямку лопатки, а дистальный отдел – блоковидным выступом, сочленяющимся с предплечьем. Предплечье образовано локтевой костью (рис. 21, 7) и несколько более толстой лучевой (рис. 21, 8). Локтевая кость имеет в проксимальном отделе крупный локтевой отросток. Кисть разделяется на проксимальный отдел – кости запястья (рис. 21, 9), промежуточный – кости пясти (рис. 21, 10) и дистальный – фаланги пальцев (рис. 21, 11).

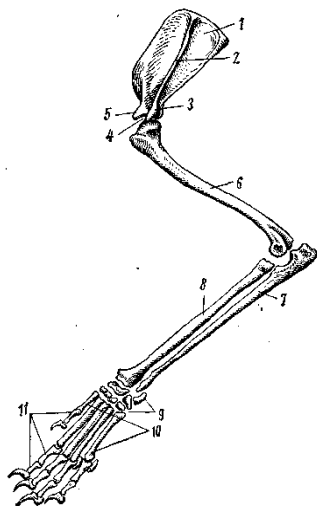
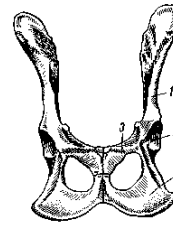
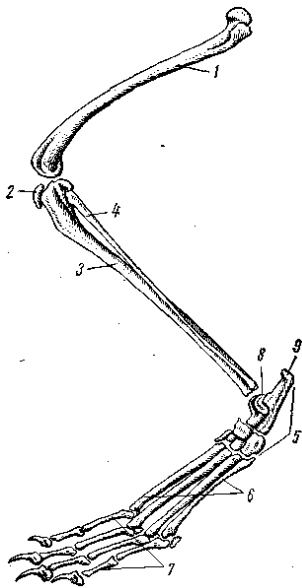


Рис. 21. Плечевой пояс и передняя конечность лисицы:

- 1 – лопатка, 2 – гребень лопатки, 3 – акромиальный отросток, 4 – суставная ямка, 5 – коракоидный отросток, 6 – плечевая кость, 7 – локтевая кость, 8 – лучевая кость, 9 – запястье, 10 – пясть, 11 – фаланги пальцев

Тазовый пояс состоит из двух безымянных костей (рис. 22). Каждая из них образована срастанием костей: подвздошной (рис. 22, 1), седалищной (рис. 22, 2) и лобковой (рис. 22, 3). В месте схождения этих костей находится вертлужная впадина (рис. 22, 4), служащая для сочленения с бедренной костью. Таз млекопитающих закрытый: лобковая и седалищная кости правой и левой сторон срастаются друг с другом по средней линии.

В задней конечности имеется три отдела: бедро, голень и стопа. Бедренный отдел содержит одну кость – бедро (рис. 23, 1). Проксимальный отдел бедра имеет головку, которая входит в вертлужную впадину таза. Бедро сочленяется с голенью коленным суставом, на передней поверхности которого расположена небольшая округлая косточка – коленная чашечка (рис. 23, 2). Голень имеет крупную большую берцовую кость (рис. 23, 3) и тонкую малую берцовую кость (рис. 23, 4). Стопа образована предплюсной (рис. 23, 5), плюсной (рис. 23, 6) и фалангами пальцев (рис. 23, 7). Предплюсна в прокси-



*Рис. 22. Тазовый пояс лисицы
(вид снизу):*

*1 – подвздошная кость, 2 – седалищная кость,
3 – лобковая кость, 4 – вертлужная впадина*

*Рис. 23. Задняя конечность лисицы:
1 – бедренная кость, 2 – коленная чашечка,
3 – большая берцовая кость, 4 – малая
берцовая кость, 5 – предплюсна, 6 – плюсна,
7 – фаланги пальцев, 8 – таранная кость,
9 – пяточная кость*

мальном отделе содержит две косточки: внутреннюю – таранную (рис. 23, 8) и наружную – пяточную (рис. 23, 9) с направленным назад пяточным выступом. В отличие от пресмыкающихся и птиц у млекопитающих сустав, обеспечивающий подвижность стопы, располагается между костями голени и проксимальными костями предплюсны; такой сустав называется голеностопным.

САМОСТОЯТЕЛЬНОЕ ОБУЧЕНИЕ

Самостоятельная работа студента – важное звено в решении ключевой проблемы высшей школы – обеспечения качества образования. Она способствует решению и закреплению учебного материала, активному и целенаправленному приобретению новых профессиональных знаний и умений, формированию практических навыков; развивает умение работать с научной литературой и информационными источниками, мотивирует к самостоятельному обучению; определяет формирование навыков, умений и знаний, приемов познавательной деятельности; формирует интерес к творческой работе, проводит в жизнь дифференцированный подход к обучению.

Компетенции, реализуемые в самостоятельной работе

В результате выполнения самостоятельной работы необходимо:

знать:

- особенности структурно-функциональной организации животного организма;
- механизмы адаптаций животных к средам обитания в процессе эволюционного развития;
- роль беспозвоночных животных в природе и жизни человека;

уметь:

- систематизировать знания о беспозвоночных животных, полученные при изучении научной литературы;
- грамотно излагать теоретический материал о жизни животного организма, его важной роли в жизни человека, других организмов и биосферы в целом;
- использовать знания, полученные в курсе «Зоология беспозвоночных», в повседневной жизни и профессиональной деятельности.

владеть:

- навыками работы на компьютере и использования ресурсов Internet.

Темы самостоятельных работ

1. Предмет зоологии, объект исследования и история изучения зоологии
2. Систематика типа хордовых.
3. Значение позвоночных животных в природе и в жизни человека.
4. Происхождение и эволюция типа хордовых
5. Строение личиночнохордовых на примере асцидии
6. Общее строение ланцетника
7. Общая характеристика и систематика класса круглоротых.
8. Происхождение и эволюция круглоротых.
9. Внешнее и внутреннее строение класса хрящевых рыб. Скелет хрящевых рыб.
10. Систематика хрящевых рыб
11. Общая характеристика и систематика класса костных рыб.
12. Внутреннее строение костных рыб. Скелет костных рыб.
13. Экономическое значение рыб. Миграция рыб.
14. Происхождение и эволюция рыб
15. Общая характеристика и систематика класса земноводных.
16. Внутреннее строение земноводных. Скелет земноводных.
17. Происхождение и эволюция земноводных.
18. Общая характеристика и систематика класса пресмыкающихся.
19. Внутреннее строение пресмыкающихся. Скелет пресмыкающихся.
20. Происхождение и эволюция пресмыкающихся.
21. Общая характеристика класса птиц, кожные покровы, строение пера, виды пера, значение пера. Скелет птиц.
22. Систематика птиц. Миграция птиц.
23. Происхождение и эволюция птиц.
24. Экономическое значение птиц.

25. Общая характеристика млекопитающих и кожные покровы (шерсть, копыто, когти и железы).
26. Систематика млекопитающих.
27. Внутреннее строение млекопитающих. Скелет млекопитающих.
28. Происхождение и эволюция млекопитающих.
29. Вредные млекопитающие.
30. Полезные млекопитающие.

ГЛОССАРИЙ

Абиссаль – пространство морского дна (часть бентали) соответствующее ложу океана (глубины свыше 2000м, по другим воззрениям – от 3000 до 6000 м) с относительно малой подвижностью воды, постоянной температурой (ниже 2), соленностью (ок. 35‰), высоким давлением (300-600 атм.), отсутствием света.

Абиссопелагиаль– глубинный слой пелагиали

Аборальный–обращенный в сторону, противоположную ротовому отверстию, находящийся на другой по отношению ко рту стороне.

Абориген – коренной обитатель какой-то местности, исстари в ней живущий, но не обязательно тут возникший и первоначально эволюционировавший.

Авифауна – перечень (список) видов птиц, постоянно, сезонно или случайно живущих на данной территории, а также оказавшихся (залетевших сюда).

Автотроф – организм, синтезирующий из неорганических соединений органическое вещество с использованием энергии Солнца (*гелиотроф*) или энергии, освобождающейся при химических реакциях (*хемотроф*).

Автохтон (ы), аутохтон(ы) – организмы любых систематических групп и рангов (виды, роды и т.п.), возникшие и первоначально эволюционировавшие именно в данном месте. Напр., все дикие родоначальники домашних растений и животных.

Агрессия, агрессивное поведение животных– акция животного по отношению к другой особи своего или другого вида, приводящая к ее запугиванию, подавлению или нанесению физической травмы, в т.ч. смертельной.

Агробιοгеоценоз– искусственно созданный биогеоценоз (экосистема) поля, состоящий из *агрофитоценоза*, почвенного комплекса (сочетания естественных почвенных составляющих, включая *биоту* почвы, внесенные удобрения и т.п.) и абиотических условий среды (тепла, влаги и т.п.).

Агроценоз – созданное для получения с.-х. продукции и регулярно поддерживаемое человеком обычно маловидовое (нередко растительная монокультура) биотическое сообщество растений, животных, грибов и микроорганизмов, обладающее *плохими динамическими качествами*, в т.ч. *малой экологической надежностью*, но высокой урожайностью (продуктивностью) одного или нескольких избранных видов (сортов, пород) растений или животных. Как правило, помимо культивируемых видов в агроценоз входит длинный ряд представителей дикой флоры и фауны, без которых агроценоз функционировать не может.

Адаптация – комплекс морфофизиологических поведенческих и информационно-биоценологических особенностей особи, популяции, вида или сообщества, обеспечивающий им успех в конкуренции с другими особями, популяциями, видами и сообществами и устойчивость к воздействиям факторов абиотической среды.

Акклиматизация– 1) приспособление какого-либо вида (иногда говорят об организме в смысле его *адаптации*) к новым условиям существования, в которые он попал с искусственным его переселением; 2) комплекс мероприятий по вселению какого-либо вида в новые места обитания, проводимых в целях обогащения естественных или искусственных сообществ полезными для человека организмами.

Аккомодация– приспособление к чему-либо: Аккомодация г л а з а - приспособление к рассматриванию предметов на различном расстоянии, осуществляемое путем

перемещения хрусталика глаза вперед или назад (у головоногих моллюсков, рыб, земноводных, некоторых пресмыкающихся и птиц) или путем изменения кривизны хрусталика особыми мышцами (у большинства пресмыкающихся, птиц и всех млекопитающих).

Аккумуляция – накопление в организмах химических веществ (напр., пестицидов в жировой ткани животных, металлов в растениях), находящихся в окружающей их среде в меньшей концентрации.

Аллантоис – одна из зародышевых оболочек – органов *амниот*. Образуется как мешкообразный вырост задней кишки зародыша. У низших амниот (пресмыкающихся и птиц), разрастаясь, превращается в большой пузырь, располагающийся между *амнионом* и *серозой*. Аллантаис служит местом сосредоточения продуктов распада, выделяемых зародышем, поэтому его называют также зародышевым мочевым пузырем.

Альбинизм – врожденное отсутствие нормальной для данного вида организмов пигментации. У животных и человека альбинизм выражается в отсутствии пигментации кожи, волосяного покрова и радужной оболочки глаза, у растений – в отсутствии зеленой окраски (хлорофилла), у всего растения или у отдельных его участков (пестролистность).

Альвеола(ы)– 1) концевые отделы (пузырьки) мешотчатых (альвеолярных) желез; 2) пузырьки (округлой и овальной формы) в легком на концах тончайших разветвлений бронхов, обвитые сетью капилляров; 3) ячейки (лунки) в челюстных костях высших позвоночных животных, где помещаются корни зубов.

Аменсализм– подавление одного организма другим без обратного отрицательного воздействия со стороны подавляемого.

Амнион – одна из зародышевых оболочек *амниот* (пресмыкающихся, птиц и млекопитающих). Развивается в виде складки *экто-* и *мезодермы*. После срастания краев этой складки зародыш оказывается сразу в двух оболочках – во внутренней, или *амнионе*, и в наружной, или *серозе*. В полости между зародышем и амнионом скапливается *амниотическая жидкость*, предохраняющая зародыш от высыхания и механических повреждений.

Амниота – высшие позвоночные животные (пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие, включая человека), приспособленные к развитию на суше. Их зародыш в отличие от зародышей *анамний* имеет сочетание двух особых оболочек – *амниона* и *аллантаиса*.

Амфибионт – 1) организм, живущий в некоторых возрастных фазах развития (обычно личиночных) в воде, а в других фазах – на суше, напр. Ручейники, поденки, стрекозы; 2) организмы приспособленные к обитанию в двух средах, напр. в воде и на суше– амфибии; 3) синоним термина гигрофил.

Амфистилия– двойное, хрящевое, малоподвижное соединение первичной верхней челюсти с мозговым черепом у древнейших акул, костных ганоидов, многоперов и кистеперых рыб. Амфистилия возникла из *протостилии*.

Анабиоз – временное состояние организма, при котором жизненные процессы настолько замедлены, что почти полностью отсутствуют все видимые проявления жизни. Анабиоз способствует выживанию организмов в резко неблагоприятных условиях жизни (при высокой или низкой температуре, крайней сухости и т.п.).

Анаболия – эволюционное преобразования органов животных посредством добавления новых стадий развития в конце периода формообразования (эмбрионального развития) или исчезновения некоторых его фаз.

Аналогия – сходство органов или их частей разных по происхождению, но одинаковых по функциям. Аналогия служит результатом *конфегенции*. Органы выполняющие одинаковые или близко сходные функции называют аналогичными, напр., крылья птиц и насекомых, жаберы рыб и раков.

Анамнии – низшие первичные позвоночные животные (круглоротые, рыбы, земноводные), зародыши которых лишены *амниона* и *аллантаиса*.

Анимальный – 1) животный, относящийся к животному, напр., анимальные органы – нервной системы, органы чувств, мускулатура; 2) анимальный полюс – область яйца, в которой перед оплодотворением находится клеточное ядро. Этот полюс сохраняется и в *бластуле*.

Антогонисты – лицо с противоположными взглядами, мнением, непримиримый противник: 1) мышцы и их группы, действующие одновременно или поочередно в двух противоположных направлениях, напр., сгибатели или разгибатели конечностей – бицепс и трицепс руки человека; 2) противостоящие друг другу зубы верхней и нижней челюстей.

Антропоген – последний из геологических периодов (часть кайнозоя от возникновения рода Человека до современности) продолжительностью в 2,0-2,5, по другим данным от 1 (иногда 600 тыс.) до 3,5 млн. лет, в течение которого наблюдалось возрастающее воздействие человека на природу. Антропоген подразделяется на *плейстоцен* и *голоцен*.

Аппарат вестибулярный – орган чувств, воспринимающий изменение положения головы и тела в пространстве. Расположен в лабиринте (полукружных каналах) внутреннего уха.

Ареал – область распространения: 1) любой систематической группы организмов – вида, рода, семейства и т.п.; 2) сходных условий существования (напр., ареал станций переживания какого-либо вида).

Архантропы – древнейшие представители рода Человек – предки палеантропов, объединяемых в один род (*Homo erectus*). К архантропам относят питекантропов, синантропов, атлантропов, гейдельбергского человека и другие близкие формы.

Атрофия – прижизненное уменьшение размеров органов и тканей, замещение функционирующих их клеток соединительнотканными, жировыми и т.п.

Базальный – основной, относящийся к основанию, лежащий в основании или под ним, расположенный у основания, обращенный к нему.

Базар птичий – колониальное (нередко на скалах) поселение птиц, связанных с водной средой (кайр, чаек и т.д.).

Батиаль – пространство морского дна (часть *бентали*), охватывающее глубины континентального склона (от 200-500 до 3000, часто указывается до 2000 м). Батиаль расположена между *сублиторалью* и *абиссалью*.

Батрахология – раздел зоологии, исследующий земноводных. Термин употребляется в настоящее время относительно редко. Как правило, его заменяют более широким – *герпетология*.

Бенталь – дно водоемов, заселенное донными организмами – *бентосом*. Организмы, населяющие бенталь, называют донными или бентосными.

Бентос – совокупность организмов, всю жизнь или большую ее часть обитающих на дне океанических и континентальных водоемов, в его грунте и на грунте.

Бентофаг – животное, питающееся организмами, живущими на дне водоема, но нередко само опускающееся на дно только в потсках пищи.

Биоакустика – раздел *этологии* (как часть зоологии), исследующий звуковую сигнализацию у животных, их общение с помощью звуков (*биокоммуникацию*) и ориентацию с помощью эхолокации (включая строение органов трансляции и приема звуков).

Биогеосфера – оболочка земного шара (часть *биосферы*), в которой сконцентрирована основная масса живого вещества планеты; расположена на контакте поверхности *литосферы*, приземного слоя *атмосферы* и мелководий или верхнего слоя *гидросферы*.

Биогеоценоз – эволюционно сложившаяся, пространственно ограниченная, длительно самоподдерживающаяся, однородная природная система функционально взаимосвязанного комплекса живых организмов и окружающей их абиотической среды, характеризующаяся относительно самостоятельным *обменом веществ* и особенно типом использования потока энергии приходящей от Солнца.

Биоиндикатор – группа особей одного вида или сообщество, по наличию или состоянию которых, а также поведению судят о естественных и антропогенных изменениях

в среде, в т.ч. о присутствии и концентрации *загрязнителей*. Иногда биоиндикатор помогает предсказать стихийные бедствия, напр. *землетрясения*.

Биолокация – способность животного определять свое положение или положение какого-то предмета в пространстве с помощью генерирования и улавливания отраженных физических (электромагнитных, звуковых, тепловых и др.) волн, определения напряжения и силовых линий физических полей и т.п. методами. Напр., летучие мыши ориентируются с помощью ультразвука.

Биолюминесценция – видимое свечение организмов, связанное с процессами их жизнедеятельности обычно обусловлено ферментативным окислением особых веществ люциферинов. Широко распространено среди морских животных.

Биом – совокупность видов животных и растений (или всей биоты, включая грибы и прокариоты), составляющих живое население какого-то региона, т.е. территории, а иногда и акватории любой размерности.

Биомасса – выраженное в единицах массы (веса) или энергии количество *живого вещества* тех или иных организмов (популяций, видов, группы видов, отдельных живых экологических компонентов, сообществ в целом), приходящееся на единицу площади или объема какого-либо *биотопа* вплоть до *экосферы* планеты.

Бионавигация – способность животных выбирать направление движения при регулярных сезонных *миграциях* – к местам зимовок и размножения, а также к местам своего обычного местообитания или рождения (*хоминг*).

Биосфера – область существования и функционирования ныне живущих организмов, охватывающая нижнюю часть атмосферы (*аэриобиосфера*), всю гидросферу (*гидробиосфера*), поверхность суши (*террабиосфера*) и верхние слои литосферы (*литобиосфера*).

Биота – исторически сложившая совокупность живых организмов, обитающая на какой-либо крупной территории, нередко изолированной любыми (напр. биогеографическими) барьерами. В отличие от понятий “биоценоз”, “биом” не подразумевает экологических связей между видами.

Биотоп – относительно однородное по абиотическим факторам среды пространство в пределах водной, наземной и подземной частей *биосферы*, занятое одним *биоценозом* (биотоп совместно с биоценозом составляет единый *биогеоценоз*).

Биоценоз – взаимосвязанная совокупность микроорганизмов (дробянок), грибов, растений и животных, населяющих более или менее однородный участок суши или водоема и характеризующихся определенными отношениями между собой и приспособленностью к условиям окружающей их среды (*биотопа*). Примеры биоценоза – устричная банка, биоценоз озера, пруда, дубравы, соснового, березового леса и т.п.

Биполярность – тип ареала – распространение вида или другого *таксона*, с одной стороны, в умеренных широтах севера, а с другой южного полушария при отсутствии их представителей в субтропиках и тропическом поясе (мидии, кильки, сардины, анчоусы, тюлени, котика, киты и др.).

Бластопор – отверстие, посредством которого полость двуслойного зародыша животных (гастроцель) сообщается с внешней средой. У первичноротых животных бластопор преобразуется в рот или образует и рот, и анальное отверстие. У вторичноротых животных на месте бластопора формируется анальное отверстие или нервнотрубчатый канал, временно соединяющий пищеварительную полость с полостью нервной трубки.

Бластула – фаза зародышевого развития многоклеточных животных, которой завершается первичное деление яйца на *бластомеры*.

Бореальный – северный (в приложении к видам, географическим областям и т.п.).

Браконьерство – добыча или уничтожение диких животных с нарушением правил охоты, рыболовства и др. требований законодательства по охране животного мира.

Брюшина – *серозная оболочка*, выстилающая изнутри стенки брюшной полости и покрывающая расположенные в ней внутренние органы у позвоночных животных. Полость

между листками брюшины заполнена *серозной жидкостью*, что облегчает подвижность органов внутри тела.

Вибриссы– длинные жесткие чувствительные (осязательные) волосы у млекопитающих. Располагаются на передней части головы (на верхней и нижней челюстях – “усы”, у глаз), а также на лапах, груди, на конце хвоста, брюха и т.д. Вибриссы особенно сильно развиты у животных, ведущих ночной и подземный образ жизни (хищники, лемуры, кроты, слепыши, мыши), а также у некоторых водных млекопитающих (усатые киты, тюлени, калан).

Виварий – помещение для содержания и разведения подопытных (лабораторных) или демонстрируемых животных.

Викариат– 1) *географический* викариат – явление, при котором близкие виды растений или животных (викарирующие виды) занимают не перекрывающиеся между собой ареалы (могут возникать при этом зоны гибридизации), напр. куница и соболь, помесь – кидус; 2) *экологический* викариат – обитание близких видов на одной географической территории, в различных экологических условиях, а потому топографически различных участках. Напр., в песчаных пустынях обитает мохноногий тушканчик, а в тех же местах, но в глинистых пустынях – малый, разные виды комаров живут на различных высотах в горах Сибири; 3) *эволюционный* викариат – конвергентно сходные, но таксономически удаленные виды, относящиеся к одной *жизненной форме* и занимающие близкие *экологические ниши* в пространственно весьма удаленных *биоценозах*, иногда имеющих мало общих черт, напр., крот европейский, дальневосточная мопера, златокрот (Африка) и сумчатый крот (Австралия).

Висцеральный – внутренностный, относящийся к внутренним органам животного, напр., висцеральный скелет – т.е. внутренний скелет, висцеральная мускулатура – мускулатура внутренних органов хордовых животных и т.п.

Всемирный фонд дикой природы (WWF–WorldWildlifeFond)–международная общественная организация, субсидирующая действия по сохранению местообитаний и исчезающих видов животных и растений. Штаб-квартира в Швейцарии (г. Глан). Отделения в 27 странах мира.

Вторичноротые - систематические группы животных (иглокожие, хордовые и некоторые др.), у которых при эмбриональном развитии рот образуется не из *бластопора*, а на противоположной стороне зародыша

Выживание - способность особи сохранить свою жизнь при изменении окружающей ее среды, включая хищников, болезни и т.п. факторы.

Выселение (я) животных – непериодические массовые *миграции животных* одного вида, возникающие в результате перенаселения ими *местообитаний* и нередко имеющие более или менее единое направление.

Гастропор - то же, что и *бластопор*.

Гастроула – фаза зародышевого развития многоклеточных животных, следующая за *бластулой* и представляющая двуслойный мешок, полость которого (гастроцель) сообщается с внешней средой посредством отверстия – *бластопора* (первичного рта). Наружный слой гастролы – *эктодерма*, внутренний – *энтодерма*. У всех животных, кроме двуслойных (губки, кишечнополостные) в гастролу формируется также средний слой – *мезодерма*.

Генерация – 1) рождение, воспроизведение, производство; разовое потомство одной группы или популяции особей; некоторые организмы дают множество (простейшие), несколько (насекомые, мыши, кролики), одну (многие копытные, хищные). Генерацию в год или даже одну генерацию в несколько лет (киты, слоны); 2) все непосредственное потомство особей предыдущего поколения.

Герпетофауна– 1) фауна земноводных и пресмыкающихся; 2) фауна одних лишь пресмыкающихся; фауна земноводных – **б а т р а х о ф а у н а**.

Гибрид – организм (или клетка), полученный в результате скрещивания разнородных в генетическом отношении родительских форм (видов, пород, линий и т.п.). Процесс такого скрещивания называется г и б р и д и з а ц и е й. Ее применяют для получения ценных форм организмов.

Гидробионт – постоянный обитатель водной среды. К гидробионтам относят также организмы, живущие в воде часть жизненного цикла, - личинки и другие водные фазы развития. Напр., головастики и личинки стрекоз – гидробионты, а взрослые лягушки и стрекозы – *аэробии*.

Гидросфера – водная оболочка Земли – место обитания *гидробионтов* – совокупность океанов их морей, озер водохранилищ, прудов, рек, ручьев, болот (в понимании некоторых авторов также подземных вод всех типов – поверхностных и глубинных).

Гипогенез– постоянное недоразвитие организма, его жизнь и размножение в личиночных фазах или сохранение *ювенильных особенностей* (напр., сирены-амфибии, не выходящие на сушу и имеющие постоянные жаберы, недоразвитые глаза, редуцированное число пальцев; аксолотль – размножающаяся личинка др. амфибии - амбистомы).

Гипоталамус - отдел промежуточного мозга; высший нервный центр регуляции вегетативных функций организма и размножения; место взаимодействия нервной и эндокринной систем.

Гипофиз – нижний мозговой придаток, питуитарная железа – *железа внутренней секреции*, расположенная у основания головного мозга. Оказывает преимущественное влияние на рост, обменные процессы и функции, связанные с размножением.

Головастик – личинка бесхвостых амфибий. Развивается из яйца. Живет в водоемах.

Гомология – сходство органов или их частей одинакового происхождения, т.е. развивающихся из эволюционно одинаковых исходных зачатков, но могущих выполнять различные функции, напр. конечности млекопитающих –руки человека, ноги зверей, ласты морских млекопитающих, крылья летучих мышей.

Гомункулус – человекоподобное существо, которое, по средневековым представлениям, можно получить искусственно. В VII в. считали, что крошечный гомункулус заключен в человеческом сперматозоиде и при попадании в организм женщины лишь увеличивается в размерах, превращаясь в ребенка.

Гон – специфичное поведение зверей в период размножения: драки (часто символические) между самцами из-за самок, позирование (позы угрозы и т.п.), звуковые сигналы (рев оленей и т.п.), купание в грязевых ваннах и др.

Гонада (ы) – п о л о в ы ж е л е з ы – специализированные органы, в которых образуются половые клетки (*яйца и сперматозоиды*) и половые *гормоны* у животных, включая человека.

Гоноцит– первичные половые клетки животного, которое обособляются при развитии *зародыша* после первых делений дробления *зиготы*или в начале **эмбриогенеза** из *экто-* или *энтодермы*.

Гуанин – пуриновое основание, содержащееся в клетках всех организмов в составе *нуклеиновых кислот*. Гуанин – составная часть экскрементов птиц (*гуано*).

Дальтонизм – наследственная неспособность различать некоторые цвета (обычно красный и зеленый). Объясняется отсутствием в сетчатке глаза колбочек одного или нескольких типов.

Девиация – эволюционное отклонение в развитии органа на средних этапах его формирования (в ходе эмбрионального развития). Напр., развитие роговой чешуи у пресмыкающихся на ранних фазах сходно с развитием костной чешуи акулорыб и начинается местным уплотнением нижнего слоя эпидермиса и скоплением под ним соединительной ткани в виде сосочка, но затем в отличие от последней эпидермальная часть сосочка роговой чешуи покрывается ороговевшим слоем, а не эмалевым колпачком.

Дегенерация - вырождение, ухудшение из поколения в поколение биологических или хозяйственных свойств организма в результате неблагоприятных условий существования.

Депрессия (численности) – 1) снижение числа особей популяции, вида или группы видов, вызванное внутривидовыми, биоценозными или абиотическими причинами, как правило не связанными с деятельностью человека; 2) общее снижение жизнеспособности.

Дератизация – истребление грызунов (крыс, мышей и т.д.), нежелательных в сельском хозяйстве, бытовом или медицинском отношении.

Дерма – нижний (под *эпителием*) слой кожи мезодермального происхождения, собственно соединительнотканная кожа, особенно развитая у позвоночных животных.

Дефекация – выбрасывание из организма неусвоенных твердых остатков пищи.

Диапауза – период покоя в развитии животных, характеризующийся временной приостановкой формообразовательных процессов и снижением общего уровня *обмена веществ*.

Дивергенция – расхождение признаков у родственных организмов в процессе их эволюции (ведущее к возникновению новых систематических категорий).

Динамика населения – изменение плотности видового населения (*численности организма*).

Дистальный – отстоящий дальше от средней линии тела, его центра или от начала какого-то протяженного органа.

Доместикация – одомашнивание диких видов, как правило ведущее к переменам в их поведении и изменению некоторых анатомо-морфологических признаков

Доминант – вид, количественно преобладающий в данном сообществе, как правило, в сравнении с близкими формами или, во всяком случае, входящими в один уровень *экологической пирамиды*. Доминант может быть самым многочисленным видом, но не определять ни характер сообщества, ни его структуру, а иногда и функции.

Дорсальный, дорзальный – спинной, расположенный на спине, ближе к спине, относящийся к спинной стороне тела животного, обращенный к ней. Напр., дорсальный плавник – спинной плавник.

Жабры – различные по эволюционному происхождению, строению и расположению на теле органы газообмена водных животных. Обычно это выросты тела или наоборот, полости в нем с хорошо развитыми кровеносными, иногда лимфатическими сосудами.

Железа(ы) – орган животного, вырабатывающий и выделяющий особые вещества – *секреты*.

Желчь – жидкий секрет, непрерывно вырабатываемый железистыми клетками печени позвоночных животных и способствующий расщеплению, омылению, эмульгированию и всасыванию жиров из пищи.

Животный мир – исторически сложившая совокупность животных всей Земли или какой-то ее произвольно выбранной части. Животный мир составляют сообщества диких животных (млекопитающих, птиц, пресмыкающихся, земноводных, рыб, насекомых, моллюсков и др.) обитающих в естественных условиях на суше, в воде, почве и постоянно или временно населяющих определенную территорию или акваторию.

Забота о потомстве – вскармливание, уход и защита (активная или пассивная) детенышей, осуществляемые самкой (напр., у лосей), самцом (напр., у эму, некоторых тропических земноводных), брачной парой (большинства гнездовых птиц) или группой родственных животных (в стадах копытных, напр.. северных оленей, овцебыков), основанное на цепи безусловных *рефлексов*, выработанных в процессе эволюции.

Заказник – участок территории или акватории, в пределах которого постоянно или временно запрещены отдельные виды и формы хозяйственной деятельности для обеспечения охраны одного или многих видов живых существ *биогеоценозов*, одного или нескольких *экологических компонентов* или общего пейзажного характера охраняемой местности.

Закон системы хищник - жертва (Вольтера) – а) *Закон периодического цикла* процесс уничтожения жертвы хищником нередко приводит к периодическим колебаниям численности популяций обоих видов, зависящим только от скорости роста популяций

хищника и жертвы и от исходного соотношения их численностей; б) *Закон сохранения средних величин* – средняя численность популяции для каждого вида постоянна независимо от начального уровня, при условии, что специфические скорости увеличения численности популяций, а также эффективность хищничества постоянны; в) *Закон нарушения средних величин* – при аналогичном нарушении популяций хищника и жертвы (напр., рыб в ходе промысла) пропорционально их численности средняя численность популяции жертвы растет, а популяции хищника – падает.

Замор – массовая гибель водных организмов, вызванная снижением (редко – значительным увеличением) содержания кислорода в воде.

Заповедник – особо охраняемое законом или обычаями пространство (территория, акватория), нацело исключенное из любой хозяйственной деятельности (в т. ч. посещения людей) в целях сохранения в нетронутом виде природных комплексов (*эталонной нетронутой природы*), охраны видов живого и слежения за природными процессами, т.е. для нетрадиционных видов эксплуатации.

Зигота – оплодотворенное *яйцо*; диплоидная клетка, образовавшаяся в результате слияния *гамет* – начальная стадия развития *зародыша*.

Зимовка – переживание холодного периода года, основанное на разнообразных формах приспособлений к перенесению низких температур. Зимовка животных – *зимним сном* (барсук, медведь, белка, бурундук), спячкой, запасанием корма (полевка-экономка, бурундук, бобр, кедровка, сойка, пчелы и др.), кочевками, у насекомых – *диапаузой*, у многих млекопитающих *линькой* со сменой густоты и окраски меха на более густой и светлый, накоплением жира и т.п.

Зообентос – совокупность животных, обитающих в грунте и на грунте морских и континентальных водоемов; составная часть *бентоса*.

Зоология – научная дисциплина, исследующая животный мир. Крупная составная часть биологии. Включает ряд отраслей и разделов, таких, как систематика, морфология, физиология, эмбриология, эволюционное учение, филогенетика, зоогеография, зоопсихология, этология и др.

Зоомасса – суммарная масса (в сыром или сухом весе, в массе углерода) всех животных или какой-либо их систематической или экологической группы в пределах *экосистемы* или ее части.

Зоонозы – инфекционные и паразитарные заболевания животных. Зоонозами также называют болезни, которыми человек может заразиться от животных (антропозоонозы – бешенство, бруцеллез, и др.).

Зоопарк – сочетание более или менее обширных вольер для содержания и разведения диких животных с культурно-просветительской целью и парковых насаждений для отдыха.

Зоопланктон – совокупность животных, обитающих, обитающих в толще воды морских и континентальных водоемов и не способных активно противостоять переносу течениям, т. е. пассивно “парящих” в толще воды.

Зоофаг – 1) организм (вид), питающийся животными (обычно подразумевается растение-зоофаг, напр. росянка), вообще плотоядный организм (хищник, падальщик, насекомоядный и т.п.); 2) животное, питающееся исключительно другими животными.

Зоофил (ы) – растения, грибы и микроорганизмы, тяготеющие к местам скопления животных или растущие на местообитаниях, создаваемых животными, напр., у муравейников, термитников, на сурчинах и т. д.

Зооценоз – совокупность взаимосвязанных и взаимозависимых видов животных, сложившаяся на каком-то пространстве, обычно в пределах одного *биоценоза*, а следовательно и *биотопа*.

Игры брачные – особые формы поведения, стимулирующие созревание половых продуктов и готовые партнеры к периоду размножения (различные формы токования самцов, “ухаживание” за самкой и т. п.).

Идиоадаптация – совершенствование организмов путем частных изменений в строении и функциях органов, приспособление к особым условиям существования без повышения уровня организации в целом (в противоположность *арогенезу*), напр., приспособление комаров к паразитизму.

Иерархия – расположение частей, или элементов целого в порядке от высшего к низшему (или в обратном порядке – от низшего к высшему).

Икра – совокупность женских половых клеток (яиц), выметываемая в воду, у моллюсков, иглокожих, костных рыб, земноводных и др. животных.

Иммиграция – вселение в какую-то местность организмов, ранее здесь не обитавших: может происходить волнами, т. е. повторно или с чередующимся усилениями и ослаблениями; обычно подразумевается вселение в сравнительно недавнее геологическое время (историческое или доисторическое); вселившиеся виды называют и м м и г р а н т а м и

Иммобилизация – временное обездвиживание животных с помощью химических веществ для облегчения их транспортировки и изучения или оказания ветеринарной помощи.

Имплантация – внедрение зародыша (оплодотворенного яйца) высших млекопитающих, включая человека, в слизистую оболочку матки; обычно происходит на ранних стадиях его развития (у человека на 7-е сутки после оплодотворения).

Инбридинг – *близкородственное скрещивание* – скрещивание близко родственных особей растений или животных с обычно наступающим после этого снижением их жизнеспособности потомства. Наиболее тесная форма инбридинга – самооплодотворение.

Инвагинация – впячивание – одна из форм гастрюляции.

Инвазия – заражение организма животными-паразитами.

Индикатор (вид-индикатор) – вид, указывающий на особенности условий среды данной местности или экосистемы.

Инкубация – время развития зародыша в яйце птицы или пресмыкающегося.

Инстинкт – эволюционно выработанная врожденная приспособительная форма поведения, свойственная данному виду животных, представляющая собой совокупность унаследованных сложных реакций (цепь специфических *безусловных рефлексов*), возникающих в ответ на внешние и внутренние раздражения.

Интродукция – 1) преднамеренный или случайный перенос особей какого-либо вида живого за пределы его ареала; 2) успешное внедрение (как правило, благодаря сознательной или бессознательной деятельности человека) какого-то чуждого вида в местные природные комплексы.

Инфауна – совокупность видов водных животных, обитающих в донных отложениях морей, рек, озер и прудов; составная часть *бентоса*.

Инфекция – заразное начало, внедрение и размножение в организме болезнетворных агентов, что ведет к *инфекционному заболеванию*, а возможно, и к *бактерионосительству*.

Истребление – исчезновение группы особей (популяции, вида) в результате их прямого преследования или чрезмерного использования (напр. неумеренного или неправильного сбора диких растений), а также преднамеренного прямого или косвенного воздействия на них через среду обитания.

Ихтиология – раздел зоологии, изучающий рыб и круглоротых.

Кадастр – систематизированный свод данных, включающий качественную и количественную опись объектов или явлений, в ряде случаев с их экономической (эколого-социально-экономической) оценкой.

Каннибализм – форма внутривидовых отношений, заключающаяся в поедании особей своего вида (внутривидовое хищничество). Широко распространена у животных различных систематических групп – более чем у 1300 видов.

Карапакс – выпуклый верхний щит панциря черепахи.

Кастрация – удаление половых желез (семенников или яичников).

Каудальный – расположенный (о какой-то части тела, органе) ближе к хвостовому (тазовому) концу.

Кератины – белки наружного слоя кожи и ее производных (волос, шерсти, перьев, когтей, копыт, рогов и др.), обуславливающее их механическую прочность.

Клин(а) – к л и н а л ь н а я и з м е н ч и в о с т ь – непрерывное, постепенное изменение (градиент) признака на всем или части ареала. Результат *адаптации* популяции к градиентам какого-либо абиотических или биотических факторов среды.

Коллекция зоологическая – определенным образом упорядоченная совокупность законсервированных (высушенных, мумифицированных, заспиртованных и т.п.) зоологических объектов, собранных для научных, учебно-просветительных или эстетических целей.

Кольцевание – один из способов *меченья животных* – закрепление маркированного стойкого к окислению (алюминиевого, пластмассового и т.п.) кольца на лапке или шее птицы. На кольце обычно указывается номер и страна, иногда место и дата кольцевания.

Комменсализм – форма *симбиоза*, при которой один из партнеров (“хозяин”) обеспечивает другому к о м м е н с а л у регуляцию его отношений с внешней средой, но не вступает с ним в тесные отношения; основой для комменсализма могут быть общее пространство, субстрат обитания, убежище, передвижение и/или чаще всего пища; присутствие комменсала для хозяина обычно неощутимо.

Конвергенция – появление в ходе естественного отбора или направленности эволюции сходных анатомо-морфологических, физиологических и/или поведенческих черт у относительно далеких по происхождению групп организмов, напр. близкая форма тела у акул и тунцов (рыб) и китообразных (млекопитающих).

Конгруэнция - взаимоприспособление особей, возникающее в ходе внутривидовых отношений, напр. соответствие строения и функций органов и поведения матери и детеныша, самцов и самок при размножении, системы разделения труда и сигнализации между членами стаи, колонии, семьи и т.п.

Конкуренция - соперничество, любые антагонистические отношения, определяемые стремлением лучше и скорее достигнуть какой-то цели по сравнению с другими членами сообщества.

Космополит - виды, роды и др. систематические категории живого, имеющие общеземное распространение, отсутствующие лишь на относительно ограниченных территориях (Антарктида, ледники Гренландии и т. п.).

Краниальный – черепной или расположенный (о какой-то части тела) ближе к голове.

“Красная книга” - список и описание редких и находящихся под угрозой исчезновения животных, растений и грибов, аннотированный перечень их видов и подвидов с указанием современного и прошлого распространения численности и причин ее сокращения, особенности воспроизводства, уже принятых и необходимых мер охраны вида.

Криобионты – организмы, обитающие на льду или в снегу (напр., глетчерные блохи, снежная хламидомонада).

Кровообращение – движение крови по кровеносной системе, обеспечивающей обмен веществ и отчасти энергетический режим организма; у высших животных обусловлено работой сердца, у низших – пульсацией сосудов.

Ксерофил(ы) – организмы (обычно подразумеваются животные), приспособленные к жизни в сухих местообитаниях, т.е. в условиях дефицита влажности (напр., суслики, впадающие в спячку на сухой период).

Лактация – секреция молока молочной железой самок млекопитающих, грудью женщин.

Ландшафт – однородная по условиям развития природная система (природный территориальный комплекс любого ранга); в географическом понимании может быть лишен жизни, напр. ландшафт ледников Антарктиды.

Латентный период – время от момента воздействия на организм какого-либо раздражителя до появления видимой ответной реакции.

Латеральный – прилагательное, указывающее на расположение органа или части тела сбоку от средней оси организма, напр. билатеральный – двусторонний, двубокий.

Лежбище – место временного сосредоточения ластоногих (Тюлени, моржи и др.), где происходит отдых, спаривание и рождение (д е т н о е л е ж б и щ е) детенышей, напр. лежбище китиков на острове Тюлений, Командорских островах.

Летальный – смертельный, напр. летальный исход, летальная доза яда и др.

Летаргия – болезненный сон, длящийся от нескольких часов до нескольких недель, в тяжелых случаях с почти неощутимым дыханием и пульсом.

Летовка – период и способ переживания некоторыми, животными сухого и жаркого периода года, основанный на специальных приспособлениях к перенесению высоких температур и низкой влажности воздуха, служащих причиной летней бескормицы (выгорания растительности) нередко сопровождается летней *спячкой* (среднеазиатская черепаха, желтый суслик).

Линька – процесс смены наружного покрова у животных.

Литораль – пограничная полоса между сушей и морем, регулярно (один раз или дважды в сутки) затопляемая во время прилива и осушаемая при отливе.

Личинка – следующая за яйцом, постэмбриональная, активно питающаяся фаза *метаморфоза* (у большинства беспозвоночных, некоторых рыб и земноводных).

Локомоция – п е р е д в и ж е н и е – совокупность согласованных (скоординированных) движений и напряжений мышц и др. тканей, благодаря которым живое существо меняет свое положение в пространстве.

Люмбальный - поясничный, относящийся к пояснице, к поясничной области.

Макула – с л у х о в о е п я т н о – группа чувствительных клеток внутреннего уха позвоночных животных.

Мантия – наружная складка кожи у моллюсков, плеченогих и усоногих ракообразных, покрывающая все тело или его часть.

Медиальный – средний, расположенный ближе к срединной плоскости. Напр., медиальная сторона конечности – внутренняя ее сторона.

Мезодерма – средний зародышевый листок у многоклеточных животных (кроме губок и кишечнополостных), включая человека. Располагается между *экто-* и *энтодермой*.

Мезозой – мезозойская эра, или эратема, - вторая эра *фанерозоя*.

Мел, меловой период – третий период *мезозоя*, следующий за юрой.

Меланины – черные, коричневые или желтые *пигменты*.

Местообитание – пространственно ограниченная часть суши или водоема (*биотоп* или его часть с соответствующим *биоценозом* и его частью) и совокупность абиотических и биотических условий среды, обеспечивающий весь цикл развития особи, популяции или вида в целом; физиономически: место, где обнаруживается данный организм и которое функционально необходимо для его существования.

Метамерия – расчленение тела у некоторых групп растительных и животных организмов на сходные (или сходно закладывающиеся в начальных фазах онтогенеза) участки – метамеры, расположенные вдоль продольной оси особи или плоскости ее симметрии.

Метанефрос – парный орган выделения у пресмыкающихся, птиц и млекопитающих, функционирующий в послезародышевом периоде.

Мечение животных – любая маркировка животных (кольцами, металлическими или пластмассовыми метками, мечеными атомами, красками, радиопередатчиками и т.д.), позволяющая отличать в природе одну особь или группу особей от остальных, с целью изучения передвижений, взаимоотношений особей, продолжительности жизни и т.д.

Миграция животных – периодическое (напр., морские котики, зимой откармливающиеся в Японском море, а летом щенящиеся и линяющие на островах севера

Тихого океана, пролетные птицы) или непериодическое (напр., выселение из-за недостатка кормов кедровок с севера Сибири на ее юг), горизонтальное (перелеты птиц, перемещения котиков, миграции лосей, расселение молодняка многих других животных) и вертикальное (напр., горные млекопитающие, переходящие из глубокоснежных районов высокогорья в малоснежные долины) перемещение животных за *индивидуальный (семейный) участок обитания* данной особи (их группы) в рассматриваемый сезон, год или ряд лет; характеризуется движением членов популяции в одном или близких направлениях; может носить характер постоянных или единовременных (напр. вылет саранчи) дальних перемещений – с возвратом (*кочевка*) или без возврата (*выселение животных*) к исходным местам обитания; Миграции животных возникают в связи с изменением условий их существования или с прохождением или цикла развития со сменой требований к среде обитания.

Мноофаг (и) – плотоядный организм, т.е. питающийся в основном мышечными тканями (мясом) животных, как правило, подразумеваются – птицы и млекопитающие (волк, тигр, мн.др. хищники и падальщики); 2) птицы, питающиеся преимущественно мелкими грызунами.

Молодняк – молодые, не достигшие половой зрелости и/или размеров взрослой особи детеныши птиц и млекопитающих.

Молодь – приблизительно то же, что молодняк, но в приложении только к рыбам, амфибиям и рептилиям.

Молозиво – секрет молочных желез, выделяемый в последние дни беременности и в первые дни после родов.

Молочко – выделяемая стенками зоба голубя сывороткообразная жидкость, которой птица кормит птенцов.

Мониторинг – слежение за какими-то объектами или явлениями, в т.ч. биологического характера; в наиболее полном виде многоцелевая информационная система, основные задачи которой – наблюдение, оценка и прогноз состояния природной среды под влиянием антропогенного воздействия с целью предупреждения о создающихся критических ситуациях (повышение загазованности воздуха выше ПДК и т.п.), вредных или опасных для здоровья людей, благополучия др. живых существ, их сообществ, абиотических природных и созданных человеком объектов, процессов и явлений.

Моногамия – единобрачие. Спаривание самца с одной определенной самкой в течение одного или нескольких сезонов.

МСОП – Международный союз охраны природы и природных ресурсов – неправительственная международная организация, ведущая исследования и пропаганду охраны природы и рационального использования природных ресурсов.

Нагул – период интенсивного питания животных перед или после периода размножения, перед регулярно повторяющейся бескормицей (летней засухой и т.п.), а также спячкой и зимним сном.

Население (животное) – совокупность всех особей животных различных видов, обитающих на определенном пространстве – от Земли в целом (*животное население планеты*) до, напр., норы лисицы или суслика.

Нейстон – совокупность организмов, обитающих у поверхностной пленки воды морских и пресных водоемов.

Некрофаг – организм, питающийся мертвыми животными (букв. трупоед), некрофаг – жуки-могильщики, мертвоеды, личинки падальных мух, грифы, ворон, гиена и др.

Неолит – новый *каменный век* – последняя в развитии сременного человечества эпоха каменного века (10-5 тыс. лет назад, местами до нашего времени).

Неотения – способность организмов размножаться на ранних стадиях развития (напр., в личиночном состоянии). Неотения характерна, напр., для аксолотля (личинки амбистомы), некоторых членистоногих (паукообразных и насекомых), червей и мн. растений.

Нерест - выметывание рыбами и круглоротыми половых продуктов (яиц –*икры* и семенной жидкости - *молоч*) с последующим оплодотворением яиц.

Обилие – абсолютно, относительно или глазомерно определенная численность (для растений и проктивное покрытие) особей, отнесенная к какой-то точке наблюдения, способу учета или определенной площади.

Оболочка серозная, сероза – выстилка полостей тела у целомических, или *вторичнополостных животных*.

Одомашнивание – длительное (во мн. поколениях) приручение диких животных и их разведение при формирующем влиянии искусственного отбора (сознательного или бессознательного) для получения полезной человеку продукции или эстетического удовольствия.

Оплодотворение – слияние мужской (сперматозоид) и женской (яйцо) половых клеток (гамет), в результате чего образуется *зигота*.

Организм-индикатор – организм с узкими пределами экологической приспособленности (*стенобионт*) своим поведением, изменением физиологических реакций или самой возможностью существования (наличием) указывающей на изменения в среде или на ее определенные характеристики (естественные или антропогенные). Такие организмы служат указателями, напр., свойств почвы, наличия некоторых полезных ископаемых и т.д.

Орнитология – раздел зоологии, исследующий птиц.

Орнитофаг – организм, питающийся птицами (обычно подразумевается - преимущественно), - напр. ястреб-перепелятник, соколы сапсан и чеглок, болотный лунь.

Орнитофауна – то же, что и *авифауна*, но с большим оттенком живости, реальной совокупности пернатых, поэтому термин орнитофауна чаще используется для обозначения птиц какой-то местности, а не геологического времени.

Особь – элементарная единица живого покрова – *индивид* со всеми своими симбионтами, т.е. индивидуальная *консорция*, участвующая в функционировании *биосферы* и в эволюционном процессе как отдельное целое; характеризуется строгой взаимозависимостью своих функциональных частей и подсистем (отделение любой такой части ведет к потере целостности и гибели особи).

Ость – у млекопитающих – более длинные и жесткие остевые волосы, образующие средний слой мехового покрова и защищающие ближе к телу расположенный пух от повреждения и сваливания.

Отбор (популяционный) – процесс дифференциального (естественно-выборочного) воспроизведения и сохранения *генотипов* в популяции, служащий конструктивным фактором *эволюции* и осуществляющийся на основе генотипической.

Оцепенение животных – состояние резко пониженной жизнедеятельности, наступающее у пойкилотермных животных как приспособление к переживанию неблагоприятных условий жизни, особенно недостатка тепла, влаги и пищи.

Палеонтроп(ы) – стадия эволюции гоминид, следующая за *архантропами* и предшествующая *неоантропам*, практически то же, что *неандерталец*.

Палеолит - древнейший период *каменного века*, культурно-технического развития современного человека и его предков (с момента первого изготовления каменных орудий – от 2,5 – 3,0 млн. лет приблизительно до 12-10 тыс. лет назад).

Палеонтология - научная дисциплина, исследующая ископаемые организмы, условия их жизни и захоронения.

Памятник природы – отдельные редкие или достопримечательные объекты живой и неживой природы, по своему научному, культурно-просветительному и историко-мемориальному значению заслуживающие особо, тщательной охраны, и ухода, напр. водопад, пещера, уникальное дерево, геологическое обнажение и пр.

Парк национальный – обширная территория и/или акватория, включающая (особо) охраняемые природные (не подвергшихся существенному воздействию со стороны человека)

ландшафты (природные системы), или ландшафты, закономерно преобразованные людьми в каких-то целях.

Парк природный – наименее строго охраняемый по сравнению с другими типами природных (особо) охраняемых территорий обширный участок природных и культурных ландшафтов, отличающийся своеобразием и живописностью и потому пригодный для рекреационного использования.

Пелагиаль - водная масса Мирового океана, его морей и озер. Подразделяется вертикально на экологические зоны *эпипелагиали*, *батипелагиали* и *абиссопелагиали*, горизонтально на *неретическую* и *океаническую области*.

Период брачный – время (обычно определенный сезон года), предшествующее размножению, а также период, в течение которого осуществляется уход и воспитание молодняка, интервал от предвестников полового возбуждения до отделения молодняка от родителей.

Пестицид - химическое соединение, используемое для защиты растений, сельскохозяйственных продуктов, древесины, изделий из шерсти, хлопка, кожи, для уничтожения эктопаразитов животных и для борьбы с переносчиками опасных заболеваний.

Пик численности – наибольшее число особей данной популяции, достигаемое периодически или изредка при массовом размножении.

Планктон – совокупность организмов, обитающих в толще воды и не способных к активному сопротивлению переносу течениями (т.е. более или менее пассивно "парящих" в воде).

Плацента – послед, детское место – орган связи зародыша с телом матери в период внутриутробного развития у плацентарных млекопитающих, а также сальп, живородящих акул, некоторых двукрылых и онихофор.

Плейстоцен – нижнее (древнейшее) подразделение *антропогена*, характеризующееся появлением относительно большого количества форм жизни (откуда берет начало и само название плейстоцена).

Плод – зародыш млекопитающих (кроме яйцекладущих) в период внутриутробного развития после закладки у него основных органов и их систем (т.е. уже развившийся эмбрион).

Плодовитость – эволюционно сложившаяся способность организмов регулярно компенсировать естественную смертность в нормальных условиях с помощью размножения, дающего определенное количество потомков.

Погадки (птиц)- непереваренные (кости, перья, хитин) компоненты пищи, отрыгиваемые птицами.

Подвид – географически, реже экологически обособленная часть вида (группа популяций), не менее 75 % особей в которой под влиянием факторов среды эволюционно приобрели устойчивые особенности (или хотя бы один ясно различимый признак), отличающие их от других частей того же вида.

Подшерсток – короткие, мягкие и тонкие волосы у млекопитающих, расположенные под более толстыми и длинными остевыми волосами. Подшерсток хорошо развит у зверей холодного климата (белый медведь, песец) и у водных млекопитающих (бобр, ондатра, выдра и др.). **Пойкилотерм** – организм не способный поддерживать постоянно отличающийся от температуры среды термический режим обменных процессов, а потому меняющий температуру среды (само свойство носит название *п о й к и л о т е р м и я*).

Поколение – различающиеся по строению, образу жизни, способу размножения и другим признакам формы одного вида, сменяющиеся в процессе его жизненного цикла.

Пол – функционально дополняющие друг друга признаки и свойства, необходимые для успешности размножения, лишь при сложении обеспечивающие его; обычно такие признаки и свойства конкретно распределены по двум группам индивидов одного вида, но бывает и большее количество групп – организмы одного вида, обычно составляющие две группы (мужской и женский пол) с разнокачественными совокупностями генетических,

морфофизиологических, а у высших животных (включая человека) и поведенческих признаков.

Полиандрия – многомужество, оплодотворение женской особи на протяжении одного сезона размножения многими мужскими особями. Наблюдается у животных, напр. у морских звезд, ракообразных, насекомых, рыб и птиц – некоторые куриные, колибри, кулики-плавунчики, тинами и др.

Полигамия - многоженство спаривание самца в период размножения со многими самками (у ушастых тюленей – котиков, сивучей – гарем может состоять из 15, даже 50, очень редко 80 самок)ю

Полюс анимальный - часть *яйца*, содержащая наибольшее количество *цитоплазмы*. В полюсе анимальном находится клеточное *ядро* перед *оплодотворением*.

Полюс вегетативный, питательный – область яйца, наиболее богатая питательными веществами.

Помет - 1) совокупность одновременно рожденных самкой млекопитающего детенышей; 2) твердые экскременты, кал.

Популяция – совокупность особей одного вида с общим *генофондом*, в течение большого числа поколений населяющих определенное пространство с относительно однородными условиями обитания.

Порода – созданная с помощью *искусственного отбора* группа одного вида, отличающаяся генетически устойчивыми морфологическими, физиологическими и хозяйственными признаками.

Потомство - особи последующих *поколений* по отношению к предыдущим.

Правило Аллена – выступающие части теплокровных животных в холодном климате короче, чем в теплом. Поэтому они отдают в окружающую среду меньше тепла. Поэтому они отдают в окружающую среду меньше тепла.

Правило Бергмана – у теплокровных животных, подверженных географической изменчивости, размеры тела особей статистически (в среднем) больше популяций, живущих в более холодных частях ареала вида.

Правило Глогера – географические расы животных в теплых и влажных регионах пигментированы сильнее (т.е. особи темнее), чем в холодных и сухих.

Правило Джордана (викариата) - ареалы близкородственных форм животных (видов или подвидов) обычно занимают смежные территории и существенно не перекрываются; родственные формы, как правило, викарируют, т.е. географически замещают друг друга.

Пренатальный – развитие зародыша (плода) живородящих животных в период перед рождением.

Приплод - одновременно родившиеся особи от определенной совокупности родителей (принадлежащие к одному или нескольким поколениям). Напр., все телята лосей, родившиеся весной какого-то года.

Продолжительность жизни – время существования особи (*индивида*) в виде отдельного организма от момента рождения до смерти или от деления родительского индивида до собственного деления. Продолжительность жизни практически установлена быть не может, принимают время существования *клона*; рекорды абсолютной продолжительности жизни – для человека – около 150 лет, гигантской черепахи – примерно 300 лет (по др. данным, только 150 лет), африканского страуса – 40 лет, ворона – 69 лет, орла-бвостника – 101 год, белоголового сипа – 117 лет, слона – порядка 80-85, тритонов – 30, лягушек – 12-13, осетровых рыб – до 100.

Проксимальный – расположенный ближе к центру тела или его средней линии, а также к месту начала какого-то протяженного органа.

Промысел - изъятие какой-то части *биомассы* в виде полезной для людей продукции без культивирования эксплуатируемых объектов (но возможно с применением методов экстенсивного искусственного их восстановления или способствования ему, напр., с помощью рыбозаводных станций, методов способствования естественному

лесовосстановлению и т.п.) в расчете на ее самовосстановление в ходе естественных процессов.

Пронефрос – головная почка, предпочка – орган выделения у зародышей *анамний*, у *амниот* почка закладывается, но не функционирует. В процессе развития зародыша почка заменяется *мезонефросом*.

Птерилии – участки кожи птиц, на которых расположены контурные перья. Перемежаются с *аптериями*.

Птицы выводковые, птенцовые – птенцы первых выклеваются из яйца развитыми, покрытыми пухом, способными через короткий период времени самостоятельно питаться; птенцы вторых выклеваются беспомощными, голыми и не способными самостоятельно питаться (их выкармливают родители, вкладывая корм непосредственно в рот).

Путь миграционный – более или менее постоянное направление в перемещении животных и растений.

Пух – 1) у птиц – разновидность перьев с сильно укороченным стержнем и длинными, мягкими, не сцепленными между собой бородавками; 2) у млекопитающих – пуховые волосы, подпушь – тонкие волосы, обычно в нижнем ярусе мехового покрова.

Расселение – распространение организмов за пределы видовой *ареала*.

Реакклиматизация – искусственное возвращение в какую-то местность ранее исчезнувшего там вида животного (напр., бобра, соболя, сайгака и др.); если такое возвращение происходит через длительный срок, за который сложились новые отношения в сообществе, реакклиматизация фактически идентична *акклиматизации*.

Резерват – 1) территория, как правило с режимом подобным *заказнику*, на которой обычно сохраняется вид или группа видов, иногда весь природный комплекс; отличают б о л о т н ы е, б о т а н и ч е с к и е (лесные, растительные и т.п.), з о о л о г и ч е с к и е (фаунистические, орнитологические, энтомологические и т.п.), о х о т н и ч ь и, п р и р о д н ы е (ландшафтные) и др. виды резерватов; 2) места временного скопления некоторых животных, в т.ч. нежелательных в хозяйстве видов, связанные с циклом развития вида.

Реликт (ы) – ранее в геологической истории широко распространенный, а теперь занимающий небольшую площадь.

Рефлекс – ответная реакция особи в целом на изменения внешней или внутренней среды, происходящая через центральную нервную систему в ответ на *раздражение рецепторов*.

Рецентный – термин, используемый для обозначения современной или недавней *фауны* и *флоры* (животных и растений) в противоположность ископаемой – *фоссильной* (палеонтолю.).

Ритмы биологические, биоритмы – периодически повторяющиеся изменения интенсивности и характера проявления биологических процессов и явлений (суточное движение листьев, лепестков, цветков растений, колебаний температуры, интенсивности выделения *гормонов*, деления клеток у животных, *менструальные циклы* у приматов, включая человека и т.п.).

Ритмы приливные – биологические ритмы с периодичностью, равной циклам морских приливов (24,8 или 12,4 ч).

Ритмы суточные – *биологические ритмы* с суточной периодичностью.

Ритмы циркадные – о к о л о с у т о ч н ы е р и т м ы – регулярно повторяющиеся изменения интенсивности и характера биологических процессов и явлений с периодом от 20 до 28 ч. Ритмы циркадные, отклоняющиеся от периода в 24 ч (т.е. от *суточных ритмов*) наблюдаются только в экспериментах (при постоянной температуре среды и освещенности).

Ритмы цирканые – о к о л о г о д и ч н ы е р и т м ы – повторяющиеся изменения интенсивности и характера биологических процессов и явлений с периодом от 10 до 13 месяцев.

Ритуал – у животных **р и т у а л ь н о е п о в е д е н и е** – стандартные формы поведения особей одного вида при их взаимодействии в строго определенных ситуациях (образование брачной пары, ухаживание за партнером, формы проявления этологического превосходства, конфликт с соседом на границе индивидуального или гнездового участка и т.п.).

Род – надвидовая таксономическая категория, объединяющая эволюционно близкие виды, напр. разные виды берез, воробьев, нерп, усатых китов и т.п.

Родничок – затянутый кожей промежуток между костями черепа у новорожденных млекопитающих, включая человека.

Рострум – 1) предглазничный (иногда лишь предноздревой) отдел черепа с челюстями у позвоночных животных; 2) **р ы л о** – передняя часть головы у некоторых рыб, особенно акул и осетровых.

Рыбы оседлые – живущие и размножающиеся в водоеме одного типа (морском, речном, озерном) – карась, сазан, щука и др.

Рыбы полупроходные – обитающие в предустьевых частях морей, а для размножения (или зимовки) заходящие невысоко по течению в реки (вобла, лещ и др.) или одновременно оседло живущие в пресных водоемах (сом).

Рыбы проходные – поднимающиеся для размножения высоко в реки (лососевые, осетровые, сельди и др.) или идущие для икрометания из рек в море (некот. карповые, угорь).

Сакральный – крестцовый, относящийся к крестцу.

Сапрофаг – животные-санитары, питающиеся трупами др. животных, гниющими остатками, навозом и т.п.

Семейство – таксономическая категория, объединяющая близкие *роды*, имеющие общее эволюционное происхождение, напр. в семействе буковых роды: бук, дуб и др.

Сероза, серозная оболочка – оболочка, выстилающая поверхности внутренних полостей тела (брюшина, плевра).

Симбиоз – взаимоотношений организмов разных систематических групп: совместное существование.; взаимовыгодное, нередко обязательное (**о б л и г а т н ы й** симбиоз) сожительство особей двух или более видов, напр. рака-отшельника и актинии, водорослей, гриба и микроорганизмов в составе тела лишайника.

Симметрия билатеральная – форма тела позволяющая разделить его на две равные зеркально отражающие друг друга половины лишь одной плоскости.

Синантроп – вид, обитающий вблизи жилья человека и/или в создаваемых им *местообитаниях* (от квартиры и города до агроландшафтов и антропогенной пленки нефти на водах океана).

Синантропизация – процесс приспособления организмов к обитанию вблизи человека (в населенных пунктах, людских жилищах и т.д.).

Систематика – раздел биологии, посвященный описанию, обозначению и *классификации* всех существующих и вымерших организмов, установлению родственных связей между отдельными видами и группами видов.

Спячка – период резкого снижения интенсивности обмена веществ, позволяющего гомойотермному животному, растению или его части пережить неблагоприятные условия существования.

Среда, среда обитания – все тела и явления (природные и антропогенные), с которыми организм находится в прямых или косвенных взаимоотношениях.

Стадность – свойство жить стадом(копытные, китообразные, ластоногие , некот. хищники, сумчатые и др.).

Стация – часть *местообитания* вида, характеризующаяся особыми экологическими условиями и используемая либо в ограниченное время (сезонно, часть суток), либо для ограниченных целей (для питания, размножения, переживания неблагоприятных ситуаций и т.п.): сезонная стация, стация переживания, стация размножения, стация питания и т.д.

Стенобионт – требующий строго определенных условий существования, узко приспособленный организм, не переносящий резких колебаний температуры, влажности и т.п. (иногда лишь одного из факторов).

Стенофаг – организм, питающийся немногими близкими по своему составу кормами (напр., ракообразными, только или преимущественно жуками, двукрылыми и т.п.).

Стресс – неспецифическая (общая) защитная физиологическая реакция (напряжение) живого организма (в т.ч. человека) на любое сильное воздействие, оказываемое на него.

Сублитораль – полоса морского дна (часть *бентали*), лежащая между уровнем самого низкого отлива и нижней границей произрастания высших водорослей (до 200-500 м) в морях и озерах.

Супралитораль – з о н а з а п л е с к а – пограничная полоса между сушей и морей, расположенная выше уровня прилива и нацело заливаемая лишь во время сильного ветрового нагона вод.

Таксономия – теория и практика научной *систематики* и *классификации*. Раздел систематики, учение о соподчинении таксономических категорий – *таксонов* – от видов до систематических царств.

Таламус – з р и т е л ь н ы е б у г р ы – наиболее молодая центральная часть промежуточного мозга. У высших позвоночных животных таламус обеспечивает осуществление всех *рефлексов*.

Терморегуляция – совокупность физиолого-биохимических процессов, обеспечивающих постоянство температуры тела у теплокровных животных.

Территориальность, территориальное поведение (животных) – любой (поведенческий, химический, конкурентных взаимоотношений и т.п.) механизм активного саморазобщения в пространстве особей и групп (семей, гнездовых пар и т.д.) организмов.

Типы взаимоотношений организмов: - н е й т р а л и з м – отсутствие взаимного влияния; н е п о с р е д с т в е н н а я (п р я м а я) к о н к у р е н ц и я – активное противодействие одной популяции другой; о п о с р е д о в а н н а я (к о с в е н н а я) к о н к у р е н ц и я – совместное использование какого-то фактора или ресурса, напр. пищевого объекта, но без непосредственных столкновений между популяциями (одни могут быть ночными животными, другие – дневными и т.п.); а м е н с а л и з м – подавление одной популяцией другой, не испытывающей обратного влияния подавляемой; п а р а з и т и з м – жизнь одних организмов за счет тканей и соков других *хозяев*; х и щ н и ч е с т в о – нападение одних животных на других и поедание их; с и н о й к и я – наименее тесное сожительство организмов, видимо безразличное для обоих; к о м м е н с а л и з м – популяция одного вида получает выгоды от объединения с другими видом, для которого это объединение безразлично; с и м б и о з – совместное взаимовыгодное, нередко обязательное сожительство двух или более видов; п р о т о к о о п е р а ц и я – взаимодействие популяций, полезное обоим объединяющимся видам, но не обязательное для них; м у т у а л и з м -1 – форма симбиоза с равной пользой для участников объединения, но не обязательное для них (почти то же, что и протокооперация, но с более сильной связью между ними); м у т у а л и з м - 2 – полезное обоим видам объединение, обязательное для них.

Токсичность – ядовитость, способность некоторых химических веществ оказывать вредное влияние на организмы, поражать их.

Торакальный – грудной, относящийся к области груди, напр. торакальный хрящ – грудной хрящ.

Трансплантация – пересадка органов и тканей (кожи; мышц, сухожилий, вен, костной ткани, сердца, почек, молекулярных структур и др.) с последующим их приживанием; особый вид трансплантации – переливание крови.

Трахея – трубчатая (из хрящевых часто незамкнутых, иногда спиральных колец) часть дыхательных путей у многих позвоночных животных включая человека.

Туника – студенистая или хрящеподобная защитная оболочка – *мантия* оболочников.

Убиквист - крайне широко распространенный вид (обычно космополит), живущий в самых разнообразных условиях среды, часто во многих ландшафтных зонах (т.е. с чрезвычайно широкой *экологической валентностью*).

Ультраабиссаль – пространство морского дна (часть *бенгали*), лежащая ниже условий границы *абиссали* – 6000 м и до самых больших глубин Мирового океана.

Урбаценоз - функционально взаимосвязанная или только объединенная единым местом обитания группа организмов, живущая в городах и населенных местах городского типа.

Условия среды (обитания) – совокупность *экологических факторов* – от космических – воздействия Вселенной на Солнечную систему - до непосредственного влияния окружающей среды (в т.ч. особей своего вида и человека) на отдельный *индивид* (*популяцию* или *сообщество*).

Учет численности - выявление абсолютного числа особей, приходящихся на единицу площади (объема), или суждение о плотности их населения на основе стандартизованных методик определения относительного числа особей (по *уловистости* орудий поимки, степени повреждения растительности фитофагами и т.д.).

Фауна – эволюционно-исторически сложившаяся совокупность всех видов животных, обитающих на данной территории, акватории или объеме пространства. Животных могут объединять по систематическому составу (Фауна млекопитающих – *т е р и о ф а у н а*, Фауна птиц – *о р н и т о ф а у н а*, Фауна рыб – *и х т и о ф а у н а*, Фауна насекомых – *э н т о м о ф а у н а* и т.п.).

Фауна криптогенная – ископаемые организмы фауны прошлого, предки которых не известны из нижележащих (более древних) слоев.

Фитофаг (и) – животное, питающееся исключительно или почти исключительно растительной пищей, напр. многие насекомые, рыбы. Млекопитающих обычно фитофагами не называют, для них более принят термин травоядное животное.

Фоссильный – термин, используемый для обозначения ископаемых животных и растений, точнее, их окаменелых (минерализованных) остатков, сохранившихся в слоях земной коры в виде раковин, чешуей, зубов, костей, стволов, ветвей, отпечатков листьев и т.п.

Фототрофы – фотосинтезирующий организм, т.е. использующий для фотосинтеза энергию света.

Фотофил (ы) – любой светолюбивый организм, но обычно говорят о дневных животных (дневные бабочки, многие ящерицы, крапчатый суслик).

Фронтальный – лобный, относящийся ко лбу, параллельный его поверхности. Фронтальная плоскость проходит перпендикулярно *сагиттальной* и поперечной плоскости, делит тело на *вентральную* (брюшную, у человека - переднюю) и *дорсальную* (спинную, у человека - заднюю) части.

Хионофил – организм-снеголюб, обычно животное. Подразумевается, что хионофил размножаются под снегом (напр., некоторые из серых полевок), у них имеются специальные приспособления (напр., побеление зимой), особенности поведения (многие мелкие млекопитающие "минируют" толщу снега) или имеют черты *озимости*, а растения иногда и развиваются под снегом (хохлатка, пролеска, подснежник и др.).

Хищник - животное или растение, ловящее и поедающее других животных, служащих объектами питания.

Хищник-жертва (система) – взаимосвязь между хищником и жертвой, в результате которой эволюционно выигрывают оба: хищники имеют корм, популяции жертв оздоравливаются хищниками.

Хищничество – питание животными, бывшими вплоть до момента превращения их в пищевой объект живыми (с поимкой их и умерщвлением). Хищничество приводит к взаимному приспособлению хищника и его жертв, выражающемуся в анатомо-морфологических, физиологических и поведенческих особенностях тех и др. (нередко

длинные конечности, очень быстрое движение хотя бы на коротких дистанциях, умение ловить жертву, а той избегать поимки и т.п.).

Хоминг – инстинкт дома – распознавание (на основе инстинктивных и условнорефлекторных реакций) места своего рождения (вылупления из яйца и т.п.) и стремление к нему, способность в относительно благоприятных условиях возвращаться к своему участку обитания со значительных расстояний (угри, лососевые рыбы, морская черепаха, многие перелетные птицы, напр. бурокрылая ржанка, возвращающаяся за 13 тыс. км и др.).

Хондрокраниум – хрящевой череп, премордиальный череп – эмбриональный хрящевой череп позвоночных животных. Во взрослом состоянии сохраняется у круглоротых и хрящевых рыб.

Царство природы – 1) крупное биогеографическое подразделение террабиосферы (арктогейское, палеогейское, неогейское и нотогейское царства); 2) высшая таксономическая категория: *царства животных, растений, грибов и прокариот*.

Ценоз – 1) то же, что биоценоз; 2) в сочетании с обозначением систематической группы (зоо-, фито-, микробо- и т.п.) понятие функционального объединения особей и частей *популяций* этих групп в некое целое (напр., микробоценоз коры дерева), т.е. любое сообщество организмов.

Цепь пищевая, цепь питания: 1) последовательность групп организмов, каждая из которых (пищевое звено) служит пищей для последующей, т.е. связана отношением пища – потребитель. Звено цепи пищевая составляет уровень *экологической пирамиды*. Обычно бывает от 2 до 5 и более звеньев: *фото- и хемопроducers*, создающие первичную биомассу (продукцию, органическое вещество); растительноядные животные (*фитофаги, первичные консументы*) и паразитические растения (*фитоконсументы*); плотоядные животные (*миофаги, хищники, вторичные консументы*), ряд паразитов (паразиты фитофагов, паразиты паразитов – *надпаразиты*, паразиты 3-го порядка, иногда 4-го порядка); разрушители мертвого органического вещества – *редуценты* (деструкторы, как правило, микроорганизмы и грибы).

Численность организма (ов) – 1) число особей данного вида на единицу площади (при абсолютном пересчете); обилие, уловистость, встречаемость и т.п. при глазомерной оценке или относительных методах учета; 2) общее количество особей вида на какой-то территории (напр., число слонов в Африке); 3) общее число особей живого (вне зависимости от их систематической принадлежности) на определенной площади, напр., число особей в лесу, почве и т.п.

Шельф – материковая отмель, материковый шельф – выровненная часть подводной части окраины материков, прилегающая к суше и переходящая в материковый склон. Обычно максимальные глубины до 200 м, но местами до 1500, даже 2000 м.

Шкала численности – градации числа особей растений или животных на единице площади или объема (для растений – градации числа особей, пятен корневищных растений, их отдельных побегов). Общепринятых шкал численности нет (существует очень много их вариантов). Однако любой абсолютный пересчет имеет преимущества перед *шкалой обилия*.

Щитки – уплотненные и утолщенные участки кутикулы у беспозвоночных животных и роговые пластинки в коже у пресмыкающихся и птиц.

Эврибат – водный организм, могущий жить на различной глубине, напр. некоторые полихеты (одна из них живет на глубинах от 200 до 850 м), головоногие моллюски, иглокожие, кашалоты.

Эврибионт – организм, живущий в различных, порой резко отличающихся друг от друга условиях среды. Напр., лисица обитает от лесотундры до степей, питаясь как животной, так и растительной пищей.

Эвриоксибионт – организм, способный жить в условиях различной кислотности (рН) среды.

Эвритерм - организм, способный жить в условиях значительных колебаний температуры среды. Напр., волк, сокол-сапсан, все другие наземные животные умеренных широт.

Эвритоп - организм, способный существовать в самых разнообразных условиях среды. Существа с широкой *экологической валентностью*: многие микроорганизмы; сорняки; тростник обыкновенный, растущий по берегам водоемов, в воде, на солонцах и солончаках; хорек обыкновенный, обитающий на полях, лугах, лесных полянах.

Эвритроф – организм питающийся многими пищевыми объедками, напр. *факультативные* паразиты, паразитизм для которых не обязателен.

Эврифаг – термин, близкий к *эвритрофу*, но применяемый только к животными: всеядное животное, напр. ворона, ворон, серая крыса, бурый медведь. *Э в р и ф а г и я* – *в с е я д н о с т ь*, крайняя степень полифагии.

Эврифот – организм, способный нормально развиваться и существовать в очень разных условиях светового режима (теневыносливые растения, многие животные).

Эврихор – организм, имеющий широкую экологическую валентность и одновременно очень широкое географическое распространение (обычно по всему земному шару, во всех *биотопах* почти без исключений).

Эвриадафичность – способность организмов жить в самых разнообразных грунтах.

Эвстресс или экстресс – положительная неспецифическая (общая) реакция животного организма, включая человека, на любое воздействие, оказываемое на него.

Эгрет, эгретка – длинные рассученные перья в брачном наряде у самцов белой цапли и некоторых других близких видов. Эгретки растут на спине, смешиваясь с перьями хвоста.

Эквиваленты экологические – организмы или сообщества, занимающие близкие *экологические ниши* (для видов) и *биотопы* (для сообществ) в разных географических областях.

Экосистема – *э к о л о г и ч е с к а я с и с т е м а*: единый природный или природно-антропогенный комплекс (функциональное целое) образованный живыми организмами и средой их обитания, в котором живые и косные *экологические компоненты* связаны между собой причинно-следственными связями, *обменом веществ* и распределением потока энергии.

Экосфера - совокупность свойств Земли как планеты, создающих на ней условия для развития жизни (*биотоп биосферы*). Пространственно включает тропосферу (нижнюю часть атмосферы), всю гидросферу и верхнюю часть литосферы, свойства которых обусловлены остальными сферами планеты, включая ее ядро, а также воздействиями Галактики, Солнца и других планет Солнечной системы.

Экотоп - место обитания сообществ.

Экскременты – твердые и жидкие испражнения животных, включая человека.

Экскреция – удаление из организма конечных продуктов обмена – *экскретов*, избытка воды, солей, чужеродных и вырабатываемых биологически активных веществ и т.п.

Экстраполяция – способность правильно предугадать ход какого-либо события на основе ознакомления с предыдущими этапами развития этого события или связанного (связанных) с ним; предвидение событий имеет рефлекторно-инстинктивную основу.

Эктодерма – наружный зародышевый листок *эмбриона* многоклеточных животных. Из эктодермы развиваются покровы животных и их производные, кожные железы, наружный скелет беспозвоночных, органы чувств, нервная система, *эпителий* передней и задней кишки.

Элиминация – гибель особей или исчезновение любых систематических категорий (видов, родов и т.п.) в процессе *борьбы за существование*.

Элитораль – полоса морского дна (часть *бентали*), лежащая ниже границы произрастания высших водорослей до окончания материковой отмели (ступени) и начала материкового склона.

Эмбриогенез – процесс зародышевого (эмбрионального) развития организма от *оплодотворения* до рождения или выхода из яйца.

Эмбрион – организм животного, включая человека, в ранний период развития – от начала дробления яйца до выхода из яйцевых оболочек и из материнского организма.

Эмоция – психическое переживание, душевное волнение (гнев, страх, радость и т.п.), возникающие у человека или животного в результате воздействия на них внешних и внутренних раздражителей.

Эндем (ик) – э н д е м – местный вид или другая систематическая категория, обитающие только в данном регионе (без ограничения площади).

Энтодерма – э н т о б л а с т – внутренний листок (внутренний слой) эмбриона многоклеточных животных. Из энтодермы образуются эпителий основной (средней) части кишечника и связанные с ним железы – поджелудочная, печень и другие, легкие, у рыб – плавательный пузырь и внутренние жабры.

Энтомофаг (и) – организм, питающийся насекомыми.

Эпибиоз – поселения одних особей на поверхности других.

Эпибolia – о б р а с т а н и е – один из способов гастрюляции.

Эпидемия – относительно кратковременное, быстрое и непрерывное распространение инфекционного заболевания в пределах какой-то совокупности организмов или региона.

Эпиермис – э п и д е р м а – поверхностный слой кожи позвоночных животных, включая человека, состоящий из многослойного плоского *эпителия*, сложенного из призматических или цилиндрических клеток; перемещаясь к поверхности кожи, клетки эпидермиса уплотняются и ороговевают, образуя мертвый наружный слой.

Эпизоотия – одновременное заболевание большого числа животных одного или многих видов, (напр. эпизоотия среди мышевидных грызунов) на значительной территории, по числу случаев, значительно превышающее обычный уровень заболеваемости для данного места.

Эпипелагиаль – верхний слой толщи воды, хорошо освещенный солнцем (до глубины 150, реже 200 м).

Эпителий – э п и т е л и а л ь н а я т к а н ь – ткань покрывающая поверхность кожи, роговицу глаза и выстилающая все полости организма, внутреннюю поверхность полых органов пищеварительной, дыхательной, мочеполовой систем; выполняет защитную функцию и участвует в процессе обмена веществ.

Эпифауна – животные *бентоса*, прикрепленные к поверхности грунта (губки, гидроиды, актинии и различные кораллы, мшанки, морские желуды и др.).

Эрекция – выпрямление какой-то части тела или всего туловища.

Эритроцит(ы) – красное кровяное тельце, один из форменных элементов крови – безъядерные клетки крови у животных с замкнутой кровеносной системой, содержащие гемоглобин (у позвоночных животных и иглокожих).

Эталон (нетронутой) природы – участок *биосферы* (территория или акватория), на которой *экосистемы* условно развиваются без всякого воздействия со стороны человека (на самом деле, на них воздействуют глобальные и крупнорегиональные факторы, созданные человеческим хозяйством).

Этология – наука (раздел зоологии) о биологических основах поведения животных.

Эякуляция – сложный рефлекторный акт выбрасывания семени у самца (в т.ч. у мужчин) и выделения секрета матки и бартолиновых желез у женщины при совокуплении.

Ювениальный – неполовозрелый (по отношению к возрастам или фазам развития животных - личиночных и нимфальных).

Ювенис – сокращенное латинское обозначение *juv.* – молодая, неполовозрелая особь.

Юра, юрский период – второй период мезозоя, предшествующий меловому.

Яичко – парная мужская половая железа у некоторых млекопитающих, включая человека, расположенная вне полости тела в мошонке.

Яичники – женские половые железы смешанной (внутренней и внешней) секреции, в которых образуются и созревают половые *гаметы* – *яйца*.

Яйцеживорождение – способ воспроизведения животными потомства, при котором зародыш полностью развивается в яйце, находящемся в теле матери, но освобождается от яйцевых оболочек в момент откладки яиц (яйцеживорождение характерно, напр., для скорпионов, клещей, живородящей ящерицы, обыкновенной гадюки, веретеницы и др.).

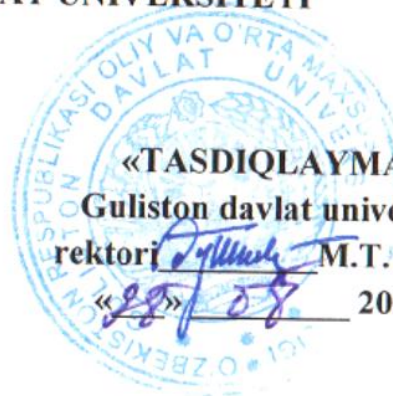
Яйцекладка – совокупность яиц, отложенных при *яйцерождении* в одной точке одновременно или за определенный период, чаще всего подразумевается относительно одновременно (у птиц – через сутки, редко более) откладывание яиц на узко ограниченном пространстве (у птиц – в гнезде).

Яйцерождение – способ воспроизведения животными потомства, при котором зародыш развивается в яйце под защитой яйцевых оболочек вне организма матери (под ее присмотром или без него).

Яйцо – яйцеклетка с окружающими ее оболочками, в т.ч. вторичными, образующимися за счет окружающих яйцеклетку фолликулярных клеток яичника (у насекомых называемых *хорионом*) и третичными, и третичными, образующимися из специальных выделительных органов матери (студенистая оболочка яйца брюхоногих моллюсков, муциновая – у млекопитающих, белковая и скорлуповая – у птиц и акул, химер).

ПРИЛОЖЕНИЯ

O'ZBEKISTON RESPUBLIKASI
OLIV VA O'RTA MAXSUS TA'LIM VAZIRLIGI
GULISTON DAVLAT UNIVERSITETI



«TASDIQLAYMAN»
Guliston davlat universiteti
rektori M.T. Xodjiev
«28» 08 2021 yil

“ZOOLOGIYA”
FANINING O‘QUV DASTURI

Bilim sohasi: 500000- Tabiiy fanlar, matematika va statistika
Ta'lim sohasi: 510000- Biologiya va turdosh fanlar
Ta'lim yo'nalishi: 60510100- Biologiya (Turlari *bo'yicha*)

Guliston-2021

Fan / modul kodi ZOOB212		O'quv yili 2022-2023	Semestr 3-4	ECTS - Kreditlar 6+6 = 12	
Fan / modul turi Majburiy		Ta'lim tili O'zbek / rus		Haftadagi dars soatlari 6	
1.	Fanning nomi	Auditoriya mashg'ulotlari (soat)		Mustaqil ta'lim (soat)	Jami yuklama (soat)
	Zoologiya	180		180	360
2.	<p style="text-align: center;">I. Fanning mazmuni</p> <p>Fanni o'qitishdan maqsad - talabalarga hayvonlarning morfologiyasi, biologiyasi, ekologiyasi, etologiyasi, filogenezi, sistematikasi va zoogeografiyasi; hayvonot olamining xilma-xilligi; hayvonlarning ko'payish usullari; o'sishi va rivojlanishini turli tumanligi; ularni morfologik, anatomik, fiziologik va ekologik muammolari bo'yicha ta'lim berishdir. Buning uchun quyidagi vazifalar bajariladi: talabalarni zoologiyaning asosiy vazifalari va qonunlari; hayvonlarning morfologiyasi, biologiyasi, ekologiyasi, etologiyasi, filogenezi, sistematikasi va zoogeografiyasi; hayvonot olamining xilma-xilligi; hayvonlarning ko'payish usullari; o'sishi va rivojlanishini turli tumanligi; ularni morfologik, anatomik, fiziologik va ekologik muammolar kabilar bilan zamonaviy pedagogik texnologiyalar asosida tanishtiriladi.</p> <p>Fanning vazifasi - fanning tadqiqot uslublari; xayvonot olami xilma-xilligi; bir xo'jayralilar va ko'p xo'jayralilar; ko'p xujayralilarning kelib chiqish nazariyalari; xayvonlarni umurtqali va umurtqasizlarga bo'linishi, morfologik, anatomik, fiziologik va ekologik aspektlari; xayvonlar klassifikatsiyasi; muxim vakillari va ularning ahamiyati; xayvonlarning ko'payish usullari; o'sishi va rivojlanishi fanning xalq xo'jaligi, qishloq xo'jaligi, tibbiyot muammolarini xal qilishda tutgan o'rnini ochib berish.</p> <p style="text-align: center;">II. Asosiy nazariy qism (ma'ruza mashg'ulotlari)</p> <p style="text-align: center;">II.I. Fan tarkibiga quyidagi mavzular kiradi:</p> <p style="text-align: center;">1-mavzu. Zoologiya faniga kirish</p> <p>Zoologiya fanining ob'ektlari va predmeti. Fanning maqsad va vazifalari. Zoologiya fanining boshqa fanlar tizimida tutgan o'rni. Fanning rivojlanishidagi asosiy bosqichlar va uning shakllanishiga katta hissa qo'shgan olimlar. O'zbekistonda zoologik tadqiqotlarning rivojlanishi. Hayvonlarning hozirgi zamon zoologik sistematikasi, asosiy sistematik birliklar.</p> <p style="text-align: center;">2-mavzu. Protozoologiya</p> <p>Ho'jayra – bir butun organizm sifatida. Eukariot xo'jayra tuzilishi: xo'jayralar xarakatchanligi; moddalar yutishi; oziqni xazm qilish; tsitoplazmani tsirkulyatsiyasi; xo'jayra sekretsiya qiladigan moddalar; ayirish, ko'payish va jinsiy jarayonlar. Xo'jayralar kommunikatsiyasi va simbiozi. Eukariot xo'jayralarni kelib chiqishi.</p> <p>Bir ho'jayralilar (Sodda hayvonlar) tuzilishi va funktsiyalari. Sodda hayvonlar hujayrasining ko'p vazifaliligi va organellalari. Ko'payishi va xayot tsikllari. Ularning rivojlanishida jinsiy va jinssiz nasllar gallanishi. Tinch holati</p>				

va tarqalish davrlari (tsistalar va sporalar). Sodda xayvonlar xilma-xilligi.

Euglenozoa tipi, Euglenoidea sinfi. Vakillari tuzilishida hayvon va o'simliklarga xos umumiylik. Kinetoplastida sinfi. Umumiy tuzilishi, rivojlanishi, klassifikatsiyasi va patogen vakillari.

Chlorophyta tipi, volvokslar. Koloniya bo'lib yashovchi xivchinlilar.

Yoqali xivchinlilar Chlorophyta tipi (Choanoflagellata), Retortamonada va Axostylata tiplari.

Alveolata tipi. Dinoflagellata kenja tipi: umumiy belgilari; vakillari ahamiyati. Kipriklilar (Ciliophora) kenja tipi: xo'jayra tuzilishi va funksiyalari; lokomotsiya; oziqlanishi; yadroviy dimorfizm; ekskretsiya; jinsiz va jinsiy ko'payishi; vakillarini xilma-xilligi. Erkin yashovchi infuzoriyalar. Parazit infuzoriyalar. Sporalilar Apicomplexa Sporozoa. kenja tipi: tuzilishidagi umumiy belgilari; vakillarini xilma-xilligi. Koktsidioz, toksoplazmoz kasalliklari. Qon sporalilari. Bezgak qo'zg'atuvchilari, tuzilishi, rivojlanish tsikllari.

Amyobasimon bir xo'jayralilar. Amyobasimon hujayra tuzilishi va uning xillari. Yolg'onoyoqlar - tuzilishi, vazifasi, oziqlanish va ko'payishi. Amyobalarni xilma-xilligi. Kasallik qo'zg'atuvchi amyobalar. Foraminiferalar va aktinopodalar. Radiolaria, Heliozoa, Acantharea sinflari. O'ziga xos belgilari, vakillari.

Bir hujayrali hayvonlarning filogeniyasi.

3-mavzu. Parazoa lar. G'ovaktanlilar (Porifera) va Plastinkasimonlar (Placozoa) tiplari

G'ovaktanlilar(Porifera): tuzilishi; tana devori; filtratsiya; skeleti; lokomotsiya va xo'jayralarni organizmda xarakatlanishi; fiziologik kompartmentalizatsiyalanish; oziqlanish; ichki transport, gaz almashinuvi va ayiruv jarayonlari; integratsiya; biologik faol metabolitlar va boshqa organizmlar bilan assotsiatsiya; bioeroziya; ko'payish; g'ovaktanlilar xilma-xilligi; paleontologiyasi va filogeniyasi.

Plastinkasimonlar (Placozoa): umumiy tuzilishi, xo'jayralari.

4-mavzu. Eumetazoa lar. Bo'shliqichlilar (Cnidaria) tipi

Umumiy tavsifi: tana shakli va yakka yashovchi vakillarini simmetriyasi; koloniyalar shakli; skelet; muskulatura va xarakatlanish; asab tizimi; knidotsitlar va knidalar; interstitsial xo'jayralar; ovqat xazm qilish tizimi, oziqlanish va ichki transport; gaz almashinuvi va ayirish; ko'payish va rivojlanish.

Korall poliplar (Anthozoa) sinfi: polip tuzilishi; muskulatura va asab tizimi; qisqarish va rostlanish; oziqlanish va ichki transport; gaz almashinish va ayirish; ko'payish va o'sish; turlar xilma-xilligi. Anthozoa filogeniyasi.

Medusozoa taksoni. Stsifoid meduzalar (Scyphozoa) sinfi: tana tuzilishi va funksiyalari; ko'payishi va rivojlanish tsikli. Scyphozoa-lar xilma-xilligi, asosiy turkumlari. Filogeniyasi.

Gidrasimonlar (Hydrozoa) sinfi: umumiy tavsifi; poliplar; meduzalar; koloniyalar; gidrasimonlar xilma-xilligi, turkumlar va vakillar; filogeniyasi.

Bo'shliqichlilar filogeniyasi.

5-mavzu. Billateral simmetriyalilar. Yassi chuvalchanglar

(Platyhelminthes) tipi

Billateral simmetriya – yangi imkoniyatlar. Tsefallashuv – yo'naltirilgan izlashga imkoniyat: xarakatchan va o'tiroq bilateriyalar. Muskullar – taqib qilishga imkoniyat. Tuproqda xarakatlanish mexanizmlari. Kompartmentlashuv-fiziologik boshqaruv va ixtisoslashuv. Ichki transport. Gaz almashinuv va nafas olish pigmentlari. Ekskretsia. Ko'payish va rivojlanish: jinsiy ko'payish; determinatsiya; gastrulyatsiya; mezodermani shakllanishi; blastopor. Bilateriyalar filogeniyasi.

Yassi chuvalchanglar (Platyhelminthes) - umumiy tavsifi

Kiprikli chuvalchanglar (Turbellaria) sinfi: tavsifi; tana devori; muskulatura va lokomotsiya; asab tizimi va sezgi a'zolari; parenxima; ovqat xazm qilish tizimi va oziqlanish; ichki transport; ekskretsia. Ko'payish: jinsiy ko'payish va regeneratsiya; jinsiy ko'payish va rivojlanish. Kiprikli chuvalchanglar xilma-xilligi: turkumlar va vakillari. Turbellaria-lar filogeniyasi. So'rg'ichlilar (Trematoda) sinfi: tuzilishi va funktsiyalari; parazitlik qilib yashashga moslanish, yopishuvchi organlari, jinsiy tizimi va ko'payishi; biologiyasi va xayot tsikllari. Odam va uy hayvonlarining parazit vakillari. Cercomeromorpha. Monogenetik so'rg'ichlilar (Monogenea) sinfi: tana tuzilishi; ko'payishi; xayot tsikllari; vakillari. Tasmaimon chuvalchanglar (Cestoda) sinfi: tana tuzilishi va funktsiyalari; ko'payishi va vakillarini xayot tsikllari.

Yassi chuvalchanglar (Platyhelminthes) filogeniyasi va kelib chiqishi.

6-mavzu. Mollyuskalar (Mollusca) tipi

Mollyuskalar tuzilishini umumiy rejasi: mantiya; chig'anoq; mantiya bo'shlig'i; jabralar; osfradiyalar; oyoq; oziqlanish; tselom; ichki transport; ekskretsia; asab tizimi va sezgi a'zolari; ko'payishi va rivojlanishi.

Aplacophora sinfi: tana shakli; vakillarini xilma-xilligi.

Xitonlar (Polyplacophora) sinfi: mantiya; chig'anoq; oyoq va lokomotsiya; mantiya bo'shlig'i va ventilyatsiya; oziqlanishi; ichki transport; ayiruv tizimi; asab tizimi va sezgi a'zolari; ko'payishi va rivojlanishi; xilma-xilligi.

Monoplacophora sinfi: umumiy tavsifi, vakillari.

Qorinoyoqlilar (Gastropoda) sinfi: tavsifi; sistematikasi bo'yicha dastlabki muloxazalar; tuzilishi rejasini evolyutsiyasi va kelib chiqishi; oyog'i, xarakatlanishi va yashash joylari; oziqlanish va ovqatni xazm qilish; oziqlanish va sistematika; oziqlanish ekologiyasi; ekskretsia; ichki transport; asab tizimi va sezgi a'zolari; ko'payishi va rivojlanishi; xilma-xilligi va evolyutsiyasi.

Boshoyoqlilar (Cephalopoda) sinfi: tana shakli; chig'anog'i; xarakatlanishi; adaptiv xilma-xilligi; oziqlanishi; gaz almashinuvi; ichki transport va ayirish tizimi; asab tizimi va sezgi a'zolari; teri qoplamasi va xromatik organlar; ko'payishi va rivojlanishi; vakillarini xilma-xilligi. Boshoyoqli mollyuskalar filogeniyasi.

Ikki pallalilar (Bivalvia) sinfi: tana shakli; chig'anog'i; mantiyasi; oyog'i; jabralari va oziqlanish usullari evolyutsiyasi; plastinkajabralilarni adaptiv radiatsiyasi; ichki transport, gaz almashinuv va ayirish tizimlari; asab tizimi va sezgi a'zolari; ko'payishi va rivojlanishi; ikki pallali mollyuskalar filogeniyasi.

Kurakoyoqli mollyuskalar (Scaphopoda) sinfi: tana shakli; mantiya va

mantiya bo'shlig'i; chig'anog'i; oziqlanishi, ichki transport va ayirish tizimlari; asab tizimi va sezgi a'zolari; ko'payishi va rivojlanishi; vakillarini xilma-xilligi vasinfni filogeniyasi.

Mollyuskalar filogeniyasi: mollyuskalar tuzilishi, kelib chiqishi va evolyutsiyasi.

7-mavzu. Xalqali chuvalchanglar (Annelida) tipi

Tana tuzilishi va funktsiyalari: segmentatsiya; tana devori; asab tizimi; tselom va qon aylanish tizimi; ayiruv va ovqat xazm qilish tizimlari; ko'payishi va rivojlanishi. Xalqali chuvalchanglar xilma-xilligi va filogeniyasi. Evolyutsiyasi va segmentlanishni o'rni.

Ko'p tuklilar (Polychaeta) sinfi: umumiy tuzilishi va funktsiyalari; tana devori va yashash naychalari; muskulatura va lokomotsiya; asab tizimi va sezgi a'zolari; ovqat xazm qilish tizimi va oziqlanish; gaz almashinish, ichki transport va ayirish tizimlari. Ko'payishi: regeneratsiya; jinssiz va jinsiy ko'payish; epitokiya; rivojlanish va metamorfoz.

Belbog'chalilar (Clitellata) taksoni. Kam tuklilar (Oligochaeta) sinfi: umumiy belgilari; tana devori va tselom; lokomotsiya, asab tizimi va sezgi a'zolari; oziqlanish va ovqat xazm qilish tizimi; qon aylanish tizimi va gaz almashinuvi; ayiruv tizimi va diapauza; ko'payishi va rivojlanishi; Oligochaeta-lar xilma-xilligi, dengizda va quruqlikda yashovchi vakillari.

Zuluksimonlar (Hirudinomorpha) sinfi: umumiy tavsifi; xaqiqiy zuluklar (Euhirudinea) taksoni, organlari tuzilishi va funktsiyalari; ko'payishi va rivojlanishi; kichik taksonlar vakillarini xilma-xilligi. Belbog'chalilar filogeniyasi.

8-mavzu. Onixoforalar (Onychophora) va imillab yuruvchilar (Tardigrada) tipi

Onixoforalar (Onychophora) tipi: tashqi tuzilishi; tana devori va lokomotsiya; oziqlanish; ichki transport, nafas olish va ayirish; asab tizimi va sezgi a'zolari; ko'payishi va rivojlanishi; vakillari xilma-xilligi va filogeniyasi.

Imillab yuruvchilar (Tardigrada) tipi: tashqi tuzilishi; tana devori; muskulaturasi va lokomotsiya; nafas olish va ayirish; asab tizimi va sezgi a'zolari; ko'payishi va rivojlanishi; vakillari xilma-xilligi va filogeniyasi.

9-mavzu. Bo'g'imoyoqlilar (Arthropoda) tipi

Umumiy belgilari. Tashqi tuzilishi: segmentlashish; tagmozis; tsefallashish; bo'g'imlar o'simtalari. Tana devori: kiprikchalar va xivchinlar; ekzoskelet. Muskulatura va xarakatlanish: funktsional morfologiyasi va fiziologiyasi. Tselom va mezoderma. Ichki transport. Ekskretsia. Nafas olish va oziqlanish jarayonlari. Asab tizimi. Sezgi a'zolari: tashqi va ichki retseptorlar. Ko'payishi, rivojlanishi va filogeniyasi. Trilobitsimonlar (Trilobitomorpha) kenja tipi: tashqi tuzilishi; rivojlanishi; ekologiyasi; xilma-xilligi; filogeniyasi.

10-mavzu. Xelitseralilar (Chelicerata) kenja tipi

Tashqi tuzilishi. Qilichdumlilar (Xiphosura) sinfi: tashqi tuzilishi; oziqlanishi; ichki transport; nafas olishi; ekskretsia; asab tizimi va sezgi a'zolari; ko'payishi va rivojlanishi.

O'rgimchaksimonlar (Arachnida) sinfi: tashqi tuzilishi; oziqlanishi; nafas

olishi; ichki transport; ekskretsiya; asab tizimi va sezgi a'zolari; ko'payishi va rivojlanishi. Asosiy turkumlari va muxim vakillari: Qisqichbaqachayonlar (Eurypterida), Chayonlar (Scorpiones), Telifonlar (Uropygi), Chilviroyoqlar (Amblypygi), O'rgimchaklar (Araneae), Soxta chayonlar (Pseudoscorpiones), Solpugalar (Solifugae), Pichano'rarlar (Opiliones), Kanalar (Acari); o'rgimchaksimonlar filogeniyasi.

Xelitseralilar filogeniyasi.

11-mavzu. Qisqichbaqasimonlar (Crustacea) kenja tipi

Qisqichbaqasimonlar (Crustacea) kenja tipi. Umumiy tavsifi: tashqi tuzilishi; oziqlanishi; ichki transport; nafas olishi; ekskretsiya; asab tizimi va sezgi a'zolari; ko'payishi va rivojlanishi. Qisqichbaqasimonlar sinflari: Remipedia; Cehpalocarida; Jabraoyoqlilar (Anostraca). Bargoyoqlilar (Phyllopoda): xarakatlanishi, oziqlanishi nafas olishi, ichki transport va ekskretsiya, asab tizimi va sezgi a'zolari, ko'payishi va rivojlanishi, kichik taksonlar va vakillari, filogeniyasi. Yuksak qisqichbaqasimonlar (Malacostraca) sinfi: umumiy tavsifi; asosiy turkumlari va vakillari, filogeniyasi. Jag'oyoqlilar (Maxillopoda) sinfi: umumiy tavsifi; asosiy taksonlari, vakillari; filogeniyasi. Qisqichbaqasimonlar filogeniyasi.

12-mavzu. Traxeyalilar (Tracheata) kenja tipi

Umumiy belgilari. Ko'poyoqlilar (Myriapoda) sinfi. Asosiy taksonlari: Laboyoqlilar (Chilopoda); Symphyla; Ikki juftoyoqlilar (Diplopoda); Pauropoda. Filogeniyasi.

Xasharotlar sinfi yoki oltioyoqlilar (Hexapoda): umumiy tavsifi; tashqi tuzilishi; qanotlari va uchishi; oziqlanishi; ichki transport; nafas olishi; ayirish tizimi; asab tizimi va sezgi a'zolari; ko'payishi va rivojlanishi. Ekologiyasi: koevolutsiyasi, parazit va parazitoid turlari, kommunikatsiyalari. Xasharotlar xilma-xilligi: asosiy turkumlari va muxim vakillari. Xasharotlarni ahamiyati.

13-mavzu. Cycloneuralia katta tipi

Umumiy tavsifi. Qorinkiprikli (Gastrotricha) tipi: umumiy tavsifi, xilma-xilligi. To'garak chuvalchanglar (Nematoda) tipi: tana shakli; tana devori; asab tizimi va sezgi organlari; xarakatlanishi; oziqlanishi; ayiruv tizimi; ko'payishi va rivojlanishi. Parazit nematodalar va ularning odam, qishloq xo'jalik hayvonlari va o'simliklar uchun ahamiyati. Qil chuvalchanglar (Nematomorpha) tipi: umumiy belgilari, xilma-xilligi. Priapulida, Loricifera, Kinorhyncha tiplari, vakillarini xilma-xilligi. Cycloneuralialar filogeniyasi.

14-mavzu. Gnathifera katta tipi

Umumiy tavsifi. Gnathostomulida tipi: tavsifi, xilma-xilligi.

Micrognathozoa va Syndermata taksonlari. Gnathifera filogeniyasi.

15-mavzu. Kamptozoa va Cycliophora tiplari

Kamptozoa: tana shakli; ichki tuzilishi, organlari funktsiyasi; filogeniyasi, xilma-xilligi. Cycliophora: tana shakli; ko'payishi va xayot tsikli; ekologiyasi; filogeniyasi.

16-mavzu. Lophophorata katta tipi

Phoronida tipi. Elkaoyoqlilar (Brachiopoda) tipi: tana shakli, lofofor va oziqlanish; ichki a'zolari tuzilishi va faoliyati; ko'payishi va rivojlanishi;

turlari xilma-xilligi. Mshankalar (Bryozoa) tipi: tana shakli; koloniyalari; zooidlar polimorfizmi, ularni aloqalari; funikulyar tizimi; muskulaturasi; oziqlanishi; gaz almashinishi, ichki transport, asab tizimi va ekskretsiya; ko'payishi va rivojlanishi; turlari xilma-xilligi. Lophophoratalar filogeniyasi.

17-mavzu. Ikkilamchi og'izlilar (Deuterostomata). Ignaterililar (Echinodermata) tipi

Umumiy biologiyasi. Ontogenezda besh nurli simmetriyani rivojlanishi. Eleutherozoa kenja tipi. Dengiz yulduzlari (Asteroidea) sinfi: tana shakli, devori va skeleti; ambulakral tizimi; lokomotsiya; gaz almashinuvi; asab tizimi; ovqat xazm qilish tizimi va oziqlanishi; ichki transport; ekskretsiya; ko'payishi va rivojlanishi; metamorfoz; turlar xilma-xilligi. Ilondumlilar (Ophiuroidea) sinfi: tashqi va ichki tuzilishi, xayot faoliyati. Dengiz tipratikanlari (Echinozoa) sinfi: tashqi va ichki tuzilishi, o'ziga xos xususiyatlari. Dengiz ko'zachalari (Holothuroidea) sinfi: tashqi tuzilishi, tana devori, shakli, xayot tarzi, ichki tuzilishi va organlar faoliyati, ko'payishi va rivojlanishi, turlari xilma-xilligi. Pelmatozoa kenja tipi. Dengiz nilufarlari (Crinoidea) sinfi: tana shakli, devori; muskulaturasi va lokomotsiya; ovqat xazm qilish tizimi va oziqlanish; ichki transport; gaz almashinuvi va ekskretsiya; asab tizimi; ko'payishi va rivojlanishi; turlari xilma-xilligi. Ignaterililar paleontologiyasi va filogeniyasi.

II. Qism Umurtqalilar zoologiyasi bo'yicha:

1-mavzu. Umurtqalilar zoologiyasi. Xordalilar tipi – Chordata

Umurtqalilar zoologiyasining ob'ektlari va predmeti. Fanning rivojlanish tarixi va uslublari. Fanning maqsad va vazifalari. Tipning umumiy ta'rifi. Xordalilarni hayvonot olami sistemasida tutgan o'rni. Xordalilarni o'ziga xos muhim belgilari va ularning biologik ahamiyati. Xordalilarning kelib chiqishi.

2- mavzu. Chala xordalilar tipi

Balanogloss misolida tip vakillari tuzilishining asosiy belgilari. Tarqalishi, turlar soni, biologiyasi, chala xordasi.

3 – mavzu. Pardalilar yoki lichinka xordalilar kenja tipi

Kenja tip vakillarini tuzilishining asosiy belgilari. Astsidiyalar sinfi. Biologik xususiyatlari: yakka va koloniya bo'lib yashovchi, o'troq va erkin suzuvchi turlari. Astsidiyaning tuzilishi, ko'payishi va rivojlanishi: jinsiy va jinssiz ko'payish, lichinkaning tuzilishi va rivojlanish davrlari. Salplar sinfi. Biologiyasi: yakka va kolonial turlari. Salp va bochyonochkalarining tuzilishi va rivojlanishi. Metogenez va uning biologik ahamiyati. Appendikulyariyalar sinfi. Biologiyasi, tuzilishi, ko'payishi va rivojlanishi. Pardalilarning kelib chiqishi va evolyutsiyasi haqidagi g'oyalar. Neogeniya g'oyasi (Garstrang), A.N.Severtsov va N.A.Livanov qarashlari. Xordalilar evolyutsiyasini tushunishda A.O.Kovalevskiy izlanishlarining ahamiyati.

4-mavzu. Bosh suyaksizlar kenja tipi

Boshxordalilar sinfi. Tuzilishining asosiy belgilari va sistematikasi. Kelib chiqishi. Lantsetnikning tuzilishi va biologiyasi. Boshxordalilar hayot tarzi va amaliy ahamiyati.

5-mavzu. Bosh suyaklilar yoki umurtqalilar kenja tipi

Umurtqalilarning kelib chiqishi. Tuzilishining asosiy belgilari: o'q skeleti, bosh skeleti, qo'l-oyoq skeletlari, ovqat hazm qilish tizimi, nafas olish tizimi va sezgi a'zolari. Tuzilishining murakkablashishi, a'zolarining taraqqiyoti – umurtqalilar progressiv evolyutsiyasining asosiy sharti ekanligi.

6-mavzu. Jag'sizlar bo'limi (infratip). To'garak og'izlilar katta sinfi

Sinf vakillarining tuzilishi va umumiy belgilari. To'garak og'izlilarning kelib chiqishi va evolyutsiyasi. Minoganing tuzilishi va hayot kechirishi: skeleti, nafas olish tizimi, ovqat hazm qilish tizimi, ovqatlanishi, qon aylanish tizimi. Minoga va miksinalar tuzilishidagi farqlar. To'garak og'izlilarning amaliy ahamiyati.

7-mavzu. Jag'lilar bo'limi (infratip). Baliqlar. Tog'ayli baliqlar sinfi.

Baliqlar katta sinfi. Baliqlar umurtqalilarning birlamchi suvda hayot kechiruvchi vakili sifatida, baliqlar katta sinfining biologik va morfologik ta'rifi. Harakat-tayanch tizimi, tuzilishining asosiy belgilari. Baliqlar-suv hayvoni sifatida: nafas olish, qon aylanish va ayirish tizimlari tuzilishi. Tog'ayli baliqlar sinfi. Tuzilishining asosiy belgilari, tog'ayli baliqlarning kelib chiqishi, evolyutsiyasi va sistematikasi. A'zolar tizimi bo'yicha tuzilishiga ta'rif. Ko'payishi va rivojlanish xususiyatlari. Tuz va suv almashinuvi. Tog'ayli baliqlarning amaliy ahamiyati.

8-mavzu. Suyakli baliqlar katta sinfi

Katta sinfnin morfologik va anatomik belgilari, xususiyatlari. Hozirgi zamon suyakli baliqlarning kelib chiqishi va sistematikasi. Karp balig'i misolida suyakli baliqlarning tashqi tuzilishi va a'zolar tizimi. Shul'aqanotlilar sinfinin ta'rifi: katta turkumlari, tog'ayli ganoidlar, suyakli ganoidlar, ko'p qanotlilar, suyakli baliqlar to'dasi. Ularning tuzilishi xususiyatlari. Fiziologiyasi va hayot kechirishi. Kaftqanotlilar sinfinin ta'rifi: katta turkumlari, cho'tqaqanotlilar va ikki xil nafas oluvchilar, ularning tuzilishi, xususiyatlari, fiziologiyasi, hayot kechirishi va umurtqali hayvonlar sistemasi va evolyutsiyasida tutgan o'rni. Baliqlar ekologiyasi. Biologik to'dalar va ularga xos bo'lgan moslanish xususiyatlari: ko'payishi, migratsiyasi, ovlanishdagi ahamiyati, baliqchilik yo'nalishi. O'zbekiston ixtiofaunasining o'ziga xos vakillari: aborigenlari, introduktsiya (boshqa joydan olib kelingan) qilinganlari. O'rta Osiyoda ovlanadigan, noyob va yo'qolish havfi ostida turgan baliqlarning vakillari.

9-mavzu. To'rtoyoqlilar katta sinfi. Amfibiylar - suv va quruqlikda yashovchilar sinfi.

Quruqlikda yashovchi umurtqalilarning kelib chiqishi. Umurtqalilar quruqlikka chiqishidagi ekologik va morfologik moslanishlari. Suv va quruqlikda yashovchilarning ilk vakillari sifatida paleozoy davrida yashagan amfibiya – stegotsefallar.

Amfibiylar - suv va quruqlikda yashovchilar sinfi.

Sinfnin umumiy biologik va morfologik tavsifi. Sinfnin sistematikasi: oyoqsizlar turkumi, dumli va dumsiz amfibiylar. Ko'l baqasi misolida amfibiya tuzilishi va biologik xususiyatlari.

Amfibiylar biologiyasi: asosiy ekologik guruhlar, ovqatlanishi, ko'payishi, rivojlanishi, nasl uchun qayg'urish usullari. O'rta Osiyoda yashovchi

amfibiyalarning amaliy ahamiyati va ulardan foydalanish muammolari, sun'iy ko'paytirish, muhofaza qilish.

10-mavzu. Reptiliyalar - sudralib yuruvchilar sinfi

Anamniya va amniotlarning morfologik va fiziologik belgilari: rivojlanishi, tuxumining tuzilishi, murtak qobig'ining paydo bo'lishi. Teri va uning tarkibiy qismlari. Ayiruv tizimining xususiyatlari va bu xususiyatlarning quruqlikda hayot kechirishga o'tish bilan bog'liqligi. Reptiliyalarning kelib chiqishi va evolyutsiyasi. Qazilma shakllari va ularning morfologik hamda ekologik turli-tumanligi. Hozirgi zamon reptiliyalarining sistematikasi; turkumlari: tumshuqboshlilar, timsohlar, toshbaqalar, tangachalilar va ularning qisqacha ta'rifi.

11 – mavzu. Reptiliyalar tuzilishi va fiziologiyasi

Tangachalilar vakillari – tez kaltakesak misolida reptiliyalar tuzilishi va fiziologiyasi. Hayot kechirishi, ko'payishi, ovqatlanishi, mavsumiy xossalari xulq atvorining issiq iqlim sharoitiga moslanish xususiyatlari. Reptiliyalarning amaliy ahamiyati.

O'rta Osiyo gerpetofunasining o'ziga xos vakillari. Zaharli ilon turlari, ularning yashash sharoiti va muhofaza qilinishi. Sahro biotsenozida sudralib yuruvchilarning ahamiyati. Qizil Kitob sahifasidan joy olgan sudralib yuruvchilar vakillari.

12- mavzu. Qushlar sinfi

Sinf vakillari tuzilishining asosiy xususiyatlari. Qushlarning kelib chiqishi va ularning evolyutsion taraqqiyoti. Hozirgi zamon qushlarining sistematikasi va turkumlariga qisqacha ta'rif. Uy kaptari misolida qushlarning ichki va tashqi tuzilishi. Qushlarning moslanish xususiyatlari, fiziologiyasi, terisi, pat tuzilishi, nafas olish, ayiruv, asab tizimi va sezgi a'zolari.

13-mavzu. Qushlar ekologiyasi

Qushlar ekologiyasi: geografik tarqalishi, ekologik guruhlari, uchishga moslanish belgilari, ko'payishi, rivojlanishi, nasl uchun qayg'urishi, mavsumiy xossalari. Migratsiya va uning sabablari. Qushlarning tabiat va xo'jalikdagi ahamiyati. O'rta Osiyo ornitofunasining turli-tumanligi va asosiy vakillari. Qushlarning ovlanadigan, noyob va qo'riqlanadigan turlari. O'zbekiston Qizil Kitobiga kiritilgan qushlar va ularning yashash sharoitlari. O'zbekistonda ornitologik kuzatishlar olib borishdagi asosiy muammolar.

14-mavzu. Sut emizuvchilar yoki darrandalar sinfi

Sinfning umumiy ta'rifi. Sut emizuvchilarning kelib chiqishi va evolyutsiyasiga sabab bo'lgan omillar. Qirilib ketgan turlari va ularning qadimgi reptiliyalar bilan aloqadorligi va evolyutsiyasi. Hozirgi zamon sut emizuvchilarning sistematikasi: bir teshiklilar, xaltalilar, yo'ldoshlilar va ularning asosiy biologik xususiyatlari. Yo'ldoshli sut emizuvchilar sistematikasi va ularning turkumlariga qisqacha ta'rif. Asosiy a'zolar tizimining morfologik va funktsional ta'rifnomasi; teri qoplag'ichlari, skeleti. Nafas olish, ovqat hazm qilish, qon aylanish va limfatik tizimi. Siydik-ta'nosil tizimi. Asab tizimi va sezgi a'zolari. Markaziy asab tizimi va bosh miyasining tuzilishidagi o'ziga xos xususiyatlari.

15 – mavzu. Sut emizuvchilar biologiyasi, geografik tarqalishi va ekologik guruhlari

Xulq atvorining (etologiyasi) murakkab shakllari. Sut emizuvchilar biologiyasi, geografik tarqalishi. Ekologik guruhlari. Suv muhitini ikkilamchi o'zlashtirish, mavsumiy ritm. Ularning ovqatlanishi va ekotizimdagi o'rni, ovlanadigan turlari, ulardan mahsulot tayyorlash, muhofaza qilish, qishloq ho'jaligi zararkunandalari, kasal tarqatuvchi va xonakilashtirilgan turlari. O'rta Osiyo sutemizuvchilarining turli-tumanligi. Ovlanadigan, yo'qolib borayotgan va qo'riqlanadigan turlari. O'zbekiston Qizil Kitobiga kiritilgan sut emizuvchilar turlari va ularning tarqalishi. O'zbekistonda teriologiya muammolari va sut emizuvchilarni o'rganishga bag'ishlangan asosiy yo'nalishlar.

III. Amaliy mashg'ulotlari buyicha ko'rsatma va tavsiyalar

Amaliy mashg'ulotlar uchun quyidagi mavzular tavsiya etiladi:

Umurtqasizlar zoologiyasi

1. *Euglena viridis* ning tuzilishi va ko'payishi.
2. Kinetoplastida (Kinetoplastidlar) sinfi vakillari, tripanosoma, lyambliya, leyshmaniya va trixomonas ning tuzilishi.
3. Parametsiya (tufelka) infuzoriyasining tuzilishi va ko'payishi.
4. Suvarak gregarinasining tuzilishi va rivojlanishi.
5. Bezgak plazmodiumi ning tuzilishi va rivojlanish tsikli
6. Amyoba, artsella, difflyugiya, foraminifera larning tuzilishi.
7. G'ovaktanlilarning tashqi va ichki tuzilishi
8. Chuchuk suv gidrasi va kolonial vakil – obeliyaning tuzilishi va ko'payishi.
9. Aureliya meduzasining tuzilishi va rivojlanishi.
10. *Dendrocoelum lacteum* (oq planariya) ning tashqi va ichki tuzilishi.
11. Jigar qurtining tashqi va ichki tuzilishi hamda rivojlanish tsikli
12. Qoramol solityori, cho'chqa solityori hamda exinokokning tuzilishi va rivojlanishi.
13. Baqachanoq va tok shillig'ining tuzilishi.
14. *Sepia officinalis* (karakatitsa) ning tashqi va ichki tuzilishi.
15. Nereis yoki qum chuvapchangining tuzilishi.
16. Yomg'ir chuvalchangining tashqi va ichki tuzilishi.
17. Chayon, falanga, o'rgimchak va kananing tashqi hamda ichki tuzilishi.
18. Dafniya va siklopning tuzilishi.
19. Daryo qisqichbaqasining tashqi va ichki tuzilishi.
20. *Lillobius forficatus* (kostyanka) ning tashqi tuzilishi
21. Suvarak, chigirtka va qo'ng'izning tashqi hamda ichki tuzilishi.
22. Odam askaridasining tashqi va ichki tuzilishi.
23. Dengiz yulduzining tashqi va ichki tuzilishi.

Umurtqalilar zoologiyasi

1. *Balanoglossus gigas* tuzilishining asosiy xususiyatlari.
2. Xordalilarning umumiy tuzilishi. Salp va appendikulyariyalar sinfi vakillarining tuzilishi.

3. Astsidiyaning tuzilishi, ko‘payishi va rivojlanishi
4. Bosh suyaksizlar kenja tipi. Tuzilishining asosiy belgilari va sistematikasi. Kelib chiqishi.
5. Lantsetnikning tashqi va ichki tuzilishi
6. Umurtqalilar kenja tipi. Sistematik guruhlari, skelet tuzilishi, qon aylanish va ovqat hazm qilish tizimlari.
7. Umurtqalilarning nafas olish va ayirish tizimlari.
8. Minoga va miksining tashqi va ichki tuzilishi
9. Tikanli akulaning tashqi va ichki tuzilishi
10. Karp balig‘ining tashqi va ichki a‘zolari.
11. Suyakdor baliqlar skeletining tuzilishi
12. Ko‘l baqasining tashqi va ichki tuzilishi
13. Ko‘l baqasi skeletining tuzilishi
14. Ko‘l baqasining ko‘payishi va rivojlanishi
15. Sudralib yuruvchilarning tashqi va ichki tuzilishi
16. Sudralib yuruvchilar skeletining tuzilishi
17. Qora ilonning jag‘ va zahar tishining tuzilishi
18. Qushlarning uchishga moslanish belgilari, turli- tumanligi
19. Kaptarning ichki va tashqi tuzilishi
20. Qushlar skeletining tuzilishi
21. Quyon misolida sutemizuvchilarning tashqi va ichki a‘zolari tuzilishi.
22. Sut emizuvchilar skeletining tuzilishi

IV. Kurs ishi mashg‘ulotlari bo‘yicha ko‘rsatma va tavsiyalar

Kurs ishi mashg‘ulotlari uchun quyidagi mavzular tavsiya etiladi:

Umurtqasizlar zoologiyasi

1. Umurtqasiz xayvonlarning xilma-xilligi turli muxit sharoitida yashashga moslashuvi natijasi;
2. Umurtqasiz hayvonlar dunyosining filogenetik bog‘lanishi;
3. Ko‘p hujayrali hayvonlarning kelib chiqish nazariyalari;
4. Umurtqasiz hayvonlar a‘zolar tizimi evolyutsiyasi;
5. Kasallik qo‘zg‘atuvchi bir hujayralilar;
6. Yassi chuvalchaglarning rivojlanish tsikli – parazitik hayot mahsuli;
7. Bo‘g‘imoyoqlilarning keng tarqalish sabablari;
8. Umurtqasiz hayvonlarda metameriya xolati mohiyati;
9. Birlamchi va ikkilamchi og‘izlilar – hayvonlar evolyutsiyasining ikki yo‘nalishi;
10. Metamorfozni umurtqasiz hayvonlar uchun ahamiyati.

Umurtqalilar zoologiyasi

1. O‘rta Osiyo umurtqalilar faunasining biologik xilma-xilligi va zoogeografiyasi;
2. O‘rta Osiyo tekisliklari, suv havzalari va tog‘ xududlarida yashovchi umurtqali hayvonlar;
3. O‘rta Osiyo suv havzalarida uchraydigan baliq turlari va ularning ekologik guruhlari;

	<p>4. Suvda ham quruqda yashovchilar quruqlikka chiqish sabablari va moslanish xususiyatlari;</p> <p>5. O'zbekistonda uchraydigan zaharli ilonlar va ular zaharining xususiyatlari;</p> <p>6. Qushlarning uchishga moslanish belgilari, uchish xillari;</p> <p>7. O'zbekistonda uchraydigan sut emizuvchilar, ovlanadigan vakillari, kasallik tarqatuvchi va noyob turlari;</p> <p>8. O'zbekiston xududiga oxirgi o'n yilliklarda kirib kelgan umurtqali hayvon turlari, ularning biologik xilma-xillikka ta'siri;</p> <p>9. Noyob va yo'qolib borayotgan hayvonlarni asrashga qaratilgan dastur va loyihalar;</p> <p>10. O'zbekistonning muhofazaga olingan xududlari.</p> <p style="text-align: center;">V. Mustaqil ta'lim va mustaqil ishlar</p> <p>Mustaqil ta'lim uchun tavsiya etiladigan mavzular:</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Taroqsimonlar (Ctenophora) tipi 2. Nemertea tipining umumiy tavsifi, xilma-xilligi va filogeniyasi. 3. Orthonectida va Dicyemida tiplari. 4. Echiura va Sipuncula tiplari 5. Dengiz o'rgimchaklari (Picnogonida) sinfi 6. Qiljag'lilar (Chaetognatha) tipi. 7. Hayot paydo bo'lishi haqidagi zamonaviy tasavvurlar. 8. Hayvonlar sistematikasining maqsadi, uslublari, qisqacha tarixi va uning o'rni. 9. Hayvon organizmi hujayra va to'qimalarining tuzilishi va rivojlanish shartlari. <p>Mustaqil o'zlashtiriladigan mavzular bo'yicha talabalar tomonidan referatlar tayyorlash va uni taqdimot qilish tavsiya etiladi.</p>
3.	<p style="text-align: center;">VI. Fan o'qitilishining natijalari (shakllanadigan kompetentsiyalar)</p> <p>Fanni o'zlashtirish natijasida talaba:</p> <p>-morfologik, anatomik, fiziologik va ekologik aspektlari; xayvonlar klassifikatsiyasi; muxim vakillari va ularning ahamiyati; xayvonlarning ko'payish usullari to'g'risida <i>tasavvurga ega bo'lishi</i>;</p> <p>-xayvonlarning o'sishi va rivojlanishi fanning xalq xo'jaligi, qishloq xo'jaligi, tibbiyot muammolarini xal qilishda tutgan o'rni bo'yicha <i>ko'nikmalariga ega bo'lishi</i>;</p> <p>-hayvonlarni aniqlash, o'rganish va kuzatuvlar olib borishda kerakli asbob-uskunalaridan foydalanish; turli xayvonlarni yig'ish, kuzatish, ichki va tashqi tuzilishini o'rganish; noyob xayvonlarni muxofaza qilish, ulardan oqilona foydalana olish; xayvonot olami vakillarini turgacha aniqlash haqida <i>malakalarga ega bo'lishi kerak.</i></p>
4.	<p style="text-align: center;">VII. Ta'lim texnologiyalari va metodlari:</p> <ul style="list-style-type: none"> • ma'ruzalar; • interfaol keys-stadilar; • amaliy mashg'ulotlar; • guruhlarda ishlash;

	<ul style="list-style-type: none"> • taqdimotlarni qilish; • individual loyihalar; • jamoa bo'lib ishlash va himoya qilish uchun loyihalar.
5.	<p style="text-align: center;">VIII. Kreditlarni olish uchun talablar:</p> <p>Fanga oid nazariy va uslubiy tushunchalarni to'la o'zlashtirish, tahlil natijalarini to'g'ri aks ettira olish, o'rganilayotgan jarayonlar haqida mustaqil mushohada yuritish va oraliq nazorat shakllarida berilgan vazifa va topshiriqlarni bajarish, yakuniy nazorat bo'yicha og'zaki ishni topshirish. Ishchi o'quv dasturida belgilangan baholash tartibi asosida ijobiy baholar doirasida baholangan talabalarga kreditlar beriladi. Talaba belgilangan talim olish natijalariga erisha olmagan taqdirda, kreditlar berilmaydi.</p>
6.	<p>Asosiy adabiyotlar</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Рупперт Э.Э., Фокс Р.С., Бернс Р.Д. Зоология беспозвоночных. В 4-х томах, перевод с англ., «Академия», Москва-2008 г. 2. C.P.Hickman, L.S.Roberts, S.L.Keen, A.Larson, H.Ianson, D.J. Eisenhour Zoology, 14 edition, 2008, McGraw-Hill, USA, p 922. 3. Мавлянов О.М., Хуррамов Ш.Х., Эшова Х.С. Умуртқасизлар зоологияси. Тошкент, OFSET PRINT, 2006. 550 б. 4. Наумов С.П. Умуртқали ҳайвонлар зоологияси (А.Абдуллаев таржимаси), Тошкент. 1995 йил. «Ўқитувчи» нашриёти. 260 б. 5. Дадаев С., Сапаров Қ. Умуртқалилар зоологияси. Тошкент. Турон-Иқбол нашриёти, 2019 йил. 717 б. <p>Qo'shimcha adabiyotlar</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Догель В.А. Зоология беспозвоночных. Изд. 7. Москва. Высшая школа. 1981. 606 с. 2. Вестхайде В., Ригер Р. Зоология беспозвоночных. В 2-х томах, перевод с немец., КМК, Москва – 2008 г. 3. Мўминов Б.А., Эшова Х.С., Рахимов М.Ш. Умуртқасиз ҳайвонлар зоологиясидан амалий машғулотлар. Тошкент, PATENT PRESS, 2005.190 б 4. Мўминов Б.А., Эшова Х.С., Рахимов М.Ш. Зоология (1-қисм умуртқасизлар зоологиясидан амалий машғулотлар). Тошкент, Саностандарт, 2018.174 б. 5. Мўминов Б.А., Эшова Х.С., Рахимов М.Ш. Зоология (1-қисм умуртқасизлар зоологиясидан амалий машғулотлар). Тошкент, Фан ва технологиялар, 2019.176 б. 6. Дадаев С., Сапаров Қ. Зоология (хордалилар) ОЎЮ талабалари учун дарслик.”Иқтисод-Молия”, Т. 2010. 7. Дадаев С.Д., Мавлонов О.М. Зоология. Тошкент, 2010 8. Константинов В.М. Зоология позвоночных. М., “Академия”, 2007г. 9. Константинов В.М. и др. Лабораторный практикум по зоологии позвоночных. М., «Академия», 2001. 10. Лаханов Ж.А. Умуртқалилар зоологияси. ОЎЮ талабалари учун

	<p>дарслик. Т. 2005.</p> <p>11. Шарова И.Х. Зоология беспозвоночных. Москва, Владос, 2002.</p> <p>Axborot manbaalari</p> <p>http: www.ziyonet.uz.</p> <p>www. pedagog.uz</p> <p>www. maik.ru</p> <p>www.edu.ru</p>
7.	<p>Fanning o‘quv dasturi O‘zbekiston respublikasi Oliy va o‘rta maxsus ta’lim vazirligining 2021 yil 16 iyuldagi №-311 sonli buyrug‘i asosida, 60510100-Biologiya (Turlari bo‘yicha) bakalavriat ta’lim yo‘nalishining malaka talablari va o‘quv rejasi asosida ishlab chiqildi.</p> <p>Guliston davlat universiteti Kengashining 2021 yil 28.08 dagi 1 -sonli bayonnomasi bilan tasdiqlangan.</p>
8.	<p style="text-align: center;">Fan / modul uchun mas’ullar:</p> <p>A.T.Karimqulov - GulDU, “Biologiya” kafedrasi dotsenti, biologiya fanlari nomzodi</p> <p>F.Gaibnazarova - GulDU, “Biologiya” kafedrasi dotsenti, biologiya fanlari bo‘yicha falsafa doktori</p>
9.	<p style="text-align: center;">Taqrizchilar:</p> <p>M.Sh.Raximov - O‘zMU, “Zoologiya” kafedrasi mudiri, biologiya fanlari doktori, dotsent</p>

**O‘ZBEKISTON RESPUBLIKASI
OLIY VA O‘RTA MAXSUS TA’LIM VAZIRLIGI**

GULISTON DAVLAT UNIVERSITETI

“TASDIQLAYMAN”

O‘quv ishlari bo‘yicha prorektor

J.H.Karshibaev

2022 yil “ ____ ” _____

ZOOLOGIYA

FANINING SILLABUSI

Bilim sohasi:	500000 – Tabiiy fanlar, matematika va statistika
Ta’lim sohasi:	510000 – Biologiya va turdosh fanlar
Ta’lim yo’nalishi:	60510100 – Biologiya (turlari bo’yicha)
O’quv soatlari hajmi:	360 soat
Ma’ruza	90 (3-semestr 46 s., 4-semestr 44 s.)
Amaliy mashg’ulot	90 (3-semestr 46 s., 4-semestr 44 s.)
Mustaqil ta’lim	180 (3-semestr 90 s., 4-semestr 90 s.)

Guliston-2022

Mazkur sillabus Guliston davlat universiteti Kengashining 2021 yil 28 avgustdagi 1-sonli bayonnomasi bilan tasdiqlangan “Zoologiya” fani dasturi asosida tayyorlangan.

Mazkur sillabus “Tabbiy fanlar” fakulteti Kengashining 2022 yil “___” avgustdagi yig‘ilishida muhokama qilinib, tasdiqlash uchun tavsiya etilgan. (1-sonli bayonnoma).

Mazkur sillabus “Biologiya” kafedrasining 2022 yil “___” avgustdagi yig‘ilishida muhokama qilinib, tasdiqlash uchun tavsiya etilgan. (1-sonli bayonnoma).

Tuzuvchi:

A.T.Karimqulov GulDU “Biologiya” kafedrasini dotsenti,
biologiya fanlari nomzodi, dotsent

Taqrizchilar:

A.Pozilov GulDU “Biologiya” kafedrasini professori,
biologiya fanlari doktori, professor

“Biologiya” kafedrasini mudiri: _____ **O.X.Yunusov**

Tabbiy fanlar fakulteti dekani: _____ **M.M.Ergashev**

O‘quv-uslubiy boshqarma boshlig‘i _____ **I.Xudoyberdiev**

SILLABUS

OTMning nomi va joylashgan manzili:		Guliston davlat universiteti	Guliston shahr, 4-mavze	
Kafedra:		Biologiya	“Tabiiy fanlar” fakulteti tarkibida	
Fan modul kodi ZOOB212	O‘quv yili 2022-2023	Semestr 3-4	ECTS - Kreditlar 12	
Fan modul turi Majburiy	Ta’lim tili O‘zbek/rus		Haftadagi dars soatlari 6	
I	Fanning nomi	Auditoriya mashg‘ulotlari (soat)	Mustaqil ta’lim (soat)	Jami yuklama (soat)
	Biokimyo va molekulyar biologiya	180	180	360
	Fanni (kursni) olib boradigan o‘qituvchi to‘g‘risida ma’lumot:	b.f.n., dotsent Karimqulov Abdulla Tojiqulovich	e-mail: abdullak2006@yandex.ru	
	Ta’lim sohasi va yo‘nalishi:	510000 – “Biologiya va turdosh fanlar” ta’lim sohasi	60510100-Biologiya	
	Dars vaqti va joyi:	Bosh bino 1-ma’ruzalar zali, 430-437 auditoriya	Kursning davomiyligi:	06.09.2022-07.06.2023
	Individual grafik asosida ishlash vaqti:	dushanba, chorshanba va juma kunlari 14.00 dan 18.00 gacha		

II. Fanning mazmuni:

Fanning dolzarbligi va qisqacha mazmuni:	<p><u>Fanni o‘qitishdan maqsad</u> – talabalarga hayvonlarning morfologiyasi, biologiyasi, ekologiyasi, etologiyasi, filogenezi, sistematikasi va zoogeografiyasi; hayvonot olamining xilma-xilligi; hayvonlarning ko‘payish usullari; o‘ishi va rivojlanishini turli tumanligi; ularni morfologik, anatomik, fiziologik va ekologik muammolari bo‘yicha ta’lim berishdir. Buning uchun quyidagi vazifalar bajariladi: talabalarni zoologiyaning asosiy vazifalari va qonunlari; hayvonlarning morfologiyasi, biologiyasi, ekologiyasi, etologiyasi, filogenezi, sistematikasi va zoogeografiyasi; hayvonot olamining xilma-xilligi; hayvonlarning ko‘payish usullari; o‘ishi va rivojlanishini turli tumanligi; ularni morfologik, anatomik, fiziologik va ekologik muammolar kabilar bilan zamonaviy pedagogik texnologiyalar asosida tanishtiriladi.</p> <p><u>Fanning vazifasi</u> - fanning tadqiqot uslublari; xayvonot olami xilma-xilligi; bir xo‘jayralilar va ko‘p xo‘jayralilar; ko‘p xujayralilarning kelib chiqish nazariyalari; xayvonlarni umurtqali va umurtqasizlarga bo‘linishi, morfologik, anatomik, fiziologik va ekologik aspektlari; xayvonlar</p>
---	---

	<p>klassifikatsiyasi; muxim vakillari va ularning ahamiyati; xayvonlarning ko'payish usullari; o'sishi va rivojlanishi fanning xalq xo'jaligi, qishloq xo'jaligi, tibbiyot muammolarini xal qilishda tutgan o'rmini ochib berish.</p> <p>Ushbu fanni chuqur o'zlashtirishda nazariy bilimlar bilan amaliy mashg'ulotlar uyg'unlashtirilgan holda amalga oshiriladi.</p>
Talabalar uchun talablar	<ul style="list-style-type: none"> - o'qituvchiga va guruhdoshlarga nisbatan hurmat bilan munosabatda bo'lish; - universitet ichki tartib - intizom qoidalariga rioya qilish; - uyali telefonni dars davomida o'chirish; - berilgan uy vazifasi va mustaqil ish topshiriqlarini o'z vaqtida va sifatli bajarish; - ko'chirmachilik (plagiat) qat'iy man etiladi; - darslarga qatnashish majburiy hisoblanadi, dars qoldirilgan holatda qoldirilgan darslar qayta o'zlashtirilishi shart; - darslarga oldindan tayyorlanib kelish va faol ishtirok etish; - talaba o'qituvchidan so'ng, dars xonasiga - mashg'ulotga kiritilmaydi; - talaba reyting ballidan norozi bo'lsa, e'lon qilingan vaqtdan boshlab 1 kun mobaynida apellyatsiya komissiyasiga murojaat qilishi mumkin.
Elektron pochta orqali munosabatlar tartibi	<p>Professor-o'qituvchi va talaba o'rtasidagi aloqa elektron pochta orqali ham amalga oshirilishi mumkin, telefon orqali baho masalasi muhokama qilinmaydi, baholash faqatgina universitet hududida, ajratilgan xonalarda va dars davomida amalga oshiriladi. Elektron pochta ochish vaqti soat 15.00 dan 20.00 gacha.</p>

III. Fan mavzulari va ularga ajratilgan soatlar taqsimoti:

T/r	Ma'ruza mavzulari	Dars soatlari hajmi
1-qism (3-semestr). Umurtqasizlar zoologiyasi		
1.	Zoologiya faniga kirish	2
2.	Protozoologiya	4
3.	Parazoa lar. G'ovaktanlilar (Porifera) va Plastinkasimonlar (Placozoa) tiplari	2
4.	Eumetazoa lar. Bo'shliqichlilar (Cnidaria) tipi	4
5.	Billateral simmetriyalilar. Yassi chuvalchanglar (Platyhelminthes) tipi	4
6.	Mollyuskalar (Mollusca) tipi	4
7.	Xalqali chuvalchanglar (Annelida) tipi	4
8.	Onixoforalar (Onychophora) va imillab yuruvchilar (Tardigrada) tipi	2
9.	Bo'g'imoyoqlilar (Arthropoda) tipi	2
10.	Xelitseralilar (Chelicerata) kenja tipi	2
11.	Qisqichbaqasimonlar (Crustacea) kenja tipi	2
12.	Traxeyalilar (Tracheata) kenja tipi	2
13.	Cycloneuralia katta tipi	4
14.	Gnathifera katta tipi	2
15.	Kamptozoa va Cycliophora tiplari	2
16.	Lophophorata katta tipi	2
17.	Ikkilamchi og'izlilar (Deuterostomata). Ignaterililar (Echinodermata) tipi	2
	Jami	46
2-qism (4-semestr). Umurtqalilar zoologiyasi		
1.	Umurtqalilar zoologiyasi. Xordalilar tipi – Chordata	2

2.	Chala xordalilar tipi	2
3.	Pardalilar yoki lichinka xordalilar kenja tipi	4
4.	Bosh suyaksizlar kenja tipi	2
5.	Bosh suyaklilar yoki umurtqalilar kenja tipi	2
6.	Jag'sizlar bo'limi (infratip). To'garak og'izlilar katta sinfi	4
7.	Jag'lilar bo'limi (infratip). Baliqlar. Tog'ayli baliqlar sinfi.	2
8.	Suyakli baliqlar katta sinfi	4
9.	To'rtoyoqlilar katta sinfi. Amfibiyalar - suv va quruqlikda yashovchilar sinfi.	4
10.	Reptiliyalar - sudralib yuruvchilar sinfi	4
11.	Reptiliyalar tuzilishi va fiziologiyasi	2
12.	Qushlar sinfi	4
13.	Qushlar ekologiyasi	2
14.	Sut emizuvchilar yoki darrandalar sinfi	4
15.	Sut emizuvchilar biologiyasi, geografik tarqalishi va ekologik guruhlari	2
	Jami	44

T/r	Amaliy mashg'ulot mavzulari	Dars soatlari hajmi
1-qism (3-semestr). Umurtqasizlar zoologiyasi		
1.	<i>Euglena viridis</i> ning tuzilishi va ko'payishi	2
2.	Kinetoplastida (Kinetoplastidlar) sinfi vakillari, tripanosoma, lyambliya, leyshmaniya va trixomonas ning tuzilishi	2
3.	Parametsiya (tufelka) infuzoriyasining tuzilishi va ko'payishi	2
4.	Suvarak gregarinasining tuzilishi va rivojlanishi	2
5.	Bezgak plazmodiumi ning tuzilishi va rivojlanish tsikli	2
6.	Amyoba, artsella, difflyugiya, foraminifera larning tuzilishi	2
7.	G'ovaktanlilarning tashqi va ichki tuzilishi	2
8.	Chuchuk suv gidrasi va kolonial vakil – obeliyaning tuzilishi va ko'payishi	2
9.	Aureliya meduzasining tuzilishi va rivojlanishi	2
10.	<i>Dendrocoelum lacteum</i> (oq planariya) ning tashqi va ichki tuzilishi	2
11.	Jigar qurtining tashqi va ichki tuzilishi hamda rivojlanish tsikli	2
12.	Qoramol solityori, cho'chqa solityori hamda exinokokning tuzilishi va rivojlanishi	2
13.	Baqachanoq va tok shillig'ining tuzilishi	2
14.	<i>Sepia officinalis</i> (karakatitsa) ning tashqi va ichki tuzilishi	2
15.	Nereis yoki qum chuvapchangining tuzilishi	2
16.	Yomg'ir chuvalchangining tashqi va ichki tuzilishi	2
17.	Chayon, falanga, o'rgimchak va kananing tashqi hamda ichki tuzilishi	2
18.	Dafniya va siklopning tuzilishi	2
19.	Daryo qisqichbaqasining tashqi va ichki tuzilishi	2
20.	<i>Lilhobius forficatus</i> (kostyanka) ning tashqi tuzilishi	2
21.	Suvarak, chigirtka va qo'ng'izning tashqi hamda ichki tuzilishi	2
22.	Odam askaridasining tashqi va ichki tuzilishi	2
23.	Dengiz yulduzining tashqi va ichki tuzilishi	2
	Jami	46
2-qism (4-semestr). Umurtqalilar zoologiyasi		
1.	<i>Balanoglossus gigas</i> tuzilishining asosiy xususiyatlari	2

2.	Xordalilarning umumiy tuzilishi. Salp va appendikulyariyalar sinfi vakillarining tuzilishi	2
3.	Astsidiyaning tuzilishi, ko'payishi va rivojlanishi	2
4.	Bosh suyaksizlar kenja tipi. Tuzilishining asosiy belgilari va sistematikasi. Kelib chiqishi	2
5.	Lantsetnikning tashqi va ichki tuzilishi	2
6.	Umurtqalilar kenja tipi. Sistematik guruxlari, skelet tuzilishi, qon aylanish va ovqat hazm qilish tizimlari	2
7.	Umurtqalilarning nafas olish va ayirish tizimlari	2
8.	Minoga va miksinaning tashqi va ichki tuzilishi	2
9.	Tikanli akulaning tashqi va ichki tuzilishi	2
10.	Karp balig'ining tashqi va ichki a'zolari	2
11.	Suyakdor baliqlar skeletining tuzilishi	2
12.	Ko'l baqasining tashqi va ichki tuzilishi	2
13.	Ko'l baqasi skeletining tuzilishi	2
14.	Ko'l baqasining ko'payishi va rivojlanishi	2
15.	Sudralib yuruvchilarning tashqi va ichki tuzilishi	2
16.	Sudralib yuruvchilar skeletining tuzilishi	2
17.	Qora ilonnig jag' va zahar tishining tuzilishi	2
18.	Qushlarning uchishga moslanish belgilari, turli- tumanligi	2
19.	Kaptarning ichki va tashqi tuzilishi	2
20.	Qushlar skeletining tuzilishi	2
21.	Quyvon misolida sutemizuvchilarning tashqi va ichki a'zolari tuzilishi	2
22.	Sut emizuvchilar skeletining tuzilishi	2
	Jami	44

IV. Mustaqil ta'lim va mustaqil ishlar:

Talabalar auditoriyada olgan nazariy bilimlarini mustahkamlash uchun mustaqil talim tizimiga asoslanib mustaqil ish bajaradilar. Bunda ular asosiy va qo'shimcha adabiyotlarni o'rganib hamda Internet saytlaridan foydalanib referatlar va ilmiy dokladlar tayyorlaydilar, amaliy mashg'ulot mavzusiga doir uy vazifalarini bajaradilar.

№	Mustaqil ta'lim mavzulari	Soat hajmi
1-qism (3-semestr). Umurtqasizlar zoologiyasi		
1	Amaliy mashg'ulotlarga tayyorgarlik	30
2	Taroqsimonlar (Ctenophora) tipi	10
3	Nemertea tipining umumiy tavsifi, xilma-xilligi va filogeniyasi	10
4	Orthonectida va Dicyemida tiplari	10
5	Echiura va Sipuncula tiplari	10
6	Dengiz o'rgimchaklari (Picnogonida) sinfi	10
7	Qiljag'lilar (Chaetognatha) tipi.	10
	Jami	90
2-qism (4-semestr). Umurtqalilar zoologiyasi		
1	Amaliy mashg'ulotlarga tayyorgarlik	30
2	Hayot paydo bo'lishi haqidagi zamonaviy tasavvurlar	20
3	Hayvonlar sistematikasining maqsadi, uslublari, qisqacha tarixi va uning o'rni	20
4	Hayvon organizmi hujayra va to'qimalarining tuzilishi va rivojlanish shartlari	20

V. Fan o'qitilishining natijalari (shakllanadigan kompetentsiyalar):

Fanni o'zlashtirish natijasida talaba:

- morfologik, anatomik, fiziologik va ekologik aspektlari; xayvonlar klassifikatsiyasi; muxim vakillari va ularning ahamiyati; xayvonlarning ko'payish usullari to'g'risida ***tasavvurga ega bo'lishi***;
- -hayvonlarning o'sishi va rivojlanishi fanning xalq xo'jaligi, qishloq xo'jaligi, tibbiyot muammolarini xal qilishda tutgan o'rni bo'yicha ***ko'nikmalariga ega bo'lishi***;
- -hayvonlarni aniqlash, o'rganish va kuzatuvlar olib borishda kerakli asbob-uskunalaridan foydalanish; turli xayvonlarni yig'ish, kuzatish, ichki va tashqi tuzilishini o'rganish; noyob xayvonlarni muxofaza qilish, ulardan oqilona foydalana olish; xayvonot olami vakillarini turgacha aniqlash haqida ***malakalarga ega bo'lishi kerak***.

VI. Ta'lim texnologiyalari va metodlari:

- ma'ruzalar;
- interfaol keys-stadilar;
- amaliy mashg'ulotlar;
- guruhlarda ishlash;
- taqdimotlarni qilish;
- individual loyihalar;
- jamoa bo'lib ishlash va himoya qilish uchun loyihalar.

VII. Kreditlarni olish uchun talablar:

Fanga oid nazariy va uslubiy tushunchalarni to'la o'zlashtirish, tahlil natijalarini to'g'ri aks ettira olish, o'rganilayotgan jarayonlar haqida mustaqil mushohada yuritish va oraliq nazorat shakllarida berilgan vazifa va topshiriqlarni bajarish, yakuniy nazorat bo'yicha og'zaki ishni topshirish.

VIII. TALABALAR BILIMINI BAHOLASH TIZIMI:

Nazorat turi	1-OB	2-OB	YaB
O'tkazilish vaqti	8- hafta	16-hafta	17-18 hafta
Nazorat shakli	Yozma*	Yozma*	Yozma, og'zaki

Oraliq baholash: fanning ma'ruza qismiga tegishli teng yarmi o'tib bo'lingandan so'ng so'ng OB olinadi. Bunda o'tilgan mavzularga doir 3 ta nazariy yozma savollari varianti tarqatiladi. Oldindan tuzilgan 3 ta yozma variantlarini to'la echgan talabaga har bir to'g'ri javob uchun maksimal 5 baho beriladi.

Yakuniy baholash o'tilgan barcha mavzular bo'yicha tuzilgan variantlar asosida o'tkaziladi. Bunda har bir talabaga semestr davomida o'tilgan mavzular bo'yicha 3 ta nazariy yozma savol va 1 tadan amaliy mashg'ulot bo'yicha og'zaki savol variantlari tarqatiladi. Talaba yozma va og'zaki javobning har biridan maksimal 5 bahodan to'plash imkoniyatiga ega. Umumiy baxo o'rtacha arifmetika asosida chiqariladi.

***Izoh. Nazoratlardagi har bir savol va topshiriqlar quyidagi baholash mezonlari bo'yicha baholanadi.**

a) **“5” (a'lo)** baho uchun talabaniy bilim darajasi quyidagilarga javob berishi lozim:

- Hulosa va qaror qabul qilish;
- Ijodiy fikrlay olish;
- Mustaqil mushohada yurita olish;

- Olgan bilimlarini amalda qo'llay olish;
- Mohiyatini tushunish;
- Bilish, aytib berish;
- Tasavvurga ega bo'lish;
- b) **"4" (yaxshi)** baho uchun talabaniing bilim darajasi quyidagilarga javob berishi lozim:
- Mustaqil mushohada yurita olish;
- Olgan bilimlarini amalda qo'llay olish;
- Mohiyatini tushunish;
- Bilish, aytib berish;
- Tasavvurga ega bo'lish;
- v) **"3" (qoniqarli)** baho uchun talabaniing bilim darajasi quyidagilarga javob berishi lozim:
- Mohiyatini tushunish;
- Bilish, aytib berish;
- Tasavvurga ega bo'lish;
- g) talabaniing bilim darajasi **"2" (qoniqarsiz)** deb quyidagi hollarda baholanadi:
- Aniq tasavvurga ega bo'lmaslik;
- Javoblarda xatoliklarga yo'l qo'yilganlik;
- Bilmaslik.

IX. Asosiy va qo'shimcha axborot manbalari:

Asosiy adabiyotlar:	<ol style="list-style-type: none"> 1. Рупперт Э.Э., Фокс Р.С., Бернс Р.Д. Зоология беспозвоночных. В 4-х томах, перевод с англ., «Академия», Москва-2008 г. 2. C.P.Hickman, L.S.Roberts, S.L.Keen, A.Larson, H.Ianson, D.J. Eisen-hour Zoology, 14 edition, 2008, McGraw-Hill, USA, p 922. 3. Мавлянов О.М., Хуррамов Ш.Х., Эшова Х.С. Умуртқасизлар зоологияси. Тошкент, OFSET PRINT, 2006. 550 б. 4. Наумов С.П. Умуртқали хайвонлар зоологияси (А.Абдуллаев таржимаси), Тошкент. 1995 йил. «Ўқитувчи» нашриёти. 260 б. 5. Дадаев С., Сапаров Қ. Умуртқалилар зоологияси. Тошкент. Турон-Иқбол нашриёти, 2019 йил. 717 б.
Qo'shimcha adabiyotlar:	<ol style="list-style-type: none"> 1. Догель В.А. Зоология беспозвоночных. Изд. 7. Москва. Высшая школа. 1981. 606 с. 2. Вестхайде В., Ригер Р. Зоология беспозвоночных. В 2-х томах, перевод с немец., КМК, Москва – 2008 г. 3. Мўминов Б.А., Эшова Х.С., Рахимов М.Ш. Умуртқасиз хайвонлар зоологиясидан амалий машғулотлар. Тошкент, PATENT PRESS, 2005.190 б 4. Мўминов Б.А., Эшова Х.С., Рахимов М.Ш. Зоология (1-қисм умуртқасизлар зоологиясидан амалий машғулотлар). Тошкент, Сано-стандарт, 2018.174 б. 5. Мўминов Б.А., Эшова Х.С., Рахимов М.Ш. Зоология (1-қисм умуртқасизлар зоологиясидан амалий машғулотлар). Тошкент, Фан ва технологиялар, 2019.176 б. 6. Дадаев С., Сапаров Қ. Зоология (хордалилар) ОЎЮ талабалари учун дарслик."Иқтисод-Молия", Т. 2010.

	<p>7. Дадаев С.Д., Мавлонов О.М. Зоология. Тошкент, 2010</p> <p>8. Константинов В.М. Зоология позвоночных. М., «Академия», 2007г.</p> <p>9. Константинов В.М. и др. Лабораторный практикум по зоологии позвоночных. М., «Академия», 2001.</p> <p>10. Лаханов Ж.А. Умурткалилар зоологияси. ОЎЮ талабалари учун дарслик. Т. 2005.</p> <p>11. Шарова И.Х. Зоология беспозвоночных. Москва, Владос, 2002.</p>
Axborot manbaalari	<p>1. http: www.ziyounet.uz.</p> <p>2. www. pedagog.uz</p> <p>3. www. maik.ru</p> <p>4. www.edu.ru</p>

ТЕСТЫ

1. У всех хордовых животных в качестве осевого скелета служит:

Хорда или задняя струна;
Соединительная ткань;
Хрящевая ткань
Костная ткань;

2. Личиночнохордовые или оболочники это:

Личиночнохордовые;
Бесчерепные;
Черепные;
Хордовые;

3. Стигмы асцидии это:

Жаберные отверстия;
Жаберные дуги;
Жаберные мешки;
Жаберные лепестки;

4. У каких хордовых животных кровеносная система открытая:

Асцидии;
Ланцетника;
Круглоротых;
Хрящевых рыб;

5. У каких хордовых животных жабры развиваются из энтодермы:

У миног.
У акул;
У скатов;
У сомов;

6. Спиральный клапан имеется:

У круглоротых и хрящевых рыб;
У круглоротых и лучеперых;
У хрящевых рыб и кистеперых;
У хрящевых и костных рыб.

7. Грудной скелет свободной конечности акул образован:

Из базалий, радиалий и эластичных нитей;
Из базалий;
Из радиалий;

Из Радиалий и эластиновых нитей.

8. Какого типа хвостовой плавник миноги:

Протоцеркальный;
Гомоцеркальный;
Гетероцеркальный;
Дифицеркальный.

9. У каких позвоночных животных кожные железы одноклеточные?

У круглоротых и рыб
У круглоротых и птиц;
У рыб и амфибий;
У хрящевых рыб и пресмыкающихся;

10. К круглоротым относятся:

Миноги и миксины;
Асцидии и миксины;
Аппендикулярии и миксины;
Акулы и миноги;

11. Какие позвоночные ведут паразитический и полупаразитический образ жизни?

Круглоротые;
Хрящевые рыбы;
Костные рыбы;
Хищные;

12. Какие рыбы на нерест идут из рек в море?

Угри;
Лососевые;
Сомовые;
Сельдевые;

13. Какие рыбы на нерест идут из морей в реки?

Лососевые;
Угри;
Сомовые;
Карповые.

14. На какие классы подразделяются личиночдохордовые?

Сальпы, аппендикулярии, асцидии;
Асцидии, головохордовые;
Головохордовые, круглоротые, сальпы;
Аппендикулярии, асцидии, круглоротые;

15. У каких хордовых животных нет сердца?

У ланцетника;
У асцидий;
У сальп;
У миноги;

16. У каких позвоночных животных имеется плавательный пузырь?

У костных рыб;
У круглоротых;
У пластинчатожаберных;
У голохордовых;

17. У каких позвоночных животных не бывает парных плавников?

У миног.
У акул;
У скатов;
У карповых;

18. Позвоночные животные по строению ротового аппарата делятся:

На бесчелюстные и челюстные;
На сосущие и грызущие;
На челюстноротые;
На бесчелюстные;

19. На какие классы делятся рыбы?

Хрящевые и костные рыбы;
Хрящевые и кистеперые рыбы;
Пластинчатожаберные и двоякодышащие;
Цельноголовые и лучеперые;

20. Органы пищеварения рыб состоят из:

Ротового отверстия, ротовой полости, глотка, пищевод, желудок и кишечник;
Переднего отдела;
Среднего отдела;
Заднего отдела;

21. Какого типа хвостовой плавник хрящевых рыб?

Гетероцеркальный;
Протоцеркальный;
Гомоцеркальный;
Дифицеркальный;

22. Какие кости образуют дно мозговой коробки костистых рыб?

Парасфеноид и сошник;
Парасфеноид;
Сошник;
Хрящ;

23. Сердце хрящевых рыб состоит из следующих отделов:

Венозный синус, предсердие, желудочек и артериальный конус;
Венозный синус, предсердие и желудочек;
Венозный синус, предсердие, желудочек и луковица аорты;
Левое и правое предсердие, желудочек и брюшная аорта;

24. При помощи чего висцеральный скелет позвоночных присоединяется к мозговому черепу?

Подъязычная дуга;
Челюстные дуги;
Верхними элементами челюстной дуги;
Челюстной и подъязычной дугами.

25. Из какого зародышевого листка, развивается нервная система хордовых?

Из эктодерма;
Из энтодермы;
Из мезодермы;
Из энтомезодермы;

26. Основные органы выделения рыб:

Мезонефрос;
Пронефрос;
Метанефрос;
Нефридиальные каналы;

27. В венозной системе млекопитающих не бывает:

Воротной системы почек;
Передней поллой вены;
Легочной вены;
Воротной вены печени.

28. Какие стадии эмбрионального развития проходят хордовые?

Деление, бластула, гастрюла, органогенез;
Деления, бластулы, гастрюлы, органогенез, геммула;
Инвагинация, эпиболия, деляминация, иммиграция;

Целобластула, амфибластула, стерробластула, дискобластула;

29. Висцеральные дуги состоят из следующих элементов:

Челюстная и жаберные дуги из трех парных элементов;

Подъязычная и жаберная дуги из двух парных элементов;

Челюстная, подъязычная и жаберные дуги – из четырех непарных элементов;

30. Распространение осетровых рыб:

В Северном полушарии;

В Южном полушарии;

В Северной Америке;

В Южной Америке;

31. Затылочная область костных рыб образована:

Основной, боковыми и верхнезатылочными костями.

Основной и верхнезатылочными костями;

Боковыми и верхнезатылочными костями;

Боковыми и основной затылочной костями;

32. В основном какого типа позвонки у рыб:

Амфицельные;

Процельные;

Гетероцельные;

Опистоцельные;

33. Чешуей какого типа покрыта кожа хрящевых рыб?

Плакоидной;

Костной;

Ганоидной;

Циклоидной;

34. Сколько полукружных каналов во внутреннем ухе рыб?

Три полукружных канала;

Перепончатый лабиринт;

Передверии, овальный мешочек;

Круглый мешочек;

35. Хорда хордовых животных развивается из:

Энтодермы;

Эктодермы;

Мезодермы;

Миотомов;

36. Как называются миграции рыб связанные с размножением:

Нерестовые;

Зимовальные;

Связанные с отдыхом;

Нерестовые, связанные с отдыхом, зимовальные;

37. В какой эре и в каком периоде жили предки нынешних круглоротых – Щитковые?

Палеозойская эра, селурский и девонский периоды;

Мезозойская эра, триасовый период;

Кайнозойская эра, третичный период;

Мезозойская эра, меловый период.

38. Какое количество позвонков содержит позвоночный столб лягушки?

10;

2-5;

6-7;

15-20;

21-30.

39. Сколько затылочных костей у лягушки?

2;

1;

3;

4;

40. За счет изменения какой кости, образовалось, расположенное в полости среднего уха лягушки, стремечко?

Гиомандибулярия;

Квадратной;

Сочленованой;

Угловой.

41. К хвостатым амфибиям относятся:

Саламандры, тритоны;

Червяги, рыбозмеи;

Жабы, чесночницы;

Цейлонские рыбозмеи, лягушки;

42. У каких позвоночных животных появляется грудная клетка?

У рептилий;

У амфибий;

У птиц;

У млекопитающих

43. У каких позвоночных животных возникает атлант и эпистрофей?

У рептилий;

У амфибий;

У птиц;

У млекопитающих.

44. В сердце ящерицы вливаются:

Парные передние и непарная задняя полая вена, легочная вена;

Передние и задние кардинальные вены;

Яремные и кардинальные вены;

Печеночная вена и кардинальные вены;

45. У каких амфибий локтевая и лучевая кости, а также большая и малая берцовые кости между собой сращены?

У бесхвостых;

У хвостатых;

У безногих;

У хвостатых и бесхвостых;

46. Сколько камерной сердце лягушки?

Трехкамерное;

Двухкамерное;

Незавершенное четырехкамерное;

Четырехкамерное;

47. Тазовый пояс бесхвостых амфибий состоит из следующих элементов:

Подвздошной, седалищной и лобковой;

Хвостовой, подвздошной и седалищной;

Бедренной, седалищной и лобковой;

Подвздошной, хвостовой и лобковой.

48. Характерные позвонки для амфибий:

Амфицельные, про цельные, опистоцельные;

Амфицельные, про цельные, гетероцельные;

Про цельные, опистоцельные, гетероцельные;

Опистоцельные, про цельные, платицельные;

49. Позвоночный столб амфибий делится на следующие отделы:

Шейный, туловищный, крестцовый и хвостовой;

Туловищный, грудной, поясничный и хвостовой;

Шейный, грудной, поясничный и хвостовой;

Шейный, туловищный и хвостовой;

50. Назовите виды безногих амфибий:

Кольчатая червяка, цейлонская рыбозмея, водная червяка;

Цейлонский рыбозмей, кольчатая червяка, жаба;

Лягушка, тритон, кольчатая червяка;

Жаба, саламандра, цейлонский рыбозмей;

51. В настоящее время среди современных пресмыкающихся наиболее древней является гаттерия, где она обитает?

В Новой Зеландии;

В Южной Америке;

В Австралии;

В Африке.

52. Назовите древних гигантских пресмыкающихся.

Динозавры;

Ихтиозавры;

Плезиозавры;

Птерозавры;

53. Какие артерии выходят из сердца ящерицы?

Левая и правая дуги аорты, легочная артерия;

Левая дуга аорты и артериальный конус;

Правая дуга аорты и легочная артерия;

Правая дуга аорты, легочная артерия и луковицы аорты;

54. Назовите самую крупную ящерицу в мире.

Варан с острова Камодо;

Серый варан;

Кавказская агама;

Туркестанская агама;

55. Воздушные мешки птиц в каких процессах принимает участие?

В дыхании;

В полете;

В питании;

В выделении.

56. Назовите настоящих древесных пресмыкающихся.

Хамелеоны;

Агамы;

Ящерицы;

Змеи;

57. Назовите органы дыхания пресмыкающихся.

Ноздри, хоаны, гортань, трахея, бронхи, легкие;

Трахея, бронхи, легкие;

Гортань, ханы и легкие;

Трахея, бронхи, воздушные мешки;

58. Современные амфибии состоят из следующих отрядов:

Безногие, хвостатые, бесхвостые;

Безногие, хвостатые, лабиринтодонты;

Хвостатые, безногие, ихтиостегиды;

Хвостатые, бесхвостые, рахитомы.

59. Как соотносятся передние и задние конечности у бесхвостых амфибий?

Задние конечности немного длиннее передних;

Передние конечности длиннее задних;

Передние и задние конечности одинаковой длины;

Задних конечностей нет;

60. Выделительная система взрослых амфибий:

Мезонефрос;

Пронефрос;

Метанефрос;

Почечный нефридий;

62. Сколько шейных позвонков у амфибий?

Один;

Два;

Три;

Четыре;

63. Современные рептилии состоят из следующих отрядов:

Клювоголовые, чешуйчатые, крокодилы, черепахи;

Чешуйчатые, черепахи, крокодилы, ихтиозавры;

Клювоголовые, чешуйчатые, черепахи, зверозубые;

Черепахи, крокодилы, чешуйчатые, псевдазухи.

64. Как называется панцирь черепахи?

Карапакс, пластрон;

Чешуя, панцирь;

Карапакс, панцирь;

Чешуя, карапакс.

65. Млекопитающие не имеющие зубов на челюстях?

Утконосы;

Кенгуру;

Насекомоядные;

Шерстокрылые;

66. К амниотам относятся:

Пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие;

Пресмыкающиеся, рыбы, млекопитающие;

Рыбы, птицы, млекопитающие;

Амфибии, рептилии, птицы;

67. Назовите семейства относящиеся к ящерицам:

Agamidae, Lacertidae, Scincidae, Varanidae;

Viperidae, Hydrophidae;

Boidae, Colubridae;

Viperidae, Crotalidae;

68. От каких позвоночных начинаются многоклеточные железы?

У амфибии;

Круглоротых;

Рыб;

Пресмыкающихся;

69. В таксономическом отношении современные амфибии подразделяются на следующие отряды:

Stereospondyli, Ichthyostegalia, Proanura;

Apsidospondyli, Rhachitomi, Antraosauria;

Caudata, Apoda, Ecaudata;

Lepospondyli, Microsauria, Nectridia;

70. Скелет свободных пятипалых конечностей амфибий состоит из следующих костей:

Плеча, предплечья, кисти, бедра, голени, стопы;

Коракоида, предплюсны, голени;

Лопатки, ключицы, плеча;

Предплюсны, подвздошной, предплечья.

71. Осевой скелет бесхвостых амфибий делится на следующие отделы:

Шейный, туловищный, крестцовый и хвостовой;

Грудной, туловищный и хвостовой;

Шейный, грудной и крестцовый;

Туловищный, хвостовой.

72. Какие современные пресмыкающиеся имеют диапсидный тип черепа?

Гаттерия и крокодил;

Ящерицы и змеи;

Гаттерии и змеи;

Змеи и крокодилы;

73. Пресмыкающиеся не имеющие зубов на челюстях?

Черепахи;

Ящерицы;

Змеи;

Гаттерия;

74. В семейство веретеницевые входят:

Веретеница, желтопузик;

Желтопузик, слепо змейка;

Веретеница, геккон;

Веретеница, стрелозмея;

77. Сложный крестец птиц образован за счет соединения следующих позвонков:

Поясничных, крестцовых, грудных и хвостовых;

Поясничных, крестцовых и части хвостовых;

Поясничных и крестцовых;

Поясничных, крестцовых и грудных.

78. Подкласс настоящие птицы делится на следующие надотряды:

Бес килевые, плавающие и килевые;
Бес килевые, плавающие и страусы;
Бес килевые, килевые и воробьиные;
Бес килевые, плавающие и воробьиные;

79. В настоящее время в отряд воробьиные входит следующее количество птиц:

Около 5300;
7500;
Около 8000;
Около 7000.э

80. В настоящее время существующий отряд голубеобразных подразделяется на следующие надотряды:

На голубей и рябков.
Голуби и горлицы;
Голуби и фронтов;
На рябков, голубей и попугаев;

81. Органами дыхания позвоночных животных являются:

Жабры, легкие и кожа;
Жабры;
Легкие;
Кожа;

82. Коракоидная кость у млекопитающих сохраняется только:

У однопроходных;
У сумчатых;
У плацентарных;
У сумчатых и у копытных;

83. Молоточек образуется за счет изменения:

Гиоида;
Сочленованной кости;
Гиомандибулярия;
Квадратной;

84. Сколько позвонков в шейном отделе позвоночника у млекопитающих?

7;
2;
8;
9.

85. У каких нижеследующих млекопитающих зубы растут пожизненно?

Грызуны;
Насекомоядные;
Хищные;
Парнокопытные;

86. К древесным млекопитающим относятся:

Ленивцы, белки, шерстокрыл;

Выдры, сурок, белка;
Белка, выхухоль, опоссум;
Ленивцы, обезьяны, ондатра;

87. К отряду непарнокопытных относятся:

Лошади, ослы, зебры;
Лошади, ослы, олени;
Лошади, олени, тюлени;
Ослы, тюлени, тапиры;

88. Птицы произошли от:

Архозавров;
Звероподобных рептилий;
Котилозавров;
Сеймурияобразных.

89. Размножение плацентарных млекопитающих и их прогрессивное развитие:

Живорождение, питание детенышей молоком;
Размножение половым путем;
Откладывание яиц;
Яйцеживорождение.

90. Большой круг кровообращения млекопитающих включает следующие сосуды:

Левая дуга аорты и спинная аорта, задние и передние полевые вены;
Легочная артерия и подключичная вена;
Правая дуга аорты, подкишечная вена;
Дуги аорты, кардинальные вены.

91. В подкласс плацентарные млекопитающие входят следующие отряды:

Насекомоядные, неполнозубые, китообразные, обезьяны;
Однопроходные, сумчатые, приматы, хищные;
Сумчатые, даманы, трубкозубые, хоботные;
Сумчатые, неполнозубые, приматы.

92. Млекопитающие размножающиеся при помощи откладки яиц:

Утконос, ехидна, проехидна;
Кенгуру, ехидна, проехидна;
Утконос, опоссум, ехидна;
Сумчатый волк, утконос, ехидна.

93. Какие кости расположены в полости среднего уха у млекопитающих?

Молоточек, наковальня и стремечко;
Квадратная, угловая и молоточек;
Нёбная, наковальня и стремечко;
Чешуйчатая, стремечко и наковальня.

94. Предком домашней курицы, считается:

Банкивская курица;
Дикая курица;
Фазан;
Кеклик.

95. У каких млекопитающих на челюстях нет зубов?

У утконоса;
У кенгуру;
У насекомоядных;
У шерстотрысов.

96. Какого типа тела позвонков млекопитающих?

Платицельные.
Амфицельные;
Процельные;
Опистоцельные.

97. Какого типа тела позвонков птиц?

Гетероцельные;

Процельные;
Амфицельные;
Платицельные.

98. Каким позвоночным свойственно наружное ухо?

Млекопитающим;
Рыбам;
Пресмыкающимся;
Птицам.

99. В коже птиц сильно развита:

Копчиковая железа;
Слизистая железа;
Сальные железы;
Кожные железы.

100. Птицы, у которых в коже нет аптерии:

Бескилевые, пингвины;
Страусы, куриные;
Киви, хищные птицы;
Африканские страусы, голубеобразные.

ВОПРОСЫ ПРОМЕЖУТОЧНОГО И ИТОГОВОГО КОНТРОЛЯ

Вопросы промежуточного контроля

1-ПК

1. Общая характеристика подтипа бесчерепных. Основные черты организации подтипа.
2. Происхождение и эволюция круглоротых.
3. Органы дыхания и кровеносная система хрящевых рыб.
4. Скелет конечностей земноводных.
5. Общая характеристика и черты организации круглоротых. Систематика, географическое распространение и промысловое значение круглоротых.
6. Систематика костных рыб.
7. Скелет черепа костных рыб.
8. Нервная система и органы чувств земноводных.
9. Общая характеристика класса хрящевых рыб и их систематика.
10. Кровеносная система миноги.
11. Характеристика и особенности организации кистеперых рыб.
12. Скелет черепа земноводных.
13. Предмет и задачи зоологии позвоночных. Значение зоологии позвоночных в народном хозяйстве.
14. Систематика и географическое распространение подкласса двоякодышащих рыб.
15. Эмбриональное развитие ланцетника.
16. Скелет позвоночного столба земноводных.
17. Систематика и общая характеристика типа хордовых.
18. Строение асцидии и их размножение.
19. Скелет хрящевых рыб.
20. Органы дыхания и кровеносная система земноводных.
21. Общая характеристика подтипа личиночно-хордовых. Основные черты организации подтипа и их систематика и происхождение.
22. Кровеносная система ланцетника.
23. Нервная система и органы чувств костных рыб.
24. Органы пищеварения и выделения земноводных.

25. Общая характеристика класса костных рыб.
26. Органы пищеварения, выделения и размножения хрящевых рыб.
27. Внутреннее строение ланцетника.
28. Происхождение и эволюция земноводных.
29. Общая характеристика подтипа позвоночных и их систематика.
30. Органы дыхания и пищеварение круглоротых.
31. Органы дыхания и кровеносная система костистых рыб.
32. Скелет черепа земноводных.

2-ПК.

1. Общая характеристика класса птиц и их приспособление к полету.
2. Особенности строения, систематика и географическое распространение отряда бескилевых птиц.
3. Органы дыхания и кровеносная система млекопитающих.
4. Скелет позвоночных столба пресмыкающихся.
5. Общая характеристика класса млекопитающих и их систематика.
6. Особенности строения и географическое распространение пингвинов.
7. Скелет черепа млекопитающих.
8. Органы дыхания и кровеносная система пресмыкающихся.
9. Систематика класса птиц.
10. Органы пищеварения млекопитающих.
11. Органы выделения и размножения птиц.
12. Скелет черепа пресмыкающихся.
13. Систематика класса млекопитающих.
14. Органы дыхания и кровеносная система птиц.
15. Кожные покровы млекопитающих.
16. Нервная система и органы чувств пресмыкающихся.
17. Органы пищеварения и выделения птиц.
18. Примитивные черты организации и распространение однопроходных.
19. Скелет конечностей птиц.
20. Особенности строения и географическое распространение отряда крокодилов.
21. Экология птиц и их практическое значение.
22. Скелет черепа млекопитающих.
23. Происхождения и эволюция птиц.
24. Особенности строения, биология и распространение клювоголовых.
25. Экология млекопитающих и их практическое значение.
26. Кожные покровы птиц
27. Происхождения и эволюция млекопитающих.
28. Особенности строения, и систематика отряда черепах.
29. Высшие звери, систематика, черты высокой организации
30. Систематика и обзор отрядов надотряда килевых птиц.
31. Кровеносная система пресмыкающихся.
32. Редукция черепа пресмыкающихся.

Вопросы итогового контроля

1. Характеристика и особенности организации кистеперых рыб.
2. Осевой скелет (скелет черепаха и позвоночника) млекопитающих.
3. Прогрессивные черты строения нервной системы и органов чувств млекопитающих.
4. Органы дыхания и кровеносная системы млекопитающих.
5. История исследования позвоночных животных Средней Азии (Э.А.Эверсман, Н.А.Северцов, Н.А.Зарудный, Т.З.Захидов и др.)
6. Органы пищеварения млекопитающих.

7. Экологические группы рыб.
8. Органы выделения и размножения млекопитающих.
9. Общая характеристика хордовых.
10. Кожные покровы рыб.
11. Задачи охраны животного мира. Значение Красной книги, виды, животных занесенные в Красную книгу.
12. Миграция рыб.
13. Систематика хордовых (подтипы, классы).
14. Особенности строения и систематика отряда черепах.
15. Общая характеристика подтипа личиночно-хордовые. Основные черты организации подтипа, систематика и происхождение.
16. Скелет черепа и позвоночного столба птиц.
17. Скелет черепа и позвоночного столба земноводных.
18. Кожные покровы млекопитающих.
19. Общая характеристика подтипа позвоночных. Основные черты организации подтипа.
20. Скелет конечностей земноводных.
21. Систематика и обзор отрядов плацентарных млекопитающих.
22. Органы дыхания и кровеносная система земноводных.
23. Экологические группы и охрана млекопитающих.
24. Система подтипа позвоночных. Таксономические и нетаксономические группы.
25. Значение млекопитающих в жизни человека.
26. Систематика земноводных.
27. Место человека в системе животных.
28. 28. Общая характеристика класса хрящевых рыб.
29. Нервная система и органы чувств земноводных.
30. Органы дыхания и кровеносная система хрящевых рыб.
31. Основные экологические группы земноводные.
32. Органы пищеварения, выделения и размножения хрящевых рыб.
33. Общая характеристика класса млекопитающих.
34. Осевой скелет, скелет черепа, парных и не парных плавников хрящевых рыб.
35. 35. Питание, размножение и развитие земноводных.
36. Нервная система и органы чувств хрящевых рыб.
37. Общая характеристика класса пресмыкающихся.
38. Систематика класса птиц.
39. Скелет черепа и позвоночного столба пресмыкающихся.
40. Экология птиц. Охрана птиц и краснокнижные виды
41. Значение птиц.
42. Скелет конечностей пресмыкающихся.
43. Общая характеристика класса костных рыб.
44. Редукция черепа пресмыкающихся.
45. Общая характеристика класса птиц. Приспособление птиц к полету.
46. Скелет черепа и осевой скелет костных рыб.
47. Органы дыхания и кровеносная система пресмыкающихся.
48. Органы дыхания и кровеносная система костистых рыб.
49. Систематика класса пресмыкающихся.
50. Кожные покровы птиц.
51. Особенности строения, биология и распространение клювоголовых.
52. Пищеварительная система птиц.
53. Органы выделения и размножения пресмыкающихся.
54. Органы дыхания и кровообращения птиц.
55. Экология пресмыкающихся. Охрана пресмыкающихся, виды занесенные в Красную книгу.

56. Органы выделения и размножения птиц.
57. Нервная система и органы чувств птиц.
58. Органы пищеварения, выделения и размножения костистых рыб.
59. Скелет конечностей птиц.
60. Нервная система и органы чувств пресмыкающихся.
61. Биология, систематика и географическое распространение чешуйчатых.
62. Общая характеристика класса земноводных.
63. Систематика и географическое распространение сумчатых млекопитающих.
64. Ядовитые животные суши
65. Редкие и исчезающие виды млекопитающих и их охрана
66. Происхождение и эволюция человека
67. Миграции позвоночных животных
68. Механизмы стадного поведения
69. Влияние человека на изменение животного мира пустынь
70. Систематика современных пресмыкающихся
71. Редкие и исчезающие виды птиц и их охрана.

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС ПО ЗООЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ

А.Т.Каримкулов

Гулистан – 2022

Рецензент: А.Пазилов – профессор кафедры Биологии ГулГУ, доктор биологических наук.

707000, г. Гулистан, 4-микрорайон,
Гулистанский государственный университет
Тел.: + 998672254042
Факс: +998672250275
www.guldu.uz