

Ніжинський державний університет
імені Миколи Гоголя

Л. П. КУЗЬМЕНКО, Р. П. ВЛАСЕНКО, І. В. МАРИСОВА

ЗООЛОГІЯ

*(анатомо-фізіологічні особливості
та еволюційна історія хордових)*

Навчально-методичний посібник

Ніжин
2019

УДК 596/599(075.8)
К89

Рекомендовано Вченою радою
Ніжинського державного університету імені Миколи Гоголя
(НДУ ім. М. Гоголя)
Протокол № 8 від 28.02.2019 р.

Рецензенти:

Лобань Л. О. – доцент кафедри біології Ніжинського державного університету імені Миколи Гоголя, кандидат біологічних наук;

Шовкун Т. М. – доцент кафедри географії Ніжинського державного університету імені Миколи Гоголя, кандидат географічних наук

Кузьменко Л. П., Власенко Р. П., Марисова І. В.

К89 Зоологія: анатомо-фізіологічні особливості та еволюційна історія хордових: навчально-методичний посібник. Ніжин: НДУ ім. М. Гоголя, 2019. 300 с.

Навчально-методичний посібник призначено для студентів, що вивчають зоологію хордових денної та заочної форм навчання природничо-географічних факультетів, а також може бути використаний магістрами, вчителями й учнями гімназій та ліцеїв із поглибленим вивченням біології.

УДК 596/599(075.8)

© Кузьменко Л. П., Власенко Р. П.,
Марисова І. В., 2019
© НДУ ім. М. Гоголя, 2019

ПЕРЕДМОВА

Зоологія – одна з найважливіших біологічних наук, що досліджує будову тварин та процеси, які відбуваються в їх організмах, історію походження і розвитку, закономірності поширення та індивідуальні особливості будови, життєдіяльність, поведінку, а також взаємодію тварин з навколишнім середовищем, роль і значення їх у біосфері та в житті людини.

Зоологія хордових є наукою комплексною. В ній виділяють окремі аспекти вивчення будови й життя тварин (систематика, екологія, морфологія, фізіологія, гістологія, порівняльна анатомія, ембріологія, зоогеографія, етологія, палеонтологія, біоніка, генетика тощо), а також відповідні розділи про певні найбільші та найважливіші групи тварин (іхтіологія, батрахологія, герпетологія, орнітологія, теріологія).

У навчально-методичному посібнику описані анатомо-фізіологічні особливості організації хордових, які необхідні для ґрунтовної підготовки студентів до лабораторних занять з зоології хордових, розглянуто еволюційну історію окремих класів, а також наведено приклади модульних контрольних робіт.

Пропонований посібник не виключає потреби користуватися відповідними підручниками, проте містить певний фактичний матеріал, який мало або й зовсім не висвітлений у вітчизняній літературі. Посібник має на меті суттєво доповнити теоретичний матеріал підручників. Окрім того, наявні ілюстрації мають полегшити студентам самостійне вивчення курсу зоології хордових.

Усі побажання та зауваження щодо посібника просимо надсилати на електронну адресу: kuzmenko.lp2017@gmail.com.

ВСТУП

Зоологія всебічно вивчає тваринний світ Землі, його походження, розвиток, сучасний стан, значення для людини. Вона природно поділяється на низку наук:

- **Анатомія тварин** – вивчає особливості зовнішньої та внутрішньої будови тварин.
- **Систематика** – описує види, з'ясовує їх родинні стосунки і на цій основі будує систему: вид → рід → родина → ряд → клас → тип.
- **Філогенетика** – вивчає шляхи еволюції тваринного світу та фактори, що її визначають.
- **Зоогеографія** – вивчає розподіл тварин на Земній кулі та з'ясовує історичні закономірності формування фауни у різних регіонах.
- **Палеонтологія** – вивчає фауну та флору, що зникли.
- **Екологія** – вивчає взаємозв'язки живих організмів між собою та з навколишнім середовищем.
- **Ембріологія** – вивчає ембріональний період онтогенезу різних тварин.
- **Етологія** – вивчає поведінку тварин.
- **Біоніка** – вивчає використання біологічних методів та структур для розробки інженерних рішень і технологічних методів.

Значний об'єм і велика різноманітність тваринного світу, специфічність методик, що застосовуються для вивчення різних груп тварин, визначили поділ зоології на два великі розділи (цей поділ вперше запропонував видатний французький вчений **Жан Батист Ламарк**):

- **Зоологія хребетних** – вивчає один тип тварин *Chordata*.
- **Зоологія безхребетних** – вивчає решту типів тварин.

У зоології хребетних виділяють такі основні розділи, що вивчають різні групи тварин:

- **Іхтіологія** – вивчає представників надкласу Риби та класу Круглороті.
- **Батрахологія** – вивчає клас Земноводні.
- **Герпетологія** – вивчає представників класу Плазуни.
- **Орнітологія** – вивчає клас Птахи.
- **Теріологія** – вивчає клас Ссавці.

Існування первісної людини цілком залежало від знань про навколишній світ. Тварини були людині їжею, давали одяг, а деякі були лютими ворогами. Первісні мисливці, риболови та збирачі, мабуть, непогано знали спосіб життя багатьох тварин, що давало їм можливість успішно полювати й уникати небезпечних зустрічей. Як свідчать археологічні дані, первісні мисливці полювали на мамонтів, шерстистих носорогів, оленів, ведмедів та багато інших сильних, досить рухливих і обережних тварин. Природно, що успіх полювання визначався не тільки спритністю і сміливістю мисливців, а й знаннями про особливості поведінки здобичі.

Перший науковий опис тварин був зроблений видатним філософом і природодослідником Давньої Греції – **Аристотелем** (384–332 рр. до н. е.) у творах "Історія тварин", "Виникнення тварин", "Про частини тварин". Це справжня енциклопедія зоологічних даних того часу, в якій перераховано багато видів тварин Середземномор'я, наводяться дані про їх поширення і звички. Аристотель створив першу систему (класифікацію) тварин, і його по праву називають "**батьком зоології**".

Інтерес до вивчення природи, в тому числі і тваринного світу, різко зріс в епоху Відродження у зв'язку з розвитком торгівлі і мореплавства. Починається інтенсивне вивчення фауни Європи; заморські експедиції привозять раніше нікому не відомих тварин з інших частин світу. Виникає потреба впорядкування інформації про різноманітність тваринного світу і його відмінності у різних районах Землі. Паралельно закладаються основи порівняльної анатомії, палеонтології, фізіології та інших наук.

Шведський вчений **Карл Лінней** (1707–1778) заклав основи сучасного уявлення про вид і створив єдину систему тваринного і рослинного світу.

Палеонтолог і порівняльний анатом французький вчений **Жорж Кюв'є** (1769–1832) розробив вчення про взаємозв'язки органів, що лягло в основу уявлення про функціональну єдність організму.

Французький учений **Жан Батист Ламарк** (1744–1829) є автором першої у світі, на жаль, свого часу не визнаної, концепції про еволюцію органічного світу.

Російські академіки **Каспар Вольф** (1734–1794), **Карл Бер** (1792–1876) і **Христиан Пандер** (1794–1865) заклали основи наукової ембріології.

Значним стимулом розвитку зоології стала теорія еволюції **Чарльза Дарвіна** (1809–1882). Його відома праця "Походження видів шляхом природного добору", опублікована у 1859 році, створила наукову основу для розробки філогенії органічного світу і побудови системи для вивчення закономірностей еволюції форм і функцій організмів.

Інтенсивно розвивалася зоологія в Росії та Україні. Професор Московського університету **Карл Францович Рульє** (1814–1858) у своїх працях і лекціях розвивав екологічний напрямок, вивчав еволюцію тваринного світу, довів, що живі істоти перебувають у тісному взаємозв'язку з навколишнім середовищем. К. Рульє досить докладно описав періодичні явища у житті тварин (сплячка, міграції, линька) та розкрив їх пристосувальне значення. Його по праву можна вважати засновником порівняльної екології.

Учні К. Ф. Рульє зробили значний внесок у подальший розвиток зоології, впроваджуючи кожен у своїй науковій галузі еволюційні погляди і принципи: **Олексій Миколайович Северцов** (1866–1936) і **Анатолій Петрович Богданов** (1834–1896) – в зоогеографії, фауністиці та екології, **Іван Михайлович Сеченов** (1829–1905) – у фізіології нервової діяльності тварин, **Ілля Ілліч Мечников** (1845–1916) та **Олександр Онуфрійович Ковалевський** (1840–1901) – в еволюційній ембріології. Зокрема, їх дослідження були важливі для сучасного розуміння типу хордових, оскільки

тривалий час представників підтипу Покривники не відносили до хребетних тварин, помилково вважаючи їх безхребетними.

Розвиток зоологічної науки кінця XIX ст. характеризується тим, що вчені від описових досліджень тварин перейшли до вивчення умов їх існування і розуміння тісного зв'язку з ними самої будови та життєдіяльності тварин. У цьому напрямку слід відмітити праці **Карла Федоровича Кесслера** (1815–1881). Працюючи в Київському університеті, він вивчав екологію хребетних тварин України. Його шеститомна класична монографія "Естественная история губерний Киевского учебного округа" була першим узагальненням щодо фауни України.

Серед вчених, які багато зробили для розвитку зоологічної науки в кінці XIX – на початку XX ст., слід назвати **Олександра Михайловича Нікольського** (1858–1942) та академіка **Петра Петровича Сушкіна** (1868–1928) – відомих фауністів та зоогеографів.

Значний внесок в організацію експериментальних досліджень з порівняльної анатомії, еволюційної морфології, експериментальної зоології зробив академік **Іван Іванович Шмальгаузен** (1884–1963).

Володимир Михайлович Артоблевський (1874–1952) – засновник київської школи орнітологів, організатор орнітологічного товариства імені К. Ф. Кесслера, професор зоології та зоогеографії Київського національного університету. Разом зі своїми учнями, а згодом і колегами він активізував еколого-фауністичні дослідження в Україні та прилеглих територіях.

XX ст. взагалі характеризується різким сплеском наукових досліджень у всіх напрямках зоологічної науки, розпочатих раніше. Зрослі масштаби і обсяг досліджень потребували об'єднання зусиль різних науковців і створення певних наукових колективів.

Істотну роль у розвитку зоологічної науки в Україні відіграв створений ще у 1919 р. науковий центр Академії наук. Спочатку співробітники-зоологи проводили в основному еколого-фауністичні та лабораторно-експериментальні дослідження. У цьому ж році при Академії наук був заснований Зоологічний музей, який згодом став одним з найкращих у Європі. У 1930 р. на базі Зоологічного музею було створено Інститут зоології НАН України, що очолює і координує всі зоологічні дослідження в Україні.

В різні часи інститут очолювали видатні зоологи: академіки Д. К. Третьяков, О. П. Маркевич, В. Г. Касьяненко, П. М. Мажуга, І. Г. Підоплічко, В. О. Топачевський. З 1987 р. і до теперішнього часу Інститут очолює заслужений діяч науки і техніки України, член-кореспондент НАН України, доктор біологічних наук, професор **Ігор Андрійович Акімов** (1937 р. н.).

Сьогодні Інститут зоології НАН України імені І. І. Шмальгаузена – всесвітньо відома зоологічна установа з потужним науковим потенціалом, із відповідною структурою, до складу якої входить 14 наукових відділів.

Перелічити всіх дослідників неможливо, можна назвати лише окремих науковців і створені ними колективи.

Іван Григорович Підолічко (1905–1975) – український зоолог, палеонтолог, теріолог, еволюціоніст. Засновник Українського теріологічного товариства, перший і впродовж довгих років був незмінним головним редактором журналу "Вісник зоології". Доктор біологічних наук, професор, академік АН УРСР.

Вадим Олександрович Топачевський (1930–2004) – український зоолог та палеонтолог, доктор біологічних наук, професор, академік, вивчав систематику та зоогеографію ссавців.

Микола Миколайович Щербак (1927–1998) – український зоолог, герпетолог, природоохоронець, доктор біологічних наук, професор.

Значним внеском у розвиток орнітологічних досліджень в Україні стали дослідження та праці **Миколи Васильовича Шарлеманя** (1887–1970).

На особливу увагу заслуговує **Михайло Анатолійович Воїнственський** (1916–1996) – доктор біологічних наук, професор, заслужений діяч науки України. Він багато років очолював Українське товариство охорони природи, Українське орнітологічне товариство, автор унікальних наукових праць у галузі орнітології, зокрема визначників, навчальних посібників. Впродовж кількох десятиліть він був визнаним головою орнітологічної науки в Україні. Серед учнів і колег М. А. Воїнственського слід назвати орнітологів: **Леоніда Олександровича Смогоржевського** (1921–1996), доктора біологічних наук, професора Київського університету; **Страутмана Федора Йогановича** (1912–1967), доктора біологічних наук, професора, чудового знавця птахів Західної України; кандидата біологічних наук **Ардамацьку Тетяну Борисівну** (1927–2011), чудового знавця птахів Причорномор'я та багато інших вчених.

Олексій Олексійович Мигулін (1893–1989), **Олександр Порфирівич Корнєєв** (1903–1987) – видатні українські теріологи. Вони є авторами унікальних наукових праць, підручників, навчальних посібників, визначників, які і сьогодні не втратили актуальності.

Зоологічні дослідження проводяться і на кафедрах університетів України, в тому числі й у Ніжинському державному університеті імені Миколи Гоголя. Засновником орнітологічної школи у м. Ніжині є **Інесса Віталіївна Марисова** (1929 р. н.) – професор кафедри біології, автор близько 300 наукових праць.

Модуль 1

Загальна характеристика і систематика типу *Chordata* Хордові

До типу *Chordata* Хордові відносяться різноманітні за будовою та екологією тварини, які поширені на всій земній кулі. Тип Хордові лише один з декількох типів багатоклітинних тварин, причому не найбільший за чисельністю. Він об'єднує близько 47000 сучасних видів, тоді як, наприклад, в типі Членистоногі видове різноманіття одного лише ряду Твердокрилі складає більше 30 тисяч представників. За сумарною біомасою хордові істотно програють хоча б круглим червам і павукоподібним. Проте наша підвищена увага до хордових легко пояснюється тим, що до цієї групи відносяться добре відомі нам мешканці різних біотопів – риби, земноводні, плазуни, птахи, ссавці. За різноманітністю розмірів і форм хордові не мають собі рівних, оскільки довжина їх тіла варіює від декількох міліметрів до декількох десятків метрів, а маса – від десятих грама до 150 тонн! Ще одне пояснення нашої цікавості до хордових – це те, що до цієї групи тварин належимо і ми з Вами – люди. Очевидно, вивчаючи еволюційну ретроспективу хордових, ми намагаємося з'ясувати причину еволюційного успіху вищих представників цієї групи, і це дає нам можливість визначити головні морфофізіологічні штрихи нашого власного біологічного портрету.

Хордових об'єднують у три підтипи.

1. Підтип **Acrania** Безчерепні
Клас *Cephalochordata* Головохордові
2. Підтип **Tunicata** Покривники

Це своєрідні морські тварини, які сильно відрізняються від решти підтипів хордових: дорослі схожі з безхребетними – молюсками, моховатками, але їх личинки схожі на усіх інших хордових – хорда, нервова трубка, органи руху тощо.

Покривники є бічною гілкою хордових, які відхилилися у зв'язку з переходом до сидячого способу життя. Класи: *Апендикулярії*, *Сальпи*, *Асцидії*.

3. Підтип **Vertebrata**, seu **Craniata** Хребетні, або Черепні
Розділ **Agnatha** Безщелепні
Клас *Cyclostomata* Круглороті
Розділ **Gnathostomata** Щелепороті
Надклас *Pisces* Риби
Клас *Chondrichthyes* Хрящові риби
Група *Osteichthyes* Кісткові риби
Клас *Sarcopterygii* Лопатенепері
Клас *Actinopterygii* Променепері
Надклас *Tetrapoda* Чотириногі
Клас *Amphibia* Земноводні
Клас *Reptilia* Плазуни

Клас *Aves* Птахи

Клас *Mammalia* Ссавці

Усі хордові (за винятком покривників) побудовані за одним загальним планом і мають такі ознаки, за якими вони відрізняються від решти типів:

1. Каркасом усього тіла служить осьовий скелет у вигляді хорди – пружного стрижня.

Впродовж усього життя хорда зберігається тільки у нижчих форм (та певною мірою редукується), а у вищих є лише в ембріогенезі, а потім замінюється хребетним стовпом.

2. Центральна нервова система (ЦНС) трубчастого типу з внутрішньою порожниною – невроцелем.

ЦНС розміщена над хордою (у безхребетних на черевному боці і без невроцелю). У ланцетника нервова трубка недиференційована. В інших хордових вона диференційована на головний та спинний мозок.

3. Тісний зв'язок передніх відділів дихальної та травної систем. Глотка у хордових пронизана або зябровими щілинами (ланцетник), або зябровими мішками (круглороті), або зябрами (риби). Крім того, глотка є органом травної системи. Цей зв'язок добре помітний і у всіх наземних тварин, включаючи ссавців. Це гарно видно тоді, коли ми їмо й одночасно говоримо: їжа може потрапити з рота не тільки до органів травного тракту, а й до дихальних шляхів. Відчуття не з приємних.

4. Черевне положення серця або пульсаторного органу та замкнена кровоносна система.

Крім цих головних ознак, властивих тільки типу *Chordata*, у них є ознаки, спільні з **безхребетними тваринами**:

- білатеральна (двобічна) симетрія тіла;
- метамерність (сегментація) органів – хребці, мускулатура, нерви, судини тощо;
- вторинна порожнина тіла (целом), яка сформована з мезодерми;
- вторинноротість, оскільки ротовий отвір формується самостійно в ході ембріогенезу, а на місці гастропору (первинного рота) формується анальний отвір.

Усі ці ознаки, схожі на ознаки, притаманні багатьом типам безхребетних, вказують на спорідненість цих груп між собою, що є свідченням спільності походження хордових і безхребетних тварин.

Підтип *Acrania* Безчерепні.

Загальна характеристика на прикладі ланцетника

У підтип входять дрібні, схожі на рибу, морські тварини дуже примітивної будови і поведінки. Характерною ознакою безчерепних є хорда, яка проходить далеко за передній кінець центральної нервової системи, тому клас має назву головохордових. Таке розміщення хорди забезпечує міцність переднього кінця тіла, що дуже важливо при риючому способі життя цих

тварин. Трубчаста нервова система не розділяється на головний і спинний мозок; органи чуття розвинені слабо, відсутнє серце, функцію якого виконує черевна аорта і розширені біля основи зяброві кровоносні судини.

Типовим представником безчерепних є **ланцетник** (*Branchiostoma lanceolatum*). Це дрібна (до 5–8 см) напівпрозора тварина, тіло якої стиснуте з боків, невідособлена голова, відсутні парні кінцівки (рис. 1).



Рис. 1. Зовнішній вигляд ланцетника

Ланцетник є хрестоматійним прикладом "живої викопної" тварини, його називають "живою спрощеною схемою хордових тварин".

У 2008 р. міжнародна група вчених повідомила про прочитання геному ланцетника. ДНК для аналізу взяли в одного ланцетника чоловічої статі, виловленого у 2003 р. у затоці Тампа (Флорида). Розмір геному – 520 млн пар нуклеотидів (приблизно втричі менше, ніж у людини). Як з'ясувалося, ланцетники мають рекордно високий рівень поліморфізму. Гомологічні хромосоми, які досліджувався ланцетник отримав від батька і матері, розрізняються за своїми нуклеотидними послідовностями в середньому на 3,7 %. Виходить, що батьки цього ланцетника відрізняються між собою у 3 рази більше, ніж людина від шимпанзе, і у десятки разів більше, ніж представники різних людських рас і народів. Високий поліморфізм пояснюється тим, що чисельність популяції, до якої належав ланцетник, залишалася досить високою (мільйони особин) впродовж тривалого часу. Ланцетники, дійсно, є масовими тваринами – у Китаї, наприклад, їх гребуть лопатами (у прямому розумінні), промивають від піску і варять суп; в Японії з них виготовляють консерви.

Зовнішній вигляд. Наявний спинний плавець, який, згинаючись, утворює хвостовий і переходить у черевний (підхвостовий). Така будова тіла нагадує ланцет – ріжучий хірургічний інструмент, від чого і походить назва тварини.

Спереду і знизу ротовий отвір оточений щупальцями, які і створюють потік води до рота. З боків нижньої частини тіла розміщені **метаплевральні складки**, які зростаються, формуючи **атріальну порожнину**, яка відкривається назовні **атріопором** (рис. 2).

Покриви утворені шкірою, зовнішній шар – одношаровий епідерміс, вкритий кутикулою, внутрішній – кутис або коріум. В епідермісі багато слизових залоз, які виділяють слиз, і на поверхні утвориться тонка плівка – кутикула з мукополісахаридів, що захищає ніжну шкіру від пошкоджень частинками ґрунту.

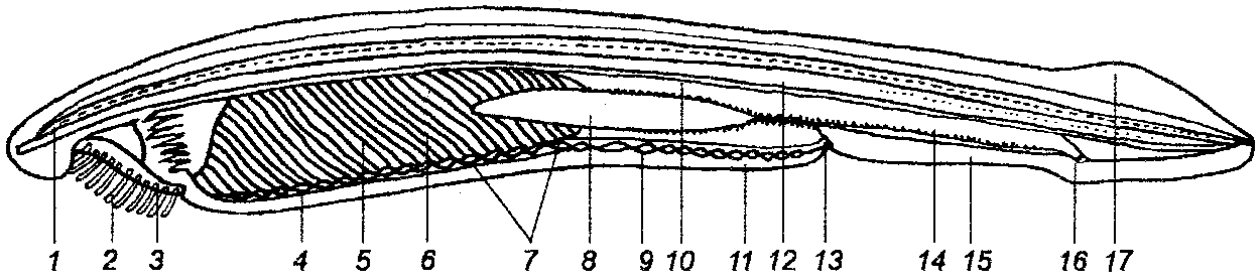


Рис. 2. Зовнішня та внутрішня будова ланцетника:

- 1 – розширення нервової трубки, 2 – навколоротові щупальці, 3 – парус,
 4 – ендостиль, 5 – зяброва щілина, 6 – глотка, 7 – атріальна порожнина,
 8 – печінковий виріст, 9 – статеві гонади, 10 – хорда, 11 – метаплевральні складки,
 12 – нервова трубка, 13 – атріопор, 14 – кишка, 15 – черевний плавець,
 16 – анальний отвір, 17 – хвостовий плавець

М'язова система зосереджена на спинному боці тіла і має вигляд двох стрічок, розділених на сегменти – міомери, що розділені між собою міосептами (рис. 3). По відношенню до хорди міомери обох боків розташовані асиметрично, що дозволяє економно витратити енергію під час руху. Мускулатура утворена поперечно-смугастою м'язовою тканиною, іннервується периферичними нервами, які відходять від нервової трубки. Відносно проста організація м'язової системи дозволяє ланцетнику здійснювати нескладні рухи, плаваючи та зариваючись у ґрунт.

Травна і дихальна системи у ланцетника зв'язані між собою анатомічно. Ротовий отвір зі щупальцями веде в глотку, яка закривається кільцевою перетинкою – *парусом*. М'язові елементи стінки паруса регулюють ширину ротового отвору, діючи як сфінктер. Попереду паруса знаходяться короткі щупальці, вкриті миготливим епітелієм, що забезпечує надходження води до глотки. Позаду паруса також є короткі щупальці, які не пропускають до травного тракту велику за розмірами їжу, тобто виконують функцію цідильного апарату.

Травний тракт починається ротовим отвором, далі йде глотка, пронизана 100–140 парами зябрових щілин, що відкриваються в атріальну порожнину, яка через атріопор сполучається з зовнішнім середовищем. Коли вода омиває зяброві щілини, відбувається газообмін між водою і кров'ю. Метаплевральні складки захищають зяброві щілини від засмічення піском. Оскільки будова зябрових перетинок досить примітивна, особливо порівняно

з зябрами, це компенсується величезною сумарною поверхнею зябрових перетинок, що й обумовлює ефективність газообміну. Більшість фахівців вважають глотку найважливішим органом дихання, це підтверджується характером кровопостачання зябрових щілин, а також постійною циркуляцією води крізь зяброві щілини. До речі, з'ясовано, що при зниженні у воді вмісту розчинного кисню інтенсифікується рух війок миготливого епітелію глотки та збільшується об'єм води, що надходить за одиницю часу.

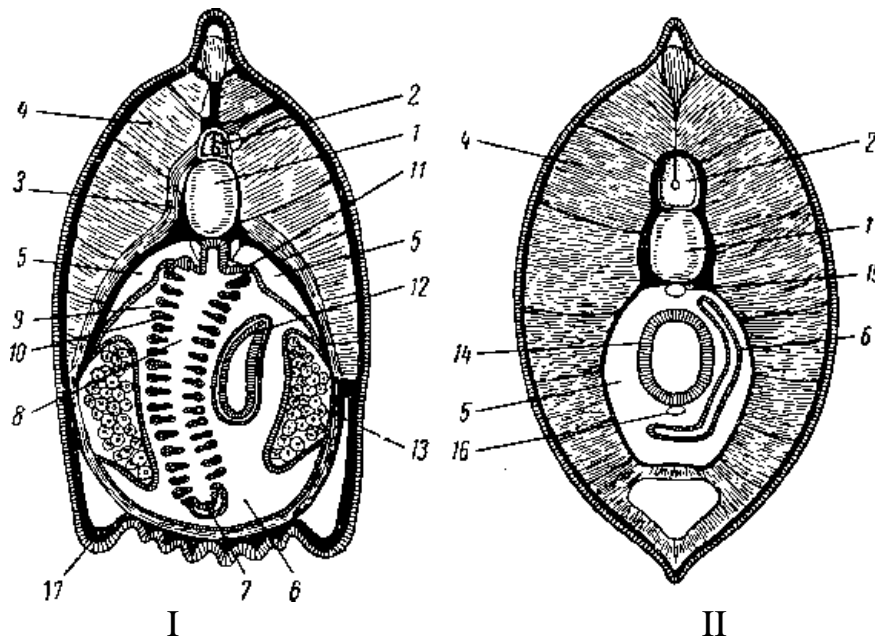


Рис. 3. Поперечний розріз ланцетника:

I – в ділянці глотки, II – в ділянці кишки

1 – хорда, 2 – нервова трубка з неврочедем, 3 – спинномозковий нерв, 4 – міомер, 5 – целом, 6 – навколозяброва порожнина, 7 – ендостиль, 8 – глотка, 9 – зяброві отвори, 10 – міжзяброва перетинка, 11 – нефридій, 12 – печінковий виріст, 13 – статева гонада, 14 – кишка, 15 – спинна аорта, 16 – підкишкова вена, 17 – епідерміс

На дні глотки розташований **ендостиль**, або підзяброва борозна, – жолобок, вистелений залозистим та війчастим (миготливим) епітелієм (рис. 4). Залозисті клітини ендостіля виділяють слиз, який ослизнює їжу. Далі за допомогою миготливого епітелію їжа спрямовується знову до рота. Біля рота по двом бічним слизовим тяжам ослизнена їжа потрапляє до надзябрової борозни, по якій рухається в напрямку до кишки. Такий тривалий рух їжі у ланцетника у глотці (рух до кишки → до рота → до кишки) забезпечує збільшення часу перебування їжі у травному тракті, збільшення площі травлення та відповідно більш повне розщеплення та згодом засвоєння поживних речовин, оскільки розміри травного тракту у ланцетника значно менші за площу тіла.

Як свідчать ембріологічні дослідження, у хордових щитовидна залоза закладається на поверхні дна глотки, згодом занурюється углиб м'яких тканин. Отже, ендостиль можна розглядати як ембріональний та еволюційний попередник щитовидної залози. Не випадково її гормони легко проникають в організм через кишечник, люди при дефіциті гормонів щитовидної залози поповнюють його, приймаючи пігулки.

Різко звужуючись у задній частині, глотка переходить у відносно коротку кишку, яка закінчується анальним отвором.

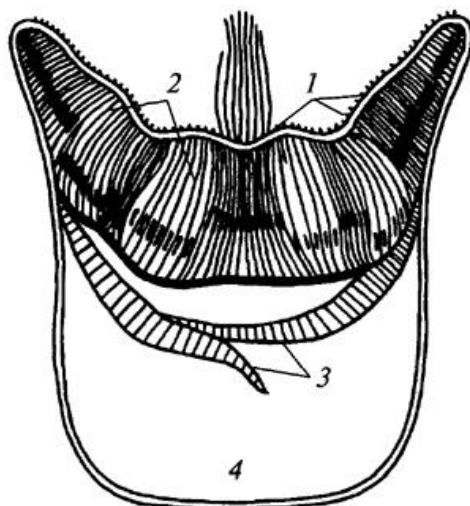


Рис. 4. Ендостиль (поперечний розріз):

*1 – миготливі клітини, 2 – залозисті клітини,
3 – скелет зябрового апарату, 4 – целом*

Живлення і дихання ланцетника пасивне. Кишка не диференційована на відділи. Наявний гомолог печінки – печінковий виріст, його стінки виділяють травні ферменти. Розщеплення їжі відбувається як у порожнині печінкового виросту, так і по всій довжині кишки.

Кровоносна система примітивна, замкнена, одне коло кровообігу, серце відсутнє (рис. 5). Кров у ланцетника безбарвна, тобто без дихальних пігментів, кисень транспортується за рахунок розчинності його у воді.

Головною судиною є черевна аорта, по якій кров рухається до переднього кінця тіла. Від черевної аорти відходять приносні зяброві артерії (100–140 пар), які несуть кров до міжзябрових перетинок. Тік крові створюється пульсацією черевної аорти та основ зябрових артерій з частотою один раз на 2 хв, і, швидше за все, не координується нервовою системою. Проходячи поблизу зябрових щілин, відбувається процес газообміну (вода, омиваючи міжзяброві перетинки, збагачує кров киснем), і вже артеріальна кров по виносних зябрових судинах вливається у парні корені аорти, які проходять над глоткою. Вперед від коренів аорти відходять сонні артерії, що кровопостачають головний відділ тіла ланцетника, а позаду корені аорти зливаються, формуючи спинну аорту. Від спинної аорти йдуть судини до всіх ділянок тіла, де й відбувається тканинний газообмін.

Венозна кров від передньої частини тіла збирається передніми кардинальними венами (права і ліва), а від задньої частини тіла – задніми кардинальними венами. Права передня зливається з правою задньою, а ліва передня – з лівою задньою, при цьому формуються відповідно права і ліва кюв'єрові протоки, які впадають у венозний синус.

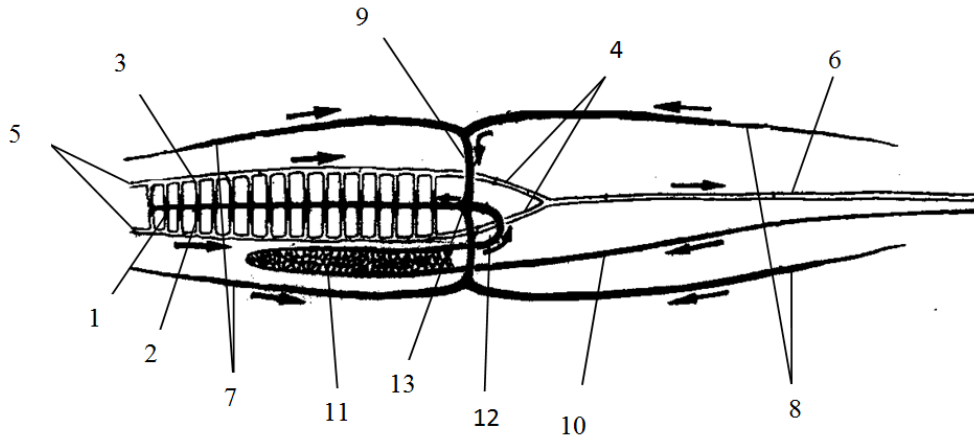


Рис. 5. Схема кровеносної системи ланцетника:

1 – червона аорта, 2 – приносні зяброві судини, 3 – виносні зяброві судини,
 4 – корені аорти, 5 – сонні артерії, 6 – спинна аорта, 7 – передні кардинальні вени,
 8 – задні кардинальні вени, 9 – протоки Кюв'є, 10 – підкишкова вена,
 11 – капілярна система печінкового виросту, 12 – печінкова вена,
 13 – венозний синус

Хвостова вена в районі кишки переходить у підкишкову вену, яка далі йде до печінкового виросту. У печінковому вирості вона галузиться, фактично формуючи ворітну систему печінкового виросту. Ворітна система печінки є у всіх хребетних, вона забезпечує знешкодження токсичних речовин, які утворюються в процесі розщеплення їжі, а також там синтезується і накопичується глікоген. Очищена кров по печінковій вені надходить до венозного синуса. Таким чином коло кровообігу замикається.

Видільна система дуже своєрідна та схожа на видільну систему кільчастих червів. Головні органи виділення – **нефрідії**, їх близько 90–100 пар (рис. 6). Вони метамерно розміщені над глоткою і мають вигляд трубочок, зігнутих під кутом, один кінець відкривається в целом, а другий – в атріальну порожнину. Звернена в целом частина нефрідія має отвори – **нефростоми**, прикриті довгими булавовидними клітинами – **соленоцитами** з тонким каналцем всередині. У каналці є миготлива нитка, рух якої забезпечує рух рідини з целому у соленоцит і далі в атріальну порожнину та назовні. Таким чином виводяться продукти метаболізму. Такий тип виділення можливий лише при відносно невисокому рівні обміну речовин, характерному для безчерепних.

Статева система представлена 24–27 парами статевих залоз, які розташовуються у целомі, у самок і самців ззовні схожі. Ланцетники – роздільностатеві особини, статевий диморфізм не виражений.

До цього часу невідомо, як саме зрілі статеві клітини потрапляють до атріальної порожнини. На думку вчених, це відбувається в результаті розриву стінки статевої гонади. Інші вважають, що статеві протоки все-таки формуються, але вони є тимчасовими. Так чи інакше яйцеклітини і сперматозоїди після дозрівання потрапляють в атріальну порожнину і через атріопор – у воду, де і відбувається запліднення. Виділення статевих продуктів, як

правило, відбувається у воду одразу після заходу сонця. Така синхронність істотно підвищує ймовірність запліднення.

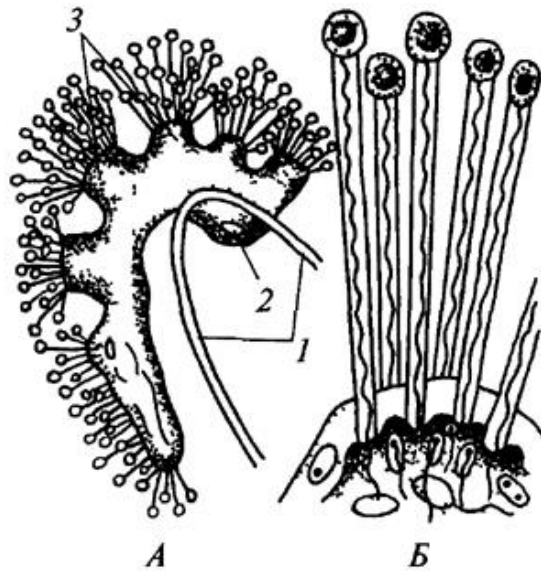


Рис. 6. Нефридії ланцетника:

А – каналець з нефростомами і соленоцитами: 1 – верхній кінець зябрової щілини, 2 – отвір каналця в атріальну порожнину, 3 – нефростоми;

Б – частина стінки видільного каналця з розташованими на ньому соленоцитами

Запас поживних речовин у яйці ланцетника невеликий. На світ з'являється личинка, яка веде вільно плаваючий спосіб життя. Личинкова стадія триває близько трьох місяців. Згодом личинка опускається на дно і в неї формуються структури, які забезпечують риючий спосіб життя. Статевозрілими ланцетники стають на 2–3 році життя. Вільно плаваючий спосіб життя личинки, її активне живлення та складна морфологія дозволяють вченим припустити, що личинкова організація ланцетника є більш близькою до загального гіпотетичного предка хордових тварин. Спрощення будови ланцетників, швидше за все, є пристосуванням до риючого способу життя і пасивного живлення.

Нервова система. ЦНС має вигляд трубки з щілиноподібним невроцелом (на спинному боці трубка не зростається). Передній кінець трубки розширюється, утворюючи шлуночок (гомолог третього шлуночка головного мозку хребетних). Від нервової трубки відходять спинномозкові нерви (парні).

Органи чуттів прості і примітивні. Вздовж спинного мозку по краях невроцеля розміщуються світлочутливі органи – вічка Гессе, які дозволяють ланцетнику розрізняти напрямок діючого світла. Ланцетник фотофоб, тому більшість часу він проводить у півночі, зариваючись у піщаний ґрунт дна водойми. На передньому кінці нервової трубки, в ділянці невропору, є два своєрідні органи чуття – нюхова ямка Келлікера і орган смаку (ямка Гатчека).

Незважаючи на слабкий розвиток органів чуття, ланцетники здатні до тривалих сезонних міграцій, наприклад вздовж східного узбережжя США. На

зимівлі в районі Флориди та в деяких регіонах поблизу берегів Південного Китаю й Південно-Східної Азії ланцетники формують скупчення близько 1000 особин/м² морського дна. В цих районах ланцетників виловлюють і споживають у їжу в сушеному та смаженому вигляді.

Походження Хордових

Історію походження і початкових етапів еволюції хордових, звичайно, легше було б розпочати з прочитання палеонтологічного матеріалу. Проте це не так. Є низка обставин, які перешкоджають такому вирішенню проблеми. По-перше, примітивні хордові не мали ні кісток, ні зубів, нічого, окрім м'яких тканин, які, як відомо, майже не зберігаються у палеонтологічному літописі. По-друге, абсолютний вік родоначальників хордових складає не менше півмільярда років (час кембрійського видоутворення). І нарешті, інтерпретація, визначення викопних решток – це завдання надзвичайно складне. Вирішити його можна лише шляхом скрупульозного аналізу гомологічних структур з деталями анатомічної будови сучасних тварин, а це вже прийоми порівняльної анатомії. Крім того, палеонтологія практично нічим не може допомогти в дослідженнях початкових стадій онтогенетичного циклу тварин, а це одна з найважливіших складових у реконструкції шляху історичного розвитку.

Перші спроби пошуку ймовірних предків хордових тварин базуються на порівняльно-анатомічних критеріях, цілком природно базувалися на наявності спільних ознак між хордовими та безхребетними.

Звідки бере початок гілка, що веде до хордових? Розглянемо декілька відомих сьогодні гіпотез.

1. Походження хордових від примітивних Metazoa

З одного боку, жодних проблем, бо у цих тварин мало спеціалізованих ознак, які не потрібно втрачати; з іншого – низка невирішених питань. Наприклад, ряд утворень є спільними майже для всіх типів безхребетних тварин (наявність мезодерми, целома, рота й анального отвору тощо). Малоімовірно, що хордові набули цих прогресивних ознак незалежно від інших груп. Напевно, можливих родичів варто шукати на більш високому рівні.

2. Кільчасті черви як предки хордових

У 1882 р. французький зоолог *Етьєн Жофруа Сент-Ілер* опублікував статтю, в якій стверджував, що хордові і членистоногі мають єдиний план будови, незважаючи на зовнішню відмінність. Проте у хордових центральна нервова система розташовується дорзально, серце – вентрально, а у членистоногих навпаки. Жофруа Сент-Ілер легко позбувся даного протиріччя, намалювавши перевернутого омара (рис. 7). Так виникла гіпотеза про те, що **хордові – це перевернуті в процесі еволюції безхребетні** тварини.

Теорії походження хордових від кільчаків гаряче обговорювалися у ХІХ ст. Одним з прихильників цієї гіпотези був відомий німецький зоолог *Антон Дорн*.



Рис. 7. Перевернутий омар (Жофруа Сент-Ілер, 1822)

Кільчаки, як і хордові, мають: двобічну симетрію тіла, сегментацію тіла, скупчення нервових клітин на передньому кінці тіла, поздовжній нервовий стовбур. Щоправда, суцільний нервовий тяж у кільчастих черв'яків розташований на черевному боці, а у хордових – на спинному. Сегментація у кільчаків від шкіри до кишківника, а у хордових обмежується мезодермою. Отже, щоб вирішити цю проблему, прихильники припустили, що хордові – це перевернуті догори кільчаки (рис. 8, 9).

З перевертанням важко погодитися, зазначають автори відомого підручника з анатомії хребетних А. Ромер і Т. Парсонс, адже навіть найпримітивніші тварини чітко розрізняють верх і низ, крім того, є й низка інших ускладнень. Ротовий отвір у кільчаків знаходиться знизу, як і у хордових. Переворот мав би призвести до того, що рот повинен замкнутися і замість нього мав би з'явитися новий. Знайти якісь докази цього дуже важко. У кільчаків також немає слідів хорди та зябрових щілин. Ще одним принциповим моментом є різні способи закладання мезодерми.

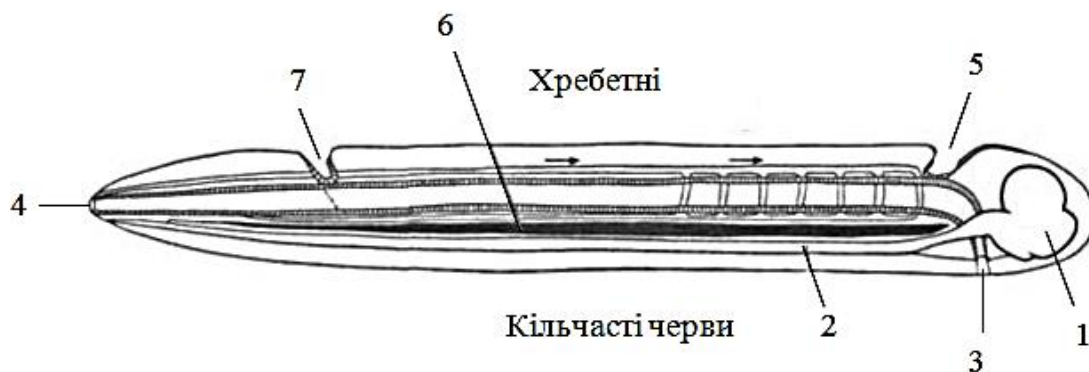
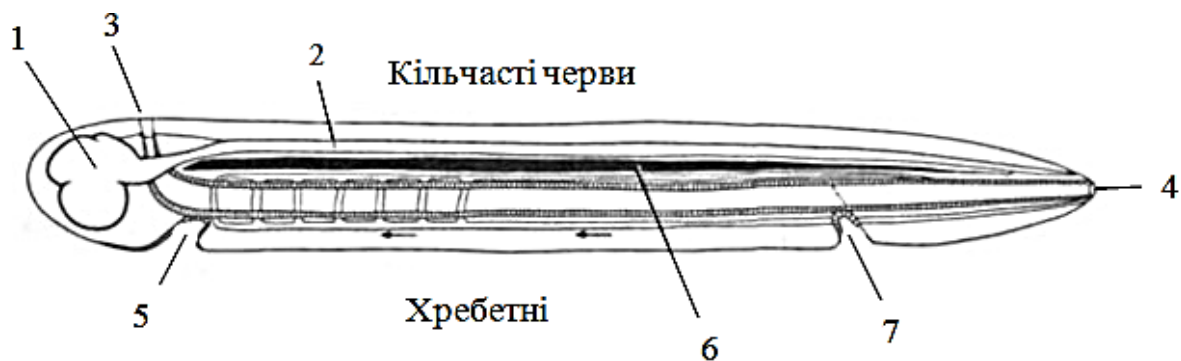


Рис. 8. Схема можливого перетворення кільчака у хордову тварину

В такому положенні схема відображає кільчастого черва з розташованим на передньому кінці тіла "головним мозком" (1), нервовим ланцюжком (2), що проходить на черевному боці тіла.

Ротовий отвір (3) розташований на нижній стороні тіла, а анальний отвір (4) – біля кінчика хвоста. Кров тече вперед вентральною частиною тіла (показано стрілками), а повертається – черевним боком



**Рис. 9. Коли кільчака перевернути,
то отримаємо схему хордової тварини**

Нервовий ланцюжок вже розташовується на дорзальному боці, а кров тече у протилежному напрямку. Але при цьому потрібно, щоб виникли нові ротовий (5) та анальний (7) отвори, а попередні зникли б. Крім того, у кільчаків немає хорди (6), й усі ці перетворення зовсім не такі прості, як здається з першого погляду

Проте варто зазначити, що є значна кількість тварин, які живуть "догори дригом" (рис. 10). Наприклад, зяброні раки (*Anostraca*) для плавання перевертаються на спину, клопи родини гладишів (*Notonectidae*), щитні (*Notostraca*), мечохвости (*Xiphosura*). Багато перевернутих тварин серед морських та прісноводних мешканців, наприклад: червононогі молюски (*Gastropoda*), гіллястовусі ракоподібні з роду *Scapholeberis* прикріплюються до поверхні води за допомогою спеціальних щетинок, розташованих на черевному боці. Червононогі молюски роду *Janthina* усе життя проводять біля поверхні води, прикріплюючись знизу до поплавка, який самі будують з повітряних пухирців.

Догори черевом заривається у ґрунт ланцетник. Є любителі плавати догори черевом і серед риб. Наприклад, чорночеревий перистовусий сом (живе в басейні річки Конго). У цього сома навіть забарвлення "перевернуте" риб'яче. Є такі представники і серед ссавців. Всім відомі лінивці, вони майже все життя проводять догори черевом. Відповідно напрямком росту і розташування шерсті у них зовсім не такі, як у інших ссавців.

Якщо гіпотеза "перевернутості" тварин є правильною, тоді лінивців і перистовусих сомів можна вважати такими, що перейшли до нормального положення, характерного для далеких предків. Додамо до цього, що бувають інші нестандартні положення тварин – достатньо згадати камбалу чи вертикальне положення тіла людини.

Непопулярність гіпотези "перевернутості" хордових можна пояснити й нестачею порівняльно-анатомічних доказів на її користь, що спостерігалось ще під час славнозвісної суперечки між Е. Жофруа Сент-Ілером та Ж. Кюв'є. Жофруа Сент-Ілер відмічав зворотне, у порівнянні з безхребетними, розташування нервової системи – критерій не досить переконливий, бо у безхребетних може бути декілька поздовжніх нервових стовбурів.

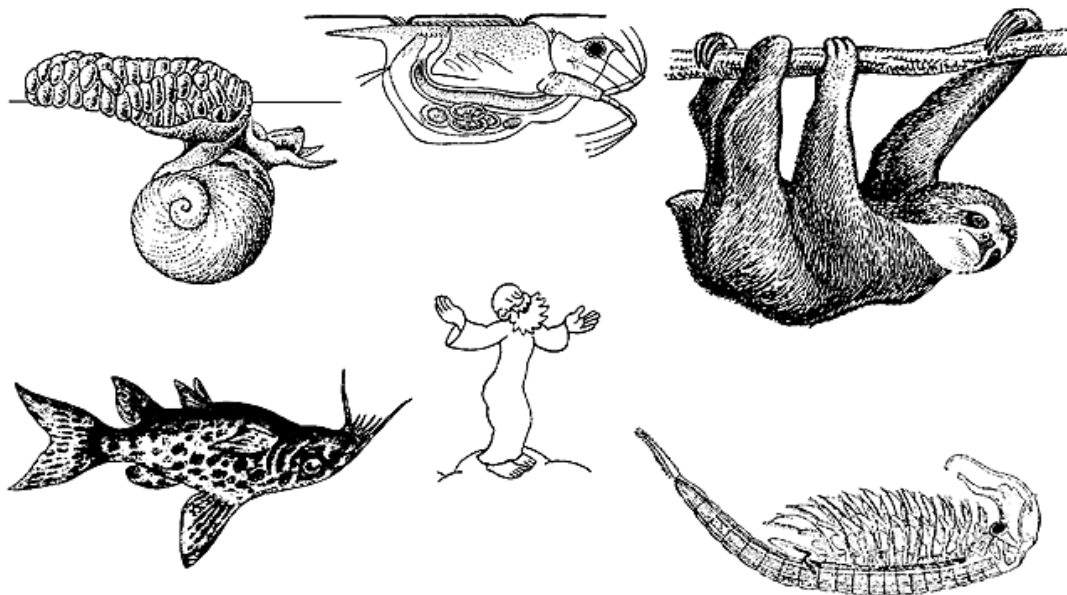


Рис. 10. Приклади перевернутості тварин

Розташування серця – ознака більш надійна. Проте у багатьох безхребетних немає кровоносної системи, тому вважають, що різне розташування серця (вентрально у хордових, дорзально у безхребетних) пов'язано з незалежним виникненням у них кровоносної системи. Серед інших анатомічних ознак варто відмітити розташування печінки: над середньою кишкою у безхребетних і під нею – у хордових.

Крім того, дана гіпотеза підтверджується в результаті порівняння розташування жовтка у зародків наземних членистоногих та таких хребетних, як: риби, земноводні, плазуни, птахи (рис. 11). У членистоногих жовток завжди розташовується на спинному боці зародка, а у хребетних – завжди на черевному.

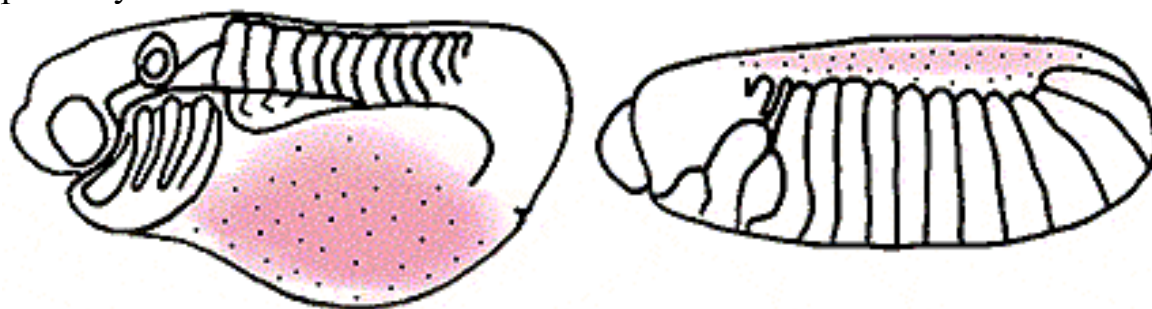


Рис. 11. Розташування жовтка у зародках земноводного і дрозофіли

Останнім часом переконливі докази гіпотези "перевороту" хордових отримані молекулярними біологами. У зародків хордових (жаби та риби) на стадії гастрული на спинному боці синтезується білок SHD, а на черевному – BMP-4 (рис. 12). У комах (дрозофіли) на стадії гастрული на спинному боці синтезується білок DPP, а на черевному – SOG.

Формування структур і органів спинного та черевного боків тіла визначається співвідношенням концентрації цих білків. Так, у земноводних в

нормі білок CHD синтезується на спинному боці, проте якщо в ході експерименту підвищити його концентрацію на черевному боці за допомогою ін'єкції, необхідної для його синтезу матричної РНК, то на цьому місці в подальшому формуються структури спинного боку. І навпаки, штучне підвищення концентрації білка BMP-4 на спинному боці призводить до розвитку там структур черевного боку.

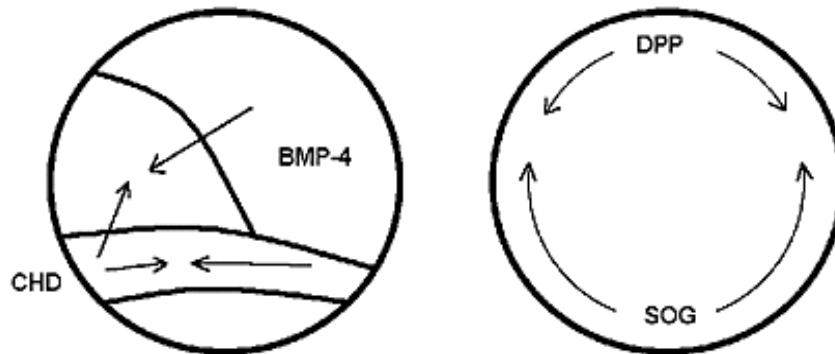


Рис. 12. Дифузія (напрямок вказано стрілками) білків на початку гаструляції формування спинного і черевних боків у зародках хребетних та комах

З'ясовано також, що білки CHD і SOG виявилися схожими на 28 % амінокислотних послідовностей, а зі 100 амінокислот С-кінцевих частин молекул білків BMP-4 і DPP, які відповідають за їх функціональну активність, співпадає 76 %. Така схожість є свідченням спільного походження. Таким чином, білок CHD хребетних гомологічний SOG дрософіли, а білок BMP-4 хребетних – білку DPP дрософіли. Вчені вважають, що така гомологія не що інше як доказ "перевертання" хордових у ході еволюції.

3. Павукоподібні як предки хордових

Висловлюється припущення, що давня група *Eurepteridae* близька до предків хордових. У павукоподібних, як і у кільчаків, є черевний нервовий ланцюжок. Тому тут виникає та сама проблема, що верхня і нижня частини мають помінятися місцями. Крім того, у павукоподібних складні членисті кінцівки, типові для всіх членистоногих. Дуже важко уявити, що ці кінцівки могли перетворитися на аморфну масу для того, щоб потім сформувалися плавці на кшталт таких, як у риб. Це все мало ймовірно.

Пропонується ще один цікавий варіант гіпотези походження хордових від павукоподібних. За цією гіпотезою, ніякого перевертання не було. Травний тракт членистоногих має розширення та підрозділи, схожі з порожнинами головного та спинного мозку хребетних. Прихильники гіпотези припускають, що первинний нервовий ланцюжок павукоподібних перемістився вгору і оточив травний тракт, який перетворився на порожнину нервової системи. Тим часом утворився зовсім новий травний тракт. Технічно ця гіпотеза усуває проблеми, пов'язані з "перевертанням", проте виникають нові, не менш складні проблеми.

Адекватного пояснення заміни одного травного тракту на інший немає, проміжні стадії дуже важко навіть уявити та й ембріологічні дані не підтверджують ці припущення.

4. Голкошкірі як предки хордових

На перший погляд, це може здатися дивним, але найпереконливіші докази про спорідненість із хордовими дають дослідження голкошкірих. Дослідження вказують, що, незважаючи на істотні відмінності, ці два типи тварин мають тісні родинні стосунки.

Ознаки, що доводять схожість голкошкірих із хордовими:

- ✓ закладання мезодерми;
- ✓ сегментованість тіла;
- ✓ личинки напівхордових схожі на личинок голкошкірих;
- ✓ білки сироватки крові є схожими;
- ✓ схожий біохімічний склад м'язової тканини (у хордових – креатинфосфат, у безхребетних – аргінінфосфат, у голкошкірих – аргінінфосфат і креатинфосфат).

Більшість дослідників дані аргументи вважають переконливими. Що ж означає така схожість? Зрозуміло, що *хордові не походять від голкошкірих*, які мають спеціалізовані органи та радіальну симетрію. Абсолютно очевидно, що такі форми, як морські зірки та морські їжаки, далекі від лінії, яка веде до хордових. Проте варто враховувати одну обставину, більшість голкошкірих – вільно плаваючі форми, але, як свідчить палеонтологічний літопис, предки їх вели прикріпленій спосіб життя, морські лілії і сьогодні є такими. Тварини прикріплюються до дна за допомогою стебла, а від компактного тіла відходить декілька перистих променів, або рук. Вздовж цих рук розташовані стрічки війок, що фільтрують з води їжу і підганяють її до рота.

Можливо, це і є ключем до вирішення проблеми. Саме такий спосіб життя ведуть дрібні крилозяброві, які, безперечно, є родичами хордових. Хоча примітивні голкошкірі та крилозяброві мають низку відмінностей, скоріше за все вони мали спільного предка. Отже, предок вів сидячий спосіб життя, харчувався їжею, яку захоплював і підносив до рота за допомогою спеціальних структур. Від цього предка в результаті розвитку спеціалізованих органів могли відділитися голкошкірі, а від них – крилозяброві. Розвиток справжніх хордових почався зі зміною способу добування їжі та формування зябрових щілин і потужного апарату фільтрації – глотки, а в подальшому і перехід до активного живлення.

Філогенія Хордових

1. Гіпотеза Гарстанга (1928 р.)

Предки хордових, близькі до кишководишних, перейшли до сидячого способу життя, вдосконаливши при цьому механізм фільтрації води через

глотку, пронизану зябровими щілинами, яка стала місцем збору їжі.

Рухливі личинки забезпечили розселення. Така личинка за сприятливих умов, і особливо при загибелі дорослих особин, могла виробити здатність до **неотенії** (це здатність розмножуватися на личинковій стадії). Так міг з'явитися рухливий предок хордових, схожий на личинок сучасних асцидій. Проте ці личинки є дуже спеціалізованими, мають хорду тільки у хвості, і, як правило, вони самостійно не харчуються. Тому небагато вчених поділяють цю точку зору.

2. Гіпотеза О. М. Сєвєрцова (1939 р.), Н. А. Ліванова (1958 р.)

Хордові могли утворитися від червоподібних повзаючих або риючих предків, за зовнішнім виглядом схожих на сучасних кишководишних, у яких розвинулася хорда, а у глотці виник ендостиль. Це перетворило глотку на потужний апарат фільтрації.

Обидві гіпотези протилежні, проте вони визнають, що живлення у предків хордових було пасивним (шляхом фільтрації води). Такий тип живлення завжди пов'язаний з малорухливим або сидячим способом життя. З двох можливих шляхів переходу до активного руху, шляхом неотенії або шляхом збільшення рухливості риючих чи повзаючих тварин, більш ймовірним є другий.

Відомі на сьогодні палеонтологічні знахідки ранніх хордових

У 1995–1999 рр. китайські палеонтологи Ж. Я. Чен, Г. К. Чжоу, Ч. В. Лі та інші зробили низку цікавих знахідок викопних решток давніх хордових тварин з кембрійських відкладів у південному Китаї. У тонкошарових глинистих сланцях збереглися відбитки структур, утворених м'якими тканинами. Будова цих ранньокембрійських хордових, названих **юннанозоном** (рис. 13) і **хайкоуеллою**, виявилася дуже схожою на будову загального гіпотетичного предка (ЗГП).



Рис. 13. Юннанозоон

Хайкоуелла вивчена більш повно. Це була невелика (25–40 мм) тварина з

ланцетоподібним, стиснутим з боків тілом. Вздовж тіла тягнулася хорда, були спинний, хвостовий та черевний непарні плавці. М'язи сегментовані. На нижньому боці голови – оточений щупальцями рот, далі об'ємна глотка, на дні глотки – ендостиль. У глотці – 6–7 пар зябрових щілин. Над хордою – нервова трубка і головний мозок з трьох відділів. Можливо, були парні очі. Позаду глотки – серце.

Напевно, юннанозон був близький до предків безчерепних, а хайкоуелла – до предків хребетних.

У відкладах кембрію знайдено велику кількість відбитків різних м'якотілих тварин, схожих на примітивних хордових. Більшість форм представлено одиничними екземплярами. Лише по одному виду ***Pikaia gracilens*** (рис. 14) з середньокембрійських сланців Бьорджес (близько 505 млн р. тому).

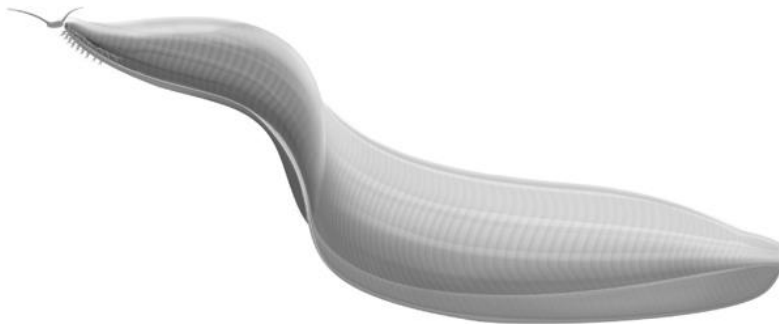


Рис. 14. Пікайя Pikaia gracilens – одна з примітивних хордових тварин

Пікайя за своєю будовою ближча до ЗГП хордових, ніж ланцетник, будова якого відображає тривалу адаптацію до риучого способу життя.

Mylokunmingia. Вимерлий вид безчерепних із родини міллокунмінгій (рис. 15), один з відомих науці видів кембрійського періоду (520–516 млн р. тому). Рештки знайдені у сланцях Маотяньшань (Китай, 2009). Довжина тіла 2,8 см, висота – 6 мм. Мала стрічкоподібний спинний та черевний плавці, а також неповну хорду. Тіло сегментоване. Сьогодні міллокунмінгію вважають найдавнішим і найпримітивнішим представником хордових.

Прочитання геному ланцетника стало останньою ланкою у складній головоломці родинних відносин хордових. Автори для побудови еволюційного дерева використали 1090 генів, спільних для усіх груп хордових (рис. 16).

Кожна з 17 предкових хромосом ланцетника перетворилася в геномі людини на певний набір уривків, розсіяних по різних хромосомах. Це доводить, що на ранніх етапах еволюції хребетних відбулося збільшення геному у чотири рази, скоріше за все це були дві послідовні дуплікації. Авторам вдалося скласти список 8437 генів, які були у загального спільного предка хордових і збереглися хоча б у деяких сучасних хордових.



Рис. 15. *Myllokunmingia*

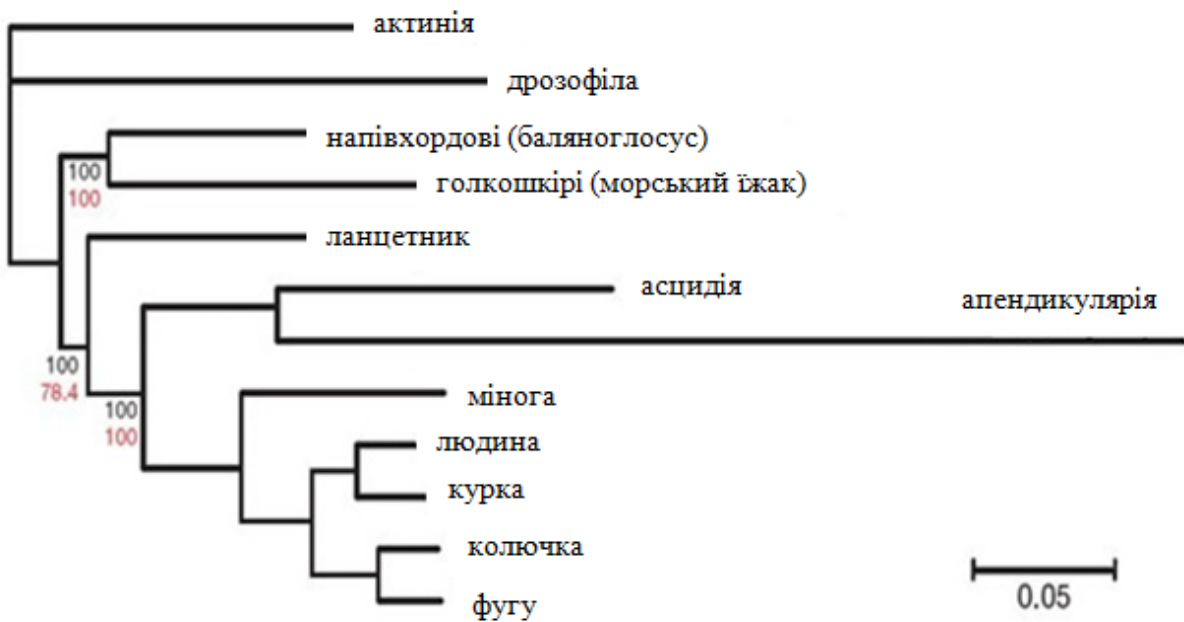


Рис. 16. Кладограма. Відносна довжина гілок відображає кількість амінокислотних змін, які відбулися в даній еволюційній лінії

Для кращого вивчення питань еволюційної історії хордових настійливо рекомендуємо переглянути науково-популярний фільм "Історія живогого мира с Девідом Аттенборо".

Загальна характеристика підтипу *Tunicata* Покривники

Покривники – група виключно морських тварин, що включає 2100 сучасних видів. Більшість з них поодинокі або колоніальні сидячі форми.

Вони населяють майже всі моря Світового океану, єдина вимога – солоність води не менше 30 ‰. Покривники були відомі ще Аристотелю, проте їх вивчення розпочалося лише у XVII ст. Положення покривників у системі тварин довго лишалося незрозумілим. Карл Лінней відносив поодиноких асцидій до молюсків, а колоніальні форми об'єднував у окрему групу. У 1816 р. Ж. К. де Савіньї і Ж. Б. Ламарк встановили анатомічну схожість усіх відомих на той час покривників, виділивши їх у окремий клас, який назвали *Tunicata* на основі наявного у них своєрідного покриву – туніки. Через півстоліття (1868–1871) професор Петербурзького університету О. О. Ковалевський (тоді ще молодий двадцятидворічний юнак), вивчаючи ембріональний розвиток покривників, довів їх належність до хордових, за наявністю у личинок типового плану будови хордових тварин.

Очевидно, Покривники – рано відділена від основного стовбура і досить своєрідна гілка хордових тварин. Тому типові ознаки хордових виражені тільки на личинковій стадії.

У покривників багато унікальних особливостей. Наприклад, їх назва походить від зовнішньої оболонки з целюлози – полісахариду, який жодна інша тварина синтезувати не може.

Їх геном – найменший серед усіх хордових. У хребетних геном, як правило, вимірюється мільярдами пар нуклеотидів (п. н.). Наприклад, у людини 3,3 млрд п. н., у крокодила 3,2 млрд п. н., у кистеперої риби латимерії 2,2 млрд п. н. У ланцетника розмір геному складає 0,52 млрд п. н., це 520 млн п. н. Геноми покривників значно менші: у асцидії *Ciona intestinalis* – лише 160 млн п. н., у апендикулярії *Oikopleura dioica* менше 70 млн п. н.

Раніше найближчим родичем хребетних вважали ланцетника, проте сучасні молекулярно-генетичні дослідження показали, що це не так. Найближчими родичами хребетних виявилися саме покривники, ланцетники відійшли від загального еволюційного стовбура раніше.

Підтип *Tunicata* включає три сучасні класи: *Ascidiae* (Асцидії), *Salpae* (Сальпи), *Appendiculariae* (Апендикулярії).

Клас *Ascidiae* Асцидії

Асцидії – найрізноманітніший клас покривників. Це морські тварини з мішкоподібною формою тіла, сидячі форми. На верхній частині тіла є два отвори, сифони. Більший верхній сифон називають ротовим, менший нижчий – клоакальний (рис. 17).

Покриви асцидій представлені коріумом і епідермісом. Епідерміс досить специфічний, він має гнучкий, але міцний і нерідко товстий зовнішній шар **туніку**. Ця оболонка складається з особливого полісахариду туніцину, хімічно близького до рослинної клітковини. Туніцин продукується клітинами епідермісу, туніка просочується неорганічними солями, перетворюючись на доволі міцну захисну оболонку.

Під тунікою розташована мантия, або шкірно-м'язовий мішок, з одношарового епітелію та поздовжніх і поперечних м'язових пучків, що ле-

жать у сполучній тканині. Доросла асцидія не має осевого скелету, опорну функцію, як правило, виконує туніка, яка підтримує певну форму тіла.

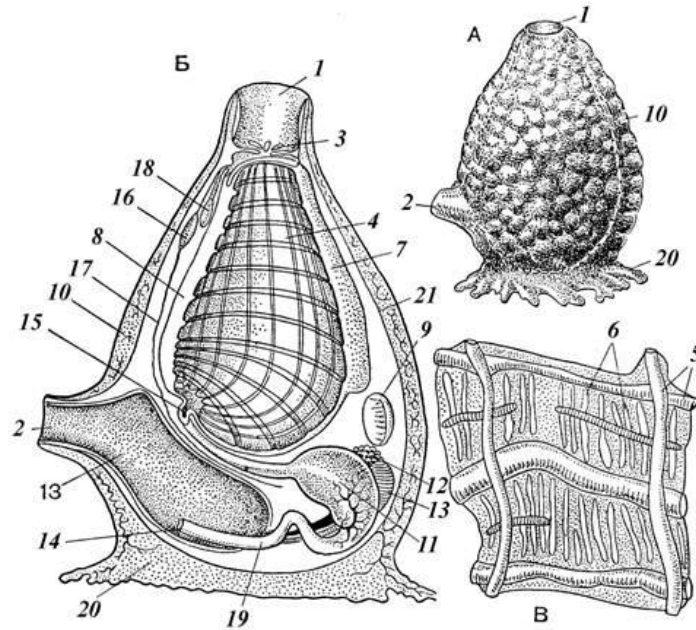


Рис. 17. Будова асцидії:

А – загальний вигляд, Б – поздовжній розріз, В – збільшена частина стінки глотки зі стигмами і судинами: 1 – ротовий сифон, 2 – клоакальний сифон, 3 – ротові щупальці, 4 – глотка, 5 – кровоносні судини, 6 – стигма, 7 – ендостиль, 8 – спинна борозна, 9 – серце, 10 – туніка, 11 – шлунок, 12 – сім'яники, 13 – яєчники, 14 – анальний отвір, 15 – початок стравоходу, 16 – нервовий вузол, 17 – спинний нервовий стовбур, 18 – субневральна залоза, 19 – кишечник, 20 – підошва, 21 – епітелій

Травна система починається ротовим сифоном, який веде в об'ємну глотку. Сифон має потужні кільцеві м'язи, здатні щільно його закривати. В ротовому отворі є віночок чутливих щупальців. Глотка має вигляд тонкостінного ажурного мішка з глибокими складками і пронизана великою кількістю мікроскопічних отворів – стигм. Всередині глотка вкрита суцільним шаром слизу, який під дією миготливого епітелію безперервно тече по спинній частині глотки. Миготливі клітини забезпечують рух води з глотки в атріальну порожнину, а далі до клоакального сифону.

Отже, глотка є одночасно і **органом дихання**. На спинному боці глотки розташовується отвір стравоходу. Від нього по дну, а потім по черевній частині глотки до ротового отвору піднімається ендостиль, який має вигляд пари валиків, розділених глибокою щілиною. Основний секреторний продукт ендостилю – протеїни, які беруть участь у формуванні йодованого тирозину. Ендостиль, звиваючись серпантинно, піднімається до ротового отвору, де дає початок двом миготливим борознам, які оточують ротовий сифон, формуючи навкологлоткове кільце. Далі їжа у вигляді слизових тяжів надходить у стравохід, потім у шлунок. Засвоєння продуктів травлення відбувається в кишечнику, який розташований в атріальній порожнині, він тягнеться заокругленим зигзагом у бік клоакального сифону, не доходячи якого вільно

закінчується анальним отвором.

Кровоносна система асцидій незамкнена, тобто кров рухається не тільки по судинах, а й надходить до лакун. Є серце, воно розташоване під шлунком і має вигляд зігнутої трубки. Скорочення серцевого м'язу забезпечує надходження крові спочатку вгору – до лакун глотки, потім вниз – до стінок шлунка і кишечника. Таким чином, кровоносні судини почергово виконують функції артерій і вен. У крові асцидій є клітини ванадоцити, які здатні накопичувати доволі рідкісний хімічний елемент ванадій, в організмі асцидії ванадію у 280 тисяч разів більше, ніж у морській воді. Саме тому асцидій здавна використовують у східній медицині. Ванадій в організмі людини підвищує ефективність роботи імунної системи, посилюючи рух фагоцитів. Окрім того, ванадій у комплексі з іншими мікроелементами сповільнює процес старіння.

Видільна система представлена нирками накопичення, вони прикріплені до внутрішньої поверхні мантиї і звіщуються в атріальну порожнину у вигляді дрібних мішечків. Відповідно до своєї назви, ці органи не виводять продукти обміну, а накопичують їх у концентрованому вигляді. Червонувато-буре забарвлення багатьох асцидій зумовлене накопиченням продуктів метаболізму. Тільки після смерті тварини продукти обміну потрапляють у воду.

Статева система. Асцидії гермафродити, є яєчники та сім'яники. Самозапліднення попереджається тим, що статеві клітини у кожної особини дозрівають неодноразово, і тому вона функціонує то як самець, то як самка. Запліднення зовнішнє, у воді або в клоакальному сифоні. Яйця розвиваються у воді. Для успішного розмноження сидячих тварин особливо важливою є синхронізація дозрівання статевих клітин у особин, які розташовуються поруч. Виведені назовні статеві клітини з током води потрапляють до сусідньої особини. При цьому вони частково захоплюються миготливою лійкою субневральної залози (див. рис. 17), яка зв'язана з навколоз'ябровою борозною і прилягає до нервового ганглію, розташованого на спинному боці тварини. Статеві продукти активують субневральну залозу, а та в свою чергу збуджує нервовий вузол, який посилює діяльність статевих гонад. Така нейрогуморальна регуляція за короткий час стимулює розмноження асцидій на значній території.

В результаті розвитку заплідненого яйця утворюється хвостата личинка, яка кардинально відрізняється від дорослої особини. Личинка має овальне тіло і доволі довгий хвіст (рис. 18). Маленький рот веде у глотку, ще не пронизану з'ябовими щілинами, але вже зі сформованим ендостилем. За глоткою розташовується сліпо замкнений кишечник. Згодом формується нервова трубка, передній відділ якої формує розширення – мозковий пухир. Позаду глотки починається хорда – пружний тяж, утворений сильно вакуолізованими клітинами. З боків хорди є м'язові клітини. На цій стадії личинка завдовжки декілька міліметрів розриває яйцеві оболонки і виходить у воду. Далі йде формування глотки, атріальної порожнини, з'ябових щілин.

На цій стадії личинка асцидії має найбільше ознак хордових тварин: є хорда під нервовою трубкою, глотка з зябровими отворами, проте асцидія не харчується. Стадія вільно плаваючої личинки триває лише декілька годин. На передньому кінці її тіла утворюються вирости – сосочки прикріплення, які виділяють клейкий слиз. За їх допомогою личинка, виявивши придатне місце, прикріплюється до підводного предмета, і відбувається регресивний метаморфоз. Хвіст, хорда, нервова трубка поступово зникають, розростається глотка, в якій збільшується кількість зябрових отворів, диференціюється кишкова трубка, а її кінець проривається в атріальну порожнину. Одночасно формується кровоносна система, статеві гонади, сифони, і тіло набуває характерної для дорослої асцидії форми. Така личинка дає можливість асцидіям розселятися, займаючи частини морського дна, віддалені від місця народження.

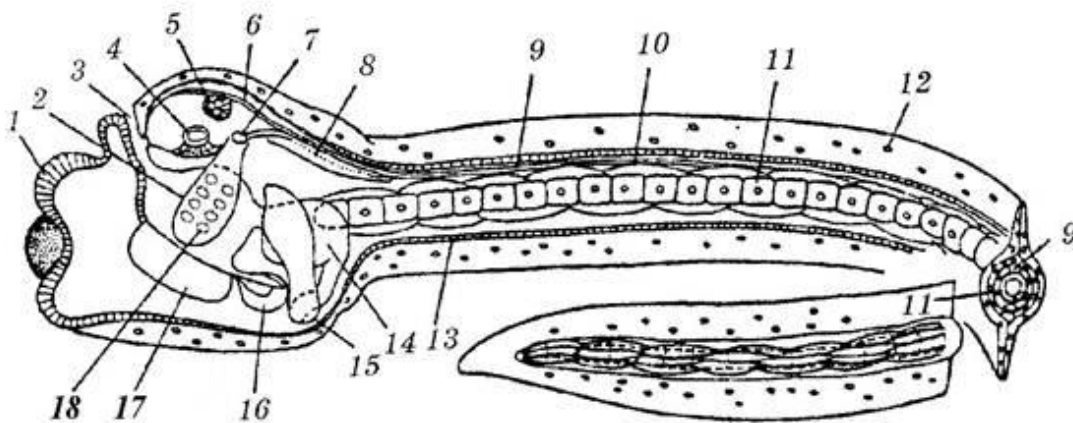


Рис. 18. Схема будови личинки асцидії:

1 – присоска, 2 – закладка атріальної порожнини, 3 – рот, 4 – статоцист, 5 – очна пляма, 6 – мозковий пухир, 7 – атріопор, 8 – вісцеральний ганглій, 9 – нервова трубка, 10 – м'язові клітини, 11 – хорда, 12 – вільні клітини туніки, 13 – епідерміс, 14 – шлунок, 15 – кишечник, 16 – серце, 17 – ендостиль, 18 – зяброві отвори

Окрім статевого розмноження, в асцидій поширене й безстатеве розмноження – брунькування. Саме таке розмноження призвело до виникнення колоніальних форм асцидій.

Нервова система у дорослої асцидії представлена декількома тонкими нервами і єдиним нервовим ганглієм. Є субневральна залоза, її вважають гомологом гіпофізу хребетних тварин. Експериментально доведено, що ця залоза активує нервовий ганглій, який, в свою чергу, посилює процес виділення яйцеклітин.

Клас *Salpae* Сальпи

Сальпи – плаваючі пелагічні морські тварини, зустрічаються переважно в теплих морях. Клас налічує всього 25 видів. Вони мають спільні з асцидіями риси будови, але відрізняються здатністю до реактивного руху.

Тіло ззовні нагадує огірок або бочку (рис. 19).

Ротовий і клоакальний сифони розташовані на протилежних кінцях тіла, оточеного тунікою. Мантия утворена одношаровим епітелієм, до внутрішньої поверхні якого прилягають м'язові стрічки, схожі на обручі, які охоплюють тіло тварини. На відміну від асцидій, у сальп волокна м'язових стрічок поперечносмугасті. Майже все тіло займають глотка і атріальна порожнина, розділені перетинкою. Ця перетинка має низку зябрових отворів (стигм). На дні глотки розташований ендостиль. Від задньої частини глотки відходить короткий стравохід, який переходить у шлунок, далі кишечник, що відкривається в атріальну порожнину. На стінках шлунку помітні печінкові вирости. Серце розташовується під стравоходом. У передній частині тіла на спинному боці є нервовий ганглії, поблизу якого розташоване пігментне вічко. Під ганглієм є невральна залоза. Є орган рівноваги – статоцист.

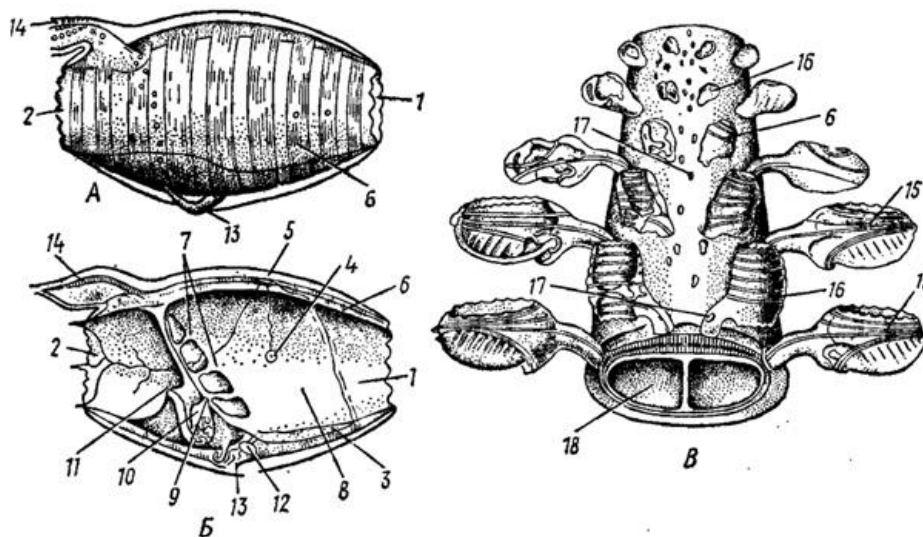


Рис. 19. Сальпи:

А – зовнішній вигляд, Б – поздовжній розріз,

В – спинний столон з різними типами бруньок:

- 1 – ротовий сифон, 2 – клоакальний сифон, 3 – ендостиль, 4 – статоцист,
5 – нервовий ганглії, 6 – м'язові стрічки, 7 – перетинка зі стигмами, 8 – глотка,
9 – отвір стравоходу, 10 – шлунок, 11 – анус, 12 – серце, 13 – черевний столон,
14 – спинний столон, 15 – гастрозоїди, 16 – форозоїди, 17 – гонозоїди, 18 – лакуна
спинного столону*

Для сальп характерне чергування статевого і нестатевого розмноження. Із заплідненого яйця розвивається безстатєва сальпа, у якої гонад немає, а на черевному боці, в кінці глотки, формується виріст – брунькоподібний столон. Він розростається, з боків формуються бруньки, поступово перетворюючись на ланцюжок дочірніх особин. На столоні нерідко розвиваються сотні, навіть тисячі дочірніх особин. Згодом вони відриваються від столону, у них, на відміну від материнської особини, утворюються гонади: сім'яники та яєчники (гермафродити). У яєчнику, як правило, формується одне яйце, після дозрівання воно запліднюється сперматозоїдом, який проникає до яєчника по яйцеводу з атріальної порожнини. Навколо заплідненого яйця формується

заповнена кров'ю лакуна, яка нагадує плаценту ссавців, так званий "елеобласт". Сформувавшись, він розриває оболонку і з током води виходить через клоакальний сифон. Материнський організм після цього гине, а зародок продовжує рости, перетворюючись на безстатеву особину з брунькоподібним столоном. Цикл розмноження замикається.

У сальп з бочкоподібним тілом розвиток ще складніший. З заплідненого яйця розвивається личинка з коротким хвостом і зачатком хорди. Одразу після вилуплення хвіст редукується і личинка перетворюється на молоду безстатеву особину, у неї функціонують усі внутрішні органи, окрім статевих. На черевному боці утворюється короткий брунькоподібний стolon, а на спинному боці – спинний стolon. На черевному стolonі послідовно формуються бруньки трьох генерацій. Перші маленькі бруньки відшнуровуються від стolона і підхоплюються великими амебоїдними клітинами – фороцитами. Бруньки першої генерації, розташовуючись з боків спинного стolона, перетворюються на гастрозоїди, які мають великі ротові сифони і потужний травний тракт. Інтенсивно фільтруючи воду і збираючи їжу, гастрозоїди забезпечують поживними речовинами усю колонію. Бруньки другої генерації розташовуються у два ряди вздовж середньої лінії спинного стolона і перетворюються на форозоїди: вони сидять на ніжках, мають менші розміри, їх роль – це розселення статевих особин. Третя генерація бруньок розташовується на ніжках форозоїдів і перетворюється на статеві особини – гонозоїди, у них є травний тракт і статеві гонади. Через деякий час форозоїди відриваються від колонії, вільно плавають і живляться, в них дозрівають статеві клітини. Із запліднених яєць розвиваються безстатеві особини, і починається новий цикл розмноження. Поліморфна колонія може складатися з тисяч дочірніх особин.

Клас *Appendiculariae* Апендикулярії

У класі Сальпи спостерігалася втрата вільно плаваючої личинки і обов'язковий метагенез з ефективним безстатевим розмноженням. Еволюція ж даного класу йшла в діаметрально протилежному напрямку: апендикулярії дуже схожі на личинок асцидій, а безстатевого розмноження в них немає.

Апендикулярії – дуже дрібні тварини завдовжки не більше 1 см. Їх тіло складається з яйцеподібного у профіль, сплющеного з боків тулуба і довгого стрічкоподібного хвоста, де розташовуються хорда, м'язові клітини та нервова система (рис. 20). Хвіст при основі перекручений вліво на 90° і тому рухається зверху вниз. Апендикулярії не мають туніцину, замість нього покриви виділяють густий слиз, з якого формується будиночок певної форми зі складною внутрішньою будовою. Будиночок утворюється під впливом лише секреторної активності клітин епідермісу. Більш тонкі механізми, які відповідають за його формування, на сьогодні ще не вивчені.

Досить значний внутрішній простір будиночка дозволяє тварині розміщуватися в ньому повністю, підвернувши хвоста вниз і вперед, а за допомогою ундулюючих рухів підтримувати інтенсивність руху води. Вода

втягується в будиночок крізь парні вхідні отвори, зтягнуті сіткою з ниток загуслого слизу, і виходить через вихідний отвір. Рух води зумовлює рух тварини. Всередині будиночка потік води надходить до густої ловчої сітки лійкоподібної форми, на її поверхні і відбувається фільтрація. Вихід лійки розташований перед ротовим отвором, куди і спрямовується їжа. Ротовий отвір веде у глотку, зябрових щілин лише одна пара; це зрозуміло, оскільки вони не беруть участі у процесі фільтрації. Атріальна порожнина відсутня. Сітка вхідних отворів дуже швидко засмічується, тоді апендикулярії різкими рухами хвоста руйнують будиночок і приблизно за 20 хвилин будують новий.

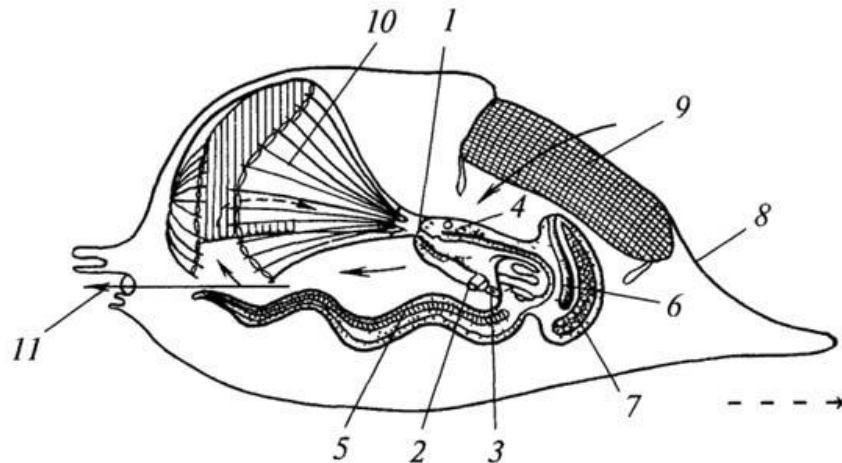


Рис. 20. Апендикулярія (*Oicopleura*), тварина в будиночку:
 1 – рот, 2 – анус, 3 – зяброві отвори-стигми, 4 – нервовий спинний стовбур, 5 – хорда,
 6 – сім'яник, 7 – яєчник, 8 – будиночок, 9 – сітка вхідних отворів, 10 – ловча сітка,
 11 – отвір будиночка, суцільними стрілками вказано напрям руху води, пунктирною
 стрілкою – напрям руху будиночка

Запліднення яйцеклітин відбувається в яєчнику, сформовані личинки полишають його, розриваючи стінки тіла материнської особини, яка при цьому гине.

Що стосується філогенезу, то є думка про походження апендикулярій від салп, вважаючи їх неотенічними личинками останніх або паралельними гілками, які розійшлися дуже давно від єдиного предка. Дійсно, личинки апендикулярій дуже схожі за будовою на личинок деяких асцидій, у яких хвіст також повернутий навколо своєї осі і розташований у горизонтальній площині.

Підтип *Vertebrata, seu Craniata* Хребетні, або Черепні

Еволюція хребетних на певному етапі призвела до дивергенції протокраніат і виникнення в подальшому двох самостійних розділів: *Agnatha* Безщелепних і *Gnathostomata* Щелепоротих.

Розділ *Agnatha* Безщелепні

Характеристика класу *Cyclostomata* Круглороті

У цей клас входять найбільш давні і примітивні водні хребетні, які мають своєрідну будову, за зовнішнім виглядом і біологією нагадують риб. Більшість круглоротих – напівпаразити і хижаки (рис. 21). Характерною особливістю цих тварин є відсутність у них щелеп, звідси і назва розділу – безщелепні. Серед круглоротих розрізняють *Petromyzones* Міног і *Myxini* Міксин. Міксини істотно відрізняються від міног. Вчені визнають об'єднання цих груп штучним і протиставляють міксин не тільки міногам, а й іншим хребетним.



Рис. 21. Міноги, прикріплені до риби

Основні морфологічні ознаки:

- примітивні:

- відсутні щелепи і парні кінцівки;
- скелет хрящовий, хорда зберігається все життя;

- своєрідні:

- непарна ніздря і нюхова капсула;

- адаптивні:

- зяброві мішків (пелюстки ектодермальні);
- присмоктувальна лійка з роговими зубами і м'язовий язик;
- гола, вкрита слизом шкіра.

Незважаючи на примітивну будову (порівняно з іншими водними хребетними), круглороті змогли дожити до наших днів завдяки тому, що зайняли у водних біоценозах особливу нішу і набули необхідні адаптації до певного середовища життя.

Зовнішній вигляд круглоротих (рис. 22, 23) схожий на змій (або на вугрів), але тіло дещо сплюснене з боків на кінці та слабо розчленоване на голову, тулуб і хвіст. Є один або два непарні спинні плавці (у міксин немає) і протоцеркальний хвостовий плавець. Парних плавців немає. Круглороті мають єдину непарну ніздрю.

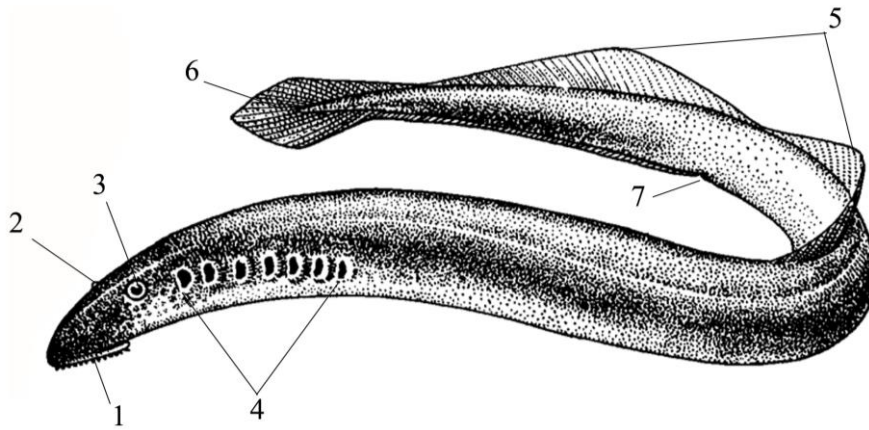


Рис. 22. Зовнішній вигляд міноги:

*1 – присмоктувальна лійка, 2 – ніздря, 3 – око, 4 – зовнішні зяброві отвори,
5 – спинні плавці, 6 – хвостовий плавець, 7 – анальний отвір*

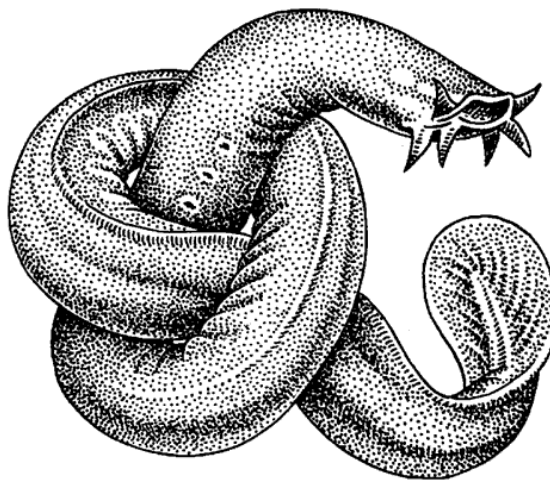


Рис. 23. Зовнішній вигляд міксини

По боках голови розміщені зовнішні отвори зябрових мішків, знизу голови – присмоктувальна передротова лійка (рис. 24).

М'язова система круглоротих потужніша, ніж у безчерепних. Вона складається з м'язових сегментів – міомерів та перетинок між ними – міосепт. Є диференційовані м'язи, а саме: складна система м'язів передротової лійки, язика та зябрових мішків. Вони забезпечують присмоктування до жертви, пробуравлювання отвору і надходження їжі до травного тракту, а також створення току води крізь зяброві мішки. Рухаються у воді круглороті за допомогою бічних вигинів тіла (ундулюючі рухи).

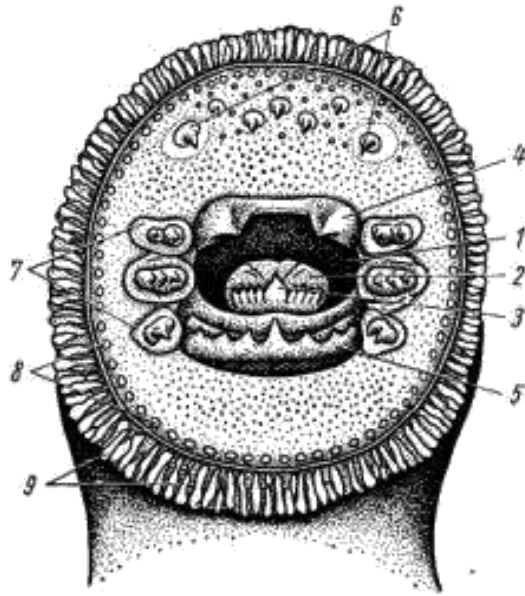


Рис. 24. Будова передротової лійки міноги:

1 – ротовий отвір, 2 – язик, 3 – рогова зубна пластинка на кінчику язика, 4 – верхня (надротова) рогова зубна пластинка, 5 – нижня (підротова) рогова зубна пластинка, 6 – верхні губні "зуби", 7 – бічні губні "зуби", 8 – дрібні крайові губні "зуби", 9 – шкіряста бахрома країв лійки

Осьовий скелет складається з хорди, що вкрита сполучнотканинною оболонкою (рис. 25), в якій формуються парні хрящі (зачатки хребців), що утворюють верхні, а в хвостовій частині і нижні дуги (у міксин дуги відсутні). Так вважали вчені впродовж тривалого часу. Проте нові ембріологічні дослідження показали, що у деяких видів міксин (японського п'явко-рота) хребет все ж таки є, хоча й досить незвичний. У міксин є вентральні зачатки хребців лише у хвостовому відділі. Склад цієї хрящової тканини теж незвичний, як і самі міксини.

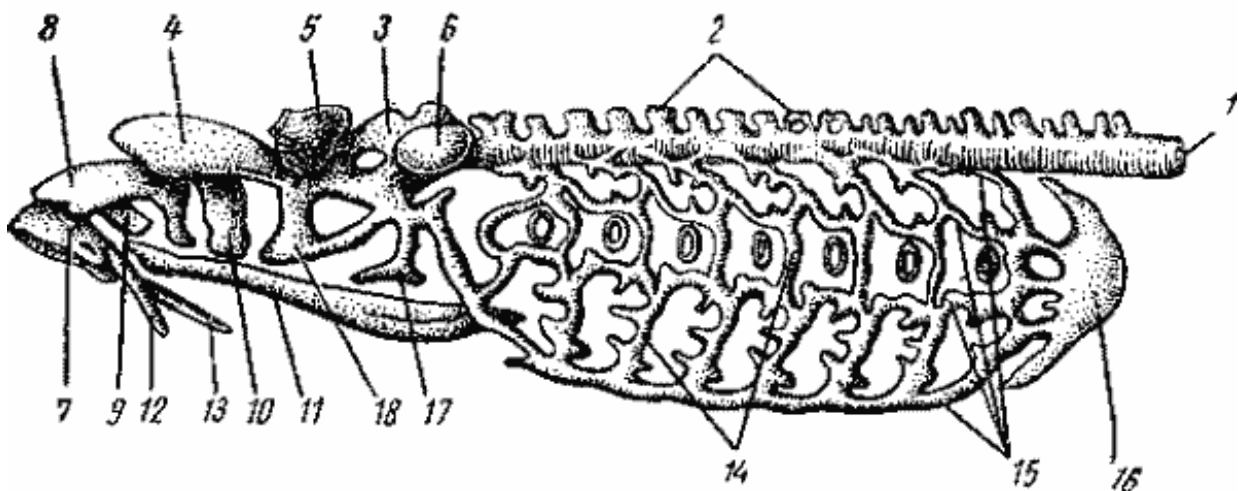


Рис. 25. Скелет міноги:

1 – хорда, 2 – верхні дуги, 3 – мозкова капсула, 4 – задній верхній хрящ, 5 – нюхова капсула, 6 – слухова капсула, 7 – кільцевий хрящ, 8 – передній верхній хрящ, 9 – передній бічний хрящ, 10 – задній бічний хрящ, 11 – під'язиковий хрящ, 12 – паличковидний хрящ, 13 – нижній непарний хрящ, 14 – зяброві дуги, 15 – поздовжні зяброві хрящові смуги, 16 – навколосерцевий хрящ, 17 – мандибулярний хрящ, 18 – підочна дуга

Мозковий череп круглоротих знаходиться на еволюційній стадії, що відповідає раннім етапам ембріонального розвитку черепа інших хребетних. Мозкова коробка утворюється в результаті розростання паракордалій і має вигляд корита, тобто захищає головний мозок знизу і з боків (у міксин бічні ділянки відсутні). Зверху мозок вкритий сполучнотканинною плівкою. Потиличний відділ мозкової коробки відсутній. Спереду є непарна нюхова капсула і парна слухова.

Своєрідним є вісцеральний скелет, він включає: скелет передротової лійки (кільцевий хрящ, верхні передні та задні хрящі, бічні хрящі, під'язиковий хрящ, паличковидний хрящ), ажурну зяброву решітку (у міксин її немає), а позаду – навколосерцевий хрящ.

Органи травлення своєрідні. Травний тракт починається передротовою лійкою, яка краще розвинена у міног. По краях лійки розташовані дрібні згортки шкіри (у міног) або дві пари рухливих вусинів (у міксин), що полегшує присмоктування до тіла жертви. Зроговілі клітини епітелію внутрішньої поверхні лійки утворюють рогові зубчики і зубні пластинки (див. рис. 24). У глибині лійки розташований округлий ротовий отвір. У роті – потужний язик. Присмоктавшись до жертви, мінога вершиною язика пробуравлює шкіру, а міксина вгризається зубом язика, проникаючи в саме тіло жертви. Парні слинні залози відкриваються протоками під вершиною язика, виділяють у рану антикоагулянти, що перешкоджають зсіданню крові, та протеолітичні ферменти, які розщеплюють білки. Особливо багато протеолітичних ферментів виділяють у здобич міксини, що дозволяє їм розчинити, а потім і всмоктати усі м'які тканини здобичі, лишивши тільки шкіру та кістки. Досить своєрідним і не властивим іншим хребетним є позаклітинне травлення, що дозволяє круглоротим житися великою здобиччю. Завдяки почерговому скороченню і розслабленню потужної мускулатури язика об'єм ротової порожнини може істотно змінюватися, що й призводить до всмоктування їжі (аналогічно дії медичного шприца).

За ротовою порожниною у міксин і личинок міног йде глотка, у яку відкриваються внутрішні отвори зябрових мішків. При засмоктуванні їжі ці отвори закриваються спеціальними м'язами – сфінктерами, і їжа надходить до кишечника, не потрапляючи до зябрових мішків.

У дорослих міног глотка поділена на стравохід і дихальну трубку (рис. 26). З боку ротової порожнини вхід у дихальну трубку перекриває рухлива складка – парус. У плаваючої міноги парус відігнутий і прикриває вхід у стравохід, завдяки чому вода через рот проходить лише у дихальну трубку і далі у зяброві мішки. Коли мінога живиться, їжа потрапляє до стравоходу і далі переходить у кишечник. У всіх круглоротих кишечник, не формуючи петель, опускається вздовж печінки на вентральний бік і відкривається самостійним анальним отвором. У міног всмоктувальна поверхня кишечника збільшується розвитком особливого поздовжно-спірального клапана (складка з 1–2 завитків). Велика печінка розташована за серцем і має форму конуса. Є підшлункова залоза, яка острівцями розкидана по стінках

кишечника.

Круглороті здатні споживати велику кількість їжі. Наприклад, міксина за 7–10 годин поглинає їжу, що перевищує її вагу у 7–8 разів. Всі круглороті здатні до тривалого голодування. Полюють, як правило, вночі.

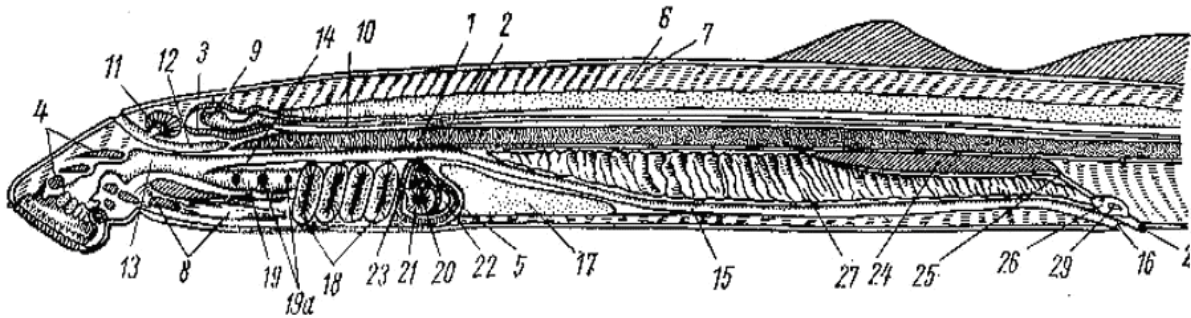


Рис. 26. Поздовжній розріз міноги:

- 1 – хорда, 2 – сполучнотканинна оболонка хорди, 3 – мозковий череп, 4 – хрящі ротової лійки, 5 – навколосерцевий хрящ, 6 – міомер, 7 – міосепта, 8 – мускулатура язика, 9 – головний мозок, 10 – спинний мозок, 11 – нюховий мішок, 12 – пітуїтарний відросток, 13 – ротова порожнина, 14 – стравохід, 15 – кишка, 16 – анальний отвір, 17 – печінка, 18 – зяброві мішки, 19 – дихальна трубка, 19 а – внутрішні отвори зябрових мішків, 20 – передсердя, 21 – шлуночок, 22 – венозна пазуха, 23 – черевна аорта, 24 – нирка, 25 – сечовід, 26 – сечостатевий синус, 27 – статева залоза, 28 – сечостатевий сосочок, 29 – статева пора

Органи дихання у вигляді зябрових мішків, внутрішні стінки яких вкриті пелюстками і сіткою капілярів (рис. 27). У міног 7 пар зябрових мішків, які розташовані у дихальній трубці, у міксин – від 5 до 16 пар. У представників родини бделостомові кожен з них відкривається назовні самостійним отвором, а у родини міксинові зовнішні канали зябрових мішків з кожного боку, з'єднуючись, відкриваються назовні спільним отвором (рис. 28).

Розрізняють *активне* і *пасивне* дихання у круглоротих. Активно тварини дихають тоді, коли вони не живляться. Акт активного дихання відбувається так: вода з розчиненим у ній киснем надходить через рот, глотку, дихальну трубку (у міног) до зябрових мішків, де і відбувається процес газообміну. Далі вода крізь зовнішні отвори зябрових мішків виливається назовні. Пасивне дихання відбувається тоді, коли тварина живиться, відповідно через рот надходить їжа, а вода надходить до зябрових мішків крізь зовнішні зяброві отвори, у зябрових мішках йде газообмін і вода тим же шляхом (зовнішні отвори зябрових мішків) виходить назовні.

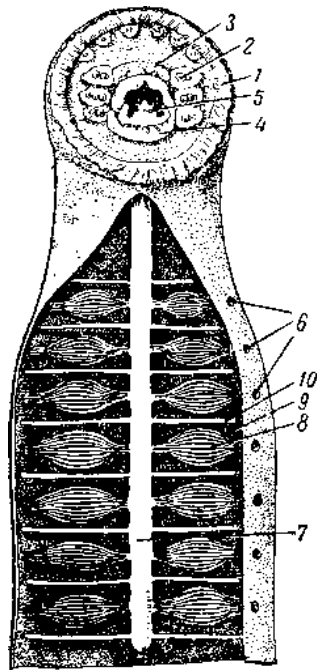


Рис. 27. Ротова присоска та зяброві мішки міноги:

1 – шкіряста бахрома, 2 – бічні зуби, 3 – верхньощелепна пластинка, 4 – нижньощелепна пластинка, 5 – язикова пластинка, 6 – зовнішні отвори зябрових мішків, 7 – дихальна трубка, 8 – зябровий мішок, 9 – навколозябровий синус, 10 – міжзяброва перетинка

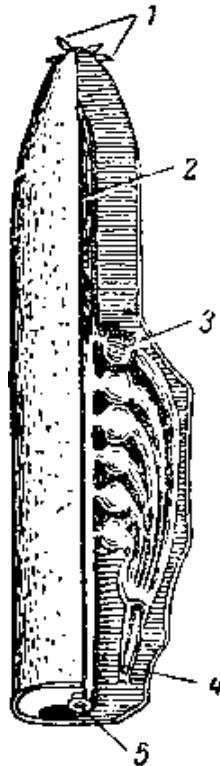


Рис. 28. Зябровий апарат міксини:

1 – щупальці, 2 – глотка, 3 – зябровий мішок, 4 – загальний зябровий канал, 5 – стравохід

Кровоносна система примітивна (подібна з ланцетником), але є вже двокамерне серце (передсердя і шлуночок) з венозною пазухою (синусом) (рис. 29).

Артеріальна система починається черевною аортою (іде від шлу-

ночка), від якої відходять приносні зяброві артерії до зябрових мішків. Окиснена там кров по виносних зябрових артеріях іде до спинної аорти, далі до внутрішніх органів і по двох сонних артеріях – до голови.

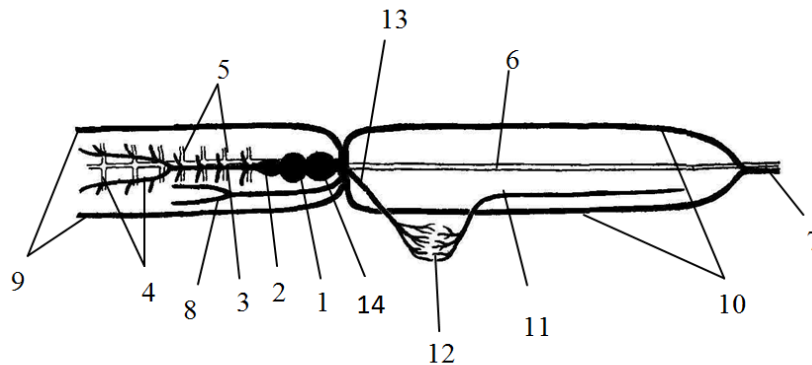


Рис. 29. Схема кровоносної системи річкової міноги:

1 – передсердя, 2 – шлуночок, 3 – черевна аорта, 4 – приносні артерії, 5 – виносні артерії, 6 – спинна аорта, 7 – хвостова артерія, 8 – під'язикова артерія, 9 – передні кардинальні вени, 10 – задні кардинальні вени, 11 – шлункова вена, 12 – воротна система печінки, 13 – печінкова вена, 14 – венозний синус

Венозна система складається з парних передніх та задніх кардинальних вен і яремно; непарної підкишкової вени, воротної системи печінки і печінкової вени. Всі вени несуть кров у венозний синус (кров у серці венозна).

Видільна система. Нирки мезонефричні, сечоводи (вольфові канали) відкриваються в сечостатевої синус. Нирки круглоротих мікроанатомічно суттєво відрізняються від таких у щелепоротих. Вони є першою фазою виникнення нирки гломерулярного фільтруючого типу. У круглоротих анатомічного об'єднання обох елементів – фільтруючого клубочка і сприймаючої фільтрат капсули – у складі гломерули нефрону ще не відбулося.

Статева система представлена непарними яєчниками і сім'яниками без вивідних протоків (порожнина тіла → статеві пори → сечостатевої синус). Запліднення зовнішнє. Тварини роздільностатеві.

Приблизно половина видів міног належить до прохідних видів, вони живуть у прибережних морських районах, а на нерест йдуть у річки. Під час міграцій міноги не живляться і живуть за рахунок накопичених запасів жиру. У період нересту збільшуються розміри спинних плавців, дегенерує кишечник, зникає жовчний міхур, припиняється функціонування залоз ротової лійки. Після нересту дорослі особини, як правило, гинуть. Отже, більшість міног – *моноциклічні* (розмножуються один раз впродовж життя). Лише окремі види є *поліциклічними*. Усі міксини – поліциклічні.

Ріст і розвиток міног і міксин суттєво відрізняються.

Міноги мають яйця з невеликим вмістом жовтка, тому з ікринки на світ з'являється личинка завдовжки близько 1 см, яку називають піскорийкою. Вона відрізняється від дорослої міноги відсутністю присмоктувальної лійки, недорозвиненими очима і більше схожа на ланцетника. Тільки через 4–5 років відбувається метаморфоз.

Розвиток міксин йде без метаморфозу, молода особина є зменшеною копією дорослої. Лише у 2004 році японським вченим вперше вдалося в лабораторних умовах вивести міксин з яєць. Чому раніше це не вдавалося? Річ у тім, що від запліднення до моменту, коли поділ яйця стає помітним, у міксин минає не декілька годин або діб (як у більшості хребетних), а приблизно 4 місяці. Просто ні в кого раніше не вистачало терпіння стільки чекати.

Нервова система примітивна. Головний мозок невеликий, дах його епітеліальний (без нервових волокон) і всі його п'ять відділів (передній, проміжний, середній, зачатковий мозочок і довгастий) лежать в одній площині (немає вертикальних вигинів). Нюхові доли великі (більші за передній мозок), на проміжному мозку зверху лежать пінеальний (майбутній епіфіз) та парієтальний (світлочутливе тім'яне око рептилій) органи. Від передньої частини дна проміжного мозку відходить пара зорових нервів, яка у круглоротих не формує перехресту (хіазми). Бічні стінки середнього мозку утворюють невеликі зорові доли, між якими є отвір. За середнім мозком розташований маленький мозочок. Його слабкий розвиток обумовлений простотою рухів круглоротих. Видовжений довгастий мозок переходить у спинний мозок. Спинний мозок і периферична нервова система мають високу автономність, мінога чи міксина без голови можуть рухатися.

Органи чуття примітивні. Найкраще розвинений нюх, який представлений непарною ніздрею та нюховою капсулою з пітуїтарним виростом (насос для забирання і виштовхування води з капсули). Важливим органом чуття у круглоротих є бічна лінія, яка дозволяє сприймати зміни току води, таким чином реєструючи наближення інших тварин або зустріч з перешкодами.

Органи слуху представлені внутрішнім вухом, міноги мають два напівколові канали, міксини – один.

Очі розвинені слабо, у міног редукована райдужна оболонка. Бачать лише контури предметів на незначній відстані. У міксин очі розвинені ще гірше.

На голові є слабкий електричний орган (міксини, морські міноги), який постійно генерує імпульси тривалістю 50–80 мілісекунд, створюючи навколо голови електричне поле напругою один мілівольт. За зміною цього поля визначається перешкода або наближення іншого організму.

Еволюційна історія Хребетних

Як свідчить палеонтологічний літопис, найдавнішими і найпримітивнішими викопними хребетними, виявленими у відкладах кембрію, ордовіку та силуру, які дожили до девону, були дрібні рибоподібні істоти – *Ostracodermi* **Щиткові**.

Ззовні щиткові мало схожі на круглоротих, проте дослідження, проведені у ХХ ст., зокрема роботи шведського палеонтолога *Е. А. Стенуіо*, показали, що щиткові – давні представники розділу *Agnatha Безщелепні*.

У багатьох щиткових, як і у круглоротих, була лише 1 непарна ніздря, розташована високо на голові; вони не мали парних плавців (рис. 30).

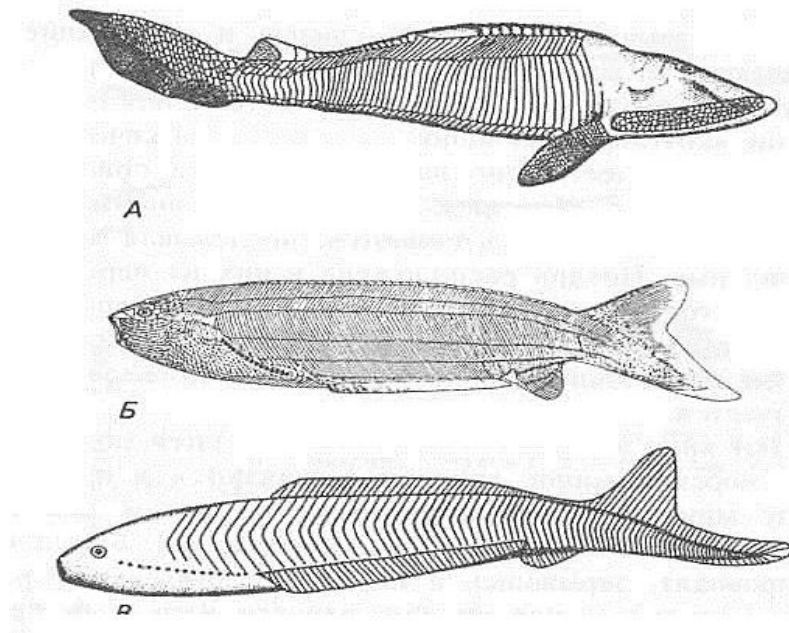


Рис. 30. Викопні щиткові:

*A – Hemicyclaspis (Osteostraci), Б – Pharyngolepis (Anaspida),
B – Jamoytius (Anaspida)*

Головні відмінності щиткових від сучасних круглоротих стосуються скелета. Усі щиткові були вкриті надійним кістковим панциром або в крайньому разі лусками.

Раніше вважали, що примітивні хребетні не мали кісток, їх скелет був повністю хрящовий. Проте вивчення щиткових свідчить про зменшення, а не збільшення окостеніння на пізніх етапах еволюції. **Це дозволяє вважати, що відсутність кісток у сучасних нижчих хребетних є вторинною, а не примітивною ознакою.**

Що стосується причин раннього розвитку кістки, то вони точно невідомі. Одне з припущень: на щиткових полювали велетенські ракоскорпіони, і зовнішній скелет був органом захисту. Висувалося також припущення, що панцир перешкоджав надмірним втратам води, проте жодна з ідей не є переконливою.

Щиткові – дуже різноманітна група давніх безщелепних тварин. Найбільш відомі з них – **Osteostraci** (рис. 30 А). Вони мали сильно збільшений головний відділ, більшу частину якого займали обширні зяброві мішки. Їх голова була вкрита суцільним кістковим панциром (рис. 31). Ретельне препарування таких панцирів дозволило детально вивчити будову зябрового апарату. Щелепи в *Osteostraci* відсутні, отже, вони були фільтраторами. У багатьох був хвіст, як у риб. Вони, як і сучасні міноги, мали одну ніздю, розташовану на спинному боці між очима.

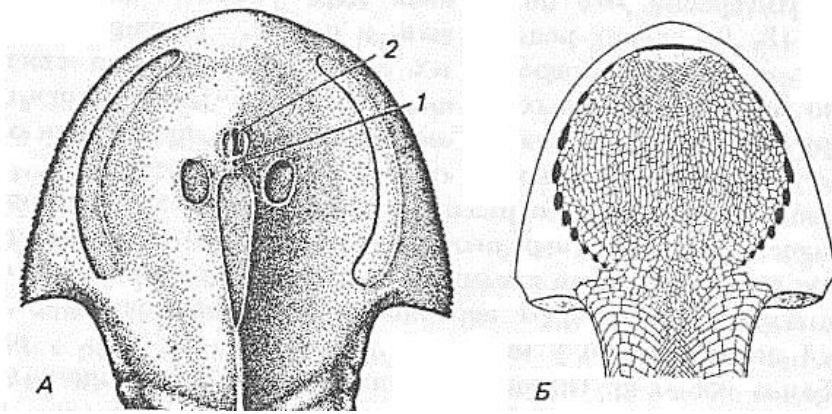


Рис. 31. Cephalaspis (Osteostraci).

Дорсальна (А) та вентральна поверхні головного відділу викопного Cephalaspis. 1 – пінеальний орган, 2 – ніздря

Ряд *Anaspida*. Представники мали одну непарну ніздрю на голові (рис. 30 Б). Це переважно придонні форми. Хвіст – ніби перевернутий акулчий. Товстого панцира не було, замість нього – тонкі лускоподібні пластинки. Вчені вважають, що могли бути і пелагічні форми, їх вважають близькими до предків міног.

Третій ряд *Heterostraci*. Голова одягнута великими кістковими пластинками, а решта тіла – дрібними кістковими лусками (рис. 32). Вони мали парні ніздрі. Внутрішніх окостенінь було дуже мало, тому дані про їх анатомію мізерні. Форма тіла досить обтічна, нагадує карикатурні зображення космічних кораблів, парні плавці відсутні. Очі розташовувалися з боків. Могли харчуватися падаллю, червами, напевно, були не тільки фільтраторами.

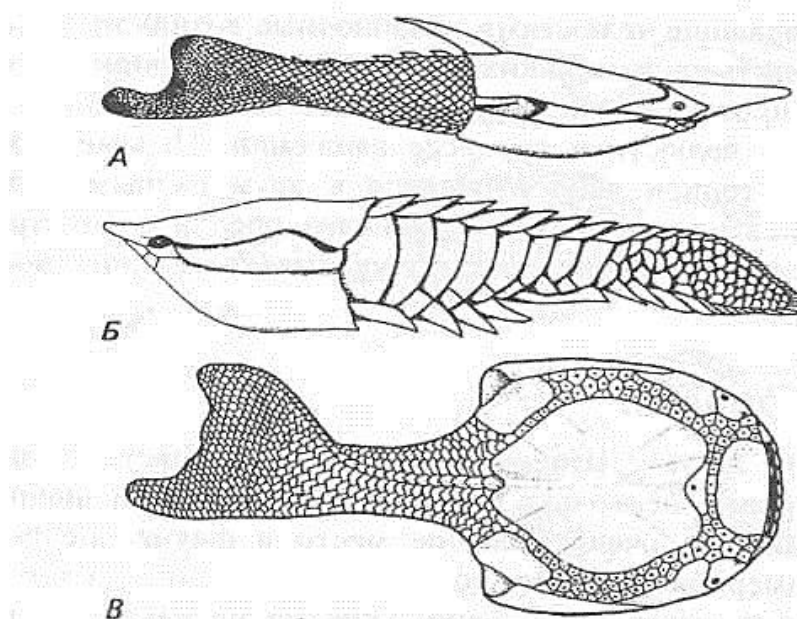


Рис. 32. Викопні щиткові.

Представники ряду Heterostraci: А – Arctolepis, Б – Coccosteus, В – Phyllolepis

Сучасні міноги, напевно, є сильно модифікованими нащадками *Anaspida*, походження міксин є спірним питанням.

Вважають, що хребетні зі щелепами виникли від якоїсь групи щиткових. Але знову ж ніяких проміжних форм немає і невідомо, як відбувалася еволюція. Щиткові досягли розквіту в силурі. У кінці силуру з'явилися більш прогресивні хребетні – деякі форми риб, які зайняли важливе місце в фауні девону, проте в кінці палеозою вимерли. Це були дивні форми, абсолютно не схожі на сучасних риб – представники класу *Placodermi* **Панцирні риби** (рис. 33).

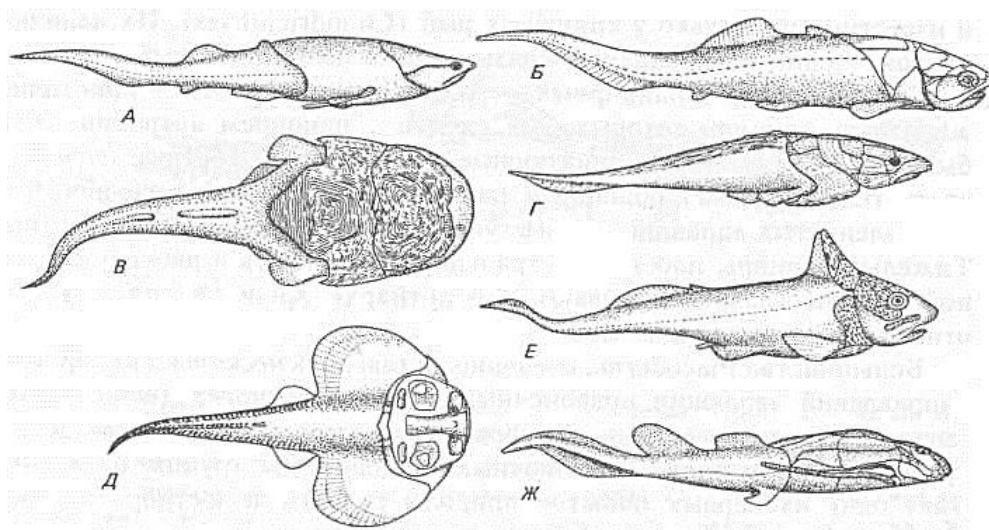


Рис. 33. **Панцирні риби *Placodermi***

Дрібні й великі за розмірами риби (до 6 м), вони мали щелепи і парні плавці. Голова і передня частина тулуба вкриті складним панциром із кісткових пластин, задня частина тіла вкрита лусками або гола. Це були *річкові риби* (підтверджено палеонтологічним літописом). Справжніх зубів у панцирних риб не було. Для розривання здобичі вони використовували скошені краї пластинок або окремі пластинки.

Найбільшою рибою девонського періоду був *дунклеостей* (рис. 34), його довжина тіла близько 10 м.



Рис. 34. **Череп дунклеостей**

Більшість *Placodermi*, напевно, лишилися осторонь від головного напрямку еволюції хребетних. Дана група, скоріше за все, відображає одну з перших спроб природи створити щелепоротих тварин. Більшість "експериментальних моделей" виявилися невдалими, проте, можливо, деякі панцирні риби, втративши панцир, дали початок акулам і химерам.

Близькі до панцирних риб – *Acantodii Щеленозяброві*. Ці риби з'явилися навіть раніше, ніж *Placodermi*, і хоча вони найбільше представлені у нижньодевонських річкових відкладах, їх рештки зустрічаються і у більш ранній час, в силурі (рис. 35). *Acantodii* мали дрібні та середні розміри. Напевно, жили в річках зі швидкою течією. Голова і тіло *Acantodii* вкриті лусковими пластинками і лусками, які нагадують ганоїдну луску кісткових риб. Хвіст був загнутий догори, як у акул. Парні плавці дуже своєрідні: кожен плавець підтримувався дуже товстим шипом, і окрім грудних та черевних плавців, у них було до п'яти пар додаткових парних плавців. Акантодій часто називають "шипуватими акулами".

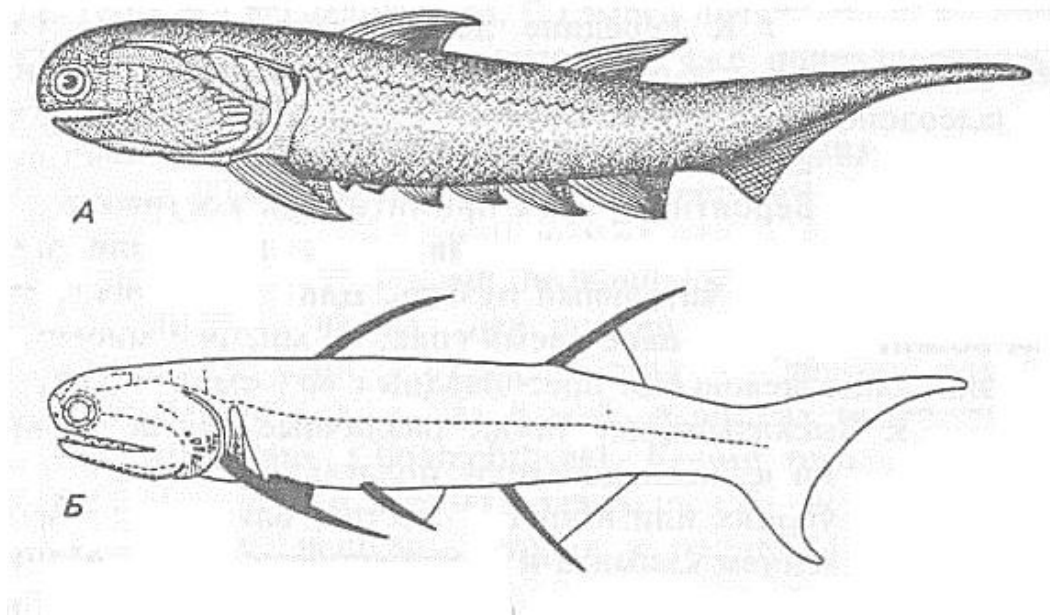


Рис. 35. *Acantodii*: А – *Climatius*, Б – *Ischnacanthus*

Розділ *Gnathostomata* Щелепороті

Що ж сприяло становленню щелепоротих? У яких екологічних умовах відбувалося формування цієї філогенетичної гілки хребетних?

Слід згадати, що перші хребетні, які належать до безщелепних, відокремилися від предкових форм в опріснених естуаріях і гирлах річок наприкінці ордовіка або на початку силуру і відразу ж дали початок декільком групам щиткових, які займали різні екологічні ніші. Уникаючи конкуренції, деякі з них почали просуватися далі в річки. В новому середовищі (більш швидка течія води) природний добір сприяв виникненню у цих тварин певних морфологічних перетворень:

- більш міцного внутрішнього скелету і потужної мускулатури;

- спеціальних органів руху і стабілізації тіла;
- більш досконалої центральної нервової системи і органів чуття.

Все це забезпечувало тваринам більшу рухливість і кращу орієнтацію у водоймах із більш швидкою течією.

У ході подальшої еволюції в них сформувався орган активного захоплення здобичі – щелепний апарат.

Накопичення зазначених ароморфозів і призвело в кінці силура до відокремлення групи щелепоротих, першими з яких були риби.

Надклас *Pisces* Риби

Клас *Chondrichthyes* Хрящові риби

та група *Osteichthyes* Кісткові риби

Риби, як і круглороті – первинно-водні хребетні, але належать до іншого розділу – щелепоротих, бо вони переважно хижаки. Вони мають сильні щелепи, вдосконалену локомоторну систему, можуть швидко рухатися. Риби – найбільша процвітаюча група хордових тварин, різноманітність представників групи *Osteichthyes* перевищує 27 000 сучасних видів, *Chondrichthyes* – близько 980 видів.

Зовнішня будова. Загальна форма тіла у більшості риб веретеноподібна, що зумовлює його добру обтічність та швидкий рух. Цьому ж сприяє лусковий покрив, який щільно прилягає до тіла, а також слиз, що виділяється численними шкірними залозами і вкриває всю поверхню тіла, зменшуючи силу тертя риб при русі у воді.

Проте форма тіла риб тісно пов'язана з конкретним середовищем, у якому вони живуть. Тому в межах надкласу можна бачити дуже велику різноманітність форм.

У риб у процесі еволюції з'являються парні кінцівки – *грудні* та *черевні* плавці, але вони виконують переважно роль стабілізаторів, несучих площин або рулів. Основну функцію руху виконує непарний хвостовий плавець. Спинний (або кілька спинних) й анальний плавці є своєрідними кілями, що надають тілу риби потрібної стійкості.

Будова плавців, їх розміщення на тілі не однакові у хрящових і кісткових риб, і навіть у межах одного класу спостерігається значна варіативність залежно від способу життя тих чи інших видів.

Шкіра складається з двох частин: багатошарового епітеліального епідермісу і волокнистого сполучнотканинного коріуму (або кутису, дерми).

В **епідермісі** розміщені численні одноклітинні залози, слизовий секрет яких не тільки сприяє зменшенню сили тертя під час плавання, але ще й завдяки своїм бактерицидним властивостям запобігає проникненню в шкіру хвороботворних мікроорганізмів. Крім того, шкірні залози виділяють особливі пахучі речовини – феромони, які стимулюють шлюбну поведінку риб. У деяких риб слиз має здатність осаджувати каламуть, і риба посеред забрудненої води плаває у чистій мікрозоні (наприклад, риба боро в

Південно-Східній Азії, двоцихна риба лепідосирен у Північній Америці).

У **коріумі** утворюються особливі захисні елементи – **луски**.

Розрізняють 4 типи лусок: у хрящових риб – **плакоїдна**; у кісткових риб – **космоїдна**, **ганоїдна**, **кісткова** (рис. 36).

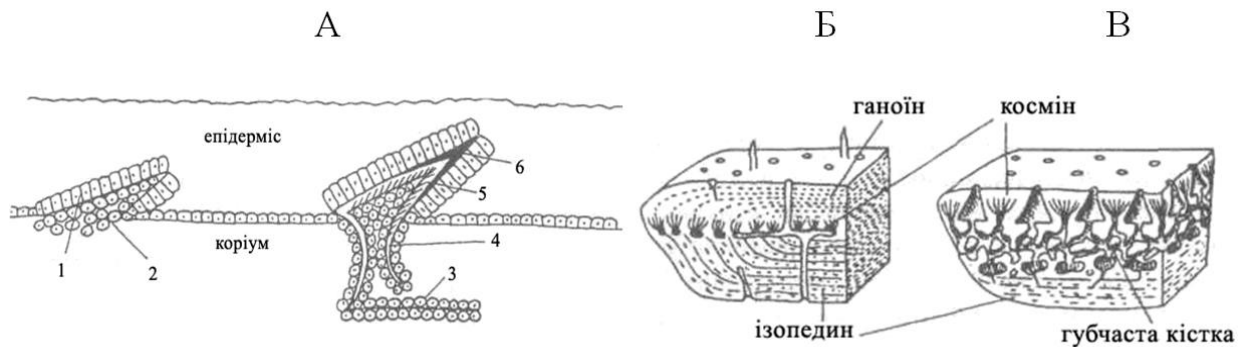


Рис. 36. Типи луски:

А – стадії розвитку плакоїдної луски:

1 – емалевий орган, 2 – одонтобласти, 3 – підготовка до формування основи, 4 – шийка, 5 – ортодентин, 6 – дуродентин;

Б – ганоїдна луска, В – космоїдна луска

Плакоїдна луска складається з товстої округлої пластинки з зубцем (шипом) на її поверхні, вершина якого спрямована назад. Зубець плакоїдної луски утворений **дентином** – особливою речовиною, близькою до кістки, але більш щільною і пронизаною радіальними канальцями, в які заходять відростки одонтобластів. Зубець вкритий **дуродентином** (прозорим, скловидним дентином, який ще називають вітродентином), що являє собою емалеподібну речовину (але не емаль). Такі луски забезпечують хрящовим рибам надійний механічний захист. Плакоїдна луска доволі потужна зброя. Наприклад, відомо що люди найчастіше страждають не від укусів акул, а від їх шкіри, доторкування до якої призводить до серйозних пошкоджень м'яких тканин. До речі, зуби хрящових риб є похідними плакоїдної луски.

Космоїдна луска була властива викопним двоцихним і кистеперим рибам і є видозміною плакоїдної луски, яка в процесі еволюції зливалася до купи. Ця луска має округлу або ромбічну форму, не налягає одна на одну, а лише прилягає, утворюючи, за висловом палеонтологів, "паркет". Космоїдна луска складається з 4-х послідовно розміщених шарів дентину і кісткової речовини. Зверху луска прикрита **ганоїном** (видозміненим дентином), під яким розміщений шар також дентиноподібної речовини – **косміну**; нижче лежать два шари кісткової речовини – **губчаста** кістка, де проходять кровоносні судини, і **шарувата** кістка (**ізопедин**), котра забезпечує міцність луски.

За теоретичними міркуваннями (Гудрич), космоїдні луски утворилися внаслідок з'єднання плакоїдних зубчиків з кістковими острівцями коріуму. Злиті разом плакоїдні зубчики дали ганоїдну і космоїдну речовину, а кісткові острівці – губчасту кістку та ізопедин. Пізніше ці теоретичні думки були підтверджені дослідженнями палеонтологів.

Космоїдні луски забезпечували тілу риб не тільки механічний захист,

але й міцність, що пояснюється відносно слабким внутрішнім скелетом давніх риб і потужністю їх лусок: чим давніші риби і слабший їх осьовий скелет, тим потужнішими були їх луски.

Ганоїдна луска виникає еволюційно з космоїдної шляхом редукції косміну і губчасто-кісткового шару. Вона також вкривала тіло викопних риб, а серед сучасних збереглась у багатопероподібних, панцирнікоподібних і осетроподібних.

У подальшому в еволюції лусок відбувається редукція ганоїдного шару, і луска стає виключно **кістковою**, складеною тільки з **ізонедину**. Така кісткова луска у вигляді тонкої пластинки (за формою – циклоїдної або ктеноїдної) властива більшості сучасних кісткових риб.

Отже, еволюція шкірного скелета риб проходила шляхом поступового регресу.

Причини розвитку шкірного скелету до кінця не з'ясовані. Є кілька поглядів на це питання. Найбільшої уваги заслуговує гіпотеза фізіолога Є. Тарло (1964), згідно з якою шкірний скелет у давніх хребетних утворювався як депо відкладання кальцію через недосконалий ще кальцієвий обмін в організмі. А потім ця особливість була закріплена природним доббором, як корисний утвір, що виконує в риб функцію механічного захисту й опори.

Окрім зазначених вище особливостей зовнішньої будови риб, є й інші ознаки, за якими розрізняються окремі класи. Це може продемонструвати табл. 1.

Таблиця 1

Особливості зовнішньої будови риб

Клас Хрящові риби <i>Chondrichthyes</i>	Група Кісткові риби <i>Osteichthyes</i>
Парні плавці розміщені горизонтально	Парні плавці розміщені вертикально
Хвостовий плавець гетероцеркальний	Хвостовий плавець гомоцеркальний
Луска плакоїдна	Луска кісткова (зрідка – ганоїдна чи космоїдна)
Передній кінець голови витягнутий у рострум	Рострума немає
Є бризкальце	Бризкальця немає
Зябрової кришки немає	Є зяброва кришка
По боках голови – 5 (іноді більше) зябрових щілин	Є тільки 1 пара зябрових щілин

Гідродинамічні та гідростатичні пристосування риб. Швидкі води рік формували, насамперед, різноманітні гідродинамічні і гідростатичні пристосування, які забезпечували найефективніше використання рибами нового середовища. До них належать:

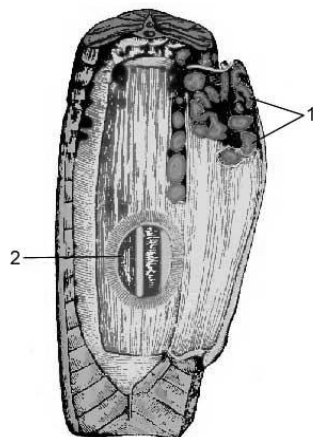
1. Обтічна, веретеноподібна або торпедоподібна форма тіла.
2. Парні плавці, які виникали спочатку як горизонтальні несучі лопаті, що дозволяли риbam утримуватися проти течії води. У філогенетично давніших хрящових риб горизонтальне положення плавців збереглося.
3. Плавучість, або відносна невагомість (здатність триматися у товщі води без особливих зусиль), яка визначається відношенням щільності тіла риби до щільності води.

У багатьох нектонних риб плавучість нейтральна (її показник дорівнює нулю). Це акули, осетри, короп, судак та ін. У придонних риб показник плавучості стає від'ємним (у морського чорта – 0,03, у камбали – 0,06, у ската – 0,07, у глибоководних риб – навіть 0,12).

У риб плавучість досягається різними засобами. Так, у хрящових риб у печінці накопичуються великі запаси жиру (14–25 % від загальної маси тіла), що зменшує питому вагу тіла. У такий спосіб ці риби отримують відносну невагомість.

У кісткових риб виник спеціальний гідростатичний орган – **плавальний міхур**, він має вигляд порожнистого виросту спинної частини стравоходу. Залежно від того, чи зберігається зв'язок плавального міхура зі стравоходом, риби є відкритоміхурові та закритоміхурові.

Плавальний міхур заповнений газами, що потрапляє туди при заковтуванні мальком атмосферного повітря. Зазвичай у плавальному міхурі таке співвідношення газів: кисню – 15 %, азоту – 83 %, вуглекислого газу – 2,0 %. У глибоководних риб кількість кисню сягає до 70 %. У подальшому вилучення газів з плавального міхура або надходження в нього здійснюється під контролем нервової системи завдяки двом утворам: "газовій залозі", яка виділяє гази в порожнину міхура, і "овалу", де відбувається поглинання газів з міхура кров'ю (рис. 37).



*Рис. 37. Плавальний міхур річкового окуня
(розтягтий з черевного боку):*

1 – газова залоза, 2 – овал

"Газова залоза", або так зване "червоне тіло", знаходиться на вентральній стінці задньої частини плавального міхура риби і постачається кров'ю через своєрідну структуру, що називається "**дивовижною сіткою**"

(рис. 38). Форма цієї сітки, як і самої газової залози, у різних видів риб відмінна, але загальний принцип її будови і функції є єдиним: артерія, котра постачає кров у газову залозу, розпадається на численні капіляри, розміщені паралельно один до одного, а потім знову збираються в одну судину, яка і входить у залозу. Так само і вена, яка виносить кров від газової залози, розпадається спочатку на безліч паралельних капілярів, що розміщуються дуже щільно поміж артеріальними капілярами, а потім знову зливаються разом, утворюючи суцільну вену.

Кількість капілярів дуже велика. Наприклад, у вугра нараховується понад 100000 артеріальних і стільки ж венозних капілярів, що разом становить по 400 метрів капілярів кожного типу, а сумарна площа поверхні стінок капілярів дорівнює 200 см². І все це займає об'єм 64 мм³ (приблизний об'єм краплі води!).

Кров, що відтікає від плавального міхура по венозних капілярах "дивовижної сітки", зустрічається з протилежним напрямком руху крові в артеріальних капілярах. Гази ж, розчинені у венозній крові, через величезну площу стінок судин швидко дифундують в артеріальну кров, у результаті чого плавальний міхур постійно поповнюється газами. Накопиченню газів у плавальному міхурі сприяє різноспрямований рух крові по венозних і артеріальних капілярах "дивовижної сітки", яка таким чином функціонує як типова протитечійно-примножувальна система, здатна концентрувати гази або інші речовини. До речі, аналогічний протитечійний примножувач характеризує зябра риб, легені птахів, нирки вищих хребетних та деякі інші органи, завдяки чому значно підвищується ефективність обмінних процесів у них.

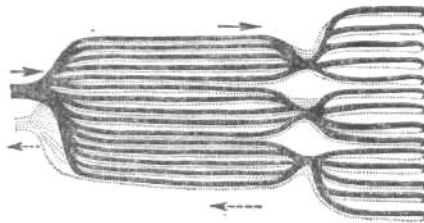


Рис. 38. Будова "дивовижної сітки" плавального міхура риб

Краще уявити роботу газової залози і "дивовижної сітки" можна з наступної схеми (рис. 39). Газова залоза виділяє молочну кислоту, яка надходить у кров і знижує здатність гемоглобіну з'єднуватися з киснем. При цьому спостерігається так званий ефект Роота: під дією кислоти з допомогою фермента карбоангідрази оксигемоглобін віддає кисень, що з еритроцитів потрапляє в плазму крові, і тому у венозній крові, яка відтікає від газової залози, вміст розчиненого в плазмі газу підвищується. Протікаючи по "дивовижній сітці", завдяки протитечійності і великій площі контакту капілярів, кисень із венозних капілярів переходить в артеріальні і поступово накопичується в петлі, яка формує протитечійний примножувач.

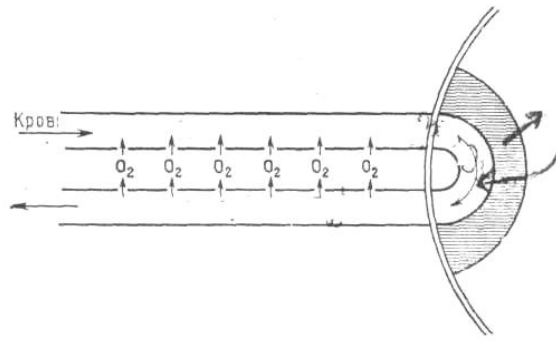


Рис. 39. Схема дії протитечійно-примножувального механізму в "дивовижній сітці"

(на прикладі окремо взятої пари артеріальних і венозних капілярів)

Норвезький учений Х. Стеен з'ясував, що одним з факторів, який обумовлює такий процес, є різна кінетика реакцій зв'язування гемоглобіну з киснем і його віддачі.

Так, під дією молочної кислоти оксигемоглобін дуже швидко звільняється від кисню (з напівперіодом 50 мілісекунд), а реакція, що йде у протилежному напрямі – з'єднання гемоглобіну з киснем – навпаки, відбувається дуже повільно (напівперіод 10–20 секунд).

У результаті весь кисень, що звільняється з гемоглобіну у петлі "дивовижної сітки", не встигає далі знову приєднатися до гемоглобіну за той короткий час, поки кров тече по венозних капілярах. Завдяки цьому в них залишається високий парціальний тиск кисню, що й зумовлює його дифузію в артеріальні капіляри і накопичення у петлі "дивовижної сітки".

Для видалення газів із міхура служить інший специфічний утвір риб – "овал", який знаходиться на дорзальному боці задньої частини плавального міхура і є потоншеною ділянкою його стінки у вигляді своєрідного сфінктера з розміщеними по краях кільцевою і радіальною мускулатурою. Завдяки цим м'язам розміри отвору "овала" можуть змінюватися. При розкритому "овалі" гази дифундують у відповідне судинне сплетення, де відбувається їх поглинання кров'ю. При скороченні сфінктера зменшується поверхня сутикання "овала" з судинним сплетенням і резорбція газів припиняється. Таким чином, змінюючи вміст газів у плавальному міхурі, риба може змінювати питому вагу тіла і його плавучість.

Проте цим не обмежуються всі функції плавального міхура. Як з'ясовано, плавальний міхур може сприймати звукові коливання, брати участь у визначенні глибини занурення риби. Деякі риби можуть за допомогою плавального міхура видавати своєрідні звуки. Крім того, плавальний міхур може бути додатковим органом дихання (наприклад, у дводішних риб він функціонує як легеня).

Скелет побудований у всіх риб за єдиним планом. Проте є і суттєві відмінності. Перш за все, вони стосуються будівельного матеріалу: у сучасних хрящових риб скелет повністю хрящовий, у кісткових риб, – в основному, кістковий (хоча у деяких, наприклад, у осетрових, хрящові елементи зберігаються і навіть переважають).

Нещодавно австралійські вчені знайшли у химери *Callorhinchus milii*, яка належить до хрящових риб, білки і гени, які у ссавців беруть участь у формуванні кісток. У химери вони працюють так само, проте кісткової тканини у сучасних хрящових риб немає. Це, вважають вчені, підтверджує стару гіпотезу про те, що відсутність кісток у сучасних хрящових риб є еволюційною втратою, і зовсім не рисою примітивності, як вважали раніше, у їх предків був масивний кістковий панцир.

Кісткові елементи скелета утворюються або шляхом заміщення хряща (такі кістки називаються **хондральними** чи **заміщувальними**), або шляхом розвитку окостенінь у шкірі (такі кістки називаються **дермальними**, або **шкіряними**, **покривними**).

Топографічно і за походженням скелет риб може бути поділений на 3 відділи: осьовий, вісцеральний, скелет кінцівок та їх поясів.

Осьовий скелет. До складу осьового скелета належить хребетний стовп (осьовий посткраніальний) і мозкова частина черепа (нейрокраніум). Ці відділи утворені філогенетично з навколохордової оболонки предків хребетних – прокраніат.

Хребетний стовп. У всіх риб він складається з окремих **амфіцельних** (двоввігнутих) хребців (рис. 40). У таких хребців увігнутість є і на передній, і на задній зчленівних поверхнях.

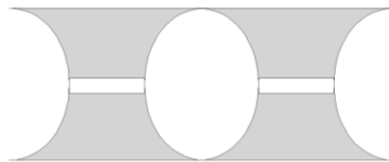


Рис. 40. Амфіцельні хребці риб

Еволюційний розвиток тіл хребців йшов у напрямку поступової редукції хорди, яка була єдиним скелетом у предків хребетних і не могла забезпечити у подальшому все більше зростаючі потреби в посиленні міцності скелета для збільшення швидкості руху тварин. У риб хорда збереглась у вигляді тоненького утвору всередині тіл хребців, а у просторі між амфіцельними хребцями вона розширена і, в цілому, протягом усього хребетного стовпа має вигляд намиста.

Від тіл хребців відходять **верхні** та **нижні** дуги.

Верхні дуги у всіх хребців зростаються своїми кінцями, утворюючи **верхні остисті відростки** (служать для прикріплення м'язів), а між основами цих дуг формується **спинномозковий канал**.

У хребців тулубного і хвостового відділів хребта положення нижніх дуг не однакове (рис. 41).

Нижні дуги в тулубових хребцях короткі, спрямовані у боки, утворюючи **поперечні відростки**, до яких у кісткових риб прикріплюються ребра, що разом зі стінками тіла захищають внутрішні органи. **Нижні дуги**, як і верхні дуги, у **хребцях хвостового відділу** всіх риб зростаються своїми

кінцями, утворюючи *нижні остисті відростки* і формуючи *гемальний канал*, де проходять відповідні кровоносні судини – хвостові артерії і вени.

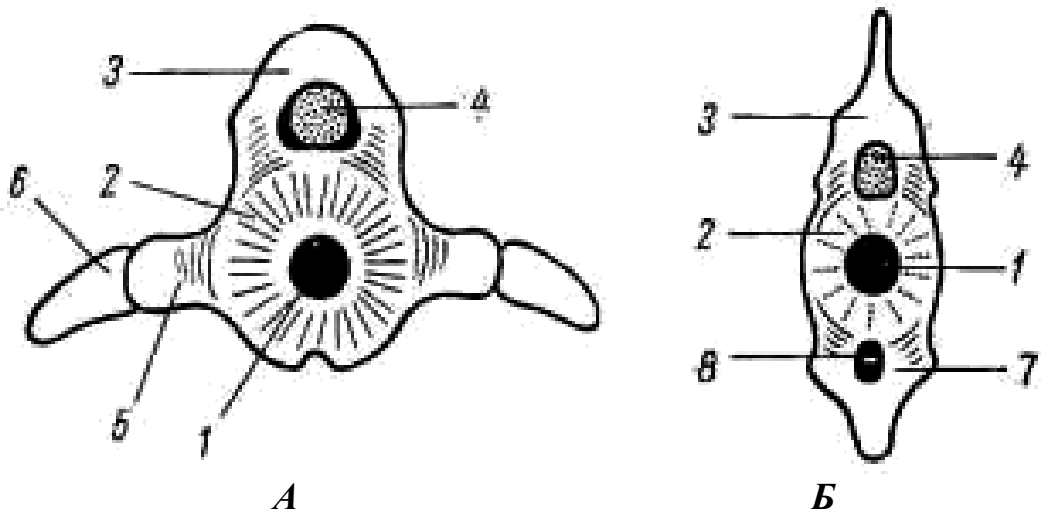


Рис. 41. Схема будови тулубового (А) і хвостового (Б) хребців риби:

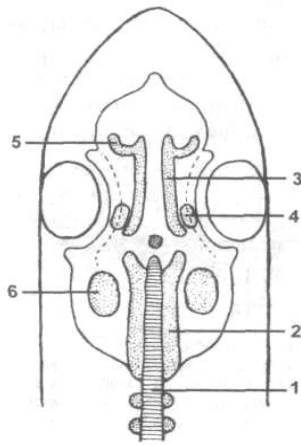
1 – хорда, 2 – тіло хребця, 3 – верхня дуга, 4 – спинномозковий канал, 5 – поперечний відросток, 6 – ребро, 7 – нижня дуга, 8 – гемальний канал

Зазначена особливість хребців хвостового відділу пов'язана з тим, що саме він стає основним рушієм, і зростаючі нижні дуги разом з нижніми остистими відростками, по-перше, надають хвостовій частині більшої міцності, по-друге, утворений тут гемальний канал запобігає пошкодженню кровоносних судин під час сильних згинальних рухів хвоста.

Мозковий череп, або нейрокраніум. У хрящових риби (рис. 42) він є продуктом зростання основної пластинки, яка утворюється шляхом злиття навколохордових хрящів – *парахордаль* і *трабекул*, з трьома парними капсулами органів чуття (нюховою, зоровою, слуховою) і у вигляді цілісної мозкової коробки з усіх боків оточує головний мозок. Передній кінець черепа витягнутий у *рострум* (носовий виріст). Шляхом вростання першого хребця формується потиличний відділ черепа.

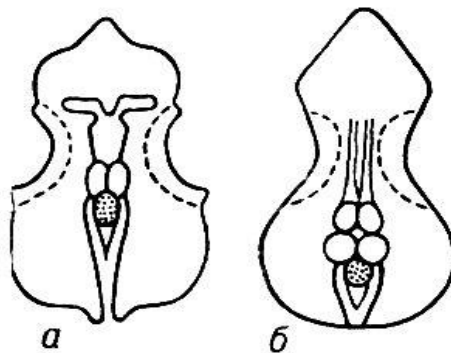
Нейрокраніум не поділяється на окремі структурні елементи, але за функціями можна виділити такі відділи: **потиличний, слуховий, зоровий, нюховий.**

Основа черепа широка, стінки орбіт сильно розсунуті, і між ними утворюється значний простір, де розміщується головний мозок. Такий тип черепа називається **платибазальним** (рис. 43).



**Рис. 42. Формування хрящових зачатків
нейрокраніуму акули:**

1 – хорда, 2 – парахордалії, 3 – трабекули, 4 – бічні хрящі,
5 – нюхові капсули, 6 – слухові капсули



**Рис. 43. Положення головного мозку в платибазальному (а)
та тропібазальному (б) черепах**

У **кісткових** риб мозковий череп характеризується тим, що, по-перше, хрящі заміщуються хондральними кістками, по-друге, утворюються дермальні кістки (філогенетично вони є рештками первинного кісткового панцира давніх риб).

Хондральні окостеніння становлять основу черепа: в потиличному відділі – 4 **потиличні** кістки (нижня, верхня і дві бічні); в слуховому відділі – 5 парних (з боків черепа) **вушних** кісток; у зоровому відділі – всього 5 кісток (непарна **основна клиновидна** кістка і дві парні кістки – **крилоклиновидна** і **оноклиновидна**); в нюховому відділі – 3 кістки (непарна **середня нюхова** і парна **бічна нюхова**). До речі, нейрокраніум кісткових риб має вузьку основу через великі очі, між якими залишається лише тонка перегородка, і головний мозок розміщується позаду орбіт. Такий череп називається **тропібазальним** (див. рис. 43).

Дермальні, або покривні, кістки формують покрив і дно черепа. **Покрівля** черепа складається з 3 парних кісток – **тім'яних, лобових і носових**.

Дно черепа складається з довгої паличковидної кістки – *парасфеноїда* і непарного *леміша*, що лежить попереду. Функцію дна черепа виконують також гомологи піднебінно-квадратного хряща (піднебінна, квадратна і криловидні кістки з вісцерального скелета).

Загальний вигляд черепа кісткової риби показано на рис. 44.

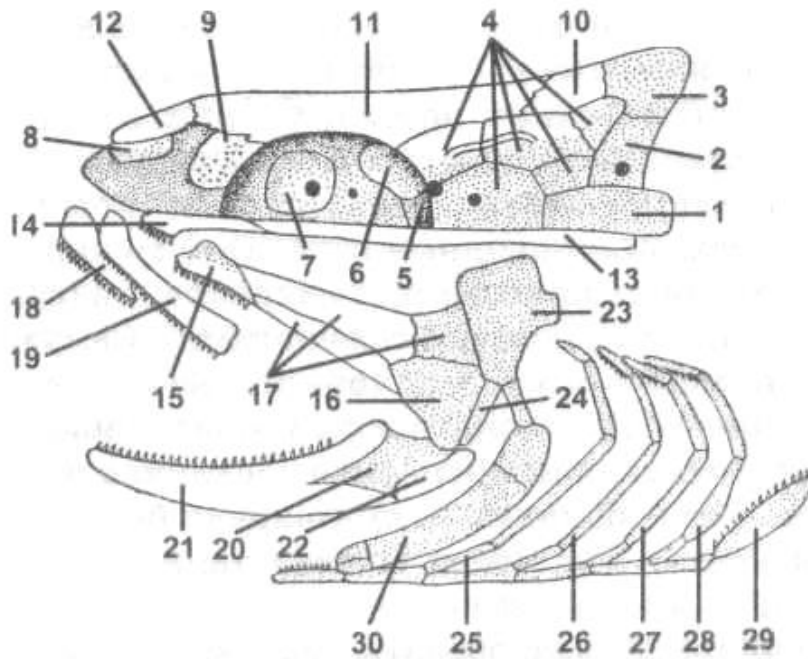


Рис. 44. Схема черепа кісткової риби:

Нейрокраніум: 1 – нижня потилична кістка, 2 – бічна потилична, 3 – верхня потилична, 4 – вушні кістки, 5 – основна клиновидна, 6 – крилоклиновидна, 7 – ококлиновидна, 8 – міжнюхова, 9 – бічна нюхова, 10 – тім'яна, 11 – лобна, 12 – носова, 13 – парасфеноїд, 14 – леміш.

Вісцеральний скелет: 15 – піднебінна, 16 – квадратна, 17 – криловидні, 18 – міжщелепна, 19 – верхньощелепна, 20 – зчленівна, 21 – зубна, 22 – кутова, 23 – гіомандибуляре, 24 – симплектикум, 25–29 – зяброві дуги, 30 – гіоїд

Вісцеральний скелет, або спланхнокраніум, розвинувся з однома-
нітних вісцеральних (зябрових) дуг, які у предків підтримували глотку, а у
риб поділяється на: **щелепну, під'язикову та зяброві дуги.**

Вони утворилися, відповідно, з III, IV і V вісцеральних дуг
примітивних хребетних; I і II вісцеральні дуги у хрящових риб перетворились
на губні хрящі, а у кісткових риб редукувалися.

У хрящових риб **щелепна дуга** утворена двома парними хрящами:
піднебінно-квадратним, який виконує функцію верхньої щелепи, і **меккелевим**,
який виконує функцію нижньої щелепи.

Під'язикова дуга складається з двох парних (**гіомандибуляре, гіоїд**) та
одного непарного (**копула**) хряща. Верхні кінці обох гіомандибуляре рухомо
прикріплюються до слухового відділу мозкового черепа, а нижні – також
рухомо зчленовуються з обома елементами щелепної дуги. Отже, гіоманди-

буляре ніби підвішує щелепну дугу до мозкового черепа, через що і називається ще *підвіском*.

Такий тип з'єднання щелепної дуги (точніше – піднебінно-квадратного хряща або його гомологів) з мозковим черепом – через гіомандибуляре – називається **гіостилією** і є характерним для більшості сучасних риб. Проте у деяких риб спостерігається **амфістилія** (наприклад, у найбільш давніх і примітивних акул), коли піднебінно-квадратний хрящ прикріплюється до мозкового черепа подвійно: в задній частині – за допомогою гіомандибуляре, а спереду – безпосередньо з основою мозкового черепа. Є ще й третій тип з'єднання щелепної дуги з мозковим черепом – **аутостилія** (безпосереднє зростання піднебінно-квадратного хряща з мозковою коробкою), котра властива підкласу суцільноголових з класу хрящових риб.

Позаду під'язикової дуги розміщені 5 (у деяких риб 6–7) пар членистих **зябрових дуг**, поділених широкими міжзябровими перегородками, а між щелепною і під'язиковою дугою знаходиться **бризкальце** – рудимент однієї з зябрових щілин.

Цілковим череп хрящових риб показаний на рис. 45.

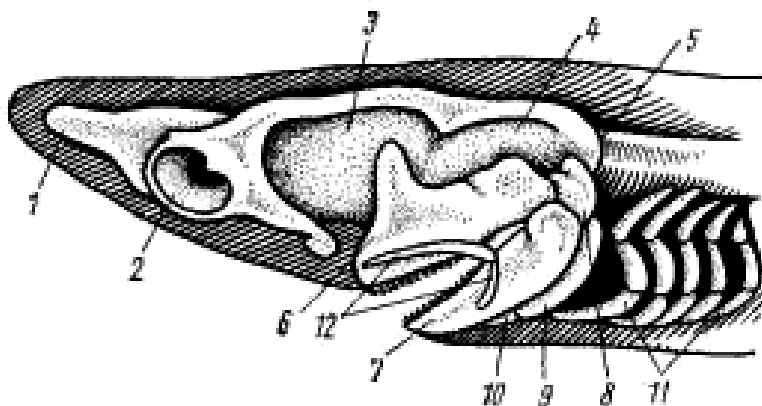


Рис. 45. Череп акули збоку:

Нейрокраніум: 1 – рostrум, 2 – нюхова капсула, 3 – очниця, 4 – слухова капсула, 5 – потиличний відділ.

Вісцеральний скелет: 6 – піднебінно-квадратний хрящ, 7 – меккелів хрящ, 8 – гіомандибуляре, 9 – гіоїд, 10 – копула, 11 – зяброві дуги, 12 – губні хрящі

У **кісткових риб** (див. рис. 44) вісцеральний скелет у процесі еволюції зазнав змін, особливо **щелепна дуга**.

Піднебінно-квадратний хрящ у своїй передній частині замістився **піднебінною**, в задній частині – однією хондральною **задньою криловидною** і **квадратною** кістками. Середня частина піднебінно-квадратного хряща обросла двома покривними кістками, які також названі **криловидними (зовнішня та внутрішня)**, але дермального походження.

При цьому важливо відмітити, що система зазначених кісток у кісткових риб втрачає функцію верхньої щелепи, з якої вони утворились, і починає підтримувати дно мозкового черепа (разом з парасфеноїдом і лемішем). У подальшій еволюції хребетних ці кістки безпосередньо увійшли до dna черепа.

Отже, в процесі еволюції вісцерального скелета відбулася зміна не тільки самого органу, але й його функції. Це було зумовлене потребою зміцнення мозкового черепа в кісткових риб у зв'язку зі збільшенням їх рухливості.

Природно, що в такому разі верхня щелепа повинна була розвинутися додатково, але вже з іншого матеріалу. Вторинна верхня щелепа кісткових риб утворена парними дермальними *передщелепною* і *верхньощелепною* кістками.

Меккелів хрящ у процесі еволюції також зазнав змін, а саме: його задня частина замістилася хондральною *зчленівною* кісткою, а решта – обросла потужною *зубною* і маленькою *кутовою* (обидві – дермального походження).

Таким чином, у щелепній дузі кісткових риб розрізняють *первинні* і *вторинні* щелепи.

Первинні утворені переважно хондральними кістками і гомологічні піднебінно-квадратному і меккелевому хрящам хрящових риб. У верхній щелепі кісткових риб вони представлені спереду змішаною за походженням піднебінною кісткою, ззаду – також хондральною квадратною кісткою, а поміж ними – трьома криловидними, з яких лише одна (задня криловидна) є хондральною за походженням, інші ж дві (зовнішня і внутрішня криловидні) мають дермальне походження. У нижній щелепі хондральною є лише одна зчленівна кістка, а решта (зубна і кутова) – дермальні, які обростають залишковий меккелів хрящ.

Вторинні щелепи у кісткових риб представлені новоутвореними кістками дермального походження – передньощелепною, верхньощелепною і зубною. Саме вторинним щелепам належить основна функція захоплення їжі. Додаткову функцію утримання здобичі виконують зуби, розміщені на піднебінних кістках і леміші.

Під'язикова дуга у кісткових риб видозмінилася мало. Хрящ замістився кісткою. Дещо ускладнюється будова під'язикової дуги: від гіомандибуляре відчленувалася додаткова кістка – *симплектикум*, який у кісткових риб вільним кінцем з'єднується з квадратною кісткою. Під'язикова дуга зберегла функцію прикріплення первинної щелепної дуги до мозкового черепа (гіостиля), яка тим часом почала виконувати також роль опори для *зябрової кришки* – нового кісткового утвору в кісткових риб.

Зяброві дуги (у хрящових риб – 5 пар; у кісткових риб – 4 пари і п'ята, недорозвинена) членисті і об'єднуються знизу за допомогою непарних хрящових або кісткових елементів – копул.

Новоутворенням у кісткових риб, порівняно з хрящовими, є **зяброві кришки**, кожна з яких складається з 4-х кісток дермального походження (рис. 46).

У цілому, вісцеральний скелет (спланхнокраніум) розміщується у головному відділі тіла риб і є взаємопов'язаною складовою частиною єдиного черепа.

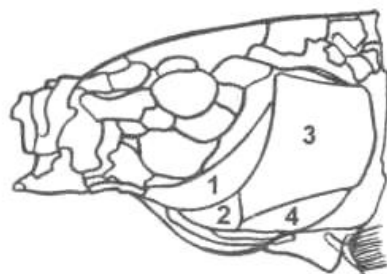


Рис. 46. Кістки зябрової кришки:

1 – передкришка, 2 – міжкришка, 3 – кришка, 4 – підкришка

Скелет кінцівок у всіх риб побудований за єдиним планом, але у представників різних класів є деякі відмінності.

Скелет непарних плавців (спинного, хвостового, анального) майже тотожний у хрящових і кісткових риб, відрізняється лише матеріалом (хрящовий або кістковий) і складається з паличковидних радіальних променів – **птеригіофорів**. До верхніх кінців птеригіофорів рухомо кріпляться шкіряні промені – **еластотрихії** (з рогоподібної речовини – у хрящових риб) і **ленідотрихії** (з кісткової речовини – у кісткових риб), які підтримують плавцеву лопать.

Особливої уваги заслуговує **хвостовий плавець**, який має різну будову у хрящових і кісткових риб.

У хрящових риб він **гетероцеркальний** (рис. 47), тобто нерівнолопатевий; до того ж у більшу верхню лопать заходить хребетний стовп.

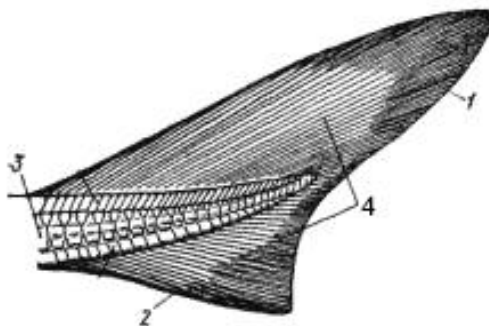


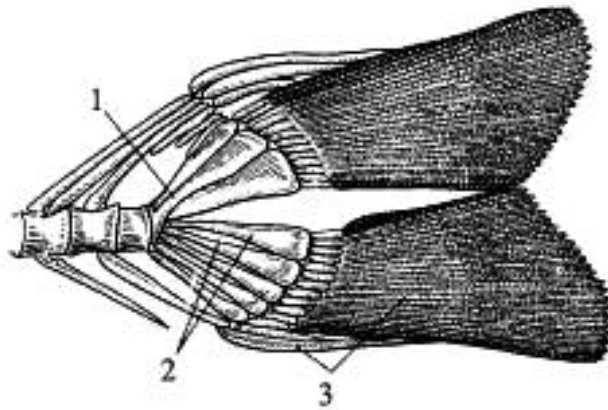
Рис. 47. Хвостовий плавець акули:

1 – верхня лопать, 2 – нижня лопать, 3 – хребетний стовп, 4 – еластотрихії

Гетероцеркальний хвостовий плавець є більш давнім утвором. Він був характерним для силурійських щелепозябрових риб і в процесі подальшої еволюції зберігся у хрящових риб та перших кісткових (надряди кистеперих і палеонісків). Ці нижчі водні хребетні не мали ще плавального міхура, а гідростатичну функцію виконував саме гетероцеркальний хвостовий плавець: змахи більших лопатей зумовлювали певний напрямок руху тіла – догори чи донизу.

У більшості кісткових риб хвостовий плавець **гомоцеркальний**, або рівнолопатевий (рис. 48). Однак симетрія його тільки зовнішня. В середині він асиметричний: у верхню лопать заходить кілька останніх хвостових хребців, зрослих між собою в одну видовжену кістку – **уростиль**, від якого

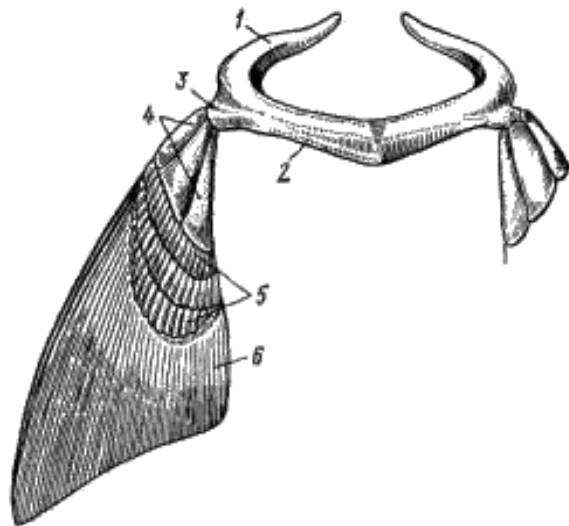
відходять верхні остисті відростки – *уроневралії*, а в нижню лопать спрямовані нижні остисті відростки, що розростаються у широкі пластинки – *гіпуралії*.



*Рис. 48. Скелет хвостового плавця судака:
1 – уростиль, 2 – гіпуралії, 3 – лепідотрихії*

Скелет парних плавців побудований складніше, що пов'язано зі значно більшою різноманітністю функцій, які вони виконують. Від вільних кінцівок слід відрізнити **пояси кінцівок**, котрі служать опорою для плавців. Принципова схема будови парних плавців та їх поясів у хрящових і кісткових риб однакова, відмінності – в деталях.

У **хрящових** риб скелет **грудних** (рис. 49) і **черевних** (рис. 50) плавців аналогічний і складається з трьох послідовно розміщених рядів скелетних елементів: **базалій, радіалій, еластотрихій**.



*Рис. 49. Плечовий пояс та скелет грудного плавця акули:
1 – лопатка, 2 – коракоїд, 3 – зчленівний відросток, 4 – базалії,
5 – радіалії, 6 – еластотрихії*

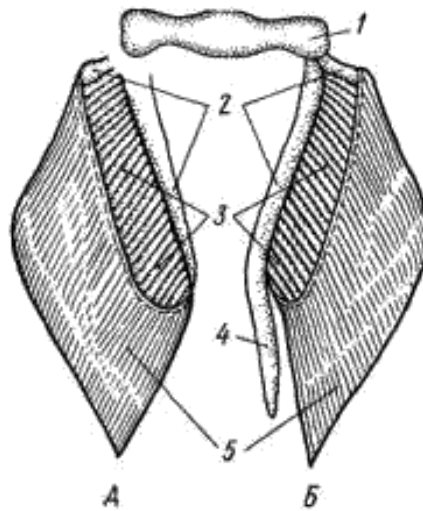


Рис. 50. Тазовий пояс та скелет черевних плавців акули:

А – палець самки, Б – палець самця:

*1 – тазова пластинка, 2 – базальний хрящ, 3 – радіалії,
4 – копулятивний відросток базального хряща, 5 – еластотрихії*

У **кісткових** риб скелет парних плавців у процесі еволюції спрощується за рахунок редукції базалій, а в черевних плавцях – ще й радіалій. Таким чином, внутрішній скелет грудних плавців кісткових риб складається лише з 2 рядів скелетних елементів – одного ряду **радіалій** і одного ряду **лепідотрихій** (рис. 51), а в черевних плавцях залишаються лише шкіряні промені – **лепідотрихії** (рис. 52).

Таке спрощення парних плавців у кісткових риб зумовлене тим, що вони несуть менше навантаження, оскільки в цих риб розвивається більш ефективна система гідростатичних і гідродинамічних пристосувань, забезпечуючи стійкість тіла, його маневровість тощо.

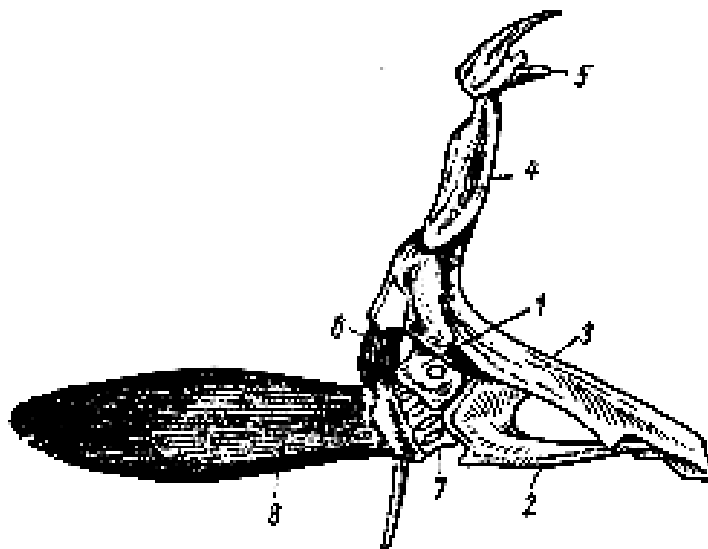


Рис. 51. Плечовий пояс та грудний палець судака:

*1 – лопатка, 2 – коракоїд, 3 – клейтрум, 4 – надклейтрум,
5 – задньотім'яна кістка, 6 – задньоключична кістка, 7 – радіалії, 8 – лепідотрихії*

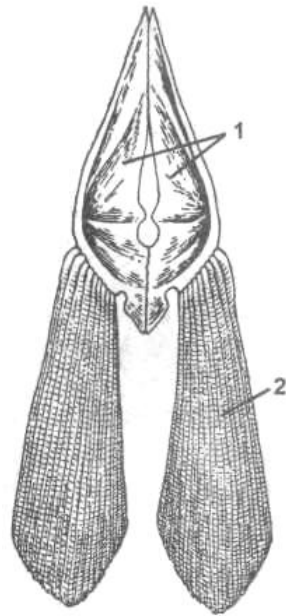


Рис. 52. **Тазовий пояс і черевні плавці судака:**
1 – тазові кістки, 2 – лепідотрихії

Пояси кінцівок, розвинувшись у хрящових риб, у процесі подальшої еволюції змінилися незначно.

Плечовий пояс (пояс грудних плавців) у хрящових риб має вигляд хрящової дуги, яка лежить у товщі мускулатури позаду зябрового відділу (рис. 49). До поясу з боків приєднується скелет самого плавця. Відповідно, частина поясу, розміщена вище від місця зчленування, називається **лопаткою**, а частина поясу, що лежить нижче від місця зчленування, – **коракоїдом**.

У кісткових риб у плечовому поясі (рис. 51) з'являється ще один елемент – **клеїтрум** (дермального походження), який кількома додатковими дрібними кістками прикріплюється до потиличного відділу черепа. Завдяки цьому плечовий пояс кісткових риб отримує міцнішу фіксацію на осьовому скелеті.

Тазовий пояс (пояс черевних плавців) утворений непарною хрящовою (у хрящових риб) або кістковою (у кісткових риб) пластинкою, що лежить вільно в товщі мускулатури і до бічних поверхонь якої кріпиться скелет черевних плавців (рис. 50, 52).

Мускулатура всіх риб характеризується виразною метамерністю, успадкованою ними від далеких предків. Окремі м'язові сегменти – **міомери** – розділені сполучнотканинними перегородками – **міосептами**.

Але у хрящових риб мускулатура має деякі специфічні особливості, однією з яких є її відносна автономність, тобто здатність скорочуватися навіть при руйнуванні зв'язків з центральною нервовою системою. Фізіологічні механізми такої автономності ще не з'ясовані, проте вона забезпечує виняткову "живучість" хрящових риб.

Друга особливість мускулатури хрящових риб – своєрідний хімічний

склад м'язів, зокрема надзвичайно висока концентрація в них сечовини (до 2,8 %), тоді як у кісткових риб кількість сечовини не перевищує 0,02–0,03 %. Така висока уремія хрящових риб згубна для інших хребетних. Слід зазначити також, що м'язи цих риб мають значну концентрацію солей важких металів, що зумовлено їх особливим осморегуляторним механізмом. Завдяки цьому в хрящових риб спостерігається майже повна ізотонічність крові та тканинної рідини зовнішньому середовищу, тоді як кістковим рибам доводиться підтримувати ізотонію за допомогою складних і різноманітних механізмів.

Травна система зазнала подальшої диференціації на відділи, відбулося видовження кишкового тракту, більший розвиток травних залоз (печінки і підшлункової залози), що й обумовлює значну інтенсифікацію травлення.

У риб з'являється *шлунок*, розміщений відразу ж за стравоходом. Збільшення травної і всмоктувальної поверхні кишечника досягається або шляхом значного його видовження, або ж утворенням деяких спеціалізованих рис у будові: у хрящових риб – *спірального клапана*, який робить 12–13 витків у товстій кишці, у кісткових риб – особливих *пілоричних відростків* початкового відділу тонкої кишки. Ці новоутворення сприяють уповільненню проходження їжі кишечником, чим досягається триваліша дія на їжу травних ферментів і, врешті, повнішому перетравленню їжі та наступному всмоктуванню поживних речовин. Число пілоричних відростків у різних видів кісткових риб не однакове і залежить від характеру їжі, її калорійності. Скажімо, у хижого окуня всього три відростки, а у планктоноїдної скумбрії – близько 200.

Важливу роль у живленні більшості риб відіграють *зуби*, що виникли в процесі еволюції з плакоїдних лусок. Зуби прикріплюються до передщелепних, верхньощелепних, зубних, піднебінних кісток, а також до леміша.

Органи дихання і газообмін. Основним органом дихання у риб є зябра, еволюція яких йшла у бік зменшення кількості за рахунок поліпшення їх якості, тобто за принципом "краще менше, та краще". Так, для забезпечення потреб організму киснем у ланцетника сформувалося близько 150 пар зябрових щілин. У круглоротих, у зв'язку з ускладненням зябрового апарату, ті самі потреби реалізуються вже за рахунок 5–15 пар зябрових мішків. У риб спостерігається подальше скорочення кількості зябер: до 4,5–7 пар – у хрящових риб, до 4 пар – у кісткових риб. І при цьому дихальна функція зябер, рівень газообміну в них навіть значно підвищилися.

Які ж морфо-фізіологічні особливості органів дихання риб забезпечують їх високу робочу ефективність?

Перш за все, це – значне збільшення у процесі еволюції кількості тонких зябрових пелюсток з розміщеними в них кровоносними капілярами. В результаті значно збільшилася загальна площа дихальної поверхні зябер (1–3 см² на кожний грам маси тіла риби), що зумовило пришвидшення газообміну і більшу ефективність дихального процесу (рис. 53).

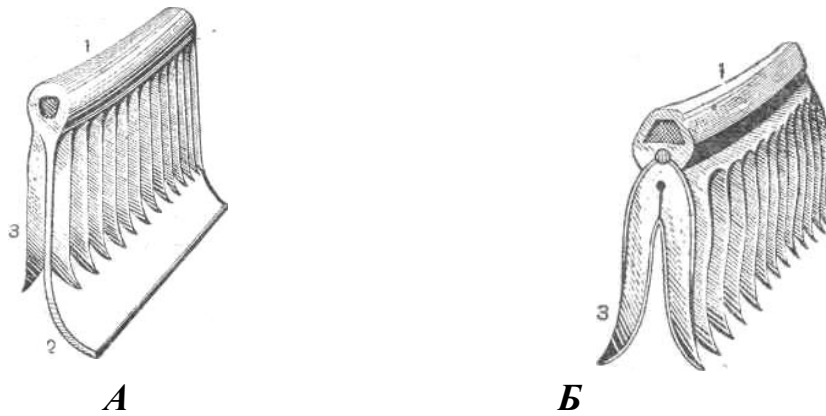


Рис. 53. Зябра акули (А) і кісткової риби (Б):
 1 – зяброва дуга, 2 – міжзяброва перетинка,
 3 – зяброві пелюстки

По-друге, газообмін у зябрах риб здійснюється за типом **протитечійних** систем, коли рухи речовин, які стикаються між собою, є різноспрямованими. Так, у зябрах риб кров у зябрових капілярах тече в напрямку, протилежному токові води, що омиває зябра (рис. 54).

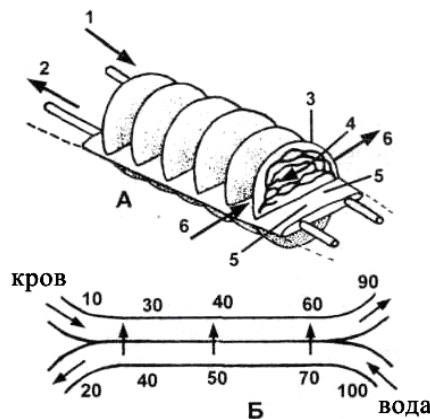


Рис. 54. Схема протитоку води і крові у зябрах кісткових риб:
 А – фрагмент зябрової пелюстки з зябровими пластинками:
 1 – артерія, 2 – вена, 3 – зяброва пластинка, 4 – кров,
 5 – зяброва пелюстка, 6 – вода;
 Б – принципова схема протитечійного примножувача
 (цифрами показано ступінь насичення газами води і крові, %)

Такий різноспрямований рух між кров'ю і водою сприяє ефективнішому обміну киснем. Якби вода і кров текли в одному напрямі, то максимальним результатом обміну могло б бути лише вирівнювання концентрації кисню у воді та крові на момент їх виходу з ділянки зябрових пелюсток, тобто кров була б здатна поглинути з води лише 50 % кисневого запасу.

Система протитечії забезпечує вищий рівень кисневого обміну: адже навіть на виході з зябер кров, яка вже перед цим насичилася певною кількістю кисню, зустрічається з водою, що надходить ззовні і містить весь свій запас цього газу. Таким чином, кисень з води надходить у кров навіть

після досягнення нею 50 % концентрації тому, що впродовж усього часу протікання крові по капілярах зустрічна вода має більшу, ніж у крові, концентрацію O_2 . Важливо зазначити, що на іншому боці зябрових пелюсток вода, яка виходить із навколозябрової порожнини, зустрічається з венозною кров'ю і, незважаючи на те, що вода вже віддала більшу частину свого кисню, кров і на цій ділянці забирає з води ще деяку його кількість. У такий спосіб риби здатні засвоювати з води до 80–90 % кисню, розчиненого в ній. Без протитечійної системи досягнути такої ефективності було б неможливо.

У межах надкласу найбільшої ефективності дихання досягли кісткові риби, у яких зникли широкі міжзяброві перетинки, що сприяє інтенсивнішому омиванню водою зябрових пелюсток, а також утворилися рухомі **зяброві кришки**, що мають суттєве значення у процесі дихання.

У хрящових риб акт дихання здійснюється в процесі ковтальних рухів рота, коли вода крізь рот потрапляє у глотку до зябер, омиває їх і виходить назовні крізь окремі зяброві щілини.

У кісткових риб дихання здійснюється за рахунок рухів зябрової кришки. Таке дихання називається **оперкулярним** (від латин. *operculum* – зяброва кришка) і відбувається таким чином: коли зяброві кришки відходять убік під час вдиху, тонка шкіряна складка на її задньому краї щільно прилягає до стінки тіла, внаслідок чого у розширеній навколозябровій порожнині знижується тиск і вода всмоктується з ротоглоткової порожнини, омиваючи при цьому зябра.

При видиху зяброві кришки притискаються, а зяброві пелюстки кожної зябри розсуваються у боки до зіткнення з пелюстками сусідньої зябри, створюючи своєрідну завісу, котра запобігає зворотному виходу води у порожнину глотки. Під тиском зябрової кришки вода піднімає шкіряну складку і крізь утворену щілину виходить назовні.

У хрящових риб функція зябер обмежена лише газообміном. У кісткових риб зябра виконують також роль додаткових органів водно-сольового обміну (поглинають або виділяють воду, йони солей, особливо $NaCl$, амоніак тощо), сприяючи підтриманню стійкого осмотичного тиску крові та тканинної рідини.

У багатьох кісткових риб (особливо у тих, що живуть в умовах постійного дефіциту кисню) є також додаткові органи дихання.

Перш за все, таким органом є шкіра, яка забезпечує організм риби іноді до 20–30 % кисню, що споживається (а у *в'юнів*, *мулистих стрибунів*, *вугрів* – навіть до 85 %). У своєрідних білокровних риб антарктичних вод (*нототенієві* з ряду окунеподібних) шкіра стає майже основним органом дихання.

У різних систематичних групах розвиваються різноманітні пристосування, котрі дозволяють використовувати атмосферний кисень: у *лабіринтових* риб (*макропод*, *гурами*) – особливі надзяброві органи у вигляді порожнистих камер зі зморшкуватими стінками, в слизовій оболонці яких знаходиться ціла система кровоносних капілярів, що дає до 70 % всього спожитого кисню; у деяких *коропових* (*пічкур*, *в'юн*), *сомових* – спеціалізовані ділянки

кишки, де немає травних залоз (при цьому відбувається засвоєння до 50 % кисню з повітряного пухирця, який риба заковтує).

У газообміні бере участь також плавальний міхур. У деяких риб (*дводишні*) він видозмінився, перетворившись на своєрідну легеню з комірчастими стінками, до яких підходить густа сітка кровоносних капілярів.

Таким чином, ці риби мають подвійний дихальний апарат: зябра і легені, що функціонують незалежно одне від одного. У тропічних невеликих водоймах, де вода внаслідок посиленого гниття рослинних решток надзвичайно бідна на кисень, таке пристосування набуває величезного значення (австралійський *неоцератод*, або *рогозуб*). Ще важливішу роль у газообміні відіграють легені в африканського *протоптера* і південноамериканського *лепідосирена*. При настанні літнього спекотного сезону, коли водойми цілком висихають і зяброве дихання стає неможливим, ці риби, зарившись у мул або власний слизовий кокон, впадають у сплячку, що триває звичайно 6–9 місяців, до наступного періоду дощів.

Отже, досконалий механізм дихання, розвиток додаткових органів дихання забезпечили кістковим риbam можливість широкого розселення по водоймах з різним вмістом кисню.

Кровоносна система. Загальна схема кровоносної системи риб подібна до кровоносної системи попереднього класу хребетних – Круглоротих, але відрізняється деякими особливостями, пов'язаними з більшою рухливістю риб та їх вищим рівнем обміну речовин. Так, у риб підвищуються такі показники, як відносна маса крові, її киснева ємність тощо. І хоча у різних риб показники варіюють у широких межах залежно від їх рухливості, в цілому вони набагато вищі від максимальних показників круглоротих і свідчать про вищу енергетику риб.

До прогресивних рис слід віднести і появу у риб *селезінки* – важливого кровотворного органа, а у кісткових риб ще й особливого *лімфоїдного органа*, що утворився з переднього відділу нирок (гомолог пронефроса – головної нирки).

Одночасно зберігаються і примітивні риси попередників риб: крізь серце проходить тільки венозна кров; система кровоносних судин утворює лише **одне коло кровообігу**.

Отже, кровоносні системи хрящових і кісткових риб аналогічні; відмінності стосуються лише деяких, проте досить суттєвих деталей.

Серце у всіх риб двокамерне, складається з одного *передсердя* і одного *шлуночка*, які з'єднуються між собою отвором. Крім того, є ще *венозний синус*, що прилягає до передсердя (рис. 55).

Проте в серці хрящових риб є ще один відділ – *артеріальний конус*, що є видозміненою кінцевою частиною шлуночка (підтвердження цього – поперечносмугаста мускулатура його стінок, як і самого шлуночка). Утворення артеріального конуса на певному етапі еволюції хребетних надавало перевагу у прискоренні кровотоку, оскільки послідовне скорочення шлуночка, а потім і артеріального конуса підвищує кров'яний тиск, чим пришвидшується кровотік.

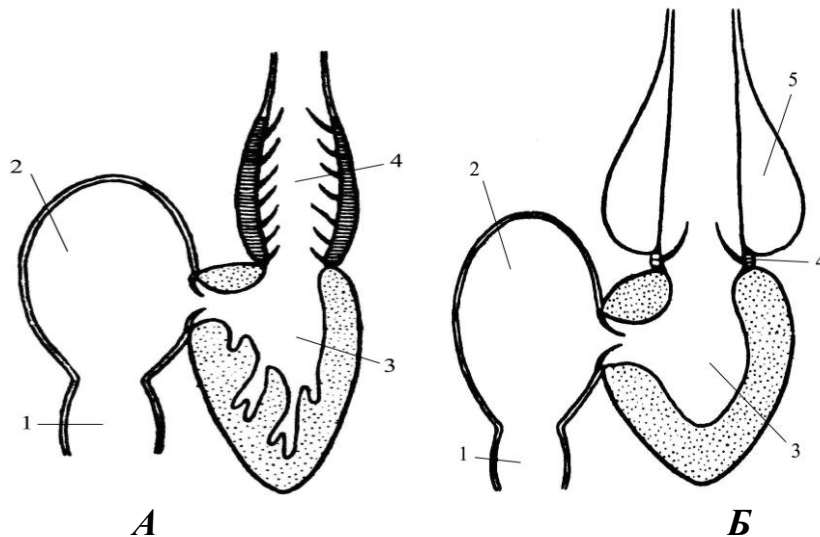


Рис. 55. Поздовжній схематичний розріз серця хрящової (А) та кісткової (Б) риби:
 1 – венозний синус, 2 – передсердя, 3 – шлуночок,
 4 – артеріальний конус, 5 – цибулина аорти

Але в процесі подальшої еволюції і формування класу кісткових риб у зв'язку з активізацією в них усіх життєвих процесів артеріальний конус редукується, оскільки зростає потужність стінок самого шлуночка. Разом з тим у кісткових риб утворюється товстостінне здуття початкової частини черевної аорти – **цибулина аорти**, яка має стінки, складені з гладеньких м'язів, що пом'якшує сильні пульсові поштовхи шлуночка.

Про вищу ефективність роботи серця у кісткових риб свідчить також величина кров'яного тиску, що дорівнює у них 18–120 мм рт. ст., тоді як у хрящових риб кров'яний тиск у черевній аорті коливається в межах 7–43 мм рт. ст.

Артеріальна система у хрящових риб (рис. 56) починається **черевною аортою**, що відходить від артеріального конуса. Проходячи під глоткою, вона розгалужується на 5 пар (відповідно до кількості зябер) **приносних зябрових артерій**, котрі в зябрових пелюстках розділяються на безліч капілярів. Тут відбувається газообмін, і кров, що окиснилась, надходить у **виносні зяброві артерії** (їх також 5 пар), які потім впадають у відповідні (лівий і правий) **корені аорти**. Вперед від кожного кореня аорти до голови відходить по одній **сонній артерії**, а задні кінці коренів аорти зливаються разом і утворюють **спинну аорту**, що лежить під хребетним стовпом. Надалі від спинної аорти відходять артерії, які постачають артеріальною кров'ю внутрішні органи, мускулатуру, плавці тощо. Проходячи через гемальний канал, сформований верхніми дугами хребців, спинна аорта перетворюється на **хвостову артерію**.

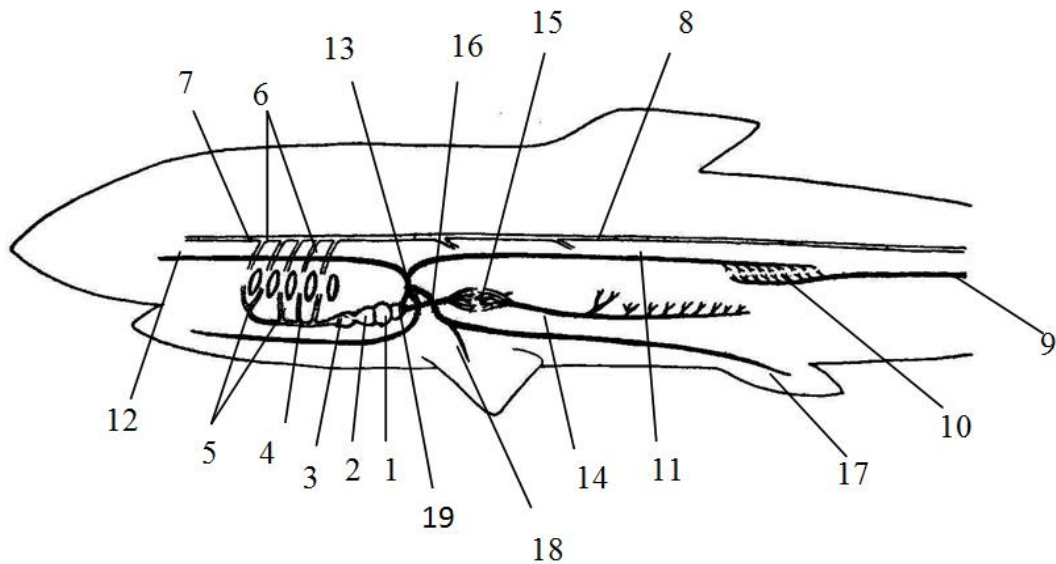


Рис. 56. Схема кровоносної системи акули:

1 – передсердя, 2 – шлуночок, 3 – артеріальний конус, 4 – черевна аорта, 5 – приносні зяброві артерії, 6 – виносні зяброві артерії, 7 – корені аорти, 8 – спинна аорта, 9 – хвостова вена, 10 – ворітна система нирок, 11 – задні кардинальні вени, 12 – передні кардинальні вени, 13 – протоки кюв'є, 14 – ворітна вена печінки, 15 – ворітна система печінки, 16 – печінкова вена, 17 – бічна вена черевного плавця, 18 – підключична вена, 19 – венозний синус

У **кісткових риб** (рис. 57) артеріальна система відрізняється від такої хрящових риб так:

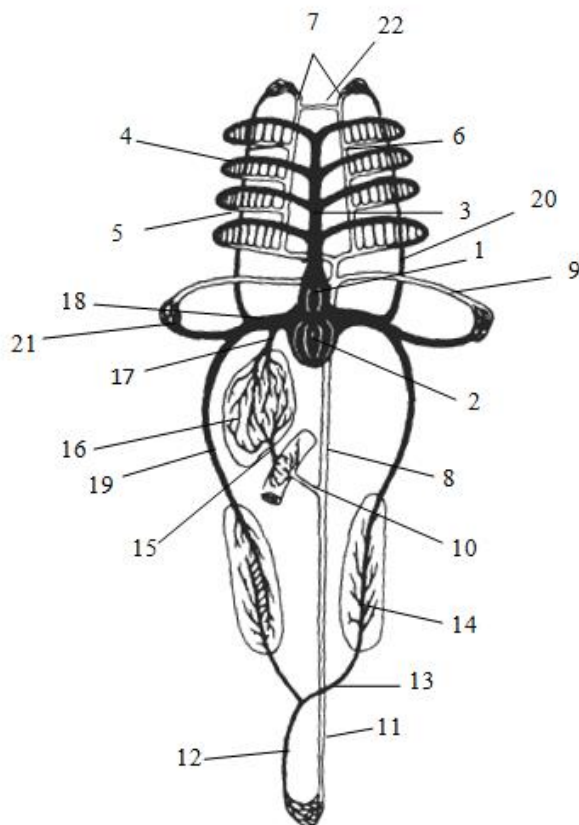
1. Відповідно до зменшення числа зябер зменшена й кількість приносних та виносних зябрових артерій (їх всього 4 пари).

2. Корені аорти зливаються не тільки в своїй задній частині, але й спереду, внаслідок чого виникає специфічне **головне коло кровообігу** і сонні артерії відходять вже від цього кола.

Венозна система хрящових риб (див. рис. 56) складається з судин, основними з яких є **кардинальні вени**: 2 передні та 2 задні, що несуть венозну кров до серця і впадають у венозний синус. Утворюються кардинальні вени в такий спосіб: **хвостова вена**, зібравши кров з хвоста, розділяється на праву і ліву **ворітні вени нирок**, які входять у нирки і розгалужуються там на капіляри, утворюючи **ворітну систему нирок**.

Тут слід звернути особливу увагу. Ворітна система нирок виникає у тих хребетних, де процес фільтрації (у мальпігієвих клубочках) не забезпечує виведення продуктів азотистого обміну і вони у вигляді сечовини виділяються безпосередньо в просвіт каналця нефрону залозистими клітинами його стінок.

Капіляри ворітної системи приносять насичену метаболітами кров до ниркових каналців, де здійснюється виділення або зворотне всмоктування води, іонів, видалення залишків азотистого обміну та інших речовин. Потім капіляри ворітної системи зливаються у вени, утворюючи праву і ліву **задні кардинальні вени**, які виносять кров з нирок і спрямовуються вперед до серця.



**Рис. 57. Схема кровоносної системи кісткової риби
(вигляд знизу, з червеного боку):**

1 – передсердя, 2 – шлуночок, 3 – черевна аорта, 4 – приносні зяброві артерії, 5 – виносні зяброві артерії, 6 – корені спинної аорти, 7 – сонні артерії, 8 – спинна аорта, 9 – підключична артерія, 10 – кишкова артерія, 11 – хвостова артерія, 12 – хвостова вена, 13 – ворітна вена нирок, 14 – ворітна система лівої нирки, 15 – ворітна вена печінки, 16 – ворітна система печінки, 17 – печінкова вена, 18 – кюв'єрова протока, 19 – задня кардинальна вена, 20 – передня кардинальна вена, 21 – підключична вена, 22 – передня перемичка, що з'єднує корені аорти

Від голови венозна кров збирається у парні (ліву і праву) **передні кардинальні і нижні яремні вени**.

Задні і передні кардинальні та нижні яремні вени з кожного боку зливаються у відповідні (ліву та праву) **кюв'єрові протоки**. Обидві кюв'єрові протоки самостійно впадають у венозний синус. У свою чергу в кюв'єрові протоки впадають особливі **бічні вени**, які збирають венозну кров з парних плавців.

Від травного тракту і селезінки венозна кров збирається у декілька вен (підкишкова та ін.), які утворюють **ворітну вену печінки**. Увійшовши в печінку, ця вена розпадається на капілярну сітку, утворюючи ще одну ворітну систему – **ворітну систему печінки**, після чого кров по короткій **печінковій** вені виливається у венозний синус.

Ворітна система печінки служить для перенесення продуктів травлення, які надходять із кишкового тракту; в клітинах печінки чимало цих продуктів відкладається про запас або зазнає різних хімічних перетворень. Крім того, у ворітній системі печінки відбувається знезараження токсичних

речовин, що утворюються у шлунково-кишковому тракті, особливо при розщепленні їжі тваринного походження.

Отже, у хрящових риб яскраво виражені дві ворітні системи: ниркова і печінкова. Проте не слід думати, що нирки і печінка отримують кров лише з капілярів венозних ворітних систем. Ці органи постачаються і артеріальною кров'ю по артеріях, які відходять від спинної аорти. Але артерії доставляють в печінку й нирки необхідний кисень, а венозні капіляри ворітних систем – метаболіти (харчові молекули – у печінку, продукти азотистого обміну – в нирки).

У **кісткових** риб (див. рис. 57) слід відмітити такі особливості у венозній системі:

1. Має місце асиметрія ворітної системи нирок. У більшості кісткових риб ворітна система кровообігу утворюється лише в лівій нирці; права ворітна вена нирок іде через нирку, не перериваючись, і безпосередньо переходить у праву задню кардинальну вену.

2. Зникають бічні вени, що обумовлено спрощенням структури і функції парних плавців у кісткових риб.

У межах групи кісткових риб кровоносна система також має відмінності в окремих систематичних і екологічних групах. Наприклад, у дводишних, у зв'язку з розвитком додаткового легеневого дихання, виникає і легеневе коло кровообігу.

Сечовидільна і статева системи у риб тісно взаємопов'язані, що зумовлено специфічним еволюційним розвитком нирок, зокрема утворенням мезонефричної нирки.

Видільна система. Основними органами виділення у риб є типові **мезонефричні (тулубові) нирки (мезонефрос)**, що у вигляді довгих плоских темночервоних стрічок лежать по боках хребта майже вздовж усієї порожнини тіла.

Ці нирки є похідними від *головної* нирки (*пронефроса*), яка функціонує тільки у личинок риб, а в подальшому перетворюється на лімфоїдний орган (описаний вище). Таким чином, мезонефрос формується з середньої і задньої частин пронефроса. У процесі метаморфозу відбувається перебудова також і видільного пронефричного каналу. Він спочатку розщеплюється вздовж на 2 канали – **вольфів** і **мюллерів**, а надалі в онтогенезі у самців мюллерів канал редукується. Функції цих каналів різні: перший виконує в основному сечовидільну, а другий – лише статеву функцію.

Проте слід відмітити певну специфіку функціонування зазначених каналів у хрящових і кісткових риб. Так, у самок **хрящових** риб чітко розмежовані функції вольфового і мюллерового каналів: вольфів є сечоводом, а мюллерів – яйцепроводом (рис. 58, Б). У дорослих самців хрящових риб сечовидільну функцію виконує задня частина вольфового каналу або навіть його відгалуження від задньої третини нирок у вигляді самостійного сечоводу (рис. 58, А).

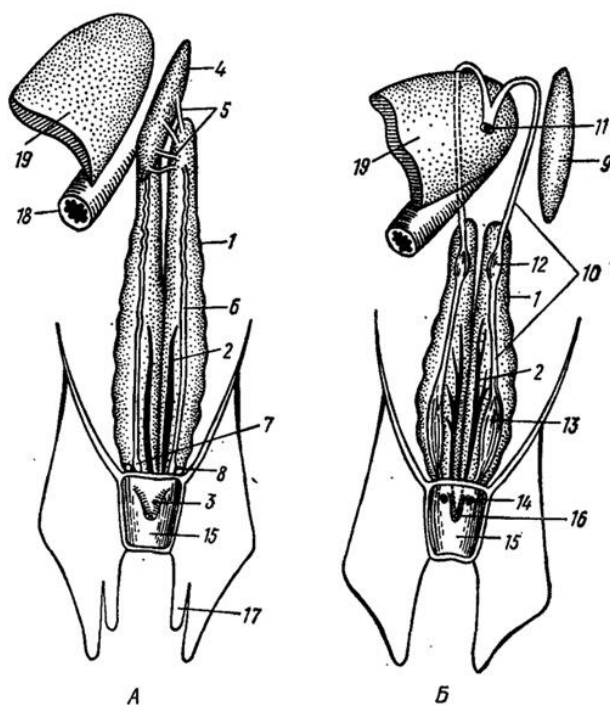


Рис. 58. Сечостатева система хрящових риб:

А – самця, Б – самки:

1 – нирка, 2 – сечовід, 3 – сечостатевий сосочок, 4 – лівий сім'яник, 5 – сім'явивідні канали, 6 – сім'япровід, 7 – сім'яний пухирець, 8 – сім'яний мішок, 9 – лівий яєчник, 10 – яйцепровід, 11 – загальна лійка обох яйцепроводів, 12 – шкаралупна залоза, 13 – матка, 14 – отвір яйцепровода, 15 – клоака, 16 – сечовий сосочок, 17 – копулятивний відросток червоного плавця, 18 – стравохід, 19 – печінка

У самців **кісткових риб** вольфові канали виконують тільки функцію сечоводів, бо каналці сім'яника відкриваються у новоутворений сім'япровід, який не зв'язаний з протоками мезонефроса.

У самок більшості кісткових риб, на відміну від хрящових, редукуються мюллерові канали, і функцію виведення статевих продуктів бере на себе новоутворений орган, зв'язаний безпосередньо з яєчником, який стає яйцепроводом. А вольфів канал виконує свою типову функцію сечоводу (рис. 59).

Отже, сечостатева система кісткових риб відрізняється від такої системи хрящових риб повним відокремленням видільної системи (нирки, сечоводи) від статевої (сім'яники з сім'япроводами, яєчники з яйцепроводами).

Механізми водно-солевого обміну. Мезонефрос відзначається сильним розвитком **гломерул** (мальпігієвих тілець – клубочків кровоносних капілярів, занурених у боуменові капсули), які є фільтруючою частиною нирки, і переважають над **каналцями**.

Такий тип нирки виник ще у давніх хребетних, які починали освоювати прісні водойми; він дозволяв видаляти з тіла надлишок води, яка проникала крізь покриви. При вторинному переході деяких риб у моря, вони, маючи таку прісноводну фільтруючу нирку, мали проблеми зі зневодненням тіла внаслідок втрати води через шкірні покриви у зовнішнє середовище, солоність якого у 2–3 рази перевищувала концентрацію солей у крові й тканинних

рідинах. У процесі еволюції такі риби чудово розв'язали це протиріччя, зберігши фільтраційний апарат нирки, виробили низку механізмів, що забезпечують їм майже повну ізотонічність крові та тканинних рідин зовнішньому середовищу. Проте ці механізми різні у хрящових і кісткових риб.

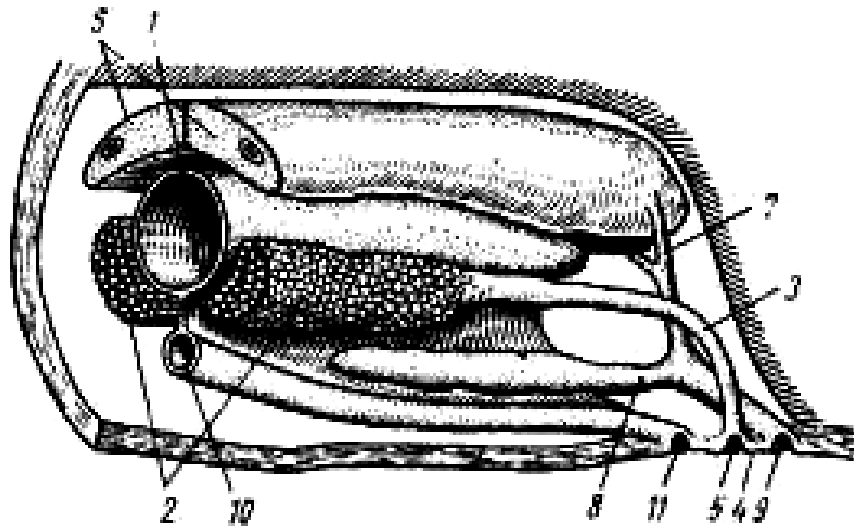


Рис. 59. Задня ділянка сечостатевої системи самки щуки:

1 – плавальний міхур, 2 – яєчник, 3 – вивідний протік яєчника, 4 – сечостатевий сосочок, 5 – статевий отвір, 6 – нирки, 7 – сечовід, 8 – сечовий міхур, 9 – сечовий отвір, 10 – кишечник, 11 – анальний отвір

У **хрящових** риб виробився своєрідний тип водно-солевого обміну та йонної рівноваги з середовищем, що потребує мінімальних витрат енергії. Полягає він у тому, що підвищення осмотичного тиску внутрішнього рідкого середовища організму досягається збільшенням вмісту солей важких металів – Кобальту, Ніколу, Мангану (у 10–20 разів більше, ніж у м'язах кісткових риб) і постійним утриманням у крові і тканинах великої кількості сечовини. Така висока уремія, згубна для інших хребетних, обумовлена своєрідним осморегуляторним механізмом хрящових риб. Зокрема, у нирковому каналці відособлюється певний сегмент (його немає в інших риб), у стінках якого, очевидно, і відбувається реабсорбція сечовини. І лише надлишки сечовини та солей виводяться з сечею назовні. Крім того, підтримання необхідної хрящовим риbam йонної рівноваги здійснюється також за допомогою особливої **ректальної залози**, яка у вигляді порожнистого пальцеподібного відростка відходить від спинної поверхні прямої кишки. Ця залоза концентрує солі і виводить їх надлишок у зовнішнє середовище, виконуючи таким чином роль важливого органа для підтримання механізму солевого обміну в організмі.

У **кісткових** риб механізми водно-солевого обміну складніші й різноманітніші, ніж у хрящових риб. Система органів виділення в них, окрім нирок, включає також зябровий апарат, шкіру, печінку, травний тракт.

Слід зазначити, що у різних видів риб є свої відмінності, зокрема у представників різних екологічних груп.

Так, **морські хрящові** риби, досягнувши зазначеним вище шляхом

ізотонії з зовнішнім середовищем, виділяють мало сечі, всього 2–50 мл на 1 кг маси тіла за добу.

Прісноводні хрящові риби (наприклад, деякі скати, риба-пилка) знизили в процесі еволюції осмотичний тиск у крові і тканинах, але, по відношенню до зовнішнього середовища, вони залишилися все ж гіпертоніками. А тому, за законами фізичної хімії, крізь їх покриви постійно проникає вода, загрожуючи організму зайвим зневодненням. Це, в свою чергу, викликає посилення фільтраційної діяльності нирок, і такі риби виділяють дуже багато гіпотонічної сечі: наприклад, у риби-пилки кількість виділеної сечі за добу досягає 250 мл на 1 кг маси тіла.

Прісноводні кісткові риби, як і хрящові, видаляють надлишок води, яка надходить до їх тіла завдяки посиленій роботі видільної системи. Їх нирки містять велику кількість гломерул, а сеча рясна (за добу виділяється від 50 до 300 мл і більше сечі на 1 кг маси тіла). Але при цьому відбувається втрата солей з організму. Кісткові риби, на відміну від хрящових, у процесі еволюції набули здатності поглинати солі зябровими пелюстками, компенсуючи в такий спосіб втрати життєво необхідних речовин (рис. 60, I).

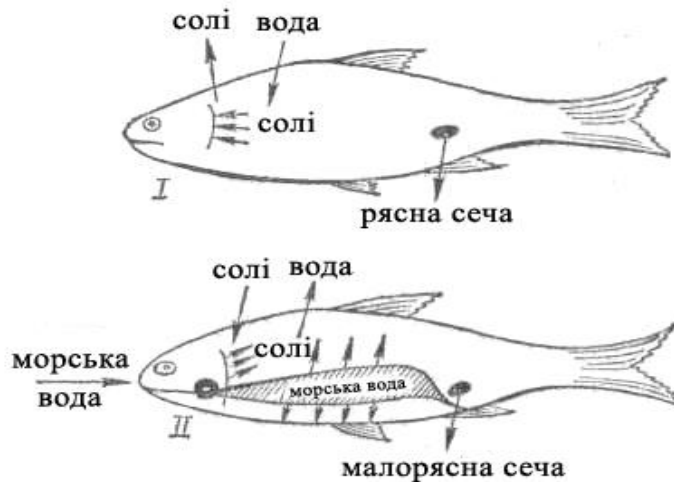


Рис. 60. Механізми осморегуляції у прісноводних (I) і морських (II) кісткових риб

Морські кісткові риби, які живуть у різко гіпертонічному середовищі, і їм через проникливість їх покривів загрожує в солоній воді зневоднення, знаходяться постійно в умовах своєрідної фізіологічної сухості. З небезпекою зневоднення тканин вони борються шляхом пиття морської води, а надлишок солей, які надходять з морською водою в організм, вони виділяють за допомогою зябрових пелюсток (рис. 60, II).

Отже, варто акцентувати увагу на таке цікаве явище, коли один і той же орган виконує різну функцію залежно від потреб. Мова йде про зябра.

У морських кісткових риб, крім того, видозмінилися самі нирки: зменшилося число гломерул, а у деяких вони зовсім зникли: посилилась роль ниркових каналців, залозисті клітини яких збільшили виділення сечовини й інших продуктів азотистого обміну. Внаслідок цього вони виділяють мало сечі: лише 0,5–20 мл на 1 кг маси тіла за добу.

Отож весь механізм виділення у морських риб спрямований на утримання води в тілі та видалення надлишку солей.

Дуже своєрідний механізм осморегуляції у *прохідних* риб (лососеві, вугрі), у яких протягом життєвого циклу періодично відбувається перебудова водно-сольового обміну при переході з річок у море і назад. У результаті, наприклад, річковий вугор, перебуваючи в річках, за добу виділяє 60–150 мл сечі на 1 кг маси тіла, а під час нерестових міграцій у морях – 2–4 мл.

Зазначені адаптації водно-сольового обміну дозволили кістковим риbam широко розповсюдитися по прісних і солоних водоймах. Тоді як хрящові риби, затримуючи в організмі сечовину, ефективно адаптувалися до життя у морях, але практично не призвичаїлися до життя у прісних водах.

Статева система. Статеві залози (*яєчники* – в самок, *сім'яники* – в самців), як правило, у всіх риб парні. Але будова їх у хрящових і кісткових риб різна (зокрема, це стосується взаємозв'язку між статевими і сечовими протоками).

У *хрящових* риб у процесі розвитку типової мезонефричної нирки встановився чіткий розподіл функцій між її протоками: у самок вольфів канал виконує тільки видільну функцію, а мюллерів канал – функцію статеву (яйцепровід); у самців у зв'язку з редукцією мюллерового каналу вольфів канал виконує обидві функції і є одночасно сечоводом і сім'япроводом.

У *кісткових* риб (у переважної більшості) мюллерові канали редукуються не тільки у самців, але й у самок, а вольфові канали в обох статей виконують лише сечовидільну функцію.

Завдяки цьому яєчники у самок і сім'яники у самців кісткових риб не зв'язані з мезонефросом, а безпосередньо через окремі особливі новоутворені протоки відкриваються на сечостатевому сосочку окремо від сечового отвору.

Розмноження у хрящових і кісткових риб також має свої особливості.

У самців всіх *хрящових риб* розвивається особливий копулятивний орган – *птеригоподій*, який являє собою кінець видовженої базалії черевного плавця і забезпечує внутрішнє запліднення у цих риб (див. рис. 58).

Для багатьох акул і скатів (тигрова акула, катран, морська лисиця) характерним є *яйцеживородіння*, коли запліднені яйця затримуються в яйцепроводах самки, але зародок, що розвивається, не зв'язаний з материнським організмом; його розвиток відбувається цілком за рахунок енергетичних запасів яйця.

У деяких хрящових риб (куняча акула, акула-молот, скат манта) спостерігається справжнє *живородіння*, коли між зародком і материнським організмом виникають тісні зв'язки. В процесі розвитку зародка утворюється щось подібне до плаценти вищих хребетних (ссавців); жовтковий міхур зародка приростає до стінки матки, кровоносні судини зародка і матері розташовані дуже близько, і шляхом дифузії кисень та поживні речовини з крові самки потрапляють у кровотік зародка, а продукти розпаду – у кров матері.

Багатьом хрящовим риbam властиве типове розмноження шляхом *відкладання яєць*. Проте яйця таких видів відрізняються від яєць інших риб.

По-перше, яйця в них *демерсальні*, вони важчі за воду і тому при відкладанні одразу ж осідають на дно. По-друге, вони мають особливу щільну рогоподібну оболонку, яка добре захищає яйце і зародок від зневоднення в морській воді, від хижаків чи механічних пошкоджень.

Усі перелічені адаптації (внутрішнє запліднення, яйцеживородіння і живородіння, великі розміри яєць, вкритих щільною оболонкою, тощо) різко знижують ембріональну смертність і, таким чином, підвищують успішність розмноження хрящових риб.

Більшість **кісткових риб** розмножуються шляхом відкладання переважно *пелагічних* яєць (ікри). Запліднення, як правило, зовнішнє.

У процесі еволюції в них тією чи іншою мірою виробилась турбота про потомство, що знижує загибель ікри і смертність молоді. Це – і будівництво своєрідних гнізд з рослин, наприклад у колючок, або з повітряних міхурців у лабіринтових риб; заковування яєць у ґрунт з наступною їх охороною, в лососевих, дводишних; виношування ікри та молоді в ротовій порожнині, у деяких сомів, тиляпій, а також в особливих "вивідкових сумках" на череві в самців, у морських голок, морських коників тощо. Деякі кісткові риби (байкальська голом'янка, гамбузія, мечоносці тощо), як і хрящові, є яйцеживородячими.

У багатьох кісткових риб з розмноженням пов'язані особливі *нерестові міграції* – переміщення з місць нагулу на місця нересту, під час яких риби проходять значні відстані, нерідко – сотні й тисячі кілометрів. Ці міграції забезпечують можливість розвитку ікри і личинок у найсприятливіших умовах, які підвищують їх виживання.

Найбільш складні й різноманітні нерестові міграції у *прохідних риб*. Вони пов'язані з переходом риб з морів у річки – *анадромні* міграції, або навпаки, переходом з річок у моря – *катадромні* міграції.

Прикладом перших можуть бути лососеві – кета, горбуша, нерка, чавича тощо, які з Тихого океану переходять для нересту у верхів'я Амуру та інші далекосхідні річки, та осетрові – осетр, білуга, севрюга тощо, які живуть у прибережних водах Чорного, Азовського і Каспійського морів, а на нерест заходять у річки Волгу, Урал, Дніпро та ін.

Прикладом других є річковий вугор, котрий на нерест іде з річок Європи до Саргасового моря у західній частині Атлантичного океану (поблизу Бермудських островів), долаючи близько 8000 км. Закінчивши нерест на глибині близько 1000 метрів, дорослі вугрі гинуть. Личинки повільно випливають у верхні шари моря, підхоплюються течією Гольфстрім і протягом наступних 3-х років переносяться через весь океан до берегів Європи, де заходять у річки і завершують свій метаморфоз.

Нервова система. Центральна нервова система риб включає головний і спинний мозок з відповідними черепномозковими і спинномозковими нервами.

У риб, порівняно з круглоротими, в процесі еволюції збільшилися відносні розміри головного мозку, посилилася диференціація всіх 5 відділів мозку, ускладнилися взаємозв'язки між ними.

Основні функції відділів *головного мозку* у хрящових і кісткових риб однакові.

Передній мозок є вищим центром переробки інформації, яка отримується від органів нюху; цим пояснюється сильний розвиток нюхових долей цього відділу мозку.

Проміжний мозок є первинним зоровим центром. На його спинному боці розміщений *епіфіз*, а на черевному – *гіпофіз*, і через гормональну діяльність цих залоз проміжний мозок бере участь у регуляції обміну речовин в організмі риб та його сезонній перебудові.

Середній мозок – важливий центр обробки зорової інформації. Зверху він поділений на дві зорові долі, в яких закінчуються волокна зорового нерва.

Мозочок добре розвинений, особливо у рухливих риб. Основна його функція – координація рухів, збереження рівноваги, підтримання тонуусу соматичної мускулатури.

Довгастий мозок разом з *ромбовидною* ямкою (порожниною четвертого шлуночка) є центром регуляції рефлекторної діяльності спинного мозку, вегетативної нервової системи, координації діяльності всіх основних систем організму (скелетно-м'язової, травної, дихальної, кровоносної, видільної).

Зазначені відділи головного мозку у всіх риб розміщені приблизно в одній площині. Однак у будові головного мозку у представників різних класів риб є й певні відмінності.

Так, у кісткових риб головний мозок має дещо примітивнішу будову, ніж у хрящових риб, а саме:

- загальні розміри головного мозку відносно менші;
- особливо малий передній мозок, який не поділений на півкулі;
- поверхня переднього мозку у більшості видів не має нервових клітин (сірої речовини), а затягнутий тонкою епітеліальною перетинкою, тоді як у хрящових риб сіра речовина розміщена не тільки на дні й боках, а й на покріві мозку.

Спинний мозок у риб лежить над хребетним стовпом і захищений верхніми дугами хребців, що формують разом спинномозковий канал. Він являє собою довгу трубку, яка спереду з'єднується з довгастим мозком, а ззаду замкнена. Стінка спинномозкового каналу, як і у головному мозку, складається також з сірої (внутрішньої) та білої (зовнішньої) речовини: внутрішня частина представлена нервовими клітинами, а зовнішня – їх довгими відростками.

Органи чуття у риб набагато складніші, ніж у круглоротих, що пов'язано, безумовно, з ускладненням у процесі еволюції рухливості та зростанням швидкостей руху риб. Паралельно зі збагаченням сприйняття зовнішнього світу вдосконалювались і аналізатори.

Особливо важливу роль в орієнтації та спілкуванні риб відіграють органи хімічного чуття – *нюху* і *смаку*, які функціонують спільно, взаємно доповнюючи одне одного: нюх забезпечує дистантну рецепцію, а смак – контактну.

Орган нюху риб представлений парними нюховими мішками,

розміщеними у хрящових риб на вентральній, а у кісткових – на дорзальній поверхні голови. Нюхові мішки мають дуже складну внутрішню структуру і забезпечують високу нюхову чутливість риб, яка в сотні разів перевищує чутливість людини. Так, акули відчують запах здобичі за 400–500 м. Вугрі розпізнають запах і смак алкоголю в надзвичайно малій концентрації – $6 \cdot 10^{-20}$ мг/л.

Біологічне значення нюху в риб дуже велике й різноманітне. У більшості з них нюх є провідним рецептором у харчовій, оборонній, зграйній, нерестовій, міграційній поведінці.

Орган смаку представлений *смаковими цибулинами*, розміщеними в слизовій оболонці ротової порожнини, на зябрах, а також на тулубі, вусиках, навіть у променах плавців. Численними дослідженнями було встановлено, що риби розпізнають чотири основні смакові якості: солодке, гірке, кисле та солоне.

Важливу роль у житті риб відіграють **латеральні органи чуття**, до яких належать, перш за все, шкірні *сейсмосенсорні* органи, або *органи системи бічної лінії*. За будовою і функціональними особливостями їх розділяють на "звичайні" та "ампулярні".

До "звичайних" сейсмосенсорних органів належить власне канал *бічної лінії*, на внутрішніх стінках якого розміщені скупчення чутливих клітин з війками – *невромасти*. Канал бічної лінії проходить у шкірі вздовж усієї бічної поверхні тіла і з'єднується з зовнішнім середовищем численними дрібними отворами, які пронизують луски риб. На голові канал бічної лінії сильно розгалужується, утворюючи суцільне плетиво. Бічна лінія сприймає механічні переміщення часточок води, гідродинамічні поля, інфразвукові хвилі.

У деяких хрящових риб (електричний скат торпедо) невромасти сидять не в спільному каналі, а ізольовано, утворюючи своєрідні замкнені *пухирці Саві*.

"Ампулярні" сейсмосенсорні органи включають *ампули Лоренцині*, які є у хрящових риб, а також особливі *чутливі ямки* осетрових риб.

Ампули Лоренцині локалізовані на голові – це маленькі сполучно-тканинні капсули, занурені в товщу шкіри. На стінках цих капсул розміщені чутливі клітини, а самі капсули заповнені слизом. Порожнина капсул з'єднується з зовнішнім середовищем короткою трубкою, що відкривається на поверхні шкіри. Лоренцинієві ампули виконують електрорецепторну функцію, сприймаючи електричні поля з дуже слабкою напругою – до 0,1–0,01 мВ/см. Очевидно, саме це дає можливість хрящовим риbam знаходити нерухому, але живу здобич, уловлюючи слабкі біоструми її м'язів. Вважають, що ампули Лоренцині виконують також роль терморекцепторів, які уловлюють різницю температур у зовнішньому середовищі до 0,05 °С.

Деякі риби мають спеціальні *електричні органи*, здатні генерувати електричний струм напругою до 300 вольт (електричні скати), 400 вольт (електричні соми) і навіть до 650–800 вольт (електричний вугор басейну Амазонки). Такі розряди риби генерують лише при захисті або нападі на

здобич. Електричні органи цих риб складаються зазвичай з видозмінених поперечносмугастих м'язів і побудовані за принципом вольтового стовпа. У деяких риб вони дуже великі і складають близько однієї третини ваги риби. М'язові волокна перетворюються на електричні пластинки, відокремлені одна від одної сполучнотканинним прошарком. До кожної пластинки знизу підходять розгалуження головних нервів (VII, IX, X пар). Верхня частина пластинки заповнена кровоносними капілярами. Нижня частина пластинки несе від'ємний електричний заряд, верхня – позитивний. Скупчення 35–40 рядів таких електричних пластинок утворюють призми. Кожний орган складається з 350–600 призм, що містять у сукупності до 200 тисяч електричних пластинок. Сильні розряди утворюються під впливом відповідних імпульсів довгастого мозку.

Орган зору є важливим органом орієнтації. Будова його типова для всіх хребетних, але риб'ячі очі мають певні специфічні особливості.

Око риб має плоску рогівку і кулеподібний кришталик. До кришталика прикріплюється тонкий відросток судинної оболонки – *серпоподібний відросток*, скорочення якого може трохи пересувати кришталик в очному яблуці і, таким чином, забезпечувати деяку акомодацию ока. Звичайна дистанція нормального бачення у риб становить 1–2 м, але деякі риби здатні розрізняти контури предметів на відстані до 10–15 м. "Близькозорість" риб пов'язана з еволюцією їх у такому щільному середовищі, яким є вода, де промені світла проходять важко і не досягають таких великих дистанцій, як у повітрі. Відносні розміри очей в межах надкласу риб сильно варіюють. Так, у риб, які живуть в умовах поганої освітленості (каламутна вода, великі глибини, печерні водойми тощо), очі бувають особливо великі, набуваючи "телескопічної" форми, або, навпаки, дуже малі, рудиментарні чи навіть сховані під шкірою. Залежно від способу життя видозмінюється і положення очей.

Особливою будовою очей відзначається риба чотириочка, яка живе у гирлах річок і на прибережних мілинах моря у Бразилії та Гвіані. У неї кожне око поділено на дві частини – верхню і нижню – поздовжньою горизонтальною плівкою. Верхня половина кришталика більш плоска, ніж нижня. Така своєрідна будова ока дає можливість цій рибі бачити свою здобич (комахи) як у воді, так і в повітрі (які літають над водою або перебувають на її поверхні).

Орган слуху і рівноваги (або *статоакустичний*) орган представлений у риб лише *внутрішнім вухом*, у якому функцію слуху виконують *круглий* та *овальний мішечки*, а функцію рівноваги – *перетинчастий лабіринт*, який дозволяє відчувати положення тіла у тримірному просторі Землі.

Порівняно з круглоротими у риб зазначений орган більш розвинений, що виявляється у наявності в ньому трьох (а не 1–2, як у круглоротих) напівколових каналів у перетинчастому лабіринті.

Напівколові канали розміщені у трьох взаємно перпендикулярних площинах: два з них – вертикальні, один – горизонтальний. Кожний з каналів має на одному кінці розширення – *ампулу*. Протилежні кінці каналів зливаються разом.

Внутрішня порожнина перетинчастого лабіринту заповнена *ендолімфою*, в якій знаходяться вапнякові кристалики – *отоконії й отоліти*. Будь-яка зміна положення голови викликає переміщення зазначених камінчиків, які подразнюють чутливі клітини в епітелії на стінках напівколових каналів. Таким чином, ці канали є фактично вестибулярним апаратом.

У деяких кісткових риб виникає зв'язок перетинчастого лабіринту з плавальним міхуром: або безпосередньо (тріскоподібні, деякі окунеподібні), або через систему особливих кісток, що утворюють *веберів апарат* (коропоподібні, сомоподібні). Завдяки цьому перетинчастий лабіринт служить своєрідним барорецептором, який уловлює зміни тиску газів у плавальному міхурі, а плавальний міхур, у свою чергу, відіграє роль резонатора, збільшуючи гостроту слуху.

Риби не тільки пасивно сприймають звуки з зовнішнього середовища, але здатні також і видавати їх. Еволюція риб у водному середовищі, де звуки поширюються зі значно більшою швидкістю, ніж у повітрі, сприяла тому, що звукова орієнтація стала для них дуже важливою. Звуки, які видають риби, надзвичайно різноманітні за функціональним значенням, набуваючи характеру харчових, нерестових, захисних та інших специфічних сигналів.

Звуки утворюються при певних рухах, наприклад, кісток щелеп і зябрової кришки, кісткових променів плавців або елементів плечового поясу тощо. Внаслідок цього виникають звуки у вигляді скрипу або скреготу. Особливо різноманітні звуки видають риби за допомогою плавального міхура, який в цьому разі слугує як резонатор. Наприклад, риба-жаба (з ряду батрахоподібних) видає звуки, схожі на хрюкання, у риби терапона (з ряду окунеподібних) звуки нагадують барабанний дріб і т. д.

Діючи разом, різноманітні органи чуттів риб не тільки забезпечують нормальну життєдіяльність окремих особин, також сприяють виробленню в них певних специфічних форм поведінки і внутрішньовидової організації.

Порівняльна характеристика хрящових та кісткових риб

Хрящові риби – новий етап еволюції хребетних тварин, який характеризується, порівняно з круглоротими, *вищим рівнем організації* та активнішими формами життєдіяльності, що виявляється в таких рисах:

1. Найсуттєвіша відмінність цього класу від безщелепних полягає в тому, що вісцеральний відділ черепа хрящових риб складається з декількох пар *почленованих рухомих* вісцеральних дуг:

- *щелепної*, яка виконує функцію захоплення їжі;
- *під'язикової*, яка виконує функцію рухомого прикріплення щелепної дуги до осьового черепа;
- декількох (найчастіше – 5) пар членистих *зябрових* дуг, які виконують функції опори дихального апарата і забезпечення дихальних рухів.

Така будова вісцерального скелета забезпечує інтенсифікацію дихання і значно полегшує захоплення здобичі, тим самим сприяючи підвищенню

активності живлення і, врешті, підвищенню загального рівня обміну речовин.

2. Безумовно, прогресивним, порівняно з круглоротими, є поява *парних кінцівок*, що сприяло збільшенню швидкості й особливо маневровості плавання.

3. *Заміна* (хоча й неповна) *хорди хрящовими хребцями* призвела до посилення опорної функції осьового скелета і до збільшення його рухливості, що також сприяло активізації пересування, оскільки головним локомоторним органом стає хвостовий відділ тіла. Зростанню швидкості плавання служить і збільшення розмірів хвостового плавця.

4. Різко зростають у хрящових риб *відносні розміри головного мозку*, вдосконалюються органи чуття. Все це також забезпечує більш активний спосіб життя.

5. Черепна коробка з усіх боків прикриває головний мозок і зростається з капсулами органів чуття, утворюючи *суцільний міцний мозковий череп*.

6. Виникає зовсім *новий тип будови органів дихання*. Ектодермальні зябра прикріплюються до рухомих членистих зябрових дуг і складаються з великої кількості тонких зябрових пелюсток, що полегшує насичення крові киснем.

7. Чіткіше *диференціювання травного тракту* на відділи, *збільшення всмоктувальної поверхні* завдяки добре розвиненому спіральному клапану в товстій кишці, *значний розвиток травних залоз* – все це сприяє підвищенню швидкості й ефективності травлення.

Вся сукупність перелічених прогресивних змін різних систем органів забезпечує вищий рівень обміну речовин, загальну активізацію життєдіяльності хрящових риб, порівняно з нижчими хребетними (круглоротими), і появу в цій групі риб більшої різноманітності життєвих форм.

Проте, порівняно з еволюційно молодшим класом кісткових риб, деякі особливості будови хрящових риб є *примітивними* і обмежують можливості їх широкої адаптивної радіації. До них можна віднести такі:

1. Масивний хрящовий скелет, що збільшує вагу тіла.
2. Пояси кінцівок лежать у товщі мускулатури і не кріпляться до осьового скелета, що обмежує рухливість риб.
3. Масивні хрящові щелепи здатні лише до одноманітних простих хапальних рухів.
4. Достатньо низький рівень обміну речовин, обумовлений низкою морфологічних і фізіологічних особливостей:

- порівняно простою будовою дихального апарату без зябрової кришки;
- меншою диференціацією і довжиною кишечника;
- меншою швидкістю кровотоку і кисневою ємністю крові.

Все це зумовлює обмежене поширення хрящових риб (лише мешканці моря), малу різноманітність життєвих форм, невелику кількість видів.

Поряд з цим у хрящових риб у процесі еволюції виробилася низка *специфічних особливостей*, які дозволили їм, конкуруючи з кістковими рибами, співіснувати з ними і залишатися в морях процвітаючою групою.

Серед цих особливостей відмітимо такі:

1. *Більша живучість*, порівняно з кістковими рибами, що виявляється у вищій потужності мускулатури, в можливості переносити сильніші пошкодження, що пов'язано з відносно більшим розміром головного мозку (зокрема, більшим розвитком переднього мозку), наявністю автономності периферичної нервової системи, вмістом у м'язах великої кількості міоглобіну та іншими фізіологічними і біохімічними особливостями.

2. *Специфічні риси в будові статевої системи* і в розвитку, які забезпечують можливість внутрішнього запліднення, чималі розміри яєць зі значними запасами поживних речовин і з міцною рогоподібною шкаралупою, яйце живородіння та живородіння – все це підвищує ефективність розмноження, знижує витрати енергії під час розмноження (мала плодючість) і збільшує виживання хрящових риб у боротьбі за існування.

3. *Своєрідний механізм осморегуляції* (утримання у м'язах великої кількості сечовини), який забезпечує ізотонічність крові і тканинної рідини зовнішньому середовищу. При зміні солоності середовища змінюється й рівень сечовини в крові і тканинах, приводячи осмотичний тиск рідин тіла у відповідність з тиском середовища. При цьому концентрація біологічно важливих солей в організмі залишається незмінною.

Загальний тип організації водних щелепоротих хребетних, що сформувався у хрящових риб, зазнає подальшого розвитку у кісткових риб.

Кісткові риби, зберігаючи загальний план будови предків, набули в процесі еволюції низки *прогресивних рис*, які сприяли підвищенню рівня життєдіяльності і широкій адаптивній радіації цих тварин:

1. Найсуттєвіша відмінність кісткових риб від хрящових полягає у розвитку в них *кісткового скелета*, що має велике біологічне значення: перевершуючи хрящ у міцності, кістка надає скелету більшої міцності і рухливості.

2. Утворення *дермальних (шкірних) кісткових елементів* забезпечує пристосування кісткових риб до різних екологічних умов, до різних типів живлення (вторинні щелепи), обумовлює активізацію дихання (зяброва кришка), визначає міцнішу фіксацію плечового поясу і посилення його опорної функції (клейтрум, що здійснює зв'язок пояса – лопатки і коракоїда – з черепом).

3. Поява *плавального міхура* збільшує плавучість кісткових риб і дозволяє легко маневрувати при вертикальних переміщеннях без суттєвої витрати енергії. У хрящових риб вертикальна маневровість можлива лише при русі – шляхом зміни кута зустрічі створюваного рухом водного потоку з площиною грудних плавців і сплющеною черевною поверхнею тіла. Такий тип маневровості потребує значних витрат енергії.

4. Збільшується *відносна довжина кишечника і диференціація його на відділи*, що сприяє посиленню інтенсивності та ефективності травлення.

Перелічені морфологічні особливості, а також низка прогресивних фізіологічних властивостей (більша, ніж у хрящових риб, киснева ємність крові, деякі особливості осморегуляції і травлення тощо) забезпечили

кістковим риbam можливість ширшої адаптивної радіації як за характером місцеперебування, так і харчової спеціалізації. Завдяки цьому кісткові риби заселили в гідросфері практично всі життєві ніші.

Отже, **хрящові і кісткові риби** – це два самостійні дивергентні типи еволюційного розвитку водних хребетних тварин.

Еволюційна історія Хрящових риб

Напевно, від якихось примітивних *акантодій* в кінці силуру на початку девону відособилися хрящові риби, а друга група примітивних акантодій на початку силуру дала початок кістковим риbam.

Риби з'явилися у прісних водоймах і лише потім проникли до морських акваторій. У відкладах середнього девону зустрічаються зуби, рідше відбитки акулоподібних хрящових риб *Cladoselachii*. Напевно, більшість видів цієї групи жили в морях, мали дрібні та середні розміри, масивний гетероцеркальний хвіст (рис. 61). Їх парні плавці кріпилися до тіла широкими основами, грудні плавці більші за черевні, тіло вкрите плакоїдною лускою. Скелет хрящовий, тіл хребців немає. Щелепи підтримувалися під'язиковою дугою. Зябрових дуг більше п'яти пар. Очі великі. Група вимерла до кінця карбону.

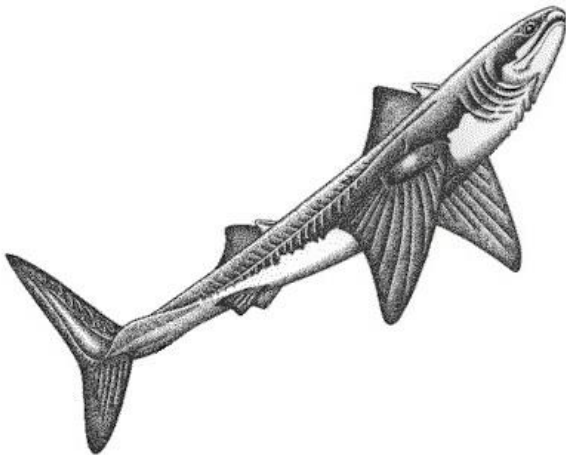


Рис. 61. *Cladoselache* – давня акула девон, США

У середині девону від примітивних кладоселяхій відособлюються акулоподібні – *Xenacanthida*. Риби до 1 м зі струнким тілом, у самців

з'являються птеригоподії (рис. 62). Скоріше за все, це були активні хижаки. Жили у прісних водоймах. У кінці перму вимерли і з того часу *акулоподібні у прісних водоймах практично не зустрічаються*.

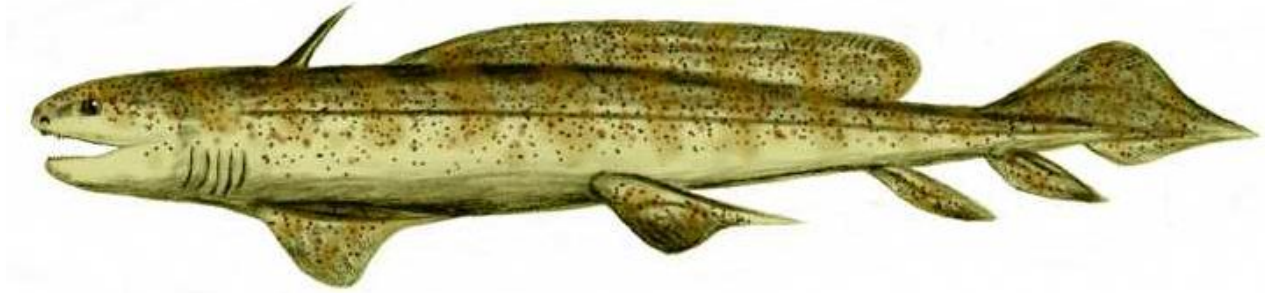


Рис. 62. Представник ряду Xiphasiida

Напевно, у середині девону від морських примітивних кладоселяхій відокремилися справжні акулові риби – *Elasmobranchii*.

Вони зберігають риси предків, проте набувають низку нових ознак:

- ✓ диференціюється скелет плавців;
- ✓ з'являються тіла хребців;
- ✓ череп амфістилічний, згодом гіостилічний.

В юрський період починається диференціація пластинчастозябрових на дві групи: *акули* і *скати*. Представники деяких родин зустрічаються і сьогодні, більшість з існуючих родин сформувалися у кінці мезозою.

Пропонуємо розглянути найбільш цікавих представників серед викопних акул, які раніше населяли водойми світу.

Stethacanthus стетакант ("грудний шип") – одна з найдавніших акул, довжина тіла до 2 м (рис. 63). Мешкала у водоймах із верхнього девону до верхнього перму (360–259 млн р. тому) на території Північної Америки, Азії, Росії. Самці стетакантуса мали незвичний спинний плавець. Призначення його невідоме сучасним вченим, припускають, що він міг приваблювати самок.



Рис. 63. Стетакант

Helicoprion helicoprion – рід хрящових палеозойських риб (рис. 64). Діаметр спіралі гелікопріона досягав 25 см. Це передбачає довжину риби приблизно 2–3 м. У літературі описані спіралі до 90 см в діаметрі. Довжина їх власника могла сягати 9–12 м. Де і як розташовувалася зубна спіраль, було і лишається причиною суперечок вчених. Спіраль розташовували у різних частинах тіла гелікопріона: у середині рота, на спинному плавці, на кінчику хвоста. Сьогодні спіраль майже завжди розташовують на нижній щелепі, хоча й не всі з цим згодні. У 2013 р. вчені опублікували нові дослідження, які дозволили використати комп'ютерне моделювання для реконструкції голови гелікопріона. Дані дослідження призвели до нового зображення гелікопріона з зубною спіраллю на більш короткій нижній щелепі.

Як вони використовували цю спіраль теж лишається предметом дебатів та суперечок, починаючи з того що зубна спіраль використовувалася як батіг для риби і закінчуючи заточеною пилкою для подрібнення амонітів. Проте навіть перший погляд на викопні зуби свідчить, що вони не сильно сточені. Вчені припускають, що, у гелікопріона зміна зубів відбувалася не так швидко, як у сучасних акул. Тому, можливо, ці риби харчувалися м'якотілими організмами, на кшталт сучасних восьминогів.

Гелікопріон – не акули в сучасному розумінні цього слова, а представники примітивних хрящових, близьких родичів сучасних химер і акул.



Рис. 64. Реконструкція гелікопріона та його зубна спіраль

Carcharocles megalodon мегалодон – найбільша акула, яка будь-коли існувала на Землі (рис. 65). Жили мегалодони близько 1,6 млн р. тому. Вимерла, точно час вимирання невідомий. Її довжина сягала близько 12 м, вчені припускають, що існували екземпляри завдовжки від 15,5 до 31 м. Це майже у 2 або 3 рази більше за білу акулу, така оцінка була зроблена дослідниками на основі аналізу зубів та хребців. Ніяких інших частин давніх акул не було знайдено, тому ми можемо тільки здогадуватися про її розміри.



Рис. 65. Мегалодон

Скоріше за все акула мегалодон харчувалася китами. Її зуби схожі на зуби білої акул, проте значно більші за розмірами, їх довжина розміром з кисть руки людини (рис. 66). У відкритому вигляді щелепи мали близько 2 м заввишки і 1,8 м завширшки (рис. 67).



Рис. 66. Зуб мегалодона та білої акул



Рис. 67. Відомі в історії щелени мегалодона

У кінці девону і карбоні зустрічаються залишки морських придонних риб, які харчувалися переважно моллюсками. Вони мали сплющене тіло і великі грудні плавці. Верхня щелепа приростала до нейрокраніуму (аутостилія), зуби сплющені, щільно прилягали один до одного і зливалися у пластинки. Цих риб об'єднують у групу *Bradiodonti* (рис. 68). Вчені вважають сучасних представників ряду химероподібні нащадками брадідонтів.



Рис. 68. Брадіодонт

Еволюційна історія групи Кісткові риби

Проведені в останній час детальні дослідження виявили у *акантодій* (рис. 69) ознаки, особливо в будові черепа, що вказують на їх спорідненість із кістковими рибами. Проте прямими предками їх вважати не можна.



Рис. 69. Представник акантодій

Перші справжні *Osteichthyes* знайдені у нижньодевонських відкладах, **ця група, таким чином, старша за акул.**

До середини девону кісткові риби вже домінували у прісних водоймах, хоча їх рештки є і в морських водоймах. Ймовірно, у всіх примітивних кісткових риб були легені, хоча на сьогодні вони, як правило, втрачені.

Нещодавно відкрито викопну рибу, яка має ознаки панцирних і кісткових риб. Досить давня панцирна риба *Entelognathus primordialis* (рис. 70), відкрита китайськими палеонтологами, насправді виявилася більше схожою на кісткову рибу, ніж на панцирну. Напевно, вона дуже схожа на спільного предка цих двох груп. Відкриття цієї перехідної форми може означати, що наші предки були більше схожі на панцирних риб, ніж вважали раніше, і що покривні кістки нашого черепа походять від структур, схожих на їх "панцир".

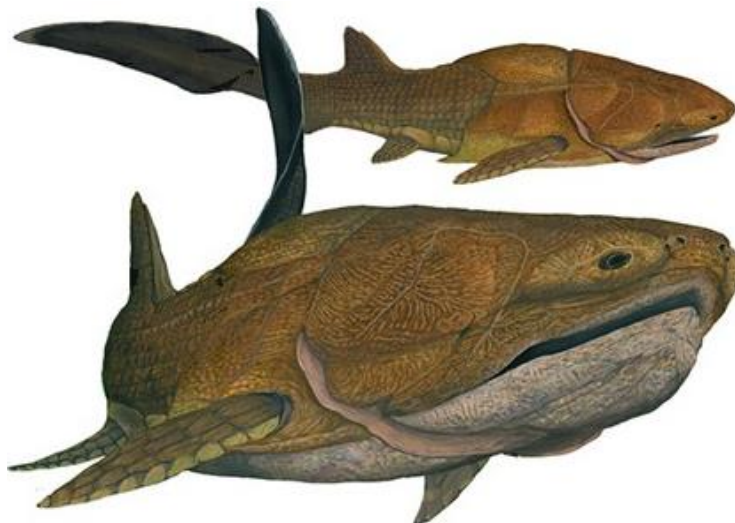


Рис. 70. Ентелогнатус

Ентелогнатус – істота завдовжки близько 20 см, зі сплюснутою головою, маленькими очима і міцною кістковою "бронєю" на передній частині тіла. Його вигляд цілком типовий для панцирних риб, проте, щелепи, як у кісткових риб. Це свідчить про підтримку старої ідеї, що "панцирний" стан є для риб висхідним. І основним напрямком покривного скелета хребетних була його редукція, а не нарощування. Ще один важливий висновок із досліджень ентелогнатуса – загальні предки всіх щелепоротих були більше схожі на кісткових риб, ніж вважали раніше.

З самого початку своєї історії кісткові риби розділилися на 2 підкласи, які на сьогодні за сучасною систематикою мають статус класів:

- *Sarcopterygii* Лопатенері;
- *Actinopterygii* Промененері.

У девоні найбільш звичайними кістковими рибами були *Crossopterygomorpha* китичнопері риби. У карбоні вони зустрічаються рідше, а типові китичнопері представники ряду *Rhipidistiiiformes* вимерли до кінця палеозою.

Тим часом у пізньому палеозої і мезозої з'явилася своєрідна група *Coelacanthiformes*. Останні викопні целаканти були виявлені у крейдяних відкладах, і довгий час вважали, що вони вимерли разом з динозаврами.

Справжньою сенсацією було відкриття у 1938 р. *латимерії* (рис. 71). На сьогодні відомо два види латимерій – *Latimeria chalumnae*, відкрита у 1938 р., мешкає в районі Коморських островів, і *Latimeria menadoensis*, відкрита і описана в 1999 р. біля острова Сулавесі в Індонезії.

В усіх підручниках та довідниках з біології латимерію називають реліктовим видом. Проте сьогодні, після детального вивчення, вчені ставлять під сумнів деякі положення цього твердження. Чому?

Сучасні генетичні і палеонтологічні дані говорять, що латимерію можна вважати такою лише з певними обмеженнями. Еволюція китичноперих риб йшла не так вже й повільно, а сама латимерія – відносно молода форма, хоча дійсно належить до досить давньої групи. Вивчення *Нох*-генів у целакантів не підтверджує низьку швидкість еволюції, темпи звичайні.

Крім того, латимерія відома тільки як сучасна істота. Цікавий факт. Він означає, що жоден палеонтолог ніколи не називав жодну викопну рибу, схожу на латимерію, щоб віднести її до того ж роду. Зовсім інша ситуація, наприклад, з рогузубом, який відомий з тріасу, і дійсно за більше ніж 200 млн р. майже не змінився.



Рис. 71. Латимерія та ареал її поширення

Найближчий родич латимерії – *Macropoma* (рис. 72). Це мезозойська риба, яка вимерла близько 70 млн р. тому (останній целакант, відомий з палеонтологічного літопису, довжина тіла приблизно 50–55 см).

Більш детальна інформація на сайті elementy.ru

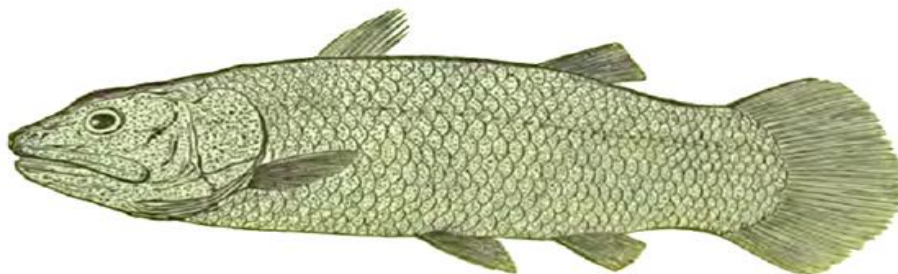


Рис. 72. Macropoma

Представники надряду *Dipneustomorpha* дводишні відомі з девону (рис. 73). Це сильно спеціалізована група, яка ніколи не була численною.

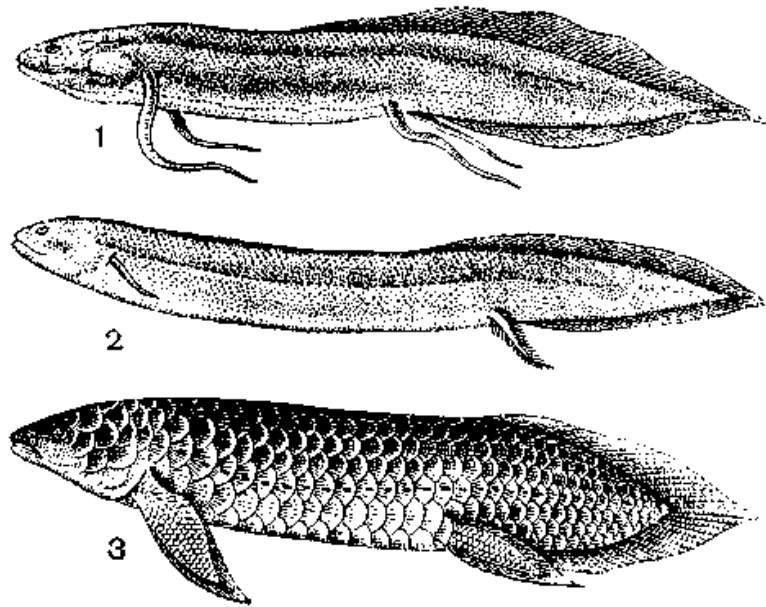


Рис. 73. Дводишні риби:
1 – протоптер, 2 – лепідосирен, 3 – рогозуб

Починаючи з карбону домінуючими є *Actinopterygii*. Їх становлення, напевно, відбувалося у річках із швидкою течією, де довелося виробити здатність до інтенсивного маневреного руху. В результаті це дозволило їм успішно конкурувати з іншими рибами.

Actinopterygii здавна поділяють на 3 групи, які на сьогодні не мають систематичного рангу:

- ✓ *Chondrostei* кістковохрящові;
- ✓ *Holostei* кісткові ганоїди;
- ✓ *Teleostei* костисті.

Chondrostei в палеозої були представлені *палеонісками* (рис. 74). Це невеликі риби різної форми з гетероцеркальним хвостовим плавцем, ганоїдною лускою. Вимерли до кінця мезозою.

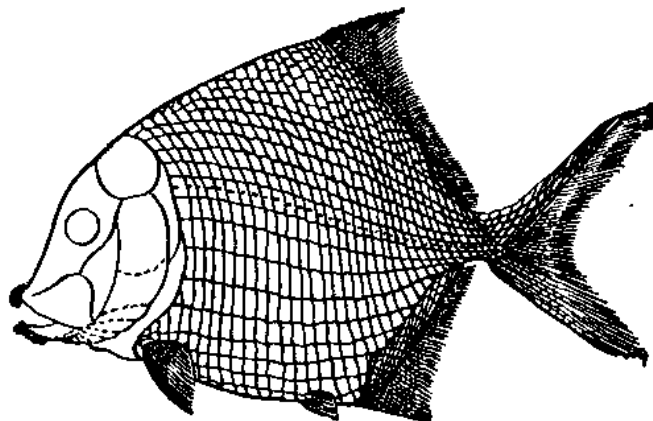


Рис. 74. Палеоніски

Сьогодні дана група представлена веслоносами (рис. 75) та осетровими рибами (рис. 76).



Рис. 75. Веслоніс

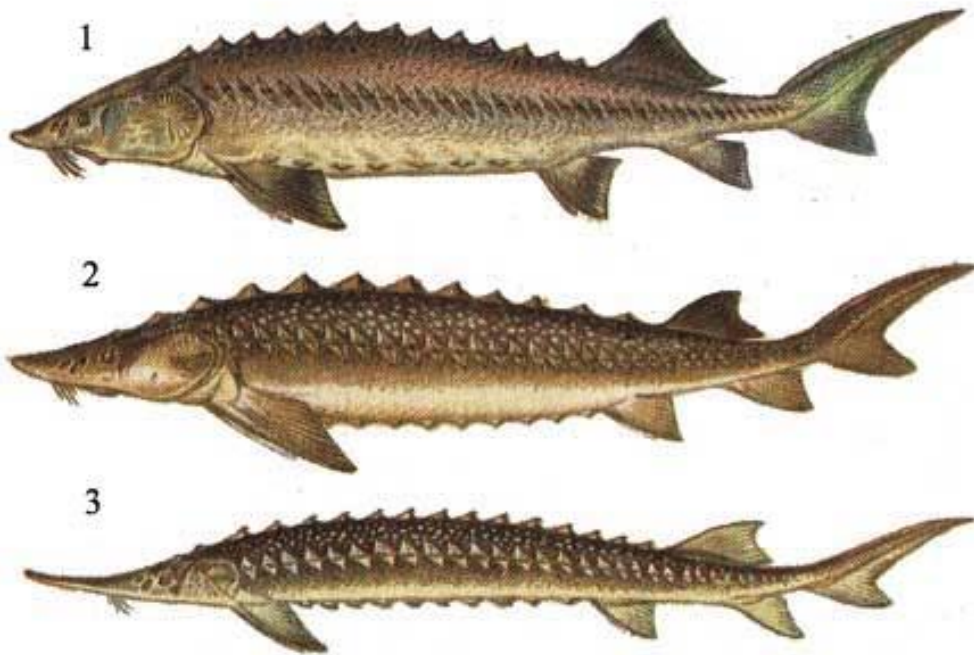


Рис. 76. Осетрові риби:

1 – сибірський осетер, 2 – атлантичний осетер, 3 – севрюга

Holostei домінували в середині мезозою. Почали заселяти моря. Згодом морські **Holostei** вимерли. До сьогодні дожили 2 представники мешканців прісних вод Північної Америки: панцирна щука та амії, або мулиста риба (рис. 77, 78).

Teleostei – це кінцева група кісткових риб, домінуюча серед сучасних. Виникли, напевно, в мезозойських океанах і до кінця крейди витіснили інші групи риб. Хвіст гомоцеркальний, парні плавці невеликі, грудні плавці розташовані високо збоку, луска кісткова. Мабуть, ці зміни і забезпечили їм еволюційний успіх.



Рис. 77. Панцирна щука



Рис. 78. Амій, або мулиста риба

**Модульна контрольна робота № 1
Безчерепні. Покривники. Круглороті. Риби**

Тестові завдання

1. *Чим обумовлюється тік крові ланцетника:*
 - а) пульсацією черевної аорти і приносних зябрових судин,
 - б) пульсацією спинної аорти,
 - в) пульсацією сонних артерій,
 - г) пульсацією підкишкової вени.
2. *Ендостиль у ланцетника розташований у:*
 - а) кишці,
 - б) глотці,
 - в) печінковому вирості,
 - г) ротовій порожнині.
3. *Ендостиль у ланцетника виконує функції:*
 - а) збільшує час перебування їжі у травному тракті,
 - б) зменшує час перебування їжі у травному тракті,
 - в) збільшує площу травлення,
 - г) зменшує площу травлення.
4. *Серце у ланцетника:*

- а) однокамерне,
 - б) двокамерне,
 - в) немає,
 - г) трикамерне.
5. *Який відомий вчений вивчав процес розвитку і розмноження ланцетника та покривників:*
- а) К. Вольф,
 - б) О. О. Ковалевський,
 - в) Е. П. Павловський,
 - г) К. Лінней.
6. *Нервова система ланцетника складається з:*
- а) центральної і периферичної,
 - б) центральної,
 - в) периферичної,
 - г) відсутня.
7. *Безчерепні виключно:*
- а) морські тварини,
 - б) морські і прісноводні,
 - в) прісноводні,
 - г) прохідні види.
8. *На якій стадії свого розвитку Покривники мають ознаки хордових:*
- а) дорослої особини,
 - б) личинки,
 - в) на стадії формування статевих клітин,
 - г) взагалі не мають.
9. *Представники якої групи тварин можуть виділяти речовину, схожу на целюлозу, як це роблять рослини:*
- а) сальпи,
 - б) асцидії,
 - в) міноги,
 - г) апендикулярії.
10. *У асцидій кровеносна система:*
- а) замкнена,
 - б) незамкнена,
 - в) напівзамкнена,
 - г) особлива.
11. *Круглороті ведуть такий спосіб життя:*
- а) паразитичний,
 - б) вільно плаваючий,
 - в) прикріплений до субстрату,
 - г) напівпаразитичний.
12. *Яку назву мають личинки у міног:*
- а) лептоцефалюс,
 - б) піскорийки,
 - в) багатоніжки,

- г) ваш варіант.
13. *Органи дихання круглоротих представлені:*
а) легенями,
б) зябрами,
в) зябровими мішками,
г) зябровими щілинами.
14. *Серце круглоротих представлене:*
а) 1 передсердям і 1 шлуночком,
б) 2 передсердями і 1 шлуночком,
в) 4-камерне,
г) серце взагалі відсутнє.
15. *Міксини маю таку кількість пар зовнішніх зябрових отворів:*
а) 1,
б) 7,
в) 3,
г) 5.
16. *Органи виділення риб представлені:*
а) мезонефричними нирками,
б) метанефричними нирками,
в) нефридіями,
г) протонефричними нирками.
17. *У представників надкласу Риби серце:*
а) однокамерне,
б) двокамерне,
в) трикамерне,
г) відсутнє.
18. *Гетероцеркальний хвостовий плавець характерний для:*
а) кісткових риб,
б) хрящових риб,
в) дводишних риб,
г) китичноперих.
19. *Печінка у риб як травна залоза виконує функції:*
а) знезараження токсинів,
б) виділення жовчі,
в) виділення шлункового соку,
г) відкладання поживних речовин про запас.
20. *Який тип хребців характерний для хрящових риб:*
а) гетероцельні,
б) амфіцельні,
в) опістоцельні,
г) платицельні.
21. *Для яких риб характерний артеріальний конус:*
а) кісткових,
б) дводишних,
в) хрящових,

- г) коропоподібних.
22. *Жовч виконує функції:*
а) активації ферментів,
б) розкладання жирів до жирних кислот і гліцерину,
в) емульгації жиру,
г) розкладання білків до амінокислот.
23. *У яких риб краще розвинутий передній мозок:*
а) кісткових,
б) хрящових,
в) дводишних,
г) китичноперих.
24. *Тип луски у пластинчастозябрових риб:*
а) ктеноїдна,
б) плакоїдна,
в) циклоїдна,
г) ромбоподібна.
25. *Які з перелічених частин зябрового апарату риби пронизані капілярами:*
а) зяброві пелюстки,
б) зяброві тичинки,
в) зяброві дуги,
г) зяброві кришки.
26. *Риби відносяться до типу:*
а) безхордові,
б) напівхордові,
в) хордові,
г) хребетні.
27. *Слиз, яким вкрите тіло риби, виділяється:*
а) шкірними залозами,
б) лускою,
в) органами бічної лінії,
г) плавцями.
28. *Риби – тварини, що відносяться:*
а) до одного класу – Риби,
б) до двох класів – Хрящові риби та Кісткові риби,
в) до трьох класів – Хрящові риби, Напівхрящові риби, Кісткові риби,
г) до чотирьох класів – Хрящові риби, Напівхрящові риби, Кісткові риби, Костисті риби.
29. *До парних плавців відносяться:*
а) лише грудні,
б) лише черевні,
в) грудні та черевні,
г) хвостові та підхвостові.
30. *У хрящових риб найкраще розвинені такі органи чуття:*

- а) слух,
 - б) зір,
 - в) нюх,
 - г) бічна лінія.
31. *Прогресивними рисами хрящових риб є:*
- а) живонародження,
 - б) відсутність плавального міхура,
 - в) наявність мезонефроса,
 - г) розвиток нервової системи.
32. *Органи бічної лінії у риб виконують функції:*
- а) смаку,
 - б) сприймають звукові коливання води,
 - в) визначення ступеня прогрітості води,
 - г) визначення глибини занурення, напрямку та сили руху води.
33. *Чим представлений орган слуху у риб:*
- а) внутрішнім і середнім вухом,
 - б) внутрішнім, середнім і зовнішнім вухом,
 - в) лише внутрішнім вухом,
 - г) лише зовнішнім вухом.
34. *Через серце риб проходить кров:*
- а) венозна,
 - б) артеріальна,
 - в) змішана у хрящових та артеріальна у кісткових,
 - г) у всіх змішана.
35. *У кісткових риб осьовий посткраніальний скелет має відділи:*
- а) грудний,
 - б) поперековий,
 - в) тулубовий,
 - г) хвостовий.
36. *У більшості кісткових риб хвостовий плавець:*
- а) гомоцеркальний,
 - б) гетероцеркальний,
 - в) протоцеркальний,
 - г) моноцеркальний.
37. *Функцію дна черепа у кісткових риб виконують кістки:*
- а) нюхові,
 - б) парасфеноїд,
 - в) леміш,
 - г) піднебінна,
 - г) квадратна,
 - д) крилоподібні,
 - е) зчленівна.
38. *Тип черепа у кісткових риб за способом кріплення щелепної дуги до нейрокраніуму:*
- а) амфістилічний,

- б) гіостилічний,
 - в) аутостилічний,
 - г) стегальний.
39. *Розміри кишечника більші:*
- а) у рослиноїдних риб,
 - б) твариноїдних риб,
 - в) всеїдних,
 - г) хижаків.
40. *Кількість пілоричних виростів травної системи більша у:*
- а) хижих риб,
 - б) рослиноїдних риб,
 - в) всеїдних,
 - г) здатних до тривалого голодування.
41. *Продуктом азотистого обміну, який виділяють нирки у кісткових риб, є:*
- а) сеча,
 - б) амоніак,
 - в) сечовина,
 - г) сечова кислота.
42. *Запліднення у кісткових риб в основному:*
- а) зовнішнє,
 - б) внутрішнє,
 - в) розмножуються без запліднення,
 - г) ваш варіант.
43. *Електричні органи у риб – це видозмінена:*
- а) луска,
 - б) шкіра,
 - в) поперечно-смугаста мускулатура,
 - г) гладенька мускулатура.

Задачі та творчо-фахові завдання

1. Прісноводна риба гірчак живе в річках і озерах, в яких мешкають двостулкові молюски (перлівниці, беззубки). Як пов'язані між собою ці групи тварин?
2. Чому самці глибоководних вудильників є паразитами самок свого виду? Як це відбувається? Поясніть біологічне значення такого пристосування.
3. У водоймі сталась біда: відбувся викид нафти. Поверхня води вкрилась тонкою веселковою плівкою. Плівка не вплинула на появу мальків з ікри, але потім спричинила їх загибель. Чому нафтова плівка небезпечна для мальків риб?
4. У водойму потрапили у невеликій кількості радіоактивні речовини. Проведені лабораторні аналізи показали, що хижі риби є найбільш радіоактивно забрудненими тваринними організмами у водоймі. Як можна пояснити цей факт?

5. Велика здобич перетравлюється у шлунку акул і нколи більше тижня. Акули навіть здатні перетравлювати неістівні предмети, які випадково потрапили в шлунок. З чим це пов'язано?
6. Усім добре відома велика плодючість риб. Так, сазан відкладає 400–1500 тис. ікринок, кета – 2–5 тис., судак – 300–900 тис., риба-місяць – до 300 млн. Чим можна пояснити високу плодючість кісткових риб? Від чого залежить кількість ікри, яку вони відкладають?
7. Дайте характеристику будови ланцетника, заповнивши таблицю.

Системи органів	Особливості будови
Внутрішній скелет	
М'язи	
Органи травлення	
Органи дихання	
Кровоносна система	
Нервова система	
Органи чуття	

8. Доповніть загальну характеристику класу Хрящові риби, вставляючи пропущені слова.

Середовище життя _____. Шкіра вкрита _____, залози виділяють _____. Органами руху слугують _____. Скелет внутрішній, побудований з _____ речовини, складається з відділів: _____ . Травна система наскрізна, починається _____, закінчується _____. Кровоносна система _____, кіл кровообігу _____, камер серця _____. Дихають тварини за допомогою _____. Органами виділення слугують _____. Головний мозок складається з _____ відділів. Роздільностатеві тварини. Запліднення _____, розвиток _____.

9. Складіть схему шляху проходження їжі в організмі кісткової риби.

10. Закінчити речення:

Риби дихають у воді за допомогою _____. Плавальний міхур риби утворюється _____. Він має таке значення для риби: _____. Дихальна система кісткової риби має таку будову: _____.

11. Введіть до системи *Squalis acantias*.

Модуль 2

Надклас *Tetrapoda* Чотириногі

Сюди належать хребетні, які тією чи іншою мірою ведуть наземний спосіб життя: земноводні, плазуни, птахи і ссавці. Дихання легеневе. Є два кола кровообігу. Мають парні п'ятипалі кінцівки важільного типу.

Клас *Amphibia* Земноводні (Амфібії)

Амфібії – перші наземні тварини, які ще не втратили тісного зв'язку з водою. Важливою особливістю з усіх ризикованих задумів хребетних за всю їх історію був розвиток чотириногості та вихід на сушу. Цей крок пов'язаний з істотними функціональними змінами і призвів до глибоких структурних перебудов.

Після виходу на сушу майже в кожному їх органі, кожній системі відбулися суттєві зміни. Цей найменш чисельний клас хребетних тварин нараховує близько 6630 видів (з них більше 5850 видів – безхвості, близько 600 видів – хвостаті, і трохи більше 180 видів – безногі), їх ареал обмежений прибережними ділянками прісних водойм. Морські види відсутні.

Зовнішня будова. Земноводні мають три характерні форми тіла: жабоподібну, тритоноподібну, червоподібну. Шия у всіх трьох форм не виражена, проте голова сполучається з тулубом рухомо (рис. 79).

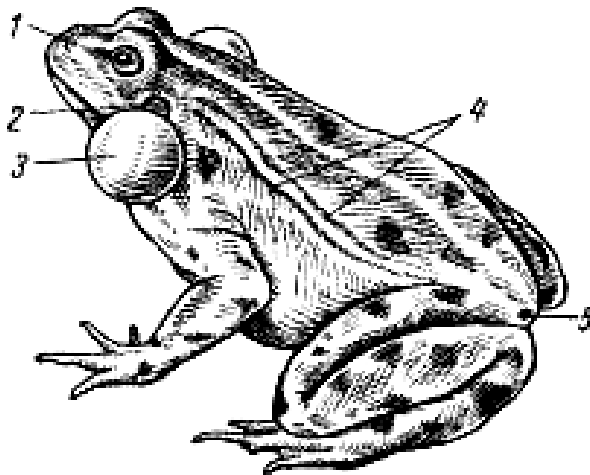


Рис. 79. Зовнішній вигляд самця жаби:
1 – ніздря, 2 – барабанна перетинка, 3 – резонатор,
4 – спинно-бічні складки, 5 – отвір клоаки

Шкіра земноводних тонка, гола, залозиста, позбавлена будь-яких рогових або кісткових утворів (рис. 80). Епідерміс багатошаровий. У шкірі багато залоз. Слиз, який вони виділяють, тонким шаром вкриває усе тіло, зволожує шкіру і захищає її від висихання, а також забезпечує участь шкіри у газообміні.

Секрет шкірних залоз може містити й отруйні речовини, що захищають від мікроорганізмів та ворогів. Отруйні властивості шкірних виділень деяких деревних жаб настільки значні, що місцеві племена тропічних лісів Центральної Америки використовують їх для змащування наконечників стріл при полюванні на тварин.

Під багатошаровим епідермісом розташовується сполучнотканинний коріум, у якому знаходяться пігментні клітини, що визначають забарвлення земноводного. Шкіра прилягає до тіла не щільно, бо має багато лімфатичних порожнин для накопичення води.

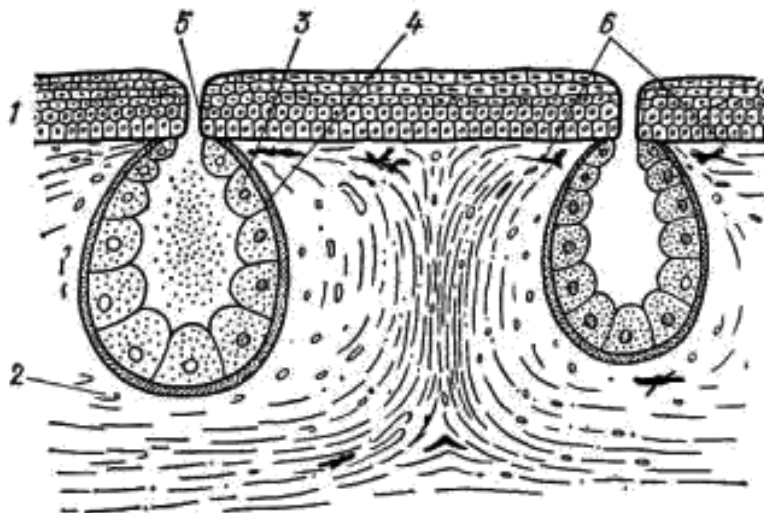


Рис. 80. Схема будови шкіри жаби (розріз):

1 – епідерміс, 2 – коріум, 3 – залозисті клітини шкірної залози, 4 – м'язовий покрив залози, 5 – вивідна протока шкірної залози, 6 – пігментні клітини

Скелет, порівняно з рибами, суттєво змінений. Він складається з хребетного стовпа, черепа, скелета кінцівок та їх поясів. У свою чергу **хребет**, який виконує роль осьового посткраніального скелета, включає чотири відділи (рис. 81):

1. *Шийний відділ* представлений одним хребцем з двома бічними зчленівними ямками, за допомогою яких хребець майже нерухомо з'єднується з черепом (з відповідними виростками бічних потиличних кісток).

2. *Тулубовий відділ* у безхвостих складається з 7–9 хребців, у хвостатих – 14–63, у безногих – 100–150. До тулубових хребців кріпляться короткі ребра, які не формують грудної клітки. Справжні ребра є у безногих, у хвостатих вони значно менші, а у безхвостих – зростаються з поперечними відростками хребців.

3. *Крижовий відділ* представлений одним хребцем з добре вираженими поперечними відростками для сполучення з кістками тазового поясу.

4. *Хвостовий відділ* складається з різної кількості хребців залежно від виду, в безхвостих усі хребці хвостового відділу зливаються, утворюючи кісточку – *уростиль*.

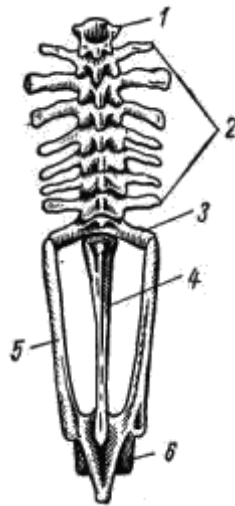


Рис. 81. Осьовий посткраніальний скелет та тазовий пояс жаби (вигляд згори):

1 – шийний хребець, 2 – тулубові хребці, 3 – крижовий хребець, 4 – уростиль, 5 – тазовий пояс, 6 – вертлужна западина

Хребці хребетного стовпа різні (рис. 82): у нижчих хвостатих і безногих – **амфіцельні** (двояковвігнуті), у вищих хвостатих – **опістоцельні** (спереду – опуклі, позаду – ввігнуті), у безхвостих – **процельні** (спереду – ввігнуті, позаду – опуклі).

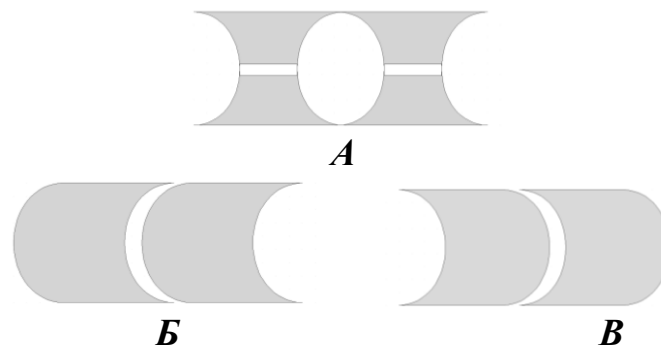


Рис. 82. Хребці амфібій:

A – амфіцельні, B – опістоцельні, V – процельні

Череп земноводних відрізняється від черепа риб малою кількістю кісток (рис. 83) та значною кількістю хрящових елементів, які не костеніють впродовж життя.

Нейрокраніум:

1. **Потиличний відділ** представлений парою бічних потиличних кісток, кожна з яких має відросток для сполучення з шийним хребцем. Потиличні кістки оточують потиличний отвір.

2. **Слуховий відділ**, на відміну від риб, представлений лише однією парою передньовушних кісток.

3. **Нюховий та зоровий відділи** представлені непарною клиновидно-нюховою кісткою.

Кістки вищеперерахованих відділів – хондрального походження. Інша частина цих відділів представлена хрящем.

4. *Покрівля черепа* утворена парними кістками: лобно-тім'яною, носовою, а збоку лускатою, які за походженням дермальні.

5. *Дно черепа* представлено також дермальними кістками – непарним парасфеноїдом, парною кісткою лемішем, на якій є зуби, та двома піднебінними кістками (у хвостатих земноводних вони зрослі).

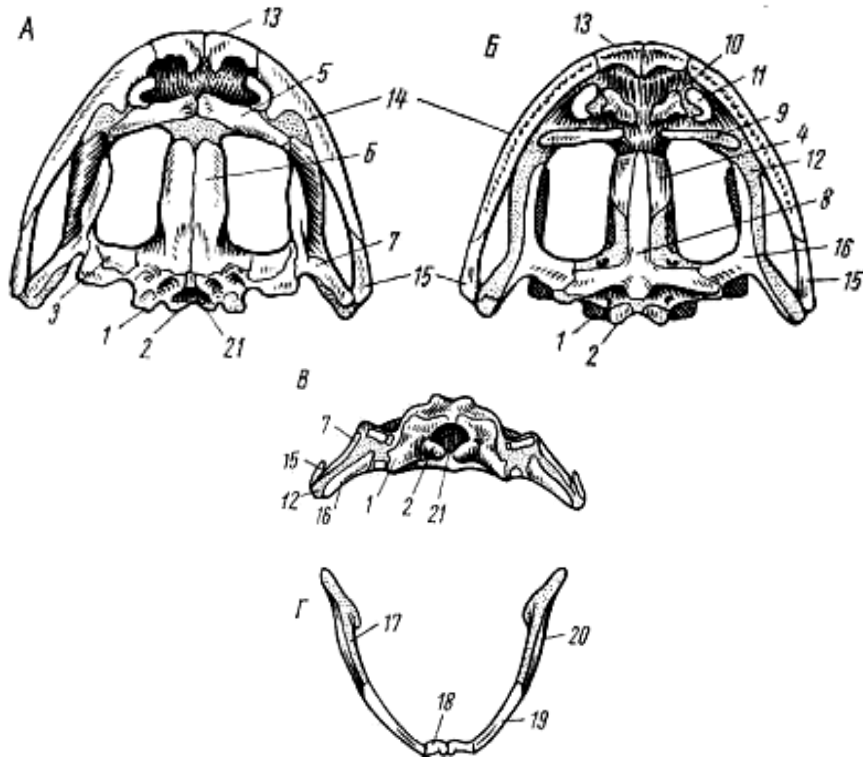


Рис. 83. Череп жаби. А – згори, Б – знизу, В – ззаду,

Г – нижня щелепа згори, пунктиром показані хрящові ділянки черепа:

1 – бічна потилична кістка, 2 – потиличний відросток, 3 – передньовушна кістка, 4 – криловидно-нюхова кістка, 5 – носова кістка, 6 – лобно-тім'яна кістка, 7 – луската кістка, 8 – парасфеноїд, 9 – піднебінна кістка, 10 – леміш, 11 – хоани, 12 – піднебінно-квадратний хрящ, 13 – міжщелепна кістка, 14 – верхньощелепна кістка, 15 – квадратно-влична кістка, 16 – криловидна кістка, 17 – меккелів хрящ, 18 – підборідно-щелепна кістка, 19 – зубна кістка, 20 – кутова кістка, 21 – потиличний отвір

Вісцеральний скелет (спланхнокраніум):

1. *Первинна верхня щелепа* представлена піднебінно-квадратним хрящем, який нерухомо з'єднується з нейрокраніумом. Такий тип черепа називається **аутостилічним**.

2. *Вторинна верхня щелепа* складається з парної міжщелепної та верхньощелепної кісток, на яких у більшості видів є зуби, і парних квадратно-вличної та криловидної кісток. Усі кістки цього відділу дермальні.

3. *Первинна нижня щелепа* представлена меккелевим хрящем.

4. *Вторинна нижня щелепа* – парними зубною (проте на ній зубів немає) та кутовою кістками дермального походження.

Під'язикова дуга втрачає свою функціональну активність (череп **аутостилчний**), тому ще у предків земноводних вона почала редукуватися, а з виходом на сушу відбулися її подальші перетворення:

- з *бризкальця* (рудимент першої зябрової щілини) утворюється **порожнина середнього вуха**;
- з *гіомандибуляре* формується слухова кісточка середнього вуха **стреміще**, яка передає звукові коливання від барабанної перетинки до овального вікна внутрішнього вуха;
- з *гіоїда* формується **під'язиковий апарат**;
- *зяброві дуги* ідуть на утворення **гортанних хрящів**.

Отже, череп амфібій відрізняється від черепа більшості кісткових риб:

- ✓ слабким розвитком хондральних і дермальних скостенінь;
- ✓ аутостилією;
- ✓ видозміною під'язикової та зябрових дуг, перетворених частково на слуховий, частково на під'язиковий апарат;
- ✓ редукцією зябрової кришки.

Всі зазначені суттєві зміни у будові черепа земноводних, безумовно, пов'язані з переходом цих тварин до наземного існування.

Скелет кінцівок та їх поясів. Кінцівки – це **система важелів**, що рухомо з'єднані між собою. Схема будови передніх і задніх кінцівок однотипна (рис. 84).

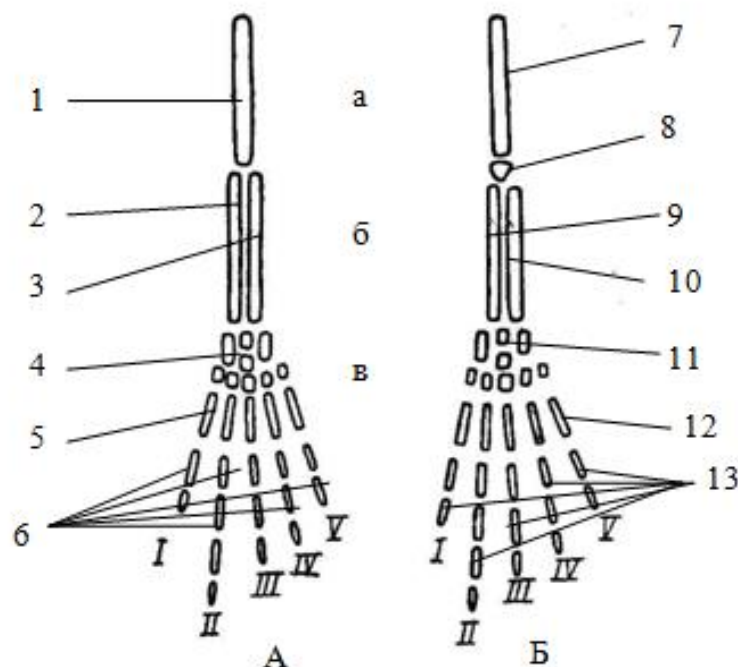


Рис. 84. Схема будови парних кінцівок наземних хребетних:

А – передня кінцівка, Б – задня кінцівка:

а – плече-стегно, б – передпліччя-гомілка, в – кисть-стопа;

1 – плечова кістка, 2 – ліктьова, 3 – променева кістка, 4 – зап'ястя, 5 – п'ястя,
6 – фаланги пальців, 7 – стегнова кістка, 8 – колінна чашечка, 9 – велика гомілкорова кістка, 10 – мала гомілкорова, 11 – передплесно, 12 – плесно, 13 – фаланги пальців,
I–V – пальці

Передня кінцівка складається з *плеча* (плечова кістка), *передпліччя* (ліктьова і променева кістки) і *кисті* (зап'ястя, п'ястя, фаланги пальців). Задня кінцівка складається з *стегна* (стегнова кістка), *гомілки* (велика і мала гомілкові кістки) та *стопи* (передплесно, плесно та фаланги пальців).

Така будова скелета вільних кінцівок забезпечує не тільки рух самої кінцівки відносно тіла тварини, але й рух окремих елементів кінцівки по відношенню один до одного. Це – також результат еволюційних перетворень тварин у зв'язку з виходом на суходіл.

Розвиток п'ятипалої кінцівки відбувається тим же шляхом, що і розвиток парних плавців. Від якого ж типу плавця могли утворитися кінцівки наземного типу?

За первинними науковими припущеннями вважалося, що п'ятипала кінцівка утворилася від плавця, який мав один промінь внутрішнього скелета, шляхом вторинного розщеплення розвивалися інші промені. Згідно з цією теорією, автором якої є вчений Рабль (1901), найпримітивнішою є однопала кінцівка, а далі утворювалася двопала, трипала, чотирипала і нарешті п'ятипала кінцівка.

Однак насправді кінцівки з меншою кількістю пальців завжди є редукованими. Більшість сучасних авторів вважають, що п'ятипала кінцівка розвивалася не шляхом ускладнення, а шляхом постійного спрощення з більш розчленованої кінцівки (О. М. Северцов, 1908).

Отже, висхідним для розвитку п'ятипалої кінцівки був плавець з певним (не менше 7) числом променів.

Плечовий пояс у амфібій лежить у товщі м'язів і слугує опорою для передніх кінцівок та місцем кріплення відповідних м'язів (рис. 85). Складається пояс з парних кісток: *лопатки*, *коракоїда* і *прокоракоїда*. У безхвостих є ще *ключиця*, а також *грудина* та *передгрудина*.

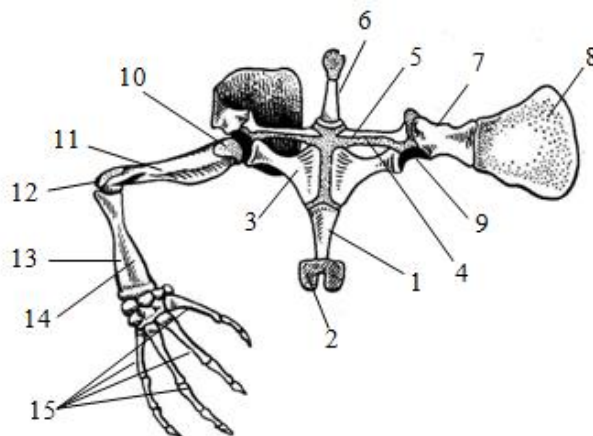


Рис. 85. Передня кінцівка та плечовий пояс жаби:

1 – грудина, 2 – хрящова задня частина грудини, 3 – коракаїд, 4 – пракоракаїд, 5 – ключиця, 6 – передгрудина, 7 – лопатка, 8 – надлопатковий хрящ, 9 – западина на лопатці для плеча, 10 – голівка плеча, 11 – плече, 12 – ліктьовий відросток, 13 – ліктьова кістка, 14 – променева кістка, 15 – фаланги пальців

В цілому, плечовий пояс має вигляд глибокої дуги, частини якої розміщуються по боках, знизу і частково вгорі від хребетного стовпа, ніде з ним не контактують. У зв'язку з відсутністю ребер немає у амфібій і грудної клітки, а плечовий пояс лежить вільно в товщі мускулатури, не спираючись на осьовий скелет.

Тазовий пояс представлений парною клубовою кісткою, що сполучається з крижовим хребцем хребетного стовпа, парною сідничною кісткою та лобковим хрящем (рис. 86). У місці з'єднання цих кісток і хряща формується вертлужна западина, куди кріпиться стегнова кістка. У безхвостих земноводних тазовий пояс майже повністю костеніє. Крім того, найбільші, довгі клубові кістки своїми проксимальними кінцями прикріплені до поперечних відростків крижового хребця, що й забезпечує міцну надійну опору для задніх кінцівок.

Такі різні механізми кріплення поясів передніх і задніх кінцівок пояснюються тим, що для пересування амфібій значно важливішими є задні кінцівки, вони, як правило, мають і більші розміри, особливо у безхвостих.

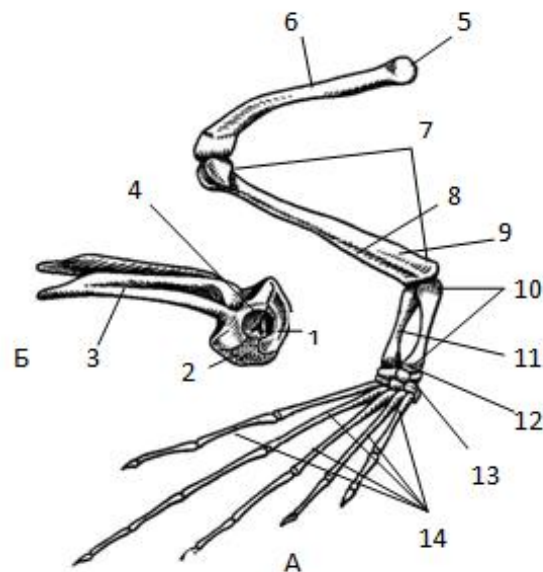


Рис. 86. Задня кінцівка (А) та тазовий пояс (Б) жаби збоку:

1 – сідничні кістки, 2 – лобковий хрящ, 3 – клубові кістки, 4 – вертлужна западина, 5 – голівка стегна, 6 – стегно, 7 – гомілка, 8 – велика гомілкорова кістка, 9 – мала гомілкорова кістка, 10 – передплесно, 11 – зовнішня кістка передплесна, 12 – внутрішня кістка передплесна, 13 – плесно, 14 – фаланги пальців

Анатомічна перебудова скелета, що відбулася у зв'язку з виходом на сушу, супроводжувалася також змінами гістологічної будови кістки і хряща. Кістковий скелет дорослих амфібій побудований з двошарової грубоволокнистої і більш міцної кісткової тканини, яка відрізняється від кісток риб відсутністю верхнього пористого шару. Попередником кістки в ембріогенезі є хрящ. Трубочасті кістки кінцівок закладаються як суцільні "хрящові структури" з гіалінового хряща, що потім костеніють. Окостеніння починається з середньої частини, розповсюджуючись до проксимального і дистального кінців. Одночасно кістка збільшується у розмірах, і в ній утворюється внутрішня порожнина, зайнята кістковим мозком. Основу такої

кістки складають солі кальцію у поєднанні з білковими волокнами. В її товщі розташовані живі клітини – остеокласти і остеобласти, які беруть участь у безперервній перебудові кістки. Їх число зменшується з віком. Хрящі (гіаліновий і волокнистий) відіграють важливу роль в утворенні зв'язок і складають значну частину черепа і поясів.

М'язова система земноводних суттєво відрізняється від такої у риб. Різко збільшується маса м'язів кінцівок, є м'язи антагоністи (згиначі-розгиначі). Ускладнюється мускулатура ротової порожнини. Вона не тільки бере участь у захопленні і проковтуванні їжі, а й забезпечує вентиляцію ротової порожнини і легень. Ці особливості дозволили земноводним вийти на сушу. Пересування безхвостих стрибками збільшило їх рухливість. Однак швидкість і маневровість, важливі при переслідуванні здобичі і втечі від хижаків, залишаються ще невисокими.

Травна система. У дорослому віці всі земноводні – твариноїдні, більшість живиться дрібними безхребетними, однак великі за розмірами тварини можуть нападати на дрібних гризунів, птахів, змій, а також можуть поїдати інших амфібій, у тому числі й менших особин свого виду.

Починається травна система ротоглотковою порожниною, на дні якої розташований м'язовий язик (рис. 87). У жаб язик кріпиться до дна ротової порожнини тільки переднім кінцем, його задня частина розташована вільно. Язик є майже у всіх амфібій, винятком є сурінамська піпа та шпорцева жаба, відсутність у яких язика вчені пояснюють переходом цих тварин до водного способу життя.

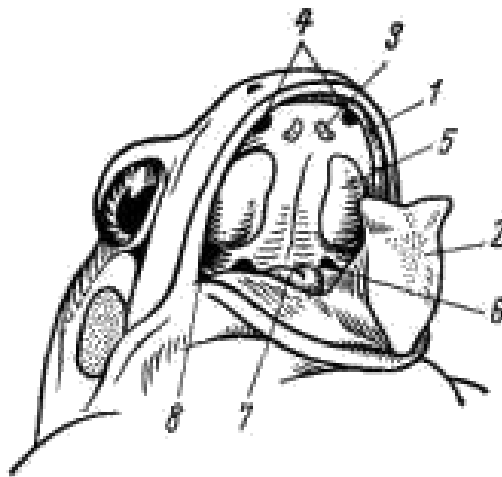


Рис. 87. Ротова порожнина жаби:

1 – зуби, 2 – язик, 3 – леміш з зубами, 4 – хоани, 5 – дно очних яблук, 6 – отвір євстахієвої труби, 7 – гортань, 8 – отвір резонатора

У ротовій порожнині та на язиці є слинні залози, секрет яких змочує і склеює їжу (ферменти відсутні), сприяє виловленню комах, а також є дрібні зуби на щелепах та інших кістках. Усі зуби однакові, тому земноводні не здатні подрібнювати та пережовувати їжу, вони допомагають лише утримувати

здобич. Деякі земноводні, наприклад ропухи, взагалі не мають зубів. У ротову порожнину відкриваються хоани, євстахієві отвори (від порожнини середнього вуха) і гортанна щілина. Проштовхуванню їжі у земноводних супроводжується переміщенням очних яблук вниз. При цьому вони тиснуть на травну грудку і проштовхують її у короткий стравохід (рис. 88). Стравохід переходить у шлунок, який має значний об'єм і товсті стінки. У шлунку їжа на якийсь час затримується, при цьому вона подрібнюється завдяки скороченням стінок шлунка, просочується шлунковим соком і зазнає дії його ферментів. З шлунка їжа надходить до кишечника. Кишечник у земноводних слабо диференційований на дванадцятипалу, тонку, товсту кишки і відкривається у клоаку. Кишечник видовжений і перевищує довжину тіла у 2–4 рази.

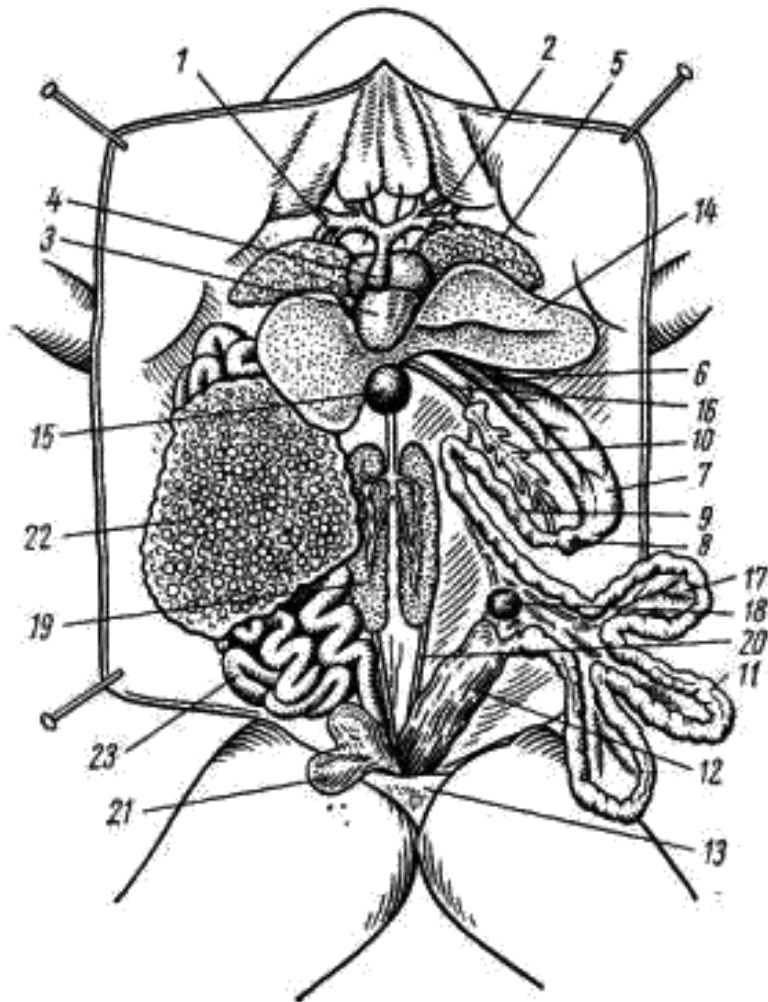


Рис. 88. Загальне розташування внутрішніх органів жаби:

1 – праве передсердя, 2 – ліве передсердя, 3 – шлуночок, 4 – артеріальний конус, 5 – легені, 6 – стравохід, 7 – шлунок, 8 – пілорична частина шлунку, 9 – дванадцятипала кишка, 10 – підшлункова залоза, 11 – тонкий кишечник, 12 – товстий кишечник, 13 – клоака, 14 – печінка, 15 – жовчний міхур, 16 – жовчна протока, 17 – брижа, 18 – селезінка, 19 – нирка, 20 – сечовід, 21 – сечовий міхур, 22 – яєчник, 23 – яйцепровід (лівий яєчник та яйцепровід на рисунку не зображені)

У дванадцятипалу кишку надходять секрети печінки та підшлункової залози. Підшлункова залоза розташована у брижі кишечника у вигляді тяжа.

Її вивідні протоки впадають у жовчну протоку печінки. Секрет підшлункової залози містить ферменти, що розщеплюють високомолекулярні сполуки хімуса до мономерів.

Печінка в амфібій досить велика (у жаб вона трилопатева), має жовчний міхур, у якому жовч накопичується і зберігається, доки тварина не харчується. Коли тварина живиться, жовч із жовчного міхура надходить до дванадцятипалої кишки. Нагадаємо, що жовч *емульгує* (розкладає на дрібні фракції) *жири*, після чого вони розщеплюються ліпазами, які виділяються підшлунковою залозою, до жирних кислот та гліцерину.

Отже, травна система земноводних відрізняється від такої у риб більшою довжиною травного тракту, крім того, кінцевий відділ товстої кишки відкривається у клоаку.

Земноводні *пойкілотермні* тварини, температура їх тіла залежить від температури навколишнього середовища, з низьким рівнем обміну речовин. Підвищення температури середовища існування земноводних веде до підвищення інтенсивності процесу травлення. І навпаки, зниження навколишньої температури пригнічує процес травлення.

У зв'язку з цим земноводні здатні до тривалого голодування впродовж року. Для них характерною є також зміна кормів і відповідні морфологічні перетворення залежно від віку. Личинки живляться рослинною їжею, для цього вони мають на щелепах рогові пластинки. Відносна довжина кишечника у них більша, ніж у дорослих. Лише наприкінці личинкового періоду, під час метаморфозу, скидаються рогові пластинки з щелеп, зникають шкірясті губи, вкорочується і диференціюється кишечник.

Дихальна система земноводних має *множинність органів дихання*. Пуголки дихають шкірою, зовнішніми або внутрішніми зябрами. У дорослих дихання відбувається через шкіру, за допомогою легень та слизової оболонки ротоглоткової порожнини.

У дорослих земноводних парні легені представлені порожнистими мішками з комірчастою внутрішньою поверхнею (рис. 89). У безхвостих земноводних легені відкриваються у гортанно-трахейну камеру, що обмежена гортанними хрящами і з'єднана щілиною з ротоглотковою порожниною. На стінках гортанно-трахейної камери розташовані голосові зв'язки, вібрація яких забезпечує утворення видоспецифічних звуків. У хвостатих і безногих амфібій трахейно-гортанна камера видовжена і може розглядатися як зачаток трахеї.

Дихальна поверхня легень менша за площу поверхні тіла, їх співвідношення становить 2:3, а, наприклад, у ссавців дихальна площа легень переважає площу поверхні тіла у 50–100 разів. У зв'язку з недосконалістю легень у земноводних важливу роль у диханні відіграє шкіра і ротоглоткова порожнина. Площа капілярів ротоглоткової порожнини земноводних становить 1–3 % загальної площі, що бере участь у газообміні.

Зволоження шкіри секретом слизових залоз підвищує її проникність для газів. У шкірі земноводних є фермент *карбоангідраза*, який підвищує здатність виділення вуглекислого газу.

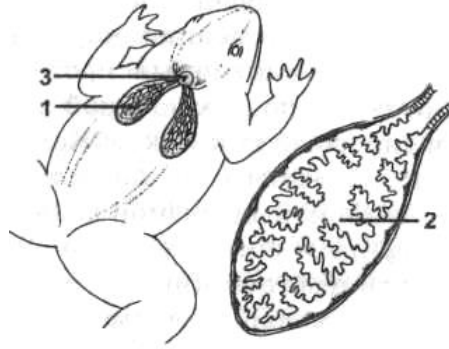


Рис. 89. Легені амфібій:

1 – легені, 2 – їх внутрішня структура, 3 – гортань

У різних видів амфібій через шкіру надходить 15–55 %, через легені – 35–75 % і через слизову оболонку ротоглоткової порожнини – 10–15 % кисню. Через легені та ротоглоткову порожнину виділяється 35–55 % вуглекислого газу, а через шкіру – 45–65 %.

Шкіряне дихання має велике функціональне значення не тільки через недосконалість легень, але й як пристосування, що забезпечує газообмін під час тривалого перебування тварини у воді. У деяких амфібій з атрофованими легеньми (наприклад, у безлегеневих американських саламандр, далеко-східного тритона) газообмін відбувається лише через шкіру і слизову оболонку ротової порожнини.

Здатність шкіри і легень поглинати кисень і виділяти вуглекислий газ у амфібій залежить від температури навколишнього середовища. При звичайних температурах шкіра відіграє помітно важливішу роль порівняно з легеньми у виділенні вуглекислого газу. Проте при підвищенні температури значно зростає інтенсивність легеневого дихання.

Множинність органів дихання пов'язана з відособленням кількох дихальних центрів у головному мозку земноводних. У амніот тільки один дихальний центр.

У плазунів, птахів, ссавців надходження повітря у легені здійснюється переважно шляхом зміни об'єму грудної клітки. Земноводні ж грудної клітки не мають, у них відсутні або дуже слабо розвинені ребра і механізм дихання своєрідний.

Механізм дихання земноводних: дно ротоглоткової порожнини опускається і повітря через зовнішні ніздрі, потім хоани нагнітається у ротоглоткову порожнину, гортанна щілина у цей час закрита (рис. 90).

Далі закриваються зовнішні ніздрі та одночасно відкривається гортанна щілина. Ротоглоткова порожнина продовжує збільшуватися, і повітря з легень надходить до порожнини, змішуючись з атмосферним повітрям. Потім дно ротоглоткової порожнини поступово піднімається, і змішане повітря з ротової порожнини проштовхується у легені. В цей час гортанна щілина

закривається, а дно ротоглоткової порожнини піднімається до піднебіння, виштовхуючи залишки змішаного повітря крізь ніздрі назовні.

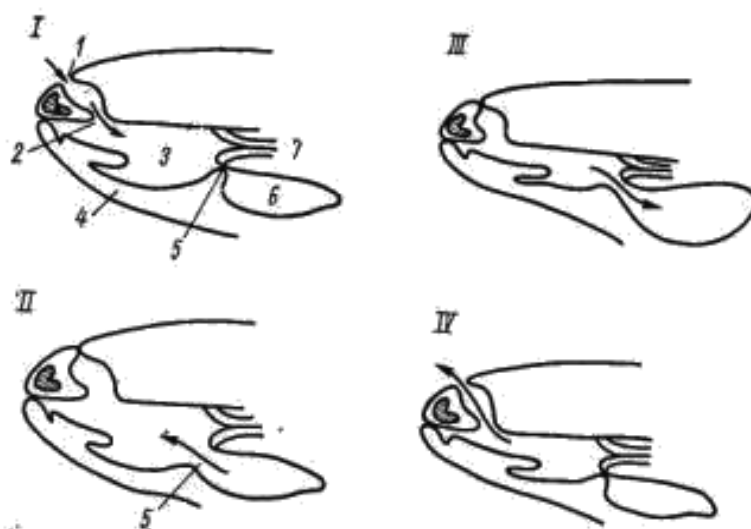


Рис. 90. Схема механізму дихання жаби

I – ротоглоткова порожнина розширюється, в неї надходить повітря через відкриті ніздрі, II – ніздрі закриваються, відкривається гортанна щілина, і повітря з легень змішується у ротоглотковій порожнині з атмосферним повітрям, III – ніздрі закриті, ротоглоткова порожнина зменшується, і змішане повітря нагнітається до легень, IV – гортанна щілина закрыта; дно ротоглоткової порожнини піднімається, виштовхуючи рештки повітря назовні через ніздрі: 1 – зовнішні отвори ніздрів, 2 – внутрішні ніздрі (хоани), 3 – ротоглоткова порожнина, 4 – дно ротоглоткової порожнини, 5 – гортанна щілина, 6 – легені, 7 – стравохід

У проміжках між дихальними рухами, до того ж нерегулярними, відбувається насичення капілярів ротової порожнини киснем у результаті менших за амплітудою коливань дна ротоглоткової порожнини (при відкритих ніздрях і закритій гортанній щілині).

У жаби за одну хвилину здійснюється 70–180 коливань дна ротоглоткової порожнини, з них невелика частина пов'язана з легеневим диханням. При зануренні у воду заповнені повітрям легені виконують функцію гідростатичного органу.

Подібність легень нижчих наземних хребетних з плавальним міхуром деяких риб давно навела дослідників на думку про гомологію цих утворень. Ця ідея зустрічається з певними труднощами. Ми знаємо, що плавальний міхур більшості риб є непарним органом, він отримує артеріальну кров з кишкових судин, а віддає венозну кров у кардинальні вени і ворітну вену печінки. Однак у деяких риб спостерігається наявність парного плавального міхура, який сполучається з черевною стінкою стравоходу. Цей орган постачається кров'ю, як і легені наземних тварин, чотирма парами зябрових артерій. Цілком зрозуміло, що тут ми маємо справу з утвореннями того ж роду, що й легені.

Отже, вищезгадану гіпотезу про походження легень можна прийняти з

певними обмеженнями – легені наземних хребетних є результатом подальшої спеціалізації (як органу дихання) плавального міхура кистеперих ганоїдів і дводишних риб.

Кровоносна система амфібій організована значно складніше, ніж у риб, що пов'язано з наземним способом життя і повітряним диханням.

Серце у земноводних *трикамерне* (два передсердя та один шлуночок) і знаходиться у перикардіальній сумці. До правого передсердя прилягає тонкостінна венозна пазуха (синус), від шлуночка (від його правого боку) відходить артеріальний конус (рис. 91). Обидва передсердя відкриваються у шлуночок одним спільним отвором, який має атріовентрикулярні клапани, що не дають змоги крові повертатися у передсердя. Шлуночок має вирости стінки – *кишені*, які частково перешкоджають рівномірному змішуванню крові. Змішуванню крові перешкоджає також спіральний клапан, розташований вздовж усієї порожнини артеріального конуса. Він ділить її на дві частини, при цьому повертаючись у вигляді спіралі на 360° (звідси і назва клапана).

Завдяки такій анатомічній будові серця кров у шлуночку в цілому постійно змішана, однак біля бічних стінок з переважанням або венозної (праворуч), або артеріальної (ліворуч).

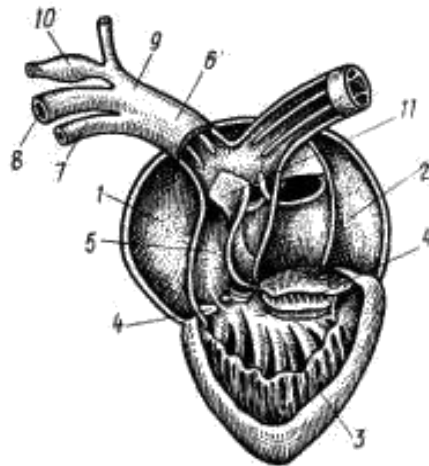


Рис. 91. Схема серця жаби (розтин):

- 1 – праве передсердя, 2 – ліве передсердя, 3 – шлуночок,
4 – клапани, що закривають спільний отвір між передсердями і шлуночком,
5 – артеріальний конус, 6 – загальний артеріальний стовбур, 7 – шкірно-легенева артерія,
8 – дуга аорти, 9 – загальна сонна артерія, 10 – сонна "залоза", 11 – спіральний клапан артеріального конуса

У земноводних два кола кровообігу – велике і мале, але вони не розділені повністю, завдяки єдиному шлуночку. **Мале коло кровообігу** здійснюється між легенями і серцем. **Велике коло кровообігу** – це шлях крові від шлуночка серця через дуги аорти і артерії до всіх інших органів тіла і назад по венах у праве передсердя.

Нагадаємо, що у всіх тварин від шлуночка відходять артерії (у малому колі кровообігу вони несуть венозну кров, у великому – артеріальну), а у передсердя впадають вени (у малому колі приносять артеріальну кров, у

великому – венозну). Отже, кожне коло кровообігу починається у шлуночку, а закінчується у відповідному передсерді. Кров у серці рухається завжди лише в одному напрямку – від передсердів до шлуночка.

Артеріальна частина кровообігу. Від артеріального конуса у безхвостих амфібій відходять *три пари артеріальних дуг*; спочатку ці судини йдуть разом і мають загальну оболонку (рис. 92).

I пара представлена правою і лівою *шкірно-легеневими артеріями*, які згодом галузяться на *шкірну* і *легеневу* та несуть венозну кров до відповідних назвам органів.

II пара – це права і ліва *корені аорти (системні дуги)*. Кожна з них галузиться на *потилічно-хребтову* і *підключичну артерії*, що постачають кров'ю грудну частину тіла і верхні кінцівки. Потім дуги, описавши півколо, об'єднуються і формують *спинну аорту*, яка розташовується під хребетним стовпом. Від неї відходять *кишково-брижова артерія*, яка постачає кров'ю шлунок і кишечник, *ниркові* та *печінкова артерії*. Приблизно на рівні задніх кінців нирок спинна аорта галузиться на дві *клубові артерії*, що постачають кров'ю задню частину тіла та задні кінцівки.

III пара артеріальних дуг представлена *сонними артеріями*, кожна з яких галузиться на *зовнішню* і *внутрішню*. На межі цього галуження розташована "сонна залоза", яка регулює тиск крові у судинах. Сонні артерії постачають кров до голови.

У хвостатих земноводних, на відміну від безхвостих, зберігається пара артерій, які відповідають третій парі зябрових судин, і таким чином загальна кількість артеріальних стовбурів у них – 4, а не 3.

Крім того, легеневі артерії зберігають зв'язок з системними дугами аорти через боталові протоки.

Серцевий цикл. Кров з передсердь при одночасному скороченні надходить у шлуночок і частково змішується у його порожнині, проте у правій частині переважає венозна кров, у лівій – артеріальна, у центрі – змішана, приблизно порівну – артеріальна з венозною.

На початку систоли більш венозна кров з правої частини шлуночка надходить у черевну частину артеріального конуса і за допомогою спірального клапана просувається по ньому в шкірно-легеневі артерії. Отвори інших судин у цей час закриті спіральним клапаном. Подальше скорочення міокарду шлуночка сприяє підвищенню тиску в його порожнині. Під цим тиском спіральний клапан зміщується і відкриває отвори системних дуг, куди з центральної частини шлуночка надходить змішана кров. У шкірно-легеневі артерії ця кров не надходить, оскільки вони вже заповнені кров'ю. Коли систола шлуночка наближається до закінчення, тиск зсовує спіральний клапан далі, відкриваючи отвори сонних артерій, і до них потрапляє переважно артеріальна кров з лівої частини шлуночка.

Отже, спіральний клапан дозволяє розподілити кров з однієї порожнини по трьох різних судинах. Зворотному току крові з судин у серце перешкоджають півмісяцеві клапани, які розташовані у вхідному отворі артеріального конуса.

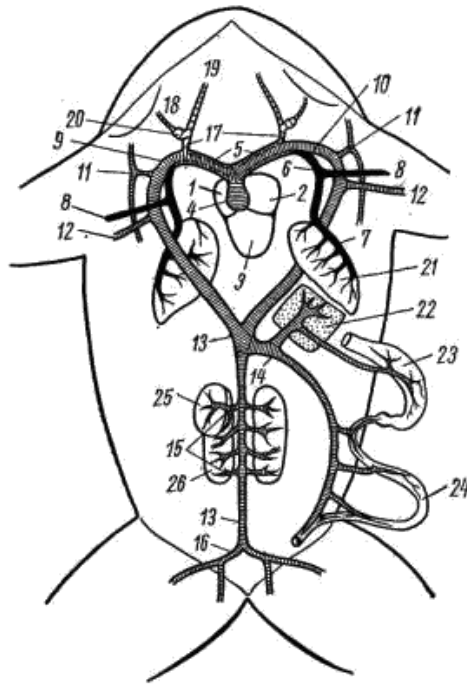


Рис. 92. Схема артеріальної частини кровообігу жаби:

1 – праве передсердя, 2 – ліве передсердя, 3 – шлуночок, 4 – артеріальний конус,
 5 – загальний артеріальний стовбур, 6 – шкірно-легенева артерія, 7 – легенева артерія,
 8 – велика шкірна артерія, 9 – права дуга аорти, 10 – ліва дуга аорти, 11 – потилично-
 хребтова артерія, 12 – підключична артерія, 13 – спинна аорта, 14 – кишково-брижова
 артерія, 15 – сечостатеві артерії, 16 – загальна клубова артерія, 17 – загальна сонна
 артерія, 18 – внутрішня сонна артерія, 19 – зовнішня сонна артерія, 20 – сонна "залоза",
 21 – легені, 22 – печінка, 23 – сім'яник, 24 – нирка

Таким чином, по артеріях амфібій тече змішана кров з різними пропорціями артеріальної та венозної крові. Наявність спірального клапана дозволяє певним чином розподілити кров. При цьому найчистіша артеріальна кров потрапляє до головного мозку та органів чуття. Змішана кров надходить до усіх інших органів тіла, а венозна – до судин малого кола кровообігу. Однак повного розділення крові на артеріальну і венозну ще немає, тому всі органи отримують змішану кров, тільки з різним співвідношенням артеріальної і венозної. У тканинах артерії розпадаються на капіляри, які утворюють мікроциркуляторне русло, що і є функціональним відділом судинної системи, оскільки там відбувається тканинний газообмін. Від тканин кров тече по венах, які формують венозну систему.

Венозна частина кровообігу нижчих амфібій зберігає примітивні риси, у них хвостова вена розділяється на парні задні кардинальні вени і непарну задню порожнисту вену. Задні кардинальні вени на рівні серця зливаються з передніми кардинальними венами, які утворюються в результаті злиття яремних (від голови), підключичних (від передніх кінцівок) і шкірних (несуть артеріальну кров від шкіри, збагачену киснем), внаслідок чого формуються два кюв'єрові протоки, що впадають у венозний синус. Від шлуноково-кишкового тракту кров надходить до ворітної вени печінки, яка разом з

черевною веною (несе кров від нижньої частини тіла) формують ворітну систему печінки. Пройшовши крізь ворітну систему печінки, кров збирається у печінкову вену, яка впадає у задню порожнисту вену. Таким чином, у венозний синус, а згодом і праве передсердя, надходить змішана кров, оскільки шкірні вени несуть артеріальну кров.

У безхвостих амфібій кардинальні вени відсутні.

Від задньої частини тіла і нижніх кінцівок кров збирається стегновими і сідничними венами, які, зливаючись, утворюють клубові вени. Клубові вени формують ворітну систему нирок. Пройшовши крізь ворітну систему нирок, кров збирається у задню порожнисту вену. Від стегнових вен відходить також черевна вена, яка бере участь у формуванні ворітної системи печінки. Ворітну систему печінки у земноводних утворюють дві вени: черевна вена та ворітна вена печінки, яка несе кров від шлунково-кишкового тракту. Задня порожниста вена проходить крізь печінку, не беручи участі у формуванні ворітної системи печінки, і впадає у венозну пазуху (рис. 93).

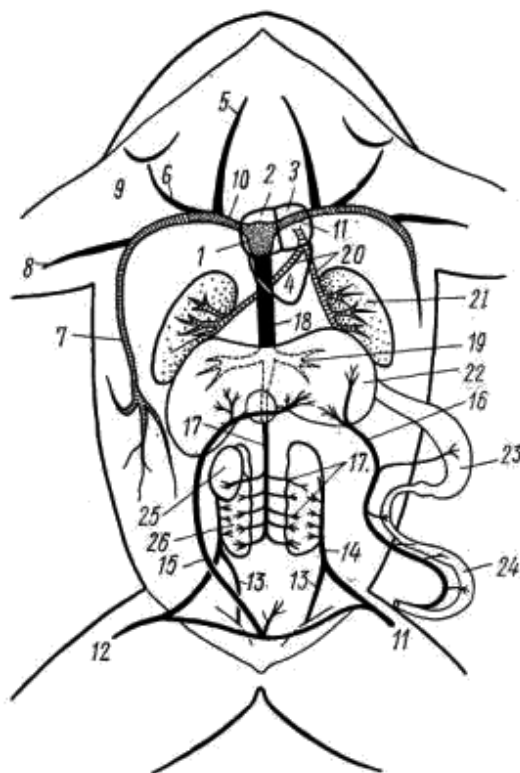


Рис. 93. Схема венозної системи кровообігу жаби:

1 – венозна пазуха, 2 – праве передсердя, 3 – ліве передсердя,
 4 – шлуночок, 5 – зовнішня яремна вена, 6 – внутрішня яремна вена, 7 – велика шкірна вена,
 8 – плечова вена, 9 – підключична вена, 10 – права передня порожниста вена,
 11 – ліва передня порожниста вена, 12 – стегнова вена, 13 – сіднична вена, 14 – загальна
 клубова вена, або ворітна вена нирки, 15 – черевна вена, 16 – ворітна вена печінки,
 17 – виносні ниркові вени, 18 – задня порожниста вена, 19 – печінкова вена, 20 – легенева
 вена, 21 – легені, 22 – печінка, 23 – шлунок, 24 – кишечник, 25 – сім'яник, 26 – нирка

Від шкіри артеріальна кров збирається у велику шкірну вену, яка разом з плечовою (кров венозна) впадає у підключичну вену. Підключичні вени

зливаються з яремними венами, утворюючи передні порожнисті вени, які впадають у венозну пазуху, а звідти – у праве передсердя. Отже, у правому передсерді у земноводних кров венозна з домішками артеріальної. Артеріальна кров з легень по легеневиких венах надходить до лівого передсердя.

У деяких безхвостих і всіх хвостатих земноводних поряд з задньою порожнистою веною зберігаються у рудиментарному стані характерні для риб задні кардинальні вени, що впадають у передні порожнисті вени.

Отже, у амфібій хоча й утворюється два кола кровообігу, але оскільки шлуночок один, вони повністю не розділені.

Рух крові по великому колу кровообігу можна подати у вигляді схеми: шлуночок → системні дуги і сонні артерії → мікроциркуляторне русло → задня і передня порожнисті вени → венозний синус → праве передсердя.

Відповідно, рух крові по малому колу кровообігу має таку схему: шлуночок → шкірно-легеневі артерії → легеневі артерії → капіляри легень → легеневі вени → ліве передсердя.

У земноводних з'являється новий орган кровотворення – червоний кістковий мозок. Загальна кількість крові, вміст гемоглобіну збільшуються, рівень метаболічних процесів підвищується. Однак більша частина приросту енергії витрачається на подолання сил гравітації. Це дало можливість земноводним освоїти сушу, проте ціною помітного зниження рухливості.

Окрім того, у земноводних низький показник серцевого індексу (відносна маса серця порівняно з загальною масою тіла), зокрема, у малорухливої озерної жаби він становить 0,35–0,55, а у майже повністю наземної ропухи – 0,99. У амфібій серце скорочується рідко, наприклад, у трав'яної жаби всього 40–50 скорочень за хвилину, що у десять разів менше, ніж у птахів такої маси, тому у них повільна швидкість кровотоку і низький тиск крові (у хвостатих близько 22/12, а у безхвостих – 30/20 мм рт. ст., що значно нижче, ніж у рептилій – 80/60 мм рт. ст.). Оскільки рівень обмінних процесів у земноводних низький, вони менш рухливі порівняно з іншими хребетними.

Видільна система. Вихід на сушу суттєво позначився на характері водно-сольового обміну та виведенні з організму продуктів азотистого обміну.

Видільна система у личинок представлена пронефросом. У дорослих – **мезонефрос**. З його типовим вивідним *вольфовим каналом*. Від кожної нирки відходить сечовід, який впадає у клоаку. Отвір на дні клоаки веде у сечовий міхур. Нирки отримують велику кількість артеріальної і венозної крові. Продуктами азотистого обміну у дорослих є сечовина, у молоді – амоніак.

З клубочків у боуменові капсули надходить плазма крові, яка містить продукти розпаду і багато корисних для організму речовин. Така «первинна сеча» стікає по ниркових каналцях у сечовід. У цей час через стінки каналців іде активна реабсорбція цінних низькомолекулярних сполук (цукрів, вітамінів і т. д.), натрію і пасивна реабсорбція води. Це зменшує витрати води і цінних речовин. У сечовому міхурі також іде процес всмокту-

вання води. Частина продуктів розпаду виділяється крізь шкіру. Особливо велика роль шкіри у водному обміні. При високій вологості шкіра земноводних всмоктує воду, накопичуючи її у лімфатичних лакунах під шкірою, при цьому маса тіла земноводного може збільшитися на 25–50 %.

В умовах посушливого клімату вода втрачається і через шкіру, втрати води зменшуються при підсиханні слизу на шкірі. У видів, що пристосувалися до життя у сухішому середовищі, спостерігається потовщення і часткове зроговіння шкіри, що зменшує процес випаровування. Водний обмін регулюється гормонами гіпофізу та надниркових залоз. Важливе значення для водного обміну має пристосувальна поведінка. Більшість видів активні ввечері та вночі, а ті, що живуть біля водойм, – цілодобово.

Статева система. Земноводні – роздільностатеві організми, статеві залози парні. У самок зернисті яєчники навесні заповнюють майже всю порожнину тіла. Поруч з яєчниками розташовані жирові тіла, у яких містяться поживні речовини, що забезпечують формування і живлення статевих клітин.

Зрілі яйцеклітини з яєчника крізь розрив фолікулярної оболонки потрапляють у порожнину тіла, звідти у лійку яйцепроводу (розширення яйцепроводу). Яйцепроводи представлені мюллеровими каналами (рис. 94), нижня частина яйцепроводу відкривається у клоаку. У період розмноження яйцепроводи видовжуються, стінки їх потовщуються.

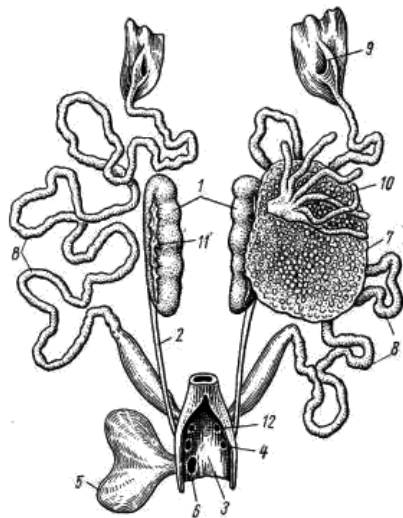


Рис. 94. Сечостатева система самки жаби:

- 1 – нирка, 2 – сечовід, 3 – клоака, 4 – сечовий отвір,
 5 – сечовий міхур, 6 – отвір сечового міхура, 7 – лівий яєчник (правий не зображений),
 8 – яйцепровід, 9 – лійка яйцепроводу, 10 – жирове тіло, 11 – надниркова залоза,
 12 – статевий отвір (отвір яйцепроводу)

У самців є парні округлі сім'яники з жировими тілами, що розташовуються поблизу нирок (рис. 95). Функцію сім'явивідних каналів виконують вольфові канали, крім того, вони, як уже зазначалося, виконують роль сечоводів. Завдяки численним тонким сім'явивідним канальцям, які відходять від сім'яника, статеві клітини надходять через передню частину нирки до вольфового каналу. Вольфові канали відкриваються у клоаку, але незадов-

го до цього кожен з них утворює незначне розширення – сім'яний пухирець, у якому тимчасово накопичується сперма. Як і сім'яники та жирові тіла, сім'яні пухирці збільшуються у період розмноження. Власних статевих протоків у самців немає, у більшості видів також немає копулятивних органів.

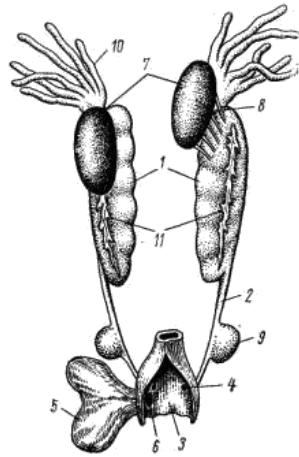


Рис. 95. Сечостатева система самця жаби:

1 – нирка, 2 – сечовід (він же сім'япровід), 3 – клоака, 4 – сечостатевий отвір, 5 – сечовий міхур, 6 – отвір сечового міхура, 7 – сім'яник, 8 – сім'явидні каналці, 9 – сім'яний пухирець, 10 – жирове тіло, 11 – надниркова залоза

Розмноження та розвиток земноводних. Кожна ікринка оточена сильно розбухлою у воді слизовою оболонкою, відкладені одночасно ікринки злипаються у грудку, яка плаває на поверхні водойми або прикріплюється до підводних предметів, таким чином ускладнюючи поїдання її дрібними хижаками. Напівпрозорі сферичні оболонки ікринок виконують функцію збиральних лінз, завдяки чому температура всередині грудки на 5–7 °С вища, ніж у воді та повітрі.

У безхвостих земноводних запліднення зовнішнє і відбувається у воді або поблизу. Самець охоплює лапками самку, ікра одразу ж по виході зрошується сім'яною рідиною.

У частини хвостатих земноводних запліднення теж зовнішнє, але своєрідне. Самка відкладає ікру у слизовому мішку, на який самець кладе сперматофор (мішок сперматозоїдів, оточених оболонкою). У місці дотику оболонка руйнується, і сперматозоїди запліднюють яйцеклітини.

У більшості хвостатих земноводних запліднення внутрішнє. Наприклад, у тритонів самець відкладає сперматофор, а самка захоплює його краями клоаки. У деяких саламандр самець обвивається навколо самки, притискає отвір своєї клоаки до отвору клоаки самки, видавлюючи сперматофор.

У безногих запліднення внутрішнє, за допомогою притискання клоак.

Деякі земноводні будують гнізда і їх охороняють (рис. 96). Так, червуги обвивають кладку власним тілом, південноамериканська квакша-коваль будує кільцеподібний вал з мулу, всередині якого створюється маленький замкнений басейн, куди і відкладається ікра. Діаметр цієї споруди 30 см,

висота 10 см. Будує самка, причому тільки вночі.

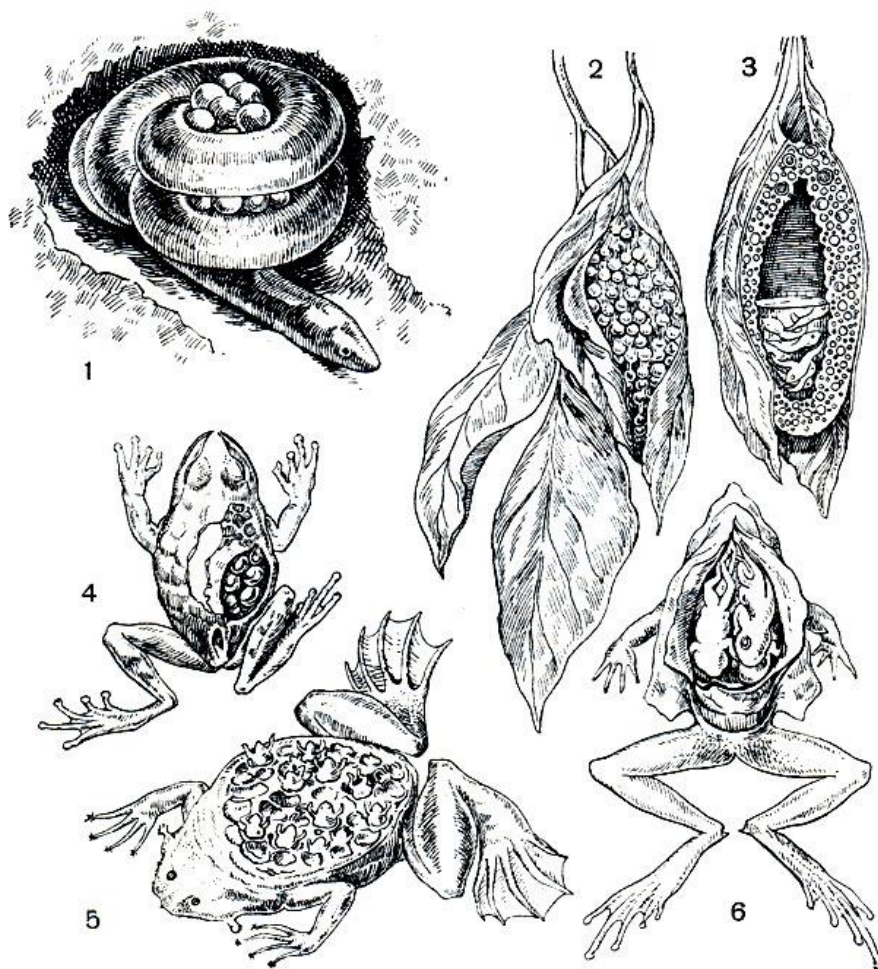


Рис. 96. Деякі приклади розвитку у земноводних:

1 – самка цейлонської червуги, яка власним тілом обвила кладку яєць, 2 – гніздо південноамериканської квакші над водою, 3 – гніздо яванської веслоногої жаби, 4 – сумчаста квакша з яйцями у вивідковій сумці на спині (сумка відпрепарована), 5 – сурінамська піпа з комірками на спині, 6 – самець ринодерми Дарвіна з пуголовками у голосовому мішку

Спостерігаються й інші прояви турботи про потомство у земноводних.

У жаби-повитухи самець намотує ікру на задні лапи і носить її на собі до вилуплення пуголовків.

Жаби дереволази відкладають яйця у сирий мох, і самець охороняє їх. Коли пуголовки вилуплюються, то прикріплюються до самця, і він несе їх до водойми.

Квакші філломедузи відкладають ікру у зближені листки наземних рослин, які вони притримують задніми лапками, а потім збивають кладку у пінисту масу. Зовнішній шар застигає, утворюючи своєрідний кокон, всередині якого розвиваються зародки. Таке «гніздо» розташовується на гілках дерев над водою і є малодоступним для хижаків. Після вилуплення пуголовки, енергійно рухаючись, розривають стінки гнізда і падають у воду, де і закінчується їх розвиток.

У сурінамської піпи яйця розвиваються у шкірястих комірках на спині самки. У цих комірках відбувається повний метаморфоз, по закінченні якого з комірок виходять маленькі жабенята.

У сумчастих квакш ікра виношується в утвореній складками шкіри сумці на спині, у деяких видів метаморфоз так і закінчується в сумці на спині, в інших – у воді.

У ринодерми Дарвіна самець заковтує запліднені яйцеклітини й ікринки розвиваються в його голосовому мішку. Там же з'являються пуголовки, які своїми спинками приростають до стінок голосового мішка, це так звана "ротова вагітність". Після закінчення метаморфозу жабенята вистрибують через рот самця і ведуть самостійне життя.

Самка австралійської водяної жаби заковтує яйця або личинок на ранніх стадіях розвитку і виношує їх у шлунку.

У деяких земноводних спостерігається *яйцеживородіння*. У африканської живородячої жаби яйця розвиваються у нижніх відділах яйцепроводів і, минаючи стадію пуголовка, народжуються маленькі жабенята. У гірської саламандри і європейського протeya у кожному яйцепроводі знаходиться 20–30 яєць, а зародок формується в одному, інші яйця перетворюються на жовточну масу. Зародок розриває оболонку яйця, але лишається у яйцепроводі. Там він і живиться жовточною масою, швидко збільшуючись у розмірах.

Плодючість виду залежить від смертності на личинковій стадії, стадії ікри, ступеня розвитку, турботи про потомство. Наші озерні жаби відкладають 10000 ікринок, сурінамська піпа – 40–100, сумчасті квакші – 4–20, червуги – 5–15 ікринок.

У всіх земноводних *розвиток* відбувається з *метаморфозом* (рис. 97), що викликано незначною кількістю поживних речовин у яйці (*мезолицетальні яйця*).

Запас жовтка у яйцях хвостатих земноводних більший, тому і личинки у них є більш сформованими. Вони мають добре розвинений хвіст, великі зовнішні зябра. Вже наступного дня після вилуплення прориваються зяброві щілини, формується рот і личинка живиться, полюючи за дрібними безхребетними. У віці двох-трьох тижнів з'являються передні, а потім і задні кінцівки. Далі розвиваються легені та йдуть відповідні зміни у кровоносній системі. Хвостаті земноводні мають невелику кількість личинкових органів. Метаморфоз відбувається поступово, без докорінної перебудови організму. Такий метаморфоз називають *еволютивним*.

У безхвостих земноводних личинки у перші дні за допомогою присоски кріпляться до водних рослин, живлячись у цей час залишками жовтка. Через кілька днів проривається ротовий отвір, утворюються рогові зубчики та щелепи, личинка починає активно жити. На 20–25-й день з'являються зачатки кінцівок у вигляді горбиків. Наприкінці другого місяця утворюються передні кінцівки, зникають зябра, закінчується формування скелета, зменшується хвіст. Велика кількість личинкових органів у пуголовків безхвостих

земноводних призводить до того, що в період метаморфозу відбуваються глибокі і численні зміни в будові цих тварин. Такий тип метаморфозу отримав назву *некробіотичний*.

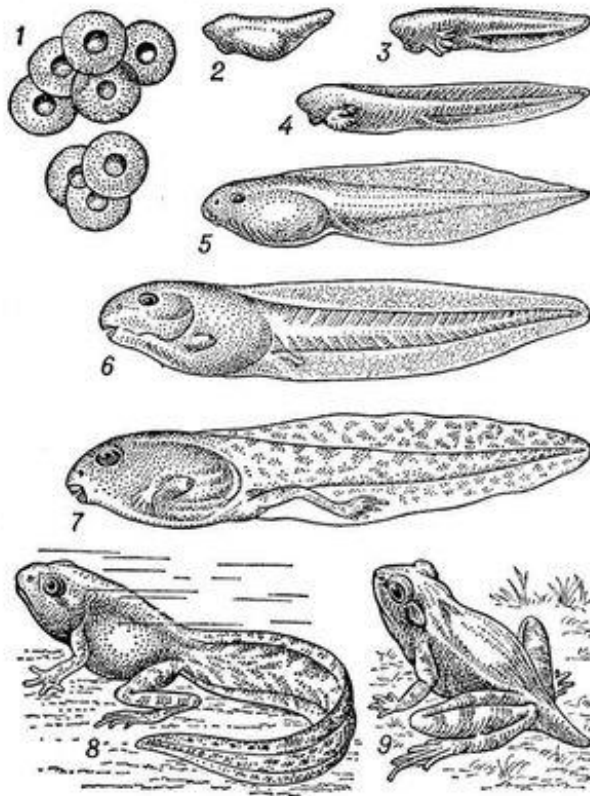


Рис. 97. Розвиток безхвостих земноводних (гостромордої жаби):
 1 – яйця, 2 – пуголовок у момент виходу з ікринки, 3 – розвиток складок хвостового плавця і зовнішніх зябер, 4 – стадія максимального розвитку зовнішніх зябер, 5 – зникнення зовнішніх зябер, 6 – формування задніх кінцівок, 7 – розчленування і рухливість задніх кінцівок, 8 – формування передніх кінцівок, метаморфоз ротового апарату, 9 – стадія виходу на сушу

У деяких хвостатих земноводних метаморфоз не закінчується, а на личинковій стадії починають функціонувати органи розмноження. Здатність до розмноження на личинковій стадії має назву *неотенія*. Явище неотенії спостерігається у американських амбістом, їх личинки всім відомі як *аксолотлі* (рис. 98).



Рис. 98. Аксолотль (личинка тигрової амбістоми)

Нервова система. Головний мозок у земноводних *іхтіопсидного типу*, тобто головним інтегруючим центром є *середній мозок*. Проте порівняно з рибами головний мозок амфібій має низку прогресивних особливостей (рис. 99).

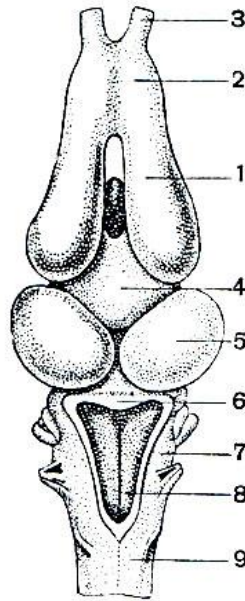


Рис. 99. Головний мозок жаби:

1 – півкулі переднього мозку, 2 – нюхова доля, 3 – нюховий нерв, 4 – проміжний мозок, 5 – середній мозок, 6 – мозочок, 7 – довгастий мозок, 8 – четвертий шлуночок, 9 – спинний мозок

Передній мозок значно більший і диференційованіший. Він розділений на дві півкулі, є *архіпаліум* (первинне мозкове склепіння). Розвиток архіпаліуму супроводжується посиленням зв'язків з проміжним і обов'язково середнім мозком, що призводить до того, що асоціативна діяльність (обумовлює поведінку) здійснюється не тільки середнім і довгастим мозком, а й півкулями переднього мозку.

Проміжний мозок має невеликі розміри, вгорі знаходиться епіфіз, а знизу – ліяка, яка з'єднується з задньою долею гіпофіза. Разом з нижнім відділом проміжного мозку – *гіпоталамусом* – гіпофіз формує єдину *гіпоталамо-гіпофізарну систему*, яка регулює діяльність ендокринних залоз.

Середній мозок амфібій великий, особливо його поверхня. Нагадаємо, що саме середній мозок є інтегруючим центром центральної нервової системи земноводних.

Мозочок розвинений слабо, бо рухи дуже прості, стереотипні, у протеїв він майже не виділяється.

У **довгастому мозку** амфібій (окрім дорослих безхвостих), як і у риб, є велетенські маутнерівські клітини, що керують місцевими спинномозковими рефlekсами.

Спинний мозок має сегментовану будову, у хвостатих та безхвостих є потовщення спинного мозку в ділянці кінцівок.

Периферична нервова система представлена черепними та спинномозковими нервами. Від головного мозку відходять 10 пар черепних нервів, XI пара (додатковий нерв) відсутня, а XII пара (під'язиковий нерв) відходить від спинного мозку.

Вегетативна нервова система представлена симпатичним та парасимпатичним відділами. Центри симпатичного відділу знаходяться у спинному мозку, периферичний відділ утворює симпатичні стовбури, що складаються з ланцюга гангліїв, зв'язаних між собою волокнами. Парасимпатичний відділ представлений волокнами, що входять до складу черепних нервів.

Органи зору земноводних мають типову для всіх хребетних будову. Очі мають рухомі повіки і слізні залози, які зволожують рогівку, запобігаючи висиханню, а також очищують її. Поряд з верхніми і нижніми повіками є третя повіка, розташована у передньому куті ока, – мигальна перетинка. Рогівка опукла, кришталик плоский, що сприяє далекозорості. Для кришталика властива акомодация. На сітківці земноводних є палички і колбочки. Слід зазначити, що первинна обробка зорових сигналів відбувається вже на сітківці, де зосереджені особливі клітини – детектори, які розпізнають лише життєво важливі для жаб ознаки об'єктів (їжа чи хижак), що знаходяться у полі зору тварини, – рух, форма, відстань до них тощо. Таким чином, у мозок надходять уже кодовані, розділені за кількома ознаками елементи зображення. Експериментально доведено, що амфібії реагують тільки на рухомі близькі предмети, приблизно округлої форми, які знаходяться на відстані кількох сантиметрів. Така вибіркова особливість ока жаб вже давно привернула увагу вчених-біоніків, що дало можливість створити технічні аналоги зорового аналізатора жаб – *ретинатрони*.

Орган слуху у зв'язку з виходом на сушу значно ускладнюється, оскільки звуки у повітрі передаються у 5 разів повільніше, ніж у воді (рис. 100). У земноводних, окрім внутрішнього вуха, є ще й *середнє вухо*. Середнє вухо – це невелика порожнина у черепі (вона називається барабанною), заповнена повітрям і вистелена слизовою оболонкою. Через отвір слухової (евстахієвої) труби барабанна порожнина сполучається з порожниною глотки – таким чином вирівнюється тиск повітря у барабанній порожнині й атмосферне повітря. Це сполучення є єдиним, оскільки ззовні барабанна порожнина прикрита тонкою барабанною перетинкою. Порівняльно-анатомічні та ембріологічні дослідження доводять гомологію барабанної порожнини бризкальцю риб. Передачу звука здійснює слухова кісточка – *стремінце*, гомологічна гіомандибуляре риб. Одним кінцем ця кісточка впирається в барабанну перетинку, другим – у мембрану овального вікна внутрішнього вуха.

Орган смаку слабо розвинений, про що свідчить харчовий раціон (їдять комах з досить їдким смаком).

Орган нюху добре розвинений, є нюхові мішки між зовнішніми ніздрями і хоанами.

Нервова система і органи чуття земноводних відіграли важливу роль у становленні вчення про фізіологію нервової діяльності. Саме з амфібіями плідно експериментував видатний фізіолог І. М. Сеченов, який виклав

результати у своїй відомій праці "Рефлекси головного мозку" (1863). Ще раніше (у кінці XVIII ст.) жаб'ячі лапки, підвішені на дроті, підказали видатному італійському анатому Л. Гальвані ідею "тваринної електрики", яка покладена в основу електрофізіології.

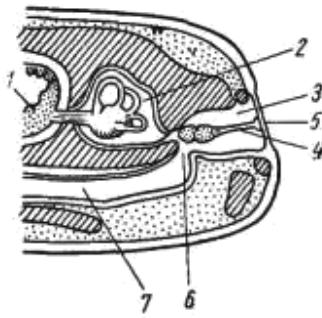


Рис. 100. Розріз через слухову ділянку голови жаби:

1 – головний мозок, 2 – слухова капсула з півколовими каналами,
3 – порожнина середнього вуха, 4 – стремінце, 5 – барабанна перетинка,
6 – евстахієва труба, 7 – ротова порожнина

На знак пошани і вдячності людства за неоціненні заслуги, які зробили амфібії, слугуючи науці, їм зведені пам'ятники. Один знаходиться у Парижі, біля будівлі Пастерівського інституту, інший – у Токіо. Вони споруджені медиками, які проводили на жабах багато експериментів. Проте ці пам'ятники – данина поваги усього людства. Відтоді як існує людина, в ній живе бажання пізнати навколишній світ і саму себе. Земноводні їй суттєво допомогли в цьому.

Еволюційна історія Земноводних

Найграндіознішою з усіх ризикованих подій, здійснених хребетними, був вихід на сушу. Хребетні почали заселяти суходіл близько 370 млн р. тому (в кінці девону). Цей крок пов'язаний з докорінними функціональними змінами і призвів до глибоких структурних перебудов.

Зачатки ряду пристосувань до життя на суші є серед різноманітних груп риб. Деякі сучасні риби на короткий проміжок часу виходять із води, наприклад, риба-повзун, і навіть лазять по деревах. Виповзають на берег деякі представники бичкових – мулисті стрибуні. Вони полюють частіше на суші, ніж у воді (рис. 101).

Добре відома здатність виживати без води у дводишних риб. Проте всі ці ознаки мають приватний характер і предки земноводних відносилися до менш спеціалізованих груп.

Вчених завжди цікавило питання про те, хто ж є попередником чотириногих? З часом претенденти змінювалися. Що ж відомо сьогодні? Спробуємо розібратися.



Рис. 101. Мулистий стрибун

Впродовж майже 100 років вважали, що попередниками земноводних були дводишні риби. Вони мають із земноводними низку спільних ознак у будові черепа (перехід від гіостилії до аутостилії, наявність хоан, значна кількість хряща). У представників обох груп легеневі вени впадають у ліве передсердя, черевна аорта розпочинається від артеріального конуса. І нарешті, індивідуальний розвиток дводишних риб схожий на онтогенез земноводних. Проте є й істотні відмінності, які не дозволяють дводишних риб вважати предковою групою для наземних хребетних. Дводишні мають специфічну зубну систему, яка вже в девоні стала їх характерною ознакою і збереглася до сьогодні. І, нарешті, парні кінцівки зовсім інші за будовою, ніж у наземних тварин. Незважаючи навіть на більшу генетичну схожість сучасних дводишних на сучасних земноводних.

Зовсім інакше виглядає морфологічний анамнез китичноперих риб, особливо ріпідістієвих. Значною є схожість у будові черепа, зубів, і що, особливо важливо, у будові скелета кінцівок.

Сьогодні саме ріпідістієвих вважають спільним предком для наземних хребетних. На жаль, відбитків м'яких тканин, що дозволяють говорити про будову внутрішніх органів, поки не знайдено. І латимерія не може заповнити цей проміжок, оскільки група целаканти, до якої належить латимерія, стоїть далеко від предків тетрапод, як і дводишні риби. Латимерії ще у девоні повернулися з прісних водойм у моря і ніколи не мали тих ключових ознак, які були характерні для прісноводних кистеперих риб.

Що ж примусило прісноводних кистеперих полишити їх водне середовище існування і переселитися на сушу?

Раніше досить поширеною була думка про те, що перехід з водного до наземного способу життя відбувався в умовах посушливого клімату девону, коли водойми масово пересихали. І відповідно, предки наземних тварин вимушені були у пошуках "кращої долі" переповзати до найближчої водойми, яка не

висохла. Саме в результаті такого переповзання і виробилися ознаки, які забезпечують життя на суші. Проте така думка лишилася в минулому, і на сьогодні вона цілком спростована.

Сьогодні відомо, завдяки дослідженням американського геолога П. Криніна (1951), що *клімат девону був вологим і теплим*. І саме такий клімат сприяв тому, що предки земноводних могли спочатку на короткий, а потім і на більш тривалий проміжок часу виходити на сушу. Крім того, атмосфера девону була бідна на кисень, кисень складав лише 15 % (сьогодні – 21 %), а концентрація вуглекислого газу була у 10 разів більшою. Це створювало сприятливі умови для інтенсифікації фотосинтезу. Саме це вимагало від риб обов'язкової адаптації до дихання атмосферним повітрям і сприяло розвитку легень. До того ж на суші з'явився новий харчовий ресурс – наземні безхребетні (черви, молюски, членистоногі).

Panderichthys panderichthys. Представник цього роду вважається чотириновою китичноперою рибою (рис. 102). У нього відсутні спинні плавці, парні плавці не мають ознак характерних для чотириногих. Довжина тіла \approx 90–130 см. Рибу назвали на честь Християна Пандера – засновника російської палеонтології.

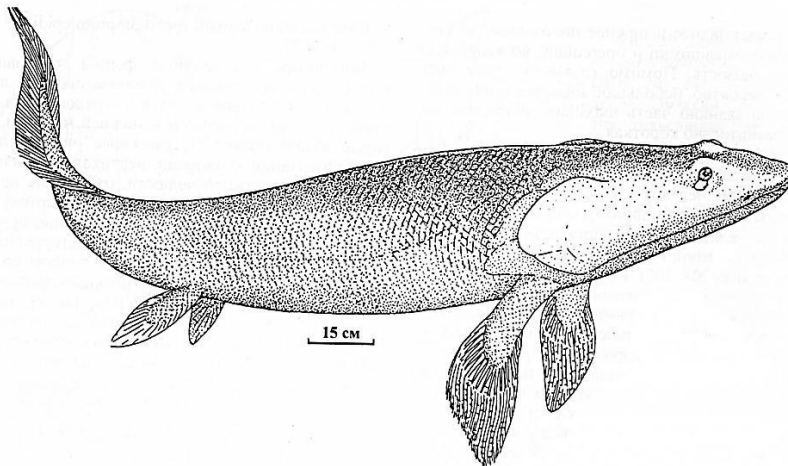


Рис. 102. *Пандеріхтіс*

Eusthenopteron eusthenopteron – представник роду вимерлих девонських лопатеперих риб, усе-таки ще риба, хоча, напевно, вже могла пересуватися сушею (рис. 103). Знайдена у Канаді доісторична риба дозволяє зрозуміти, як риби змогли вийти на сушу.

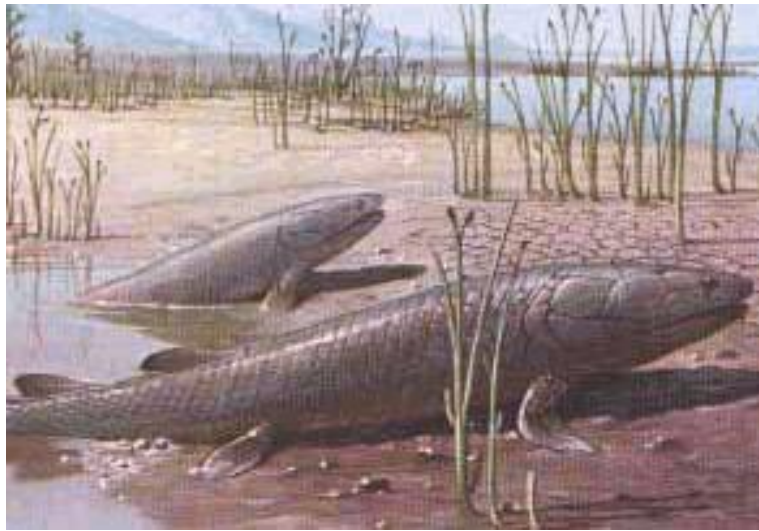


Рис. 103. Еустеноптерон

Tiktaalik – рід викопних лопатеперих риб пізнього девону, що мали багато спільних рис з чотириногими.

У 2004 р. на території Канади у відкладах пізнього девону (380 млн р. тому) американські палеонтологи відкопали цікаву рибу (рис. 104), її назвали *Tiktaalik*, що мовою ескімосів означає "велика прісноводна риба, яка живе на мілководді". Плоска, вкрита великими лусками риба з крокодилячою головою.

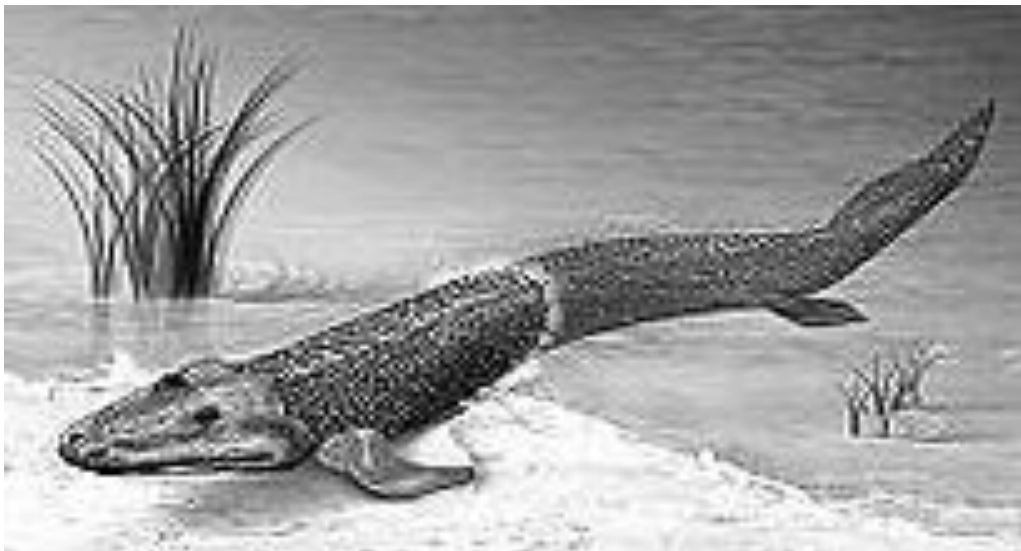


Рис. 104. Тіктаалік

У цієї риби є риси подібності з давніми кистиперими рибами, а також з чотириногими.

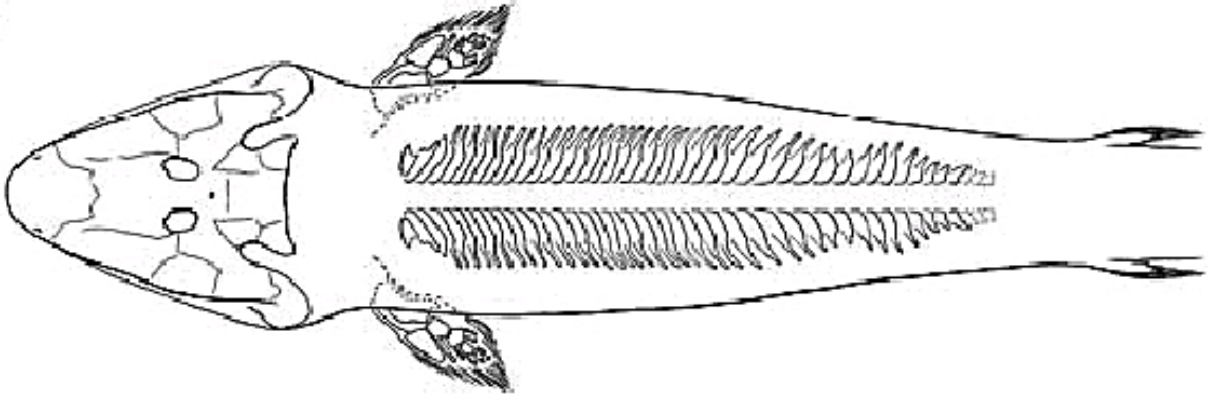
Риб'ячі ознаки: луска, промені плавців, майже такі як у кистеперих, складна нижня щелепа і піднебінні кістки.

Амфібійні ознаки: вкорочений череп, відділена від поясу передніх кінцівок і тому відносно мобільна голова, ліктювий та плечовий суглоби (рис.

105).

Більшість вчених на сьогодні вважають тіктааліка перехідною формою між рибами і наземними тваринами.

a



b

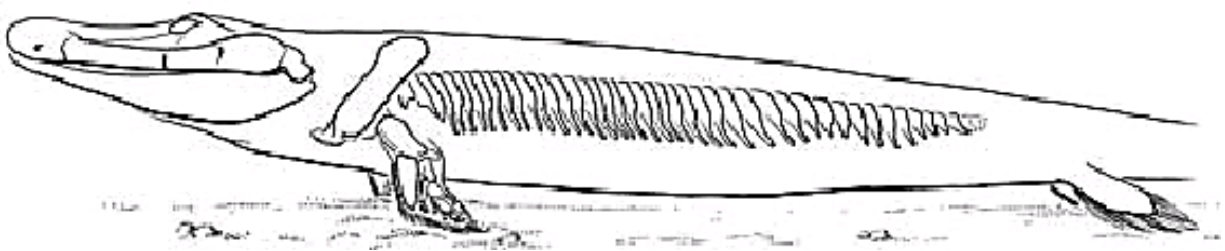


Рис. 105. Так реконструювали тіктааліка автори відкриття

Рекомендуємо прочитати книгу Ніла Шубіна «Внутренняя рыба» (є у вільному доступі в Інтернеті).

У верхньому девоні від прісноводних китичноперих риб відособилися перші земноводні – ряд *Ichthiostegalia ixmiostegidi* (приблизно 360–380 млн р. тому). Так вважали вчені впродовж тривалого проміжку часу. Сьогодні ситуація змінилася. Більшість фахівців впевнені, що чотирипала риба *ixmiostega* – не "проміжна ланка" еволюції, **а її помилка**.

Іхтіостега – вимерла тварина, яка більшу частину життя проводила у воді, але періодично виходила на сушу (рис. 106). Жила поблизу берегів Гренландії. Раніше вважали, що іхтіостеги пересувалися сушею як сучасні саламандри, згинаючи тіло. Проте дослідження, проведені британськими та шведськими вченими, доводять, що це не так, бо риба мала специфічну будову хребта, більш схожу на наземних тварин. Крім того, задні та передні кінцівки були неоднакові. Якщо передні дійсно нагадують лапи, то задні були схожі на ласти тюленя. Відповідно, ця тварина не стільки ходила, як повзала. **Скоріше за все, це тупиковий шлях розвитку еволюції**. Схожість у будові кистеперих і амфібій (легені, будова парних плавців) забезпечили можливість виходу на сушу. Отже, **наземних ознак тварини набули, перебуваючи у воді**.

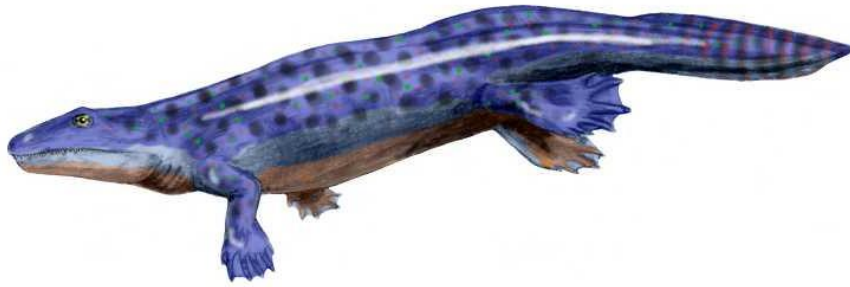


Рис. 106. Іхтіостега

Акантостеги – рід викопних тетрапод, які жили в пізньому девоні та є проміжною ланкою між лопатеперими і наземними тваринами. Череп акантостеги знайшли у східній Гренландії в 1933 р., проте описали лише в 1952 р. (Ерік Ярвік). У 1987 р. були знайдені нові фрагменти декількох особин.

Акантостега мала довжину тіла близько 60 см (рис. 107). Кінцівки без зап'ястя, що свідчить про вкрай низький рівень пристосованості до пересування по суші. На кожній кінцівці по 8 пальців. У них були внутрішні зябра. Слабкі кінцівки, які не змогли б витримати вагу тварини, короткі ребра, на них не можна спиратися, свідчать про переважно водний спосіб життя.



Рис. 107. Акантостега

Найбільша різноманітність і чисельність амфібій була у карбоні та перму, що характеризуються рівним, вологим і теплим кліматом на значній території. Викопні палеозойські земноводні відносяться до групи **Stegocephalia** **стегоцефалів**, або **панцирноголових** (рис. 108).

Характерною особливістю стегоцефалів був суцільний панцир із дермальних кісток, які вкривали черепну коробку вгорі і з боків (**стегальний** череп), так що лишалися отвори тільки для ніздрів і очей. У більшості форм був черевний панцир. Він мав подвійне захисне значення: під час плавання і повзання по нерівній поверхні.

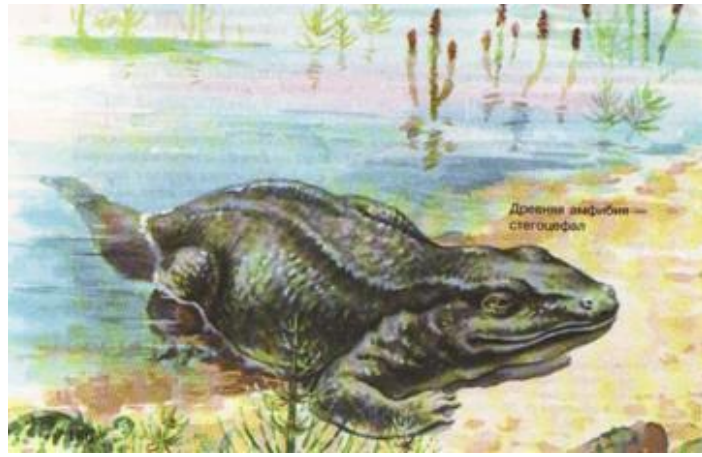


Рис. 108. Реконструкція стегоцефала

Крім того, тазовий пояс не сполучався з хребтом, а плечовий пояс зберіг зв'язок із черепом, передні кінцівки були відносно слабкі. Враховуючи викопні залишки стегоцефалів, палеонтологи поділяють клас земноводні на 2 підкласи: *Apsidospondyli* Дугохребцеві та *Lepospondyli* Тонкохребцеві.

Дугохребцевих амфібій палеозою об'єднують у надряд *Labyrinthodontia* лабіринтодонти (рис. 109), названих так тому, що зовнішня поверхня їх зубів мала значну складчатість, на поперечному розпилі зуба утворюється лабіринт емалевих петель (рис. 110).

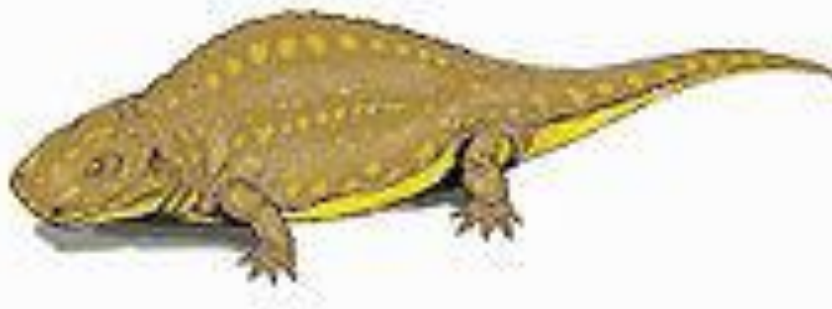


Рис. 109. Склероторакс, ранньотріасовий лабіринтодонт



Рис. 110. Поперечний розріз зуба лабіринтодонта

Надряд *Labyrinthodontia* включає: *Rachitomi* рахітомові і ряд який відособився від нього *Stereospondyli* стереоспондильні, представлені видами різного розміру (до 5 м). Мабуть, вони жили на берегах великих річок та озер, полюючи на мілководді. У частини видів була масивна голова і важке незграбне тіло, хвіст помітно вкорочений.

Напевно, від примітивних рахітомових відособилися стрибаючі сучасні земноводні – *Salientia*.

Геробатрахус – нововідкрита перехідна форма між давніми хвостатими та безхвостими амфібіями (рис. 111). Скелет давньої амфібії завдовжки близько 11 см був знайдений у Техасі у відкладах раннього перму (270–280 млн р. тому) ще у 1995 р. (рис. 112). Як це часто буває в палеонтології, знахідка спочатку не привернула увагу і лишалася не вивченою, поки її не "перевідкрили" фахівці Канади та США на чолі з Дж. Андерсоном.



Рис. 111. Геробатрахус на фоні ранньопермського пейзажу

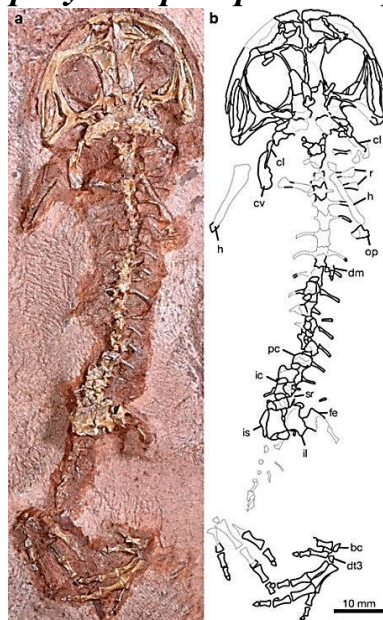


Рис. 112. Скелет геробатрахуса

Давній амфібії дали назву *Gerobatrachus*, що перекладається як "стара жаба". Її можна було б назвати і «старою саламандрою». Як перехідна форма геробатрахус має риси своїх прямих предків (лабіринтодонтів) і своїх нащадків (хвостатих і безхвостих амфібій).

Найдавніша відома викопна жаба з відкладів тріасу – *тріадобатрахус* (рис. 113). Одиничний екземпляр був виявлений на Мадагаскарі у 1936 р. Довжина тіла тріадобатрахуса близько 10 см, будова черепа схожа на такий у жаб, а кількість хребців та будова кінцівок більше нагадує будову більш примітивних форм земноводних. Вони не пересувалися стрибками, проте у будові були закладені деякі особливості, які, можливо, були преадаптаціями до такого типу руху.



Рис. 113. Реконструкція та відбиток скелета тріадобатрахуса

Напевно, в кінці девону – на початку карбону від примітивних рахітомових відділився ряд лабіринтодонтів: *Anthracosauria* антракозаври, або емболомери. За способом життя (досить великі рибоїдні хижаки) і загальними рисами будови дуже схожі на рахітомових, проте мали незначні відмінності у будові хребта, кінцівок та їх поясів (рис. 114).

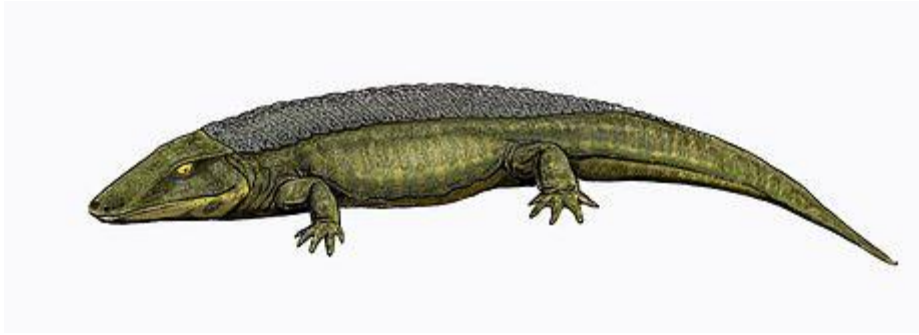


Рис. 114. Представник антракозаврів

На початку перму антракозаври вимерли, але в середині карбону від них відділилися *Seymouriamorpha сеймуриаморфи*, еволюція яких йшла шляхом набуття усе більшої наземності і рухливості (рис. 115). Вони, не зважаючи на низку амфібійних ознак, мали кінцівки, як у рептилій (деякі зоологи відносять їх до плазунів).



Рис. 115. Представник сеймуриаморф

Lepospondyli Тонкохребцеві

Палеозойських лепоспондільних стегоцефалів поділяють на 3 ряди:

Microsauria Мікрозаурія представлений дрібними формами (до 50 см), ззовні нагадували сучасних тритонів і саламандр (рис. 116). Більш давні вели переважно водний спосіб життя. Від якихось, напевно, пермських мікрозаурій відособилися нині існуючі ряди амфібій – *Urodela Хвостаті* та *Apoda Безногі*.



Рис. 116. Представник Мікрозаурій

Ряд *Nectridia* об'єднує більших за розмірами (до 100 см) тритоноподібних амфібій, напевно, вони вели переважно водний спосіб життя (рис. 117). Одним з відомих представників цього ряду був *диплокаулус*. Характерною ознакою ряду була бумерангоподібна голова (рис. 118), череп плоский, рот невеликий. Одні вчені вважають, що така форма голови перешкоджала заковтуванню їх хижаками. Інші припускають, що така голова дозволяла краще плавати.

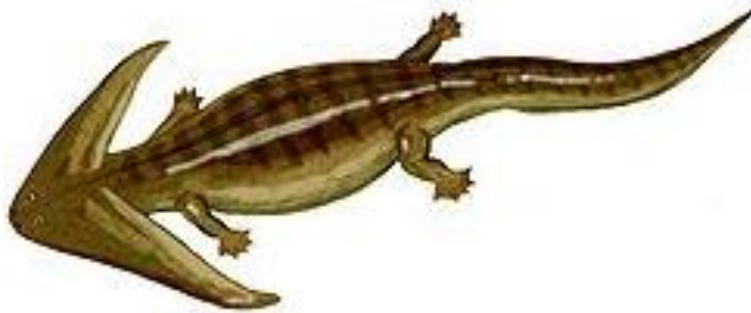


Рис. 1117. Диплокаулус



Рис. 118. Череп диплокаулуса

Ряд *Aistopoda* включає дрібних тварин (від 20 до 50 см) зі змієподібним тілом і редукованими кінцівками (рис. 119).

Ряд *Aistopoda* та *Nectridia* вимерли, не лишивши нащадків.

Таким чином, адаптивна радіація палеозойських амфібій мала місце в карбоні та частково перму.

У перму більшість груп вимирають і лише деякі доживають до середини тріасу. Напевно, таке відносно швидке вимирання було обумовлене біотичними, а не кліматичними причинами.

У середині карбону з'явилися перші плазуни. Маючи низку амфібійних рис, вони заселяють ті ж біотопи, що й земноводні. Проте вони більш рухливі та мають більш складну поведінку і тому поступово витіснили (шляхом харчової конкуренції і прямого переслідування) земноводних з їх місць проживання.

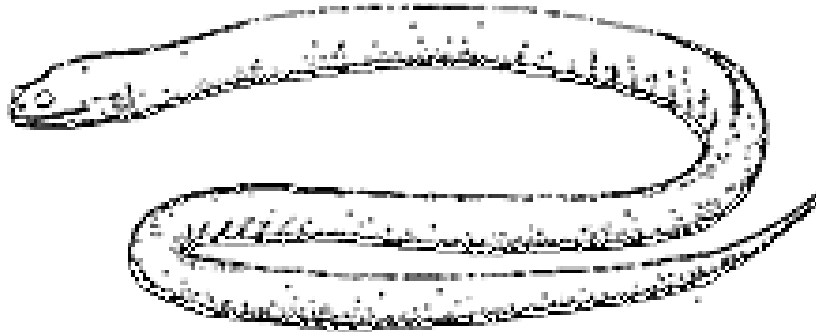


Рис. 119. Відбиток скелета та реконструкція представника ряду Aicetoroda

У кінці мезозою – на початку кайнозою спостерігався другий пік інтенсивного видоутворення амфібій, що призвело до освоєння ними різноманітних місць перебування і становлення сучасних видів (рис. 120).

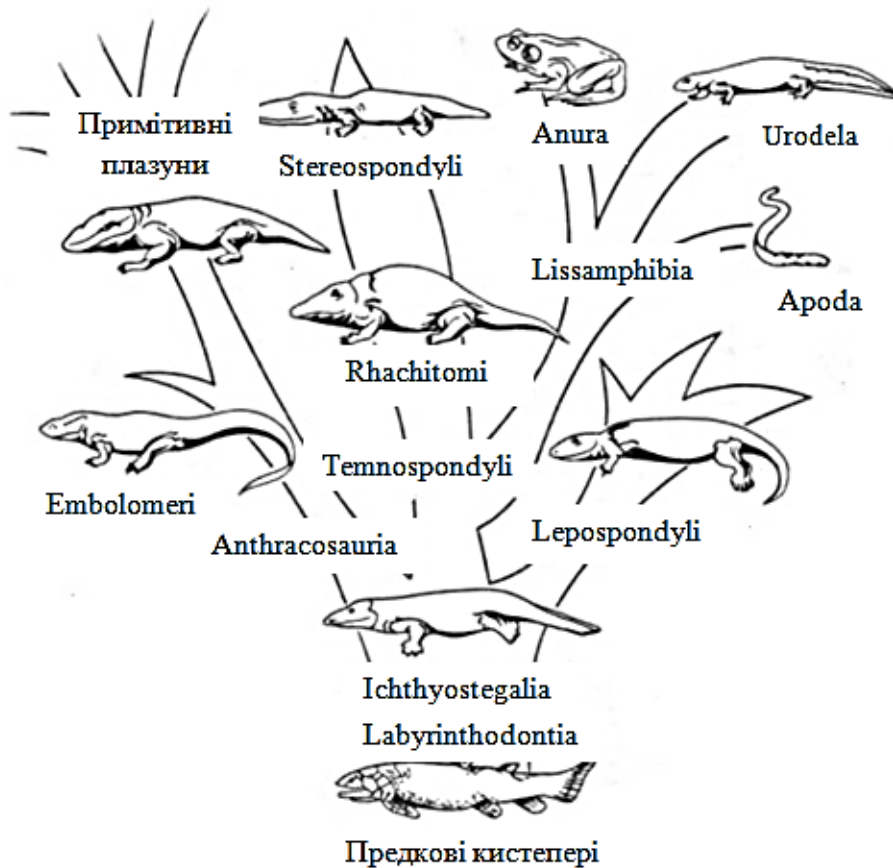


Рис. 120. Родове дерево амфібій (А. Ромер, Т. Парсонс, 1992)

Амфібія-броненосець жила з відкидною головою.

Нещодавно відкрита амфібія *Gerrothorax pulcherrimus*, знайдена у Гренландії. Вона мала зовсім незвичний спосіб відкривання рота, її голова відкидалася, як кришка (рис. 121). Дивна амфібія жила на планеті 210 млн р. тому, в кінці тріасу. Її шкіра була вкрита кістковою бронєю.



Рис. 121. Амфібія-броненосець

Схоже, ці амфібії були досить дивними тваринами, зазначає Ф. Дженкінс, один з палеонтологів, який вивчав механізм відкривання рота у цієї тварини. Вимерли вони близько 200 млн р. тому, не лишивши нащадків.

Усі сучасні хребетні відкривають рот, опускаючи нижню щелепу, у давньої амфібії все було навпаки. Нижня щелепа лишалася на місці, а верхня разом з усією головою відкидалася назад. Це можна порівняти з відкиданням кришки сидіння унітазу. Так відкидати голову амфібія могла за рахунок своєрідного з'єднання черепа з шийним хребцем.

Довжина тіла близько 1 м, ноги короткі і товсті. Гарно розвинені зябра, отже, значну частину життя амфібія проводила у воді. Зачаївшись на дні водойми, вона несподівано розкривала рот і заковтувала здобич. Щелепи мали гострі зуби. Виявлені рештки знайдені не тільки у Гренландії, а й Скандинавії та Західній Європі. Оскільки амфібія була доволі поширеною, палеонтологи вважають, що ця особливість її будови давала їй певні переваги.

Більше інформації читайте на сайтах:

batrachos.com

zooco.com

Клас *Reptilia* Плазуни

Від колишнього різноманіття рептилій, відомого з палеонтологічного літопису, в наш час збереглося лише близько 8700 видів. Часом панування плазунів була мезозойська ера.

Плазуни – це перші справжні наземні тварини. Особливу увагу варто звернути на ароморфні риси, що дозволили плазунам стати цілком незалежними від водного середовища.

1. Поява амніотичного яйця забезпечує розвиток зародка у наземному середовищі.

Слід зазначити, що всіх представників підтипу *Vertebrata seu Craniata* – Хребетні або Черепні умовно поділяють на дві групи, що не мають систематичного рангу, а саме: *Anamnia* і *Amniota* – Анамнії і Амніоти. Відмінності між цими двома групами виявляються у будові яйця, характері ембріонального розвитку та в багатьох особливостях будови дорослих особин. До групи анамнії відносять круглоротих, хрящових, кісткових риб і земноводних, до групи амніоти – плазунів, птахів, ссавців.

Яйця анамній, які розвиваються у воді, мають можливість виводити продукти метаболізму безпосередньо у воду (за градієнтом концентрації), а у яєць амніот, які розвиваються в наземному середовищі, виникає проблема з видаленням продуктів обміну. Цим, у першу чергу, і обумовлено виникнення в процесі еволюції ряду зародкових оболонок у амніотичному яйці (рис. 122).

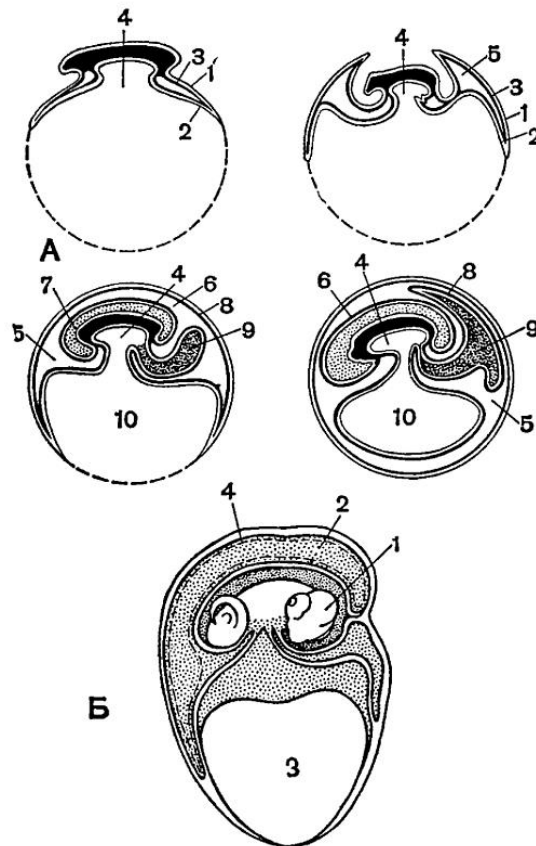


Рис. 122. Послідовні стадії розвитку зародкових оболонок у амніот (А), розвиток ящірки (Б):

А: 1 – ектодерма, 2 – ентодерма, 3 – мезодерма, 4 – порожнина кишечника, 5 – позазародкова порожнина тіла, 6 – амніон, 7 – амніотична порожнина, заповнена амніотичною рідиною, у якій плаває зародок, 8 – серозна оболонка, 9 – аллантоїс, 10 – жовточний мішок; **Б:** 1 – амніон, 2 – аллантоїс, 3 – жовток, 4 – серозна оболонка

Яйцеклітина у амніот переважена жовтком, поділ відбувається на анімальному полюсі, де над жовтком утворюється зародковий диск. Далі відбувається формування трьох зародкових листків, а також формуються зовнішня, або *серозна оболонка*, і внутрішня – *амніон*. У результаті утворення цих оболонок зародок виявляється зануреним в амніотичну рідину, яка захищає від пересихання, механічних пошкоджень і створює сприятливе середовище для розвитку зародка (рідина ізотонічна речовинам зародку). З появою амніотичної рідини ускладнюється можливість доступу кисню і зародок не може виділяти в амніотичну рідину продукти обміну, оскільки це призвело б до самоотруєння зародка. Внаслідок цього утворюється *аллантаїс*, зародковий сечовий міхур, він формується як вигин задньої кишки. Одночасно аллантаїс є органом зародкового дихання (у ссавців аллантаїс бере участь в утворенні плаценти). Наявність зазначених зародкових оболонок дозволяє зародку успішно розвиватися у наземному середовищі та в період розмноження не залежати від водойм. Це також сприяло ширшому розселенню плазунів на планеті та можливості зайняти різні екологічні ніші. Крім того, яйце має власне яйцеву оболонку, яка вкриває все яйце і є більш-менш твердою, оскільки просочена солями. Оболонка дає можливість зберігати свою форму, не розтікаючись.

Серед амніот найпримітивнішими є плазуни – єдині пойкилотермні (холоднокровні) амніоти. Більшість сучасних рептилій мешкають на суші, у тому числі й у місцях з дуже сухим кліматом (пустелі). Ряд видів вторинно перейшли до водного способу життя (черепахи, крокодили).

2. Кератинізація шкіри. Верхні шари багат шарового епідермісу роговіють (рис. 123). Клітини заповнюються зернами білка кератогіаліна, який витискує ядро і цитоплазму. Під цим мертвим шаром клітин розташований мальпігієвий шар, який складається з живих епідермальних клітин, що розмножуються. За рахунок розростання рогового шару утворюються луски, щитки, кігті.

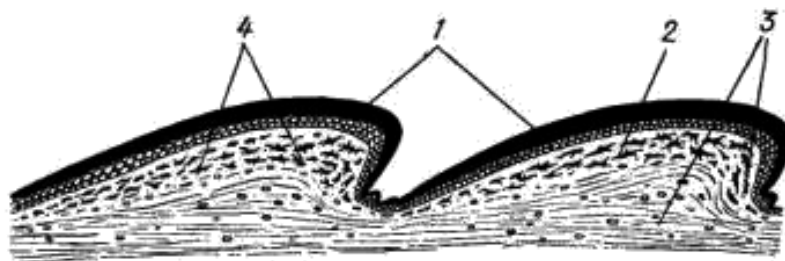


Рис. 123. Схема поперечного розрізу шкіри ящірки:

1 – роговий шар (луска), 2 – епідерміс, 3 – коріум, 4 – пігментні клітини

Слід зазначити, що луски у кісткових риб утворюються з коріуму, тобто мають мезодермальне походження, тоді як рогові луски плазунів походять з ектодермального епідермісу. Під роговими лусками у деяких видів рептилій у мезодермальному шарі шкіри – коріумі залягають кісткові пластинки. У черепахах вони зливаються у кістковий панцир, який приростає до хребта. Така шкіра забезпечує надійний захист організму від втрат води, механічних

пошкоджень і проникнення мікроорганізмів. Шкіра плазунів майже позбавлена залоз. Зміна рогового покриву відбувається шляхом линяння, у багатьох видів – декілька разів на рік. На відміну від амфібій, шкіра рептилій щільно зростається з тілом, не утворюючи лімфатичних лакун.

3. Утворення метанефричної нирки. Виникнення метанефросу супроводжується якісною перебудовою нирки – це нирка секреторного типу. Основною відмінністю від мезонефросу є зміна у співвідношенні гломерул і канальцевої системи. У мезонефросі переважала гломерулярна частина, у метанефросі – канальцева. Крім того, йде фізіологічна і біохімічна перебудова нирки. Основним продуктом виділення є сечова кислота, речовина практично нерозчинна у воді. На утворення 1 г сечовини використовується 20 мл води, а 1 г сечової кислоти – 0,5 мл води, причому 0,4 мл води утворюється в результаті обмінних процесів і лише 0,1 мл води використовується з крові й тканин і виводиться з організму. Це, безперечно, сприяє максимальному утриманню води в організмі.

Зовнішня будова. Форма тіла плазунів різноманітніша, ніж у земноводних, що пояснюється більш складними способами руху. Змії та безногі ящірки мають можливість пересуватися у кронах дерев, по сипучих пісках, а ще вони добре плавають.

Збільшення швидкості руху по твердому субстрату забезпечується переміщенням кінцівок під тіло, що дозволяє підняти тіло вище над землею. Окрім того, плазуни мають різноспрямовані суглоби передніх і задніх кінцівок (ліктьовий – спрямований назад, колінний – вперед), що дозволяє збільшити величину кроку та, відповідно, швидкість руху.

Тіло чітко поділяється на голову, шию, тулуб, хвіст та парні кінцівки – передні та задні (рис. 124). Шкіра суха, завдяки відсутності слизових залоз. Шкірні залози є у невеликій кількості і розміщені вони у певних ділянках тіла залежно від виду. Ці залози виділяють густий жироподібний секрет, що забезпечує виділення пахучих речовин для приваблювання статевого партнера.

Скелет. Докорінна зміна скелета відбулася ще у земноводних, а в плазунів йшло подальше ускладнення скелета. Зменшилась кількість хрящів і збільшилась кількість кісток порівняно з земноводними. Істотно змінилась гістологічна структура кістки, із грубоволокнистої вона стала тонковолокнистою, що забезпечило значно більшу міцність. При цьому кістки кінцівок набули остеонної структури. Остеон – це кісткова трубочка, стінки якої оточені тонкими, але міцними кістковими пластинками, а порожнина зайнята кровоносними судинами і нервовими закінченнями. Внутрішню порожнину заповнює червоний і жовтий кістковий мозок, які беруть участь у формуванні кісткової тканини, руйнуючи її зсередини. Зворотній процес – наростання кістки у товщину забезпечується периостом. Ріст трубчастих кісток у рептилій в довжину відбувається в середній частині трубки.

Кістка такої будови при однаковій вазі і розмірах може витримувати більші навантаження, ніж у земноводних.

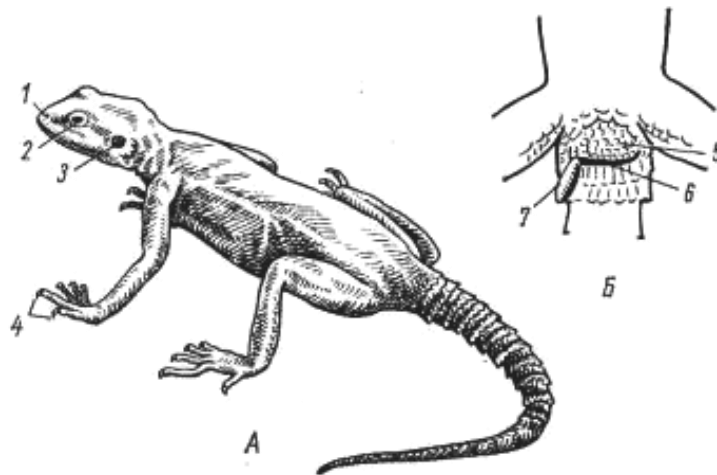


Рис. 124. Зовнішній вигляд (А) та ділянка клоаки (Б)
кавказької агами, самця:

1 – зовнішні ніздрі, 2 – око, 3 – зовнішні вушні отвори,
4 – кігті, 5 – рогові луски, 6 – клоака, 7 – випнутий копулятивний мішок

За рахунок удосконалення кісткової тканини, не збільшуючи маси скелета, плазуни можуть витримувати більше навантаження, а також це вплинуло на підвищення їх рухливості.

Осьовий посткраніальний скелет. Хребетний стовп більшості плазунів складається з **процельних** хребців. У нижчих (агами, гекони) тіла хребців **опістоцельні**, у новозеландської гатерії – **амфіцельні** (див. рис. 82).

Відбувається процес подальшої диференціації хребетного стовпа. У плазунів виділяють такі відділи хребетного стовпа:

1. **Шийний відділ** має від 3 до 10 хребців залежно від виду. Перші два шийні хребці мають особливу будову (рис. 125). Перший шийний хребець кільцеподібної форми складається лише з верхніх та нижніх дуг – це **атлант** або **атлас**. Другий шийний хребець, крім власного тіла і дуг, має зубовидний відросток, який фактично є тілом першого шийного хребця атланта, що приріс спереду до другого хребця (особливості ембріонального розвитку). Цей хребець називають **епістрофес**. Зубовидний відросток епістрофея розміщується в кільці атланта. Така особлива будова перших двох шийних хребців дозволяє плазунам істотно урізноманітнити рухи голови, що є досить важливим для полювання і втечі від хижаків. Слід зазначити, що в рептилій череп сполучається з атлантом за допомогою лише одного потиличного відростка, що також забезпечує більшу рухливість голови.

2. **Грудинно-поперековий відділ** складається з різної кількості хребців (залежно від виду). Характерною ознакою є наявність ребер (трансмутація – у земноводних ребер не було, а були у риб). У ящірки, наприклад, є 22 грудинно-поперекові хребці, усі вони несуть ребра, проте тільки перші п'ять пар знизу кріпляться до грудини, формуючи справжню грудну клітку. Інші ребра не зростаються з грудиною і своїми вільними кінцями закінчуються у

м'язях стінки тіла. Грудна клітина виконує не тільки функцію захисту внутрішніх органів, а й бере участь у процесі дихання.

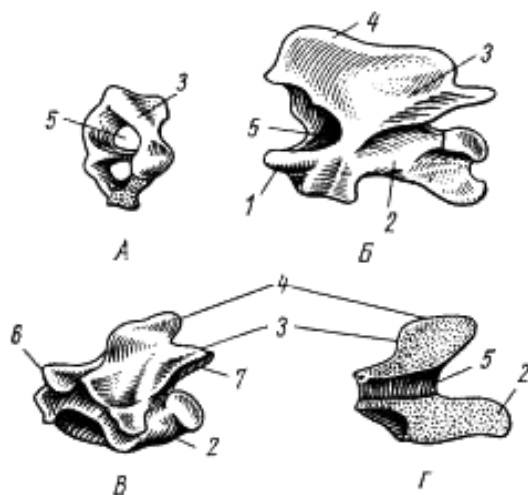


Рис. 125. Хребці варана:

А – атлант, Б – епістрофей, В – грудний хребець,

Г – поздовжній розріз грудного хребця:

1 – зубовидний відросток епістрофея, 2 – тіло хребця, 3 – верхня дуга, 4 – остистий відросток, 5 – спинномозковий канал, 6 – передній зчленівний відросток, 7 – задній зчленівний відросток

Повністю відсутня грудна клітка у змії, у них немає і грудини, що пояснюється плазуючим способом життя. У ящірок грудина хрящова, в ембріогенезі вона виникає у результаті зростання грудних кінців ребер.

Значно менше ребер у черепахах – всього вісім пар, причому всі вони зростаються з пластинками карапаксу (спинна частина панциря).

3. **Крижовий відділ** має два хребці, а не один, як у земноводних. До поперечних відростків цих хребців кріпляться клубові кістки тазового поясу.

4. **Хвостовий відділ** має декілька десятків хребців. Тіла майже всіх хвостових хребців розділені тонким хрящовим прошарком на передній і задній відділи. При відкиданні хвоста (явище **автотомії**, або адаптивного "самокалічення") розрив відбувається не між двома хребцями, а *посередині*, у ділянці хрящового прошарку. При небезпеці рефлекторне скорочення спеціальних м'язів хвоста, що мають вигляд одного конуса, вкладеного в другий і вершини яких звернені до основи хвоста, переламує тіло хребця у межах хрящового прошарку. При цьому частина хвоста, яка розташована каудальніше, відламується і продовжує безладно скорочуватися, що вводить в оману ворога і дає можливість ящірці втекти. У подальшому хвіст регенерує.

Таким чином, хребетний стовп рептилій відрізняється більшою диференціацією, що обумовлює кращу рухливість голови та інших відділів. Окрім того, утворення грудної клітки забезпечує виникнення нового типу дихання.

Череп плазунів видозмінився залежно від характеру живлення і способу добування їжі. Від черепа амфібій він відрізняється витягнутими щелепами, які утворюють відносно довге рило. У плазунів захоплення

здобичі пов'язане з активним її переслідуванням, при якому витягнуте рило має значні переваги. Така форма щелеп дала можливість відривати шматки від здобичі, що сприяло розвитку жувальних м'язів.

Поява хвойних рослин і плодів призвела до збільшення м'язів для живлення ними. Череп давніх плазунів – це суцільна кісткова коробка (*стегальний* тип черепа). М'язи, розташовані на черепі, займають певне місце і призводять до збільшення розмірів голови, а це заважає швидкому руху. Отже, м'язи для живлення потрібні, але збільшення розмірів голови є не вигідним. Єдиний вихід – це зміна конфігурації черепа, а саме: *утворення виличних дуг і виличних ям*. *Верхня вилична дуга* утворена лускатою і заорбітальною кістками, оточує знизу верхню виличну яму. *Нижня вилична дуга* утворена квадратно-виличною і виличною кістками, оточує нижню виличну яму. У виличних ямах розташовуються жувальні м'язи, і при цьому маса голови не збільшується. Такий тип черепа називається *діапсидним* (рис. 126).

Типовий діапсидний череп, тобто з двома виличними дугами і ямами, є у представників ряду крокодили. У ящірок череп діапсидний з редукованою нижньою виличною дугою. У змії череп діапсидний з редукованими обома виличними дугами.

У більшості форм викопних плазунів сформувався *синапсидний* тип черепа. Для синапсидного черепа характерна наявність однієї виличної дуги і однієї виличної ями. Вилична дуга утворена чотирма кістками, які зростаються (квадратно-вилична, вилична, луската, заорбітальна).

Серед сучасних рептилій черепахи мають *анапсидний* тип черепа (бездужний), у якого відсутні справжні виличні дуги і ями, проте є одна псевдояма, де розташовуються м'язи.

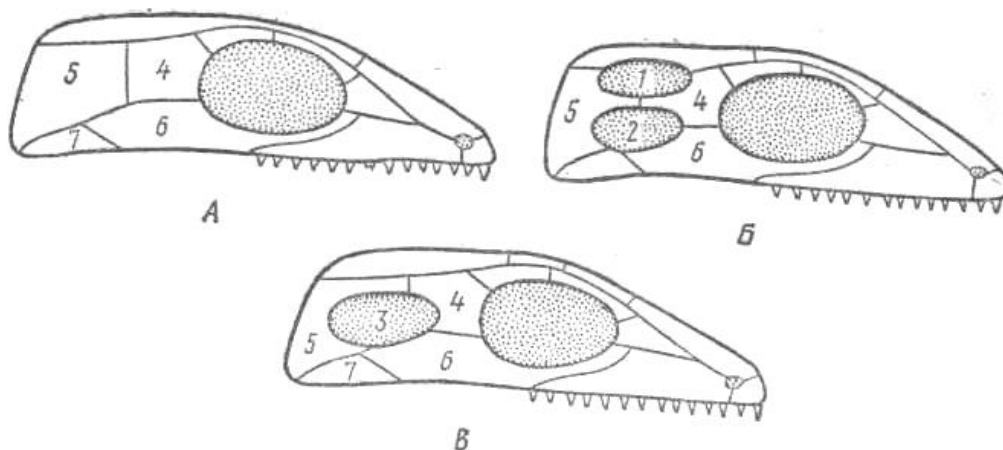


Рис. 126. Схема еволюційних перетворень стегального черепа у плазунів:

А – стегальний череп, зі змінами властивий для анапсид,

Б – діапсидний череп з двома виличними ямами,

В – синапсидний череп з однією бічною виличною ямою:

1 – верхня вилична яма, 2 – нижня вилична яма, 3 – єдина бічна вилична яма,

4 – заорбітальна кістка, 5 – луската кістка, 6 – вилична кістка,

7 – квадратно-вилична кістка

Нейрокраніум:

1. **Потиличний відділ** представлений чотирма кістками хондрального походження: непарні – верхня та основна потиличні та парна бічна потилична кістки. Є один потиличний відросток, утворений основною і бічними потиличними кістками (рис. 127).

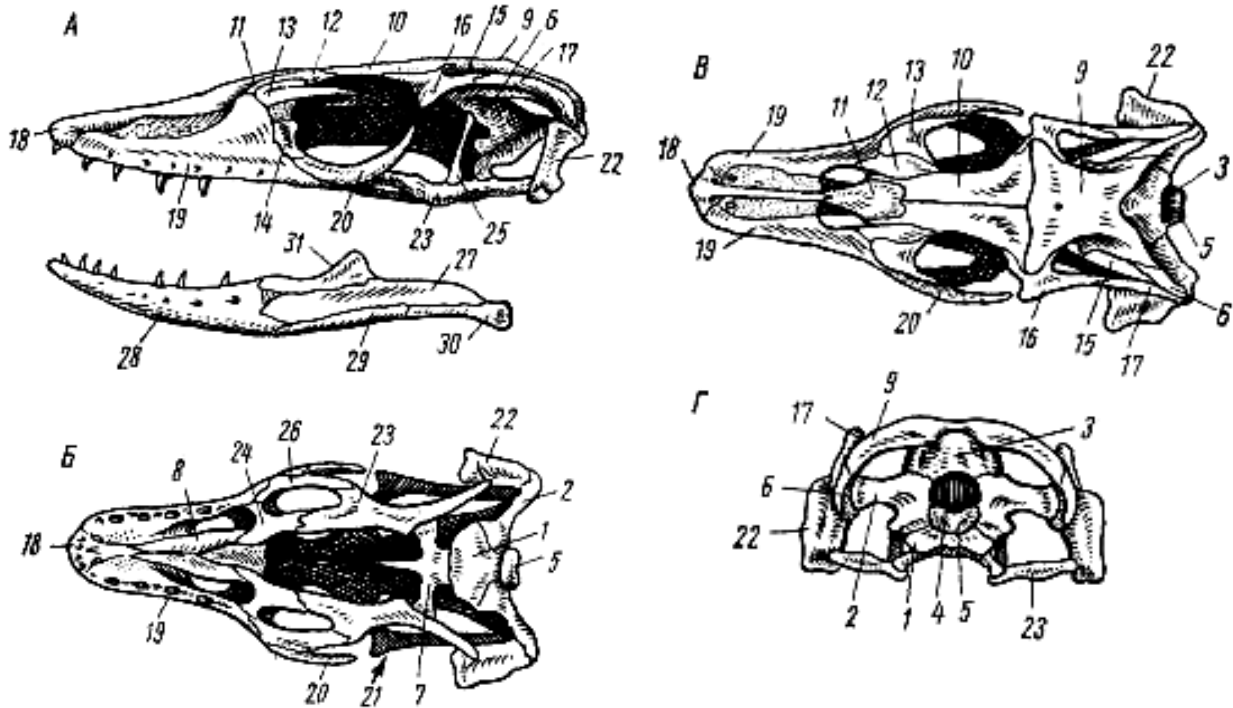


Рис. 127. Череп варана: А – збоку, Б – знизу, В – згори, Г – ззаду:

1 – основна потилична кістка, 2 – бічна потилична, 3 – верхня потилична, 4 – потиличний отвір, 5 – потиличний відросток, 6 – передньовушна кістка, 7 – основна клиновидна, 8 – леміш, 9 – тім'яна кістка, 10 – лобна, 11 – носова, 12 – передлобна, 13 – передочна, 14 – слізна, 15 – верхня вилична яма, 16 – заочна (задньолобна), 17 – луската, 18 – передщелепна, 19 – верхньощелепна, 20 – вилична, 21 – розрив нижньої виличної дуги завдяки реконструкції квадратно-виличної кістки, 22 – квадратна, 23 – криловидна, 24 – піднебінна, 25 – верхньокриловидна, 26 – поперечна, 27 – надкутова, 28 – зубна, 29 – кутова, 30 – зчленівна, 31 – вінцева кістка

2. **Слуховий відділ** утворений парними кістками: передньовушною, задньовушною, верхньовушною. Верхньовушні кістки зростаються з верхньою потиличною кісткою, задньовушні – з бічними потиличними і тільки передньовушні лишаються самостійними.

3. **Нюховий відділ** повністю хрящовий, кісток немає.

4. **Зоровий відділ** має дуже тонку міжочну перетинку і лише у крокодилів і ящірок є окремі окостеніння, які відповідають ококлиновидним кісткам. Окрім того, є кістки дермального походження – надочні і слізні.

5. **Покрівлю (дах) черепа** складають кістки дермального походження: носова, передлобна, заочна, лобна, тім'яна та непарна міжтім'яна (має отвір

для тім'яного органа).

6. **Дно черепа** у плазунів представлено дермальною основною клиновидною кісткою, яка лежить попереду основної потиличної кістки, нагадаємо, що у анамній цю функцію виконує парасфеноїд, котрий у вищих хребетних відсутній, та парний леміш.

7. **Боки черепа** у плазунів досить сформовані. Їх складають парні дермальні кістки – луската, вилична, квадратно-вилична.

Вісцеральний скелет:

Первинна верхня щелепа представлена квадратною кісткою хондрального походження, піднебінною та криловидною кістками дермального походження, усі кістки парні. Верхня частина піднебінної кістки з'єднується з мозковим черепом, а нижня – з нижньою щелепою.

Вторинна верхня щелепа складається з парних дермальних верхньощелепної і передщелепної кісток.

Первинна нижня щелепа представлена парною зчленівною кісткою хондрального походження.

Вторинна нижня щелепа складається з парних кутової, надкутової, зубної і вінцевої кісток дермального походження.

Зуби розташовуються на передньощелепних, верхньощелепних, зубних кістках, а також можуть бути на криловидних кістках. Усі зуби мають однакову будову, тому *жувати їжу плазуни не можуть* і вимушені її заковтувати цілою. У черепах зуби відсутні, їх функцію виконують гострі рогові чохла, що вкривають щелепні кістки. У змії кістки черепа (рис. 128) мають численні рухомі з'єднання (своєрідна шарнірно-важільна система), завдяки чому вони можуть заковтувати здобич, яка значно більша за розмірами, ніж товщина самої змії (наприклад, пташині яйця тощо).

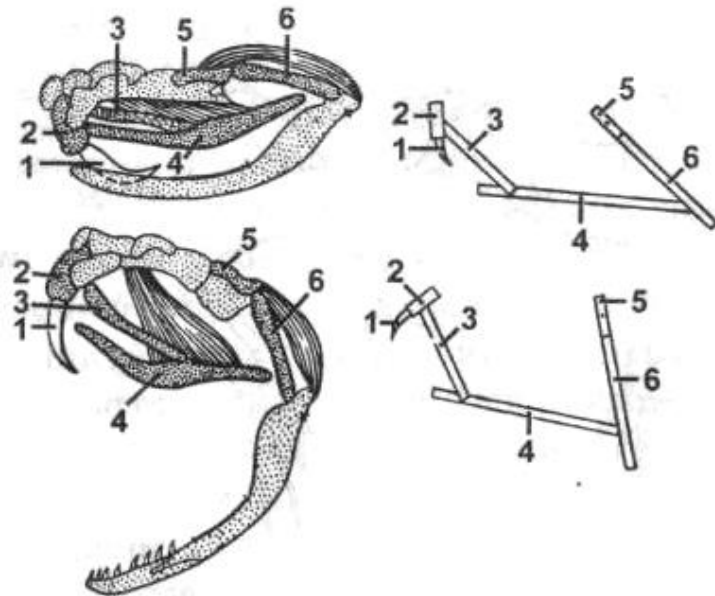


Рис. 128. Череп гримучої змії з закритим (вгорі) і відкритим (знизу)

ротом:

1 – отруйний зуб, 2 – верхньощелепна кістка, 3 – поперечна кістка, 4 – криловидна кістка, 5 – луската кістка, 6 – квадратна кістка

У процесі еволюції відбулися зміни у будові dna черепа у вторинноводних плазунів (крокодили, черепахи). Їм необхідно дихати й одночасно їсти, у зв'язку з цим у них формується **вторинне кісткове піднебіння** (рис. 129).

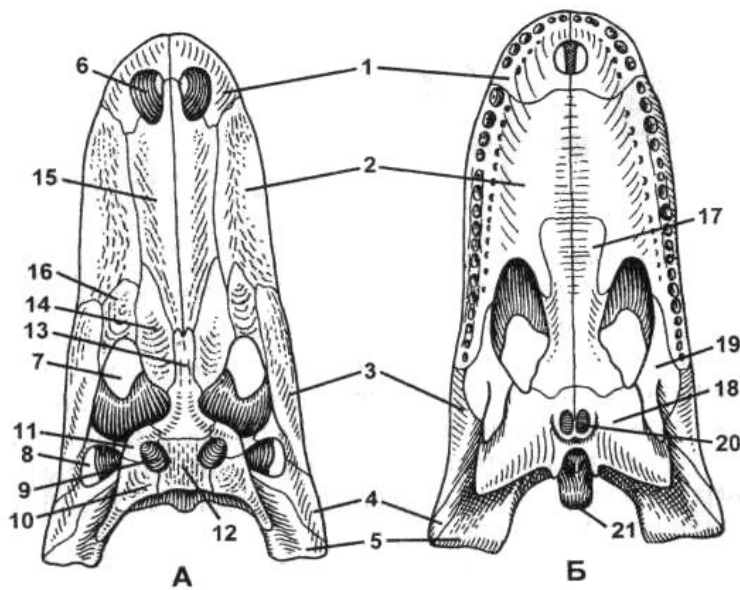


Рис. 129. Череп крокодила (міссісіпський алігатор):

А – вигляд згори, Б – знизу:

- 1 – міжщелепна кістка, 2 – верхньощелепна кістка, 3 – вилична кістка,
 4 – квадратно-вилична кістка, 5 – квадратна кістка, 6 – зовнішня ніздря,
 7 – очниця, 8 – бічна вилична яма, 9 – верхня вилична яма, 10 – луската кістка,
 11 – заочна кістка, 12 – тім'яна кістка, 13 – лобна кістка, 14 – передлобна кістка,
 15 – носова кістка, 16 – слізна кістка, 17 – піднебінна кістка, 18 – криловидна кістка,
 19 – поперечна кістка, 20 – хоани, 21 – потиличний відросток

Воно складається з бічних відростків верхньощелепних, передщелепних, піднебінних, криловидних кісток і забезпечує розподіл носової порожнини від ротової. Саме це призводить до зміщення хоан назад до гортані, що дозволяє їм нормально дихати, коли з води виставлений лише край морди з ніздрями.

Кінцівки та їх пояси. У плазунів відбувається зміщення кінцівок ближче до середньої лінії тіла. П'ятипалі кінцівки плазунів мають типову будову (рис. 130). На відміну від земноводних у передній кінцівці є суглоб, який розташовується між проксимальним і дистальним рядом кісток зап'ястка (**інтеркарпальний суглоб**), у задній кінцівці – між рядами кісток передплесна (**інтертарзальний суглоб**).

Плечовий і тазовий пояс не мають принципових відмінностей у будові порівняно з земноводними. Проте у плечовому поясі рептилій є ключиця (відсутня у крокодилів) та надгрудинник, які підвищують міцність з'єднання правої і лівої частин плечового поясу.

З'єднання ребер з грудиною і формування грудної клітки забезпечує безпосередній зв'язок плечового поясу з осьовим скелетом. Нагадаємо, що у амфібій плечовий пояс розташовувався у товщі м'язів і з осьовим скелетом

не сполучався. У змії пояс верхніх кінцівок, як і самі кінцівки, редукований, а у черепах ключиці і надгрудинник зростаються з пластроном (черевна частина панциря).

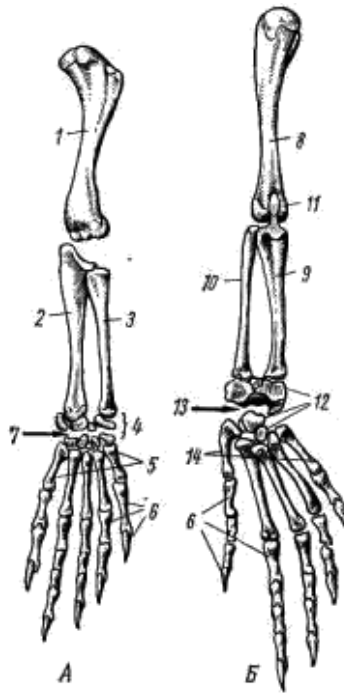


Рис. 130. Кінцівки варана:

А – передня: 1 – плечова кістка, 2 – ліктьова кістка, 3 – променева кістка, 4 – зап'ястя, 5 – п'ястя, 6 – фаланги пальців, 7 – інтеркарпальний суглоб,

Б – задня: 8 – стегнова кістка, 9 – велика гомілкорова кістка, 10 – мала гомілкорова кістка, 11 – колінна чашечка, 12 – передплесно, 13 – інтертарзальний суглоб, 14 – плесно

Тазовий пояс утворений двома безіменними кістками, кожна з яких у свою чергу складається з: клубової, сідничної та лобкової кісток. У всіх сучасних плазунів тазовий пояс закритого типу: праві і ліві лобкові та сідничні кістки з'єднуються між собою по середній лінії симфізом – хрящовою перемичкою.

М'язова система. Властиве нижчим хребетним метамерне розташування м'язів у плазунів майже не зберігається. Розвиток п'ятипалих кінцівок, ускладнення шийного відділу, велика почленованість тіла – все це обумовлює складну диференціацію м'язів, тому рухи рептилій складніші та різноманітніші, ніж у амфібій. Слід зазначити появу міжреберних м'язів, що мають важливе значення у процесі дихання у всіх вищих хребетних. На черепі у виличних ямах розташовуються жувальні м'язи, що забезпечують рух щелеп.

Швидке пересування плазунів вимагало стабілізації положення внутрішніх органів. Це було досягнуто значним посиленням м'язів черевного пресу.

Травна система. Характер харчування плазунів різноманітний, серед них є велика кількість хижаків, наприклад, усі змії, варани, крокодили та інші, а рослиноїдними є агами, ігуани, черепахи. Ускладнення травної системи плазунів пов'язані з подальшою диференціацією травного тракту та

появою деяких новоутворень (рис. 131).

Ротова порожнина чітко відділена від глотки, причому у крокодилів і черепах ротоглотка відділена від носоглотки вторинним кістковим піднебінням. На дні ротової порожнини розташовується рухливий мускульний язик, що здатний викидатися далеко за межі рота. Форма язика різноманітна. У змії і багатьох ящірок він тонкий і часто роздвоєний на кінці (виконує функцію не тільки захоплення їжі, а й органу чуття). У хамелеонів язик розширений і може викидатися на відстань більшу, ніж половина довжини тіла. Форма язика залежить від характеру їжі і способу її добування.

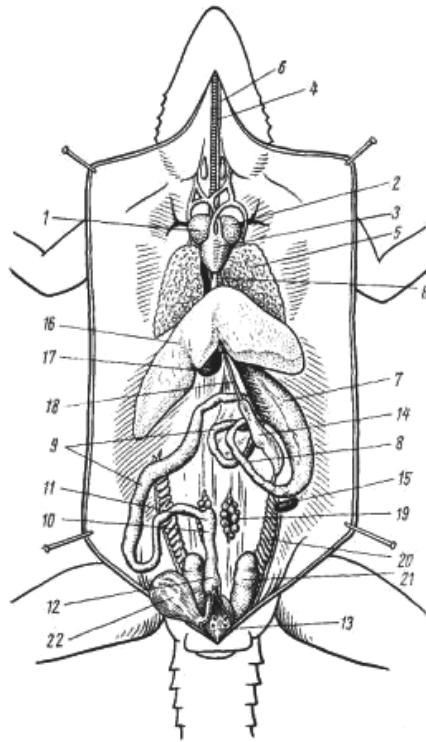


Рис. 131. Загальне розташування внутрішніх органів самки кавказької агами:

1 – праве передсердя, 2 – ліве передсердя, 3 – шлуночок, 4 – трахея, 5 – легені, 6 – стравохід, 7 – шлунок, 8 – дванадцятипала кишка, 9 – тонкий кишечник, 10 – товстий кишечник, 11 – зачатковий виріст сліпої кишки, 12 – пряма кишка, 13 – клоака, 14 – підшлункова залоза, 15 – селезінка, 16 – печінка, 17 – жовчний міхур, 18 – жовчний протік, 19 – яєчник, 20 – яйцепровід, 21 – нирка, 22 – сечовий міхур

Зуби є у більшості плазунів, вони одноманітні, конічні (*плевродонтні* та *акродонтні зуби*) і прирастають до внутрішніх або верхніх країв міжщелепних, верхньощелепних, криловидних і нижньощелепних кісток. У крокодилів кожен зуб знаходиться в окремій лунці – альвеолі (*текодонтні зуби*). У черепах зуби замінені роговими чохлами, які безперервно ростуть. Крокодили і черепахи здатні відривати шматки їжі, більшість представників ковтають їжу не подрібнюючи її.

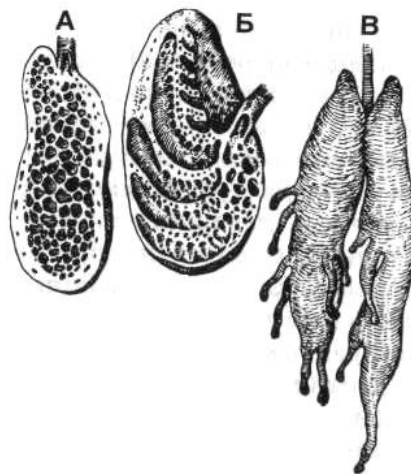
У ротову порожнину відкриваються слинні залози. У слині плазунів є сліди ферментів. У змії і деяких ящірок слинні залози виробляють отруйні

(токсичні) речовини, здатні знерухомлювати і вбивати здобич. Температурний оптимум дії травних ферментів у плазунів вищий, ніж у амфібій. Зниження температури тіла припиняє процес травлення, що може викликати самоотруєння та загибель організму.

У рептилій відносно повільний обмін речовин, тому вони здатні до тривалого голодування від кількох місяців і до року та навіть більше. Добре розвинений стравохід, у змії він має масивні м'язи, що забезпечують просування їжі до шлунку. Шлунок добре виражений. На межі між тонким і товстим кишечником розташовується зачаткова сліпа кишка, яка краще розвинена у рослиноїдних видів. Підшлункова залоза розташовується типово у першій петлі кишечника. Масивна печінка має жовчний міхур, протоки якого впадають у дванадцятипалу кишку. Відкривається кишечник у клоаку. Загальна довжина травного тракту залежить від характеру їжі: у твариноїдних – коротший, у рослиноїдних – довший.

Дихальна система. Органом дихання у плазунів є легені. Порівняно з земноводними йде збільшення дихальної площі легень. Внутрішня поверхня легень у плазунів не мішкоподібна, як було у земноводних, а має складну систему перетинок, що ділять порожнину легень на систему комірок (рис. 132). У багатьох ящірок, і особливо у хамелеонів, задня частина легень не має комірок і перетинок, а часто витягнута у вигляді тонкостінних пальцеподібних виростів – легневих мішків. Але процес газообміну в них не відбувається.

Дихання у амфібій – ковтального типу, у плазунів з утворенням грудної клітки і грудних м'язів – насосний тип дихання. В такому разі вхід до легень має бути постійно відкритим, оскільки розвиваються складні дихальні шляхи. Формується гортань, що підтримується у неспадаючому стані непарним персневидним і парним черпаковидним хрящами. Від гортані йде довга трахея, розвиток якої зумовлений появою шиї. Трахея, у свою чергу, поділяється на два бронхи, які йдуть до легень. Трахея і бронхи також не спадаються завдяки хрящовим кільцям у своїх стінках.



*Рис. 132. Різні типи внутрішньої структури легень рептилій:
А – гатерії, Б – варана, В – хамелеона (зовнішній вигляд легень)*

Найпростіші за будовою легені у гатерії, вони схожі на легені амфібій, а найскладніші – у черепах і крокодилів. У акті дихання, особливо у черепах, беруть участь плечові та тазові м'язи: при підтягуванні кінцівок легені стискаються, при витягуванні – розширюються і наповнюються повітрям. Окрім того, у черепах дуже еластична плевра, а також зберігається і рото-глотковий механізм нагнітання повітря. Складна будова легень у черепах, здатних засвоювати кисень навіть при слабкій вентиляції легень, завдяки утворенню шкірного панцира. У водних черепах додатковими органами дихання є багаті капілярами вирости глотки та клоаки (анальні міхури).

У більшості змій легені асиметричні, гарно розвинена права легеня, а ліва – рудиментарна, наявність функціонуючої лівої легені є примітивною ознакою.

У процесі дихання крокодилів, окрім стандартних для амніот рухів ребер, важливими є ще два додаткові механізми. По-перше, це переміщення печінки назад (на кшталт поршня) при скороченні особливого м'язу, який розташований попереду тазових кісток. Цей м'яз називають діафрагмальним. Зворотній рух печінки викликає скорочення м'язів черевного пресу. По-друге, це так званий тазовий дихальний механізм – рух вгору і вниз лобкових кісток тазу разом з черевними ребрами, що істотно змінює об'єм черевної порожнини.

Інтенсивність дихання у більшості плазунів залежить від температури тіла. Так, у пустельної ігуани при підвищенні температури тіла з +32 до +44 °С дихальний ритм зростає від 9 до 59 дихань за хвилину. У гатерії зареєстрована найнижча для плазунів інтенсивність дихання – одне дихання впродовж 1 години. Гатерію герпетологи вважають найбільш холодолюбною рептилією у світі, температура її тіла в період нічної активності становить 6–13 °С. Температурні переваги у видів з нічною активністю і більшості денних змій лежать у діапазоні 29–30 °С. У деяких дрібних ящірок при високій температурі навколишнього середовища серцевий ритм може сягати 180 ударів за 1 хвилину.

Кровоносна система більш диференційована порівняно з земноводними, що дозволяє ефективніше розділити артеріальну і венозну кров. Це спостерігається у повнішому, хоча ще не остаточному розподілі артеріальної і венозної частин кровообігу.

Кажучи про серце рептилій, варто мати на увазі два його варіанти. У лускатих (зокрема у ящірок) і черепах його конструкція ще більше, ніж у земноводних, підкоряється завданню розподілу артеріальної і венозної крові. Венозний синус у всіх, окрім гатерії, сильно редукований, від шлуночка самостійно відходять три артеріальні стовбури – дві дуги аорти і легенева артерія. Шлуночок має неповну горизонтальну перетинку (рис. 133), що лежить у фронтальній площині і кріпиться до лівої стінки шлуночка, тим самим ділячи шлуночок на дорсальну і вентральну ніші, а не на праву і ліву, як показує найпопулярніша схематична версія. При цьому обидва передсердя відкриваються поруч один з одним у дорсальну камеру. Отож зрозуміло, що

така перетинка не могла б стати повною в ході еволюції, це так званий інволютивний шлях розвитку.

Отвори артеріальних стовбурів розташовуються навколо основи вільного краю перетинки: вентральніше відкривається легенева артерія, справа – ліва дуга аорти, дорсально – права дуга аорти.



Рис. 133. Схема внутрішньої будови шлуночка серця ящірки:

*1 – неповна перетинка шлуночка, 2 – отвір лівої дуги аорти,
3 – отвір правої дуги аорти, 4 – отвір легеневої артерії*

Порівняно з амфібіями рептилії мають більшу частоту серцевих скорочень, наприклад, у прудкої ящірки приблизно 65 скорочень за хвилину та вищий серцевий індекс (до 2,1).

У рептилій кількість еритроцитів у крові удвічі більша, ніж у амфібій, а також значно більша киснева ємкість крові. Значно вищим є вміст цукру в крові рептилій. Наприклад, у змій – 60 мг%, у черепах – 75 мг%, у крокодилів – 100 мг%, ящірок – 120–250 мг%. Механізм регуляції цукру в крові є загальним для хребетних: накопичується запас глікогену в печінці і використовується при активній роботі. Регулювання вмісту цукру у крові відбувається за допомогою гормону інсуліну, який продукує підшлункова залоза. Усе це робить інтенсивність обміну речовин приблизно у 5–10 разів вищою, ніж у земноводних.

Велике коло кровообігу. Артеріальна частина кровообігу. Механізм розподілу крові виглядає так: порожнина шлуночка огинає неповну перетинку у вигляді складеного навпіл вузького коридора. Така форма сприяє встановленню і збереженню у щілиноподібному просторі певного градієнту окиснення крові. Після систоли передсердь артеріальна кров з лівого передсердя займає ліву частину дорсальної ніші шлуночка (проти відповідного атріовентрикулярного отвору), а венозна кров з правого передсердя витісняється у вентральну нішу, праву частину шлуночка займає змішана кров. При систолі шлуночків кров надходить у найближчий для кожної порції отвір: артеріальна – у дорсально розташовану праву дугу аорти, змішана – у ліву дугу аорти, а венозна – у саму вентральну, легеневу артерію.

У крокодила серце чотирикамерне, шлуночок поділений повною перетинкою, яка розташовується сагітально і зростається з міжпередсердною перетинкою. Повною перетинкою шлуночка проблема розподілу артеріальної і венозної крові у самому серці вирішена: у правій половині вона венозна, у лівій – артеріальна. Проте повного розділення крові в артеріях не відбу-

вається, тому що від правого шлуночка, окрім легеневої артерії, починається ліва дуга аорти, яка несе венозну кров у велике коло кровообігу. До того ж у місці перехрещення дуг аорти спереду від серця (до відходу сонних артерій) є з'єднувальний паніцієвий отвір, який теж сприяє змішуванню крові.

Деякі особливості кровоносної системи рептилій здатні посилювати змішування артеріальної і венозної крові, зокрема, у черепах, особливо водних. У них добре розвинені боталові протоки, які сприяють перенесенню частини малоокисненої крові в дуги аорти (тобто до великого кола кровообігу).

Від правої дуги аорти відходять сонні і підключичні артерії (рис. 134), які постачають артеріальною кров'ю голову та передні кінцівки. Обидві дуги аорти (права та ліва) огинають серце з боків і, зливаючись, формують спинну аорту, кров у ній змішана з перевагою артеріальної. Від спинної аорти відходять артерії до всіх внутрішніх органів і стінок тіла. У задній частині тіла від неї відходять дві великі клубові артерії, які постачають кров'ю задні кінцівки, і хвостова артерія.

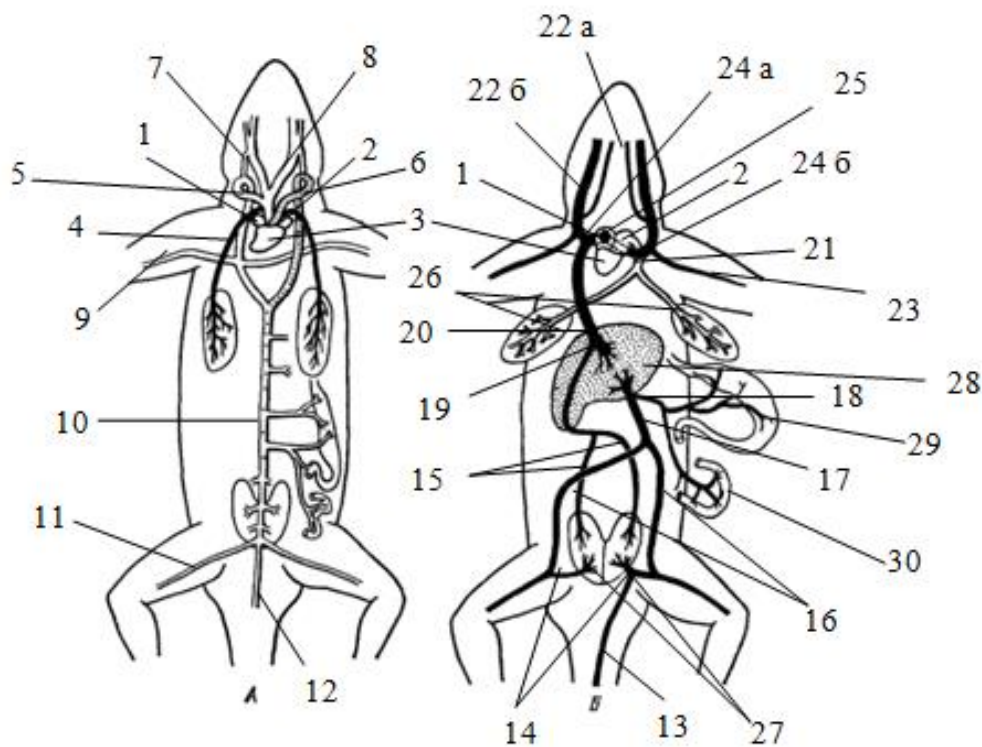


Рис. 134. Схема кровоносної системи кавказької агами:

А – артеріальна система, Б – венозна система:

- 1 – праве передсердя, 2 – ліве передсердя, 3 – шлуночок, 4 – легенева артерія,
 5 – права дуга аорти, 6 – ліва дуга аорти, 7 – сонна артерія, 8 – сонна протока,
 9 – підключична артерія, 10 – спинна аорта, 11 – клубова артерія, 12 – хвостова артерія,
 13 – хвостова вена, 14 – ворітна вена нирок, 15 – ниркова вена, 16 – тазова вена,
 17 – черевна вена, 18 – ворітна вена печінки, 19 – печінкова вена, 20 – задня порожниста
 вена, 21 – легенева вена, 22 – яремні вени (а – внутрішня, б – зовнішня), 23 – підключична
 вена, 24 – передня порожниста вена (а – права, б – ліва), 25 – венозна пазуха, 26 – легені,
 27 – нирка, 28 – печінка, 29 – шлунок, 30 – кишечник

Венозна частина кровообігу не має істотних відмінностей порівняно з амфібіями, на відміну від артеріальної. З хвостового відділу кров збирається у хвостову вену, яка в ділянці клоаки ділиться на дві тазові вени. Тазові вени приймають до себе вени від задніх кінцівок, після чого відділяються дві ворітні вени нирок, згодом вони об'єднуються у черевну вену. Остання, приймаючи ряд вен від внутрішніх органів, бере участь у формуванні ворітної системи печінки.

Вени, які несуть кров з нирок, утворюють основну венозну судину тулуба – нижню порожнисту вену. Вона проходить під хребетним стовпом, транзитом через печінку і не бере участі у формуванні ворітної системи печінки, а несе кров у праве передсердя. В неї впадає печінкова вена, яка несе кров, що пройшла через ворітну систему печінки. Друга судина, яка формує ворітну систему печінки, – ворітна вена печінки, вона збирає кров від шлунково-кишкового тракту. Від голови кров збирається у парні яремні вени, які, з'єднуючись з підключичними венами, формують передні порожнисті вени і впадають у праве передсердя.

Мале коло кровообігу починається легеневою артерією (кров венозна), яка галузиться на праву та ліву легеневі артерії, що йдуть до легень, де галузяться на капіляри. У легенях відбувається процес газообміну, і насичена киснем кров по легневих венах надходить до лівого передсердя.

Видільна система дорослих рептилій представлена тазовими нирками (метанефрос). Вони розвиваються позаду зачатків тулубових нирок зі спільної з ними зародкової тканини. Тулубові нирки формуються як зародкові органи і функціонують до вилуплення з яйця. При розвитку тазової нирки від вольфового каналу відшнуровується канал, який сполучається з трубочками нової нирки, так формується сечовід. Лівий і правий сечоводи впадають зі спинного боку у клоаку. З черевного боку у клоаку відкривається сечовий міхур. У крокодилів, змій і деяких ящірок сечовий міхур недорозвинений.

Після формування тазових нирок тулубові нирки редукуються. У самок зникає практично вся первинна нирка, а у самців зберігається передня її частина (через неї проходять сечовивідні каналці), яка є придатком сім'яника.

Помітно змінюється структура тазової нирки. Збільшується кількість нефронів, їх близько 5 тисяч. Є суттєва різниця у будові нефрону. Досить добре розвинені клубочки гломерул лише у черепах і крокодилів, тобто у напівводних тварин. У лускатих судинні клубочки розвинені слабо. Сечовиділення відбувається переважно за рахунок секретії звивистих каналців.

Канальці видовжені і поділяються на такі відділи: *проксимальний*, *проміжний*, *звивистий дистальний* та *збірний*. У перших трьох відділах відбуваються секреторні процеси і зворотне всмоктування води та цукрів, вітамінів, амінокислот; останній відділ забезпечує виведення екскрету. В результаті 90–95 % первинного фільтрату повертається у кров'яне русло. Збагачена продуктами виділення кінцева сеча стікає з нирок по сечоводах у клоаку і сечовий міхур, де відбувається всмоктування води, після чого

максимально концентрована сеча виводиться з організму.

Сеча у переважної більшості плазунів кашоподібна. Основним продуктом азотистого обміну є сечова кислота. Проте у гатерії, окрім сечової кислоти, виділяється і сечовина, а у водних черепах і крокодилів – сечовина та амоніак. Виділення сечової кислоти порівняно з виділенням сечовини дозволяє економити у 200 разів більше води.

У морських черепах та деяких інших рептилій, вимушених пити солону воду, є особливі сольові залози, що забезпечують виведення надлишку солі з організму. У черепах їх протоки відкриваються поблизу очей. Секрет сольових залоз морських плазунів містить 7 %-й розчин солі, що удвічі вищий за солоність морської води. Морські черепахи дійсно "плачуть солоними сльозами", звільняючись від надлишку солі. У морських ігуан протоки сольових залоз відкриваються у носову порожнину. Надлишок солі у них виділяється, витікаючи з носових отворів у вигляді крапель секрету.

Статева система. Плазуни, за окремим винятком, роздільностатеві особини.

Чоловіча статева система представлена сім'яниками, статевими протоками, у самців більшості рептилій є копулятивні органи (рис. 135). Парні сім'яники підвішені на брижі у порожнині тіла. Від сім'яника відходять численні сім'явивідні каналці, які продовжуються у каналці придатка сім'яника, а ті, у свою чергу, відкриваються у сім'япровід – вольфів канал. Мюллерові канали у самців відсутні. Сім'япроводи відкриваються у сечовід перед його впаданням у клоаку. Вирости стінки клоаки утворюють копулятивний орган, який у ящірок і змій є парним, у черепах і крокодилів – непарним, а у гатерії взагалі відсутній.

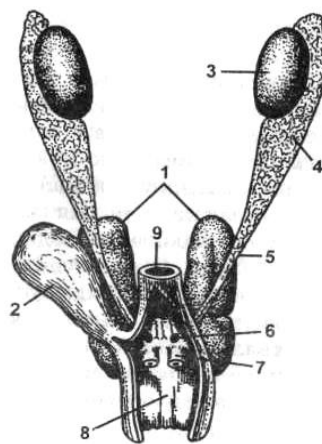


Рис. 135. Сечостатевий апарат самця кавказької агами:
1 – нирка, 2 – сечовий міхур, 3 – сім'яник, 4 – придаток сім'яника, 5 – сім'япровід,
6 – сечостатевий отвір, 7 – копулятивний орган, 8 – клоака, 9 – пряма кишка

Жіноча статева система утворена парними яєчниками і статевими шляхами (рис. 136). Яєчники лежать у порожнині тіла, підвішені на брижі до стінки тіла. Дозрілі яйцеклітини з великою кількістю жовтка потрапляють у порожнину тіла, звідки і надходять до лійки одного з яйцепроводів. Функцію

яйцепроводів у плазунів виконують мюллерові канали. Рухаючись по яйцепроводу, яйцеклітина вкривається оболонками, що виділяються клітинами епітелію: у верхньому відділі (матковій трубці) – яєчним білком, у середньому (матці) – шкаралупною оболонкою, яка у плазунів шкіряста, пергаментна, зрідка кальцинована. Зрозуміло, що формування захисних оболонок вимагає лише внутрішнього запліднення.

Більшість рептилій відкладають яйця, але спостерігається і яйцеживородіння та живородіння.

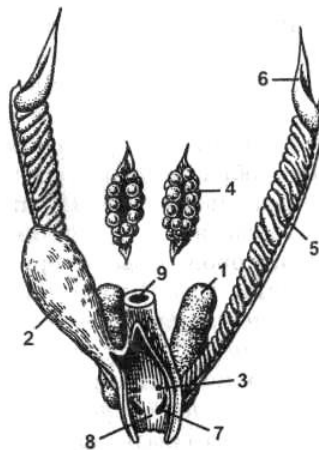


Рис. 136. Сечостатевий апарат самки кавказької агами:

1 – нирка, 2 – сечовий міхур, 3 – сечовий отвір, 4 – яєчник, 5 – яйцепровід, 6 – лійка яйцепровода, 7 – статевий отвір, 8 – клоака, 9 – пряма кишка

Плазуни закопують яйця в ґрунт у добре прогрітих місцях (купи гнилого листя тощо). Самки пітонів обвивають кладку власним тілом – у такому гнізді температура на 6–12 °С вища, ніж у навколишньому середовищі. У крокодилів самка оберігає гніздо і при вилупленні молоді розкопує кладку, полегшуючи їм вихід на поверхню.

У звичайної гадюки, живородячої ящірки, веретільниці, деяких вужів спостерігається яйцеживородіння.

Справжнє живородіння відоме у деяких сцинків, у них відсутня зовнішня оболонка яйця, ембріональні оболонки прилягають до стінок маткового відділу яйцепроводу. У деяких змій і ящірок утворюється плацента з виростами серозної оболонки і аллантаїса, які занурюються у слизову оболонку маткового відділу яйцепроводу. Живородіння характерне також для морських змій, які ніколи не виходять на сушу для розмноження.

У скельних ящірок гірського Кавказу російським зоологом І. Даревським зареєстровано здатність розмножуватися партеногенетично (партеногенез – це розвиток без запліднення). Таке явище характерне для безхребетних. Давно відомо, що партеногенетично розмножуються попелиці, бджоли, а у голкошкірих (морський їжак) можна викликати штучний партеногенез.

З вісімнадцяти видів скельних ящірок сім – партеногенетичні самки, які утворилися в результаті природної міжвидової гібридизації. Самки цих видів

мають диплоїдний набір хромосом ($2n=38$), вони легко спарюються з самцями бісексуальних видів, включаючи у свій геном ще і чоловічий гаплоїдний набір хромосом. У результаті їх нащадки стають триплоїдними ($3n=57$), у них поєднуються ознаки материнського і батьківського виду з перевагою материнського. Триплоїдні форми розмножуються виключно партеногенетично. У змішаних гібридних популяціях їх частка становить 10–12 % від загальної кількості особин. Існування партеногенетичних форм надає виду біологічні переваги: нащадків продукують усі особини популяції, темпи розмноження подвоюються, і це сприяє підтримці їх кількості на високому рівні (що дуже важливо для ізольованих ділянок високогір'я).

Статева зрілість у плазунів настає у різний час. У крокодилів і багатьох черепах – у 6–10 років, у змій – частіше на 3–5-му році, у великих ящірок – на 2–3-й рік, у дрібних – на 9–10-му місяці життя. Плодючість плазунів менша, ніж у земноводних. **Розвиток прямиї, без метаморфозу.** Відомий гермафродитизм у змій острова Кеїмада-Гранде (площею 3 км²) за 60 км від м. Сантус, Південна Бразилія. За останні роки популяція самців помітно скоротилася.

Нервова система досконаліша, ніж у амфібій. Збільшується кількість нервових клітин і формується кора з сірої мозкової речовини головного мозку – архіпаліум (давня кора).

Передній мозок у рептилій більший, його розвиток пов'язаний зі збільшенням розмірів і удосконаленням півкуль. У сучасних рептилій виконує функцію основного асоціативного центру, який визначає характер поведінки. Функція нюхового центру переднього мозку стає другорядною. Виникають екранні структури у передньому мозку рептилій – це пошарово розташовані тіла нейронів, аксони, дендрити, що свідчить про досить високу впорядкованість мозкових структур і допомагає забезпечувати обробку інформації.

Проміжний мозок зверху прикритий півкулями переднього мозку. Дно проміжного мозку бере участь у роботі ендокринної системи як нейросекреторна доля гіпофізу, пов'язаного з гіпоталамічною ділянкою. Цим шляхом гіпофіз отримує інформацію про стан навколишнього середовища, що надходить від органів чуття, завдяки чому гіпофіз координує роботу усієї ендокринної системи.

Розміри **середнього мозку** невеликі. Основна функція – аналіз зорової інформації.

Мозочок у плазунів більший, ніж у земноводних, що вказує на більшу складність і інтенсивність рухів рептилій.

Довгастий мозок утворює вигин у вертикальній площині (характерний для всіх амніот). Довгастий мозок є центром вегетативних функцій організму. У плазунів 11 пар черепно-мозкових нервів.

Загальна маса головного мозку у плазунів приблизно дорівнює масі спинного мозку. У спинному мозку чітко розділення сірої і білої речовини. Це свідчить про посилення контролю центрів головного мозку над рефлекторними механізмами спинного мозку. У плечовій і тазовій ділянках є потовщення спинного мозку.

Поведінка плазунів досконаліша, ніж у амфібій. Є можливості утворення складних адаптацій на основі вроджених рефлексів та інстинктів. У них швидше формуються умовні рефлекси.

Органи чуття більше, ніж у земноводних, відповідають наземному способу життя. Механічні подразнення сприймаються чутливими волосинами, що розташовані на лусках і пов'язані з чутливими клітинами, розміщеними під епідермісом.

Високою є чутливість *органів нюху*. В їх будові спостерігається чітка диференціація носового ходу на нижній, дихальний, верхній і власне нюховий відділи. На початку носового ходу чітко відособленим є переддвір'я і його задній відділ, який відкривається у глотку.

Є спеціалізований *якобсонів орган* – це кісткова трубка, яка іннервується і є своєрідним контактним органом нюху, що розрізняє запах їжі, яка знаходиться у роті. Якобсонів орган працює узгоджено з язиком.

Органи зору – очі, що мають рухливі повіки. Нижні повіки розвинені краще і є більш рухомими. Є третя повіка – мигальна перетинка, яка затуляє око з його переднього кута. У змії і геконів верхні і нижні повіки прозорі та зрослі. Акомодація ока досконаліша, ніж у амфібій.

Орган слуху, як і у земноводних, представлений внутрішнім і середнім вухом. Середнє вухо має одну слухову кісточку – стремінце. Перетинчастий лабіринт більш диференційований, у ньому відокремлений мішкоподібний виступ – завиток. У деяких ящірок помічається зовнішній слуховий прохід. У змії слабо розвинений орган слуху, у них немає барабанної перетинки. Змії мають сейсморецептори, звуки передаються через квадратну і квадратно-вигнуту кістки. У змії також слабкі голосові можливості.

Рептилії сприймають звуки у діапазоні 20–6000 Гц, однак більшість добре чує у невеликому діапазоні – 60–200 Гц.

У деяких змії (удавів, гримучих) на щитках верхніх і нижніх щелеп є ямки, які іннервуються потрійним нервом. Вони здатні сприймати теплові випромінювання, які надходять від теплокровних тварин на відстані 1–2 м. Вважають, що ці органи можуть відчувати різницю температури у 0,001 °С.

Еволюційна історія Плазунів

Залишки найдавніших плазунів відомі з верхнього карбону (близько 300 млн р. тому). Проте їх відокремлення від земноводних предків почалося раніше, напевно, в середині карбону (320 млн р. тому), коли від емболомерних стегоцефалів (*антракозаврів*) відділилися форми, які були більш наземними (рис. 137).

Вони були ще пов'язані з водними біотопами, але в той же час були більш рухливі, мали більші розміри головного мозку, і, можливо, в них уже розпочався процес кератинізації шкіри.



Рис. 137. Реконструкція та рештки антракозаврів

У середньому карбоні від антракозаврів відокремлюється гілка *Seymouriomorpha*. Вони займають проміжне положення між амфібіями і плазунами (деякі вчені відносять їх до земноводних). Будова їх хребців забезпечувала велику гнучкість і в той же час міцність хребта; намітилося перетворення двох перших шийних хребців (рис. 138). Вважають, що у них були водні личинки.

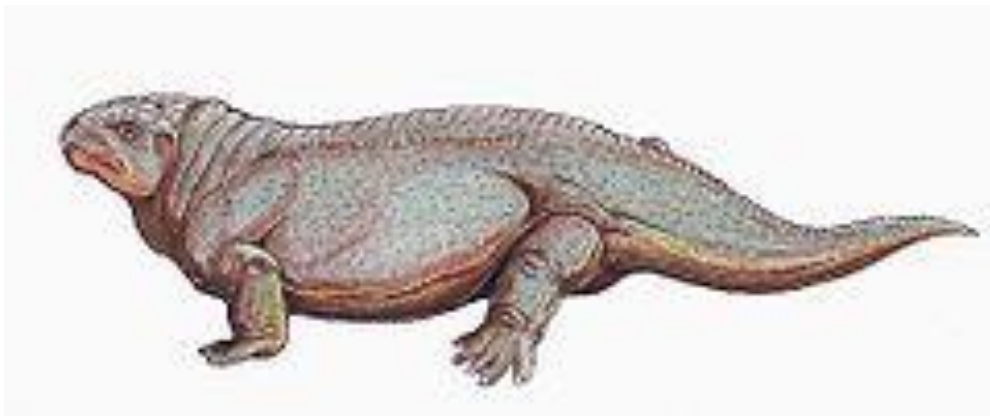




Рис. 138. Реконструкція та скелет сеймуриаморф

Коли склався характерний для амніот спосіб розмноження, досі неясно. Припускають, що це відбулося у карбоні при становленні *Cotylosauria* котилозаврів (рис. 139).

Покрівля черепа у них була суцільна, утворилися вже атлант і епістрофей, кінцівки забезпечували підйом тіла над землею. Серед них були дрібні і великі за розмірами форми, деякі вели напівводний спосіб життя.

Від котилозаврів у перму відокремилися *Chelonia* черепахи – єдині їх прямі нащадки, які збереглися до наших днів. У перших черепахах розширені ребра ще не утворювали суцільний панцир.



Рис. 139. Скелет котилозавра

Одягнувши броню, черепахи стали консерваторами і, починаючи з тріасу, майже не прогресували (рис. 140). Єдиним удосконаленням згодом стала

можливість у схованошийних черепах втягувати голову у панцир, s-подібно згинаючи шию.

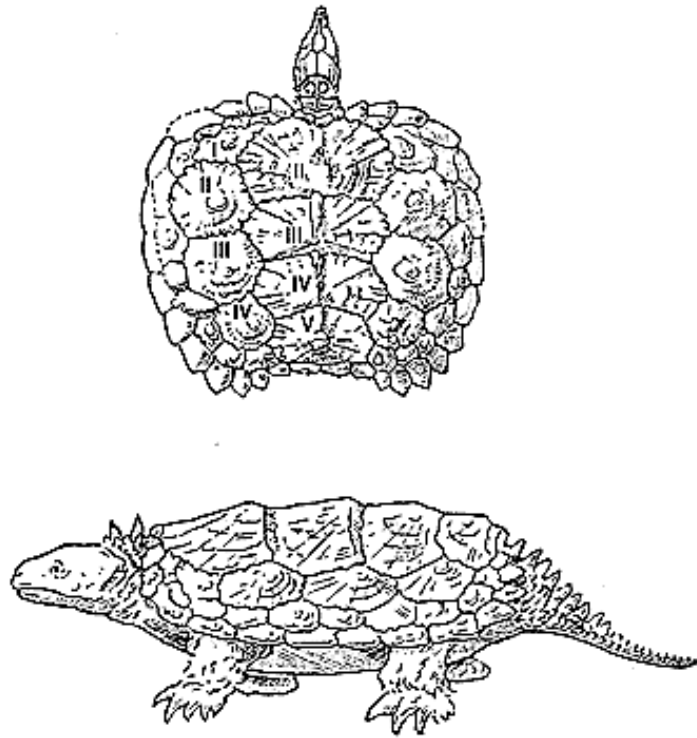


Рис. 140. Панцир проганохеліса (тріас) та реконструкція цієї давньої черепахи

Австралійський палеонтолог *Майкл Лі* запропонував нову гіпотезу походження черепах. М. Лі, як і багато інших палеонтологів, вважає, що черепахи – близькі родичі парейзаврів. Парейзаври жили на території Росії в кінці перму (рис. 141).

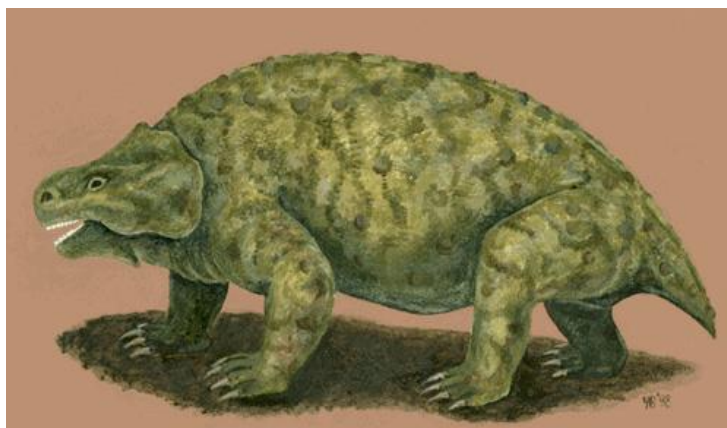


Рис. 141. Парейзавр

Проте він припускає, що черепахи разом з парейзаврами походять від діапсид – гілки рептилій, до якої відносяться крокодили, динозаври, лускаті. *Якщо ця гіпотеза буде підтверджена, це призведе до кардинальної зміни*

еволюційного дерева рептилій.

Черепашки з'явилися на Землі приблизно 220 млн р. тому, в кінці тріасу. Пізній тріас – особливий час в історії наземних тварин. Саме тоді виникли ссавці, черепахи, крокодили, динозаври, птерозаври – групи тварин, які істотно змінили вигляд Землі.

З усіх цих груп саме походження черепах виглядає найзагадковішим. І головна причина – незвична анатомія черепах, яка ускладнює їх порівняння з будь-якими іншими хребетними.

Розгляньте положення черепах на еволюційних деревах, побудованих за морфологічними та молекулярними даними (рис. 142). "Морфологічне дерево" подано у двох версіях, що відповідає анапсидній (а) і діапсидній (б) гіпотезам.

Лепідозаври є група рептилій, головними представниками якої є ящірки. На "молекулярному" дереві (в) черепахи розташовуються не так, як на дереві (б), а в середині групи діапсид, у яку входять ящірки, крокодили і птахи. Сподіваємося, у найближчий час це питання буде з'ясовано.

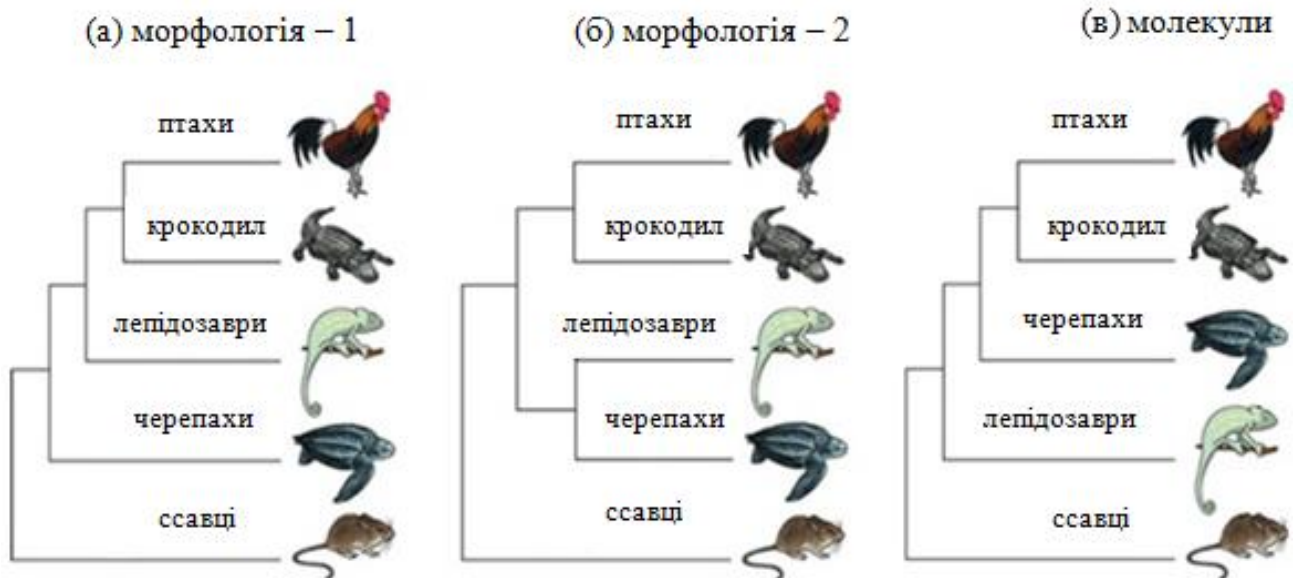


Рис. 142. Морфологічні (а, б) та молекулярне (в) дерева різних хребетних тварин

Найбільшою з відомих викопних черепах вважають *архелона*. Це велетенська морська черепаха крейдяного періоду (рис. 143). Належить до вимерлої у крейді родини, близької до сучасних шкірястих черепах.

Загальна довжина до 4,6 м, вага більше 2,2 т. Передні ласти величезні – це основний орган пересування (рис. 144). Розмах ластів сягав 5 м. Довжина черепа близько 70 см. Панцир редукований, хоча й значно менше, ніж у сучасної шкірястої черепахи. Харчувалися архелони, можливо, медузами, ракоподібними, амонітами. Як і більшість давніх черепах, сучасні черепахи ведуть напівводний спосіб життя. Проте деякі форми повернулися до водного способу життя. Є й протилежна крайність – сухопутні черепахи.

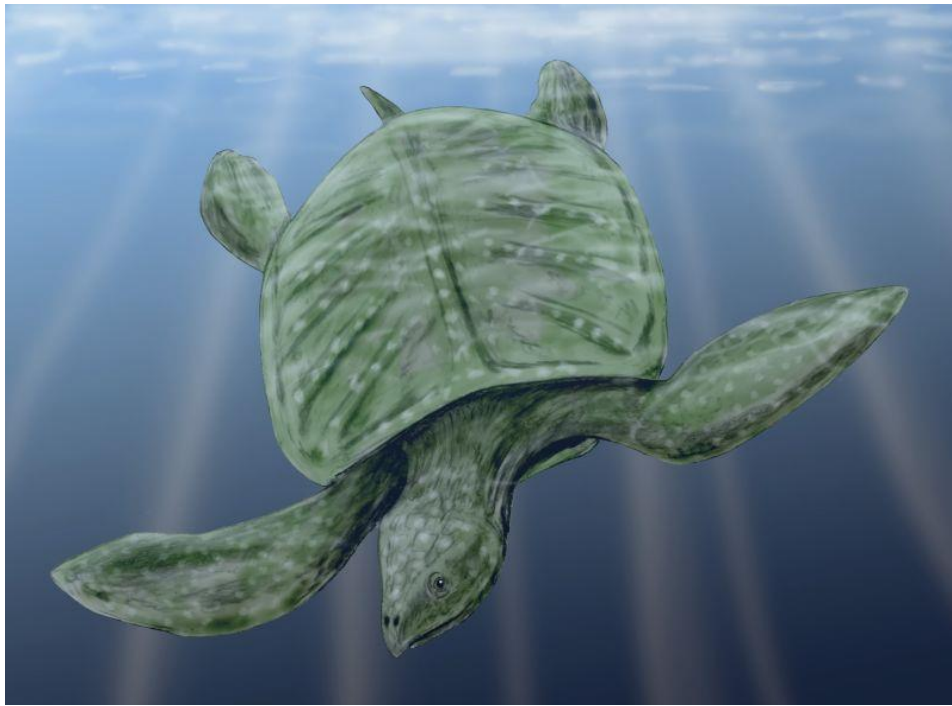


Рис. 143. Реконструкція архелона

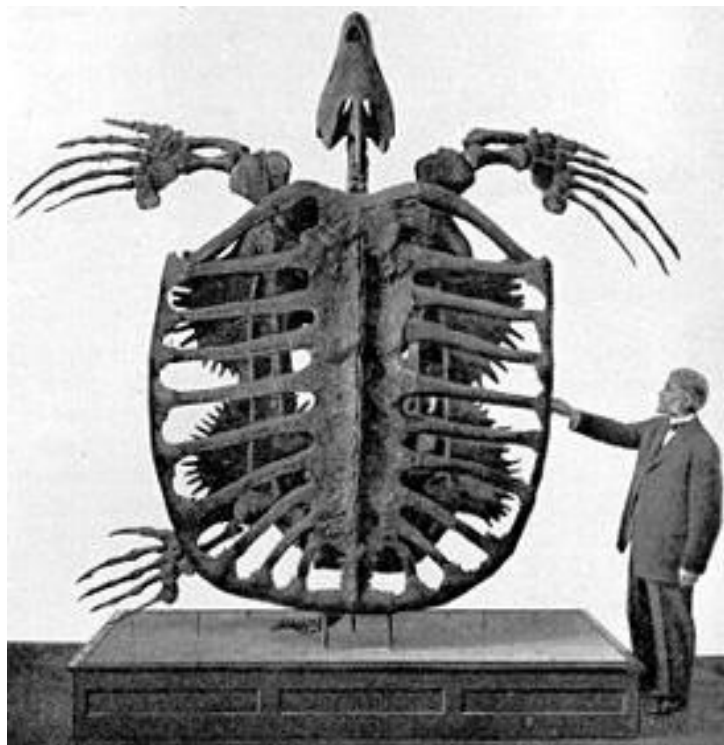


Рис. 144. Скелет архелона

Найбільшою серед сухопутних черепах, які будь-коли населяли Землю, була *міланія*, представник роду схованошийних черепах, які вимерли близько 2000 р. тому (рис. 145). Жили в Австралії та Новій Каледонії. Рослиноїдні. Довжина тіла 2,5–5 м, довжина панцира 2,5 м, мали досить довгий хвіст (рис. 146).



Рис. 145. Міоланія



Рис. 146. Міоланія, вигляд збоку

Сеймуріоморф, котилозаврів і черепах сьогодні об'єднують у підклас *Anapsida*.

Напевно, у верхньому карбоні від котилозаврів відокремилися два ряди плазунів, які знову перейшли до життя у воді: *плезіозаври* та *іхтіозаври* (рис. 147, 148). У мезозойських морях вони займали положення сучасних китоподібних. Розміри від 1 до 14 м. Були живородними.



Рис. 147. Плезіозавр



Рис. 148. Іхтіозавр

У перму від котилозаврів відокремилася гілка *Diapsida*. Найпримітивнішими був ряд *Eusuchia* еозухії. Це дрібні, схожі на ящірок плазуни з амфіцельними хребцями, дрібними зубами (рис. 149). Вимерли в кінці тріасу.



Рис. 149. Еозухія

Від еозухій у перму відділилися *Rhynchocephalia* хоботноголові, які мали великі виличні ями, невеликий дзьоб на кінці верхньої щелепи. Вони вимерли у кінці юри, лишився один сучасний вид – гатерія, або туатара (рис. 150).



Рис. 150. Гатерія – сучасний представник ряду хоботноголові

У кінці перму, напевно, від еозухій відокремилися *Squamata* лускати (ящірки та змії), які стали багаточисельними і різноманітними в крейдяний період. **Розквіт лускатих спостерігався у кайнозойську еру.**

Найрізноманітнішою за формами і екологічною спеціалізацією в мезозої були *Archosauria* архозаври. Вони заселяли сушу, воду, повітря.

Висхідною групою архозаврів були *Tecodontia* текодонти, або псевдозухії, які відособилися від еозухій, напевно, у верхньому перму і досягли розквіту в триасі.

Псевдозухії були схожі на ящірок завдовжки від 15 см до 3–5 м, більшість вели наземний спосіб життя, задні кінцівки більші за передні (рис. 151). Деякі з текодонтів, скоріше за все, лазили по деревах і вели деревний спосіб життя. Напевно, від них відокремився клас *Aves*.

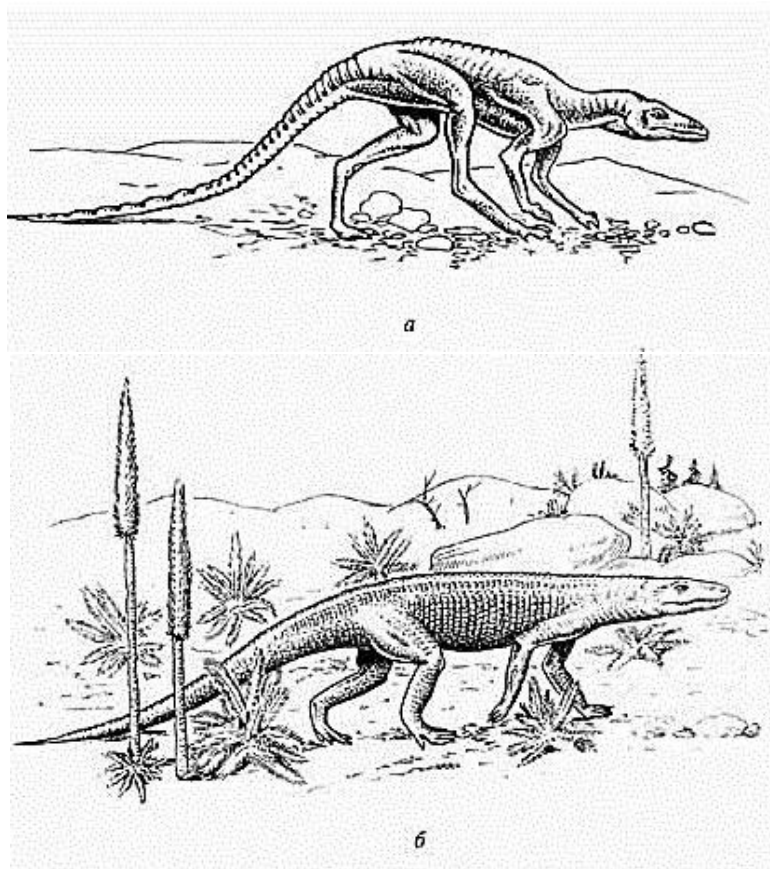


Рис. 151. Псевдозухії: а – *Lagosuchus*; б – *Ticinosuchus*

Як розгорталися події в мезозої у різних представників класу плазуни, видно на рис. 152.

Ряд текодонтів перейшов до напівводного життя, від них у кінці тріасу виникли *Crocodylia* крокодили. Палеонтологічні матеріали демонструють, що в кінці крейди сформувався тип будови, характерний для сучасних крокодилів (переміщення ніздрів, утворення вторинного кісткового піднебіння, виникнення процельних хребців).

У середині тріасу від текодонтів відокремилася гілка літаючі ящери, або *Pterosauria* птерозаври (рис. 153). З юри починають зустрічатися спеціалізовані форми розмірами від горобця до велетня, з розмахом крил до 7–8 м. Крила – складки шкіри, натягнуті між боками тіла і скелетом передніх кінцівок.

У птерозаврів виробилися риси, як у птахів: кіль, пневматичність кісток, зростання кісток черепа, великі очі, у деяких редукувалися зуби. Вони були широко розповсюджені та численні у юрський та крейдяний періоди і повністю вимерли у кінці крейди, не лишивши нащадків.

Слід наголосити, що птерозаври і птахи – абсолютно незалежні гілки еволюції, їх предковими формами були різні родини текодонтів.

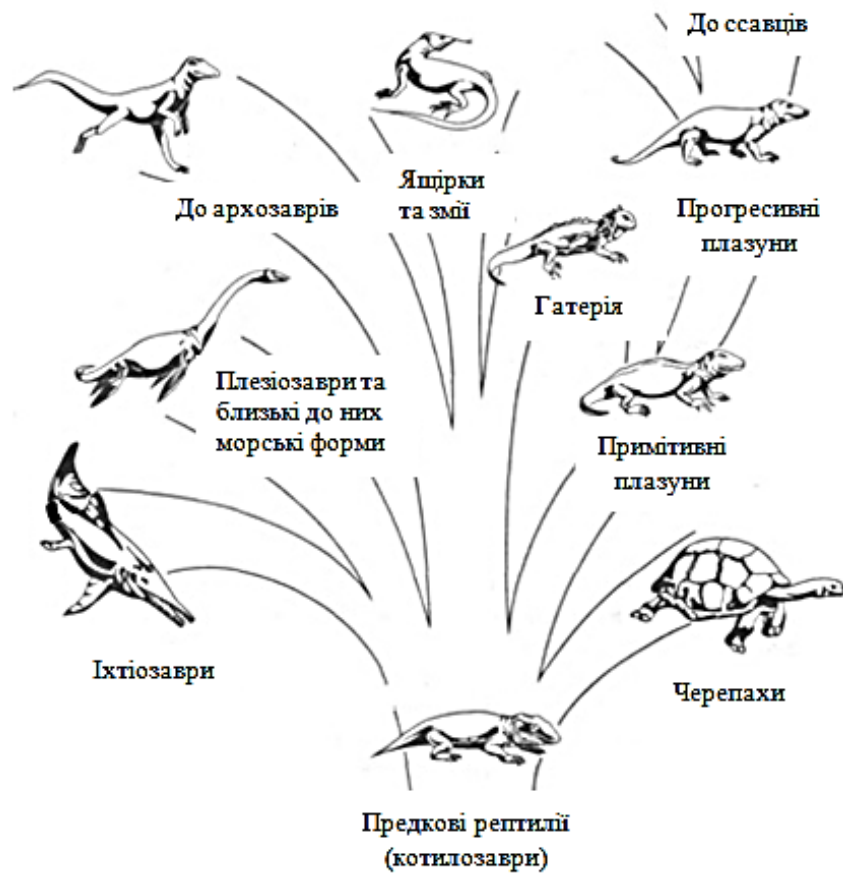


Рис. 152. Спрощене родове дерево плазунів.
Архозаврів показано більш детально на рис. 163

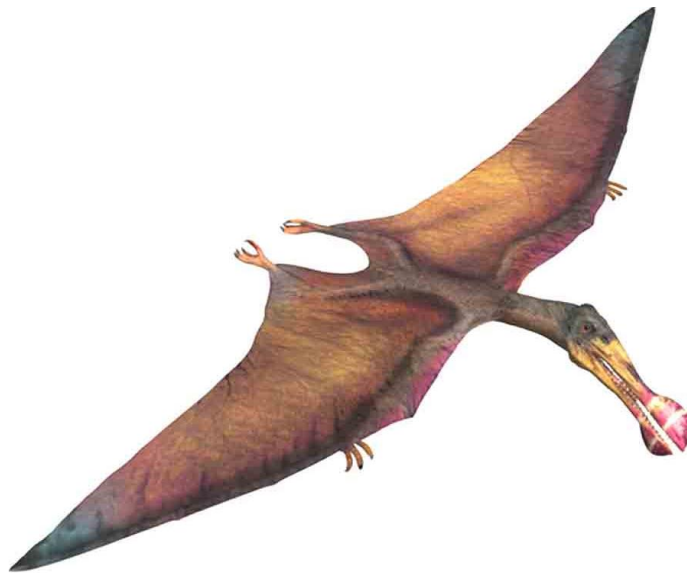


Рис. 153. Птерозавр

У верхньому триасі від хижих, переважно біпедальних текодонтів відособилися ще 2 групи динозаврів:

- *Saurischia* ящеротазові;
- *Ornithischia* птахотазові.

Обидві групи розвивалися паралельно (рис. 154). В юрі та крейді спостерігалася їх величезна різноманітність, різних розмірів – від кролика до велетнів (30–50 т).

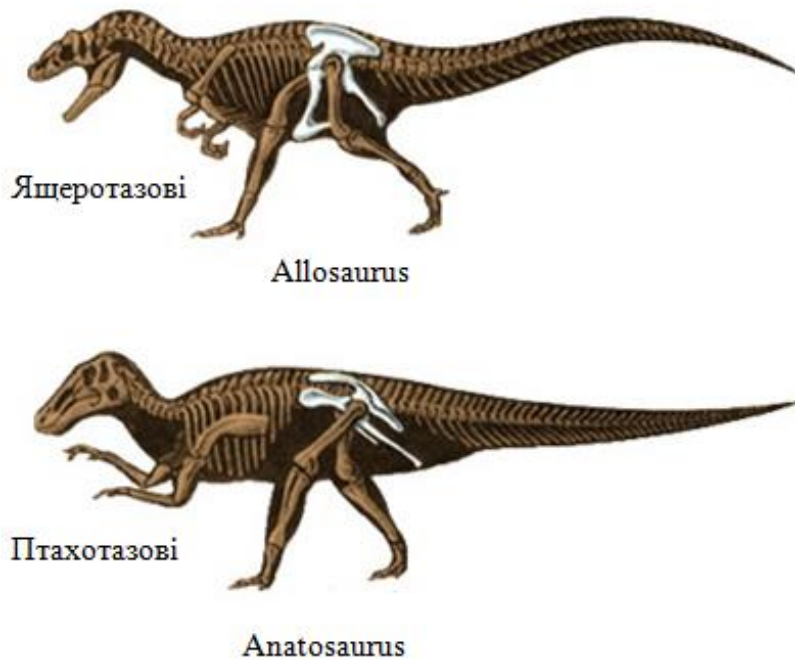


Рис. 154. Класифікація динозаврів

Ящеротазові динозаври. Серед них велетні (10–15 м), хижаки мали великі зуби, міцні кігті, незважаючи на великі розміри, були дуже рухливі.

Тиранозавр. У перекладі з грецької назва означає "тиран". Довжина тіла до 13 м, маса 4–7 т, найбільш відомий хижак (рис. 155). Мав найбільшу силу укусу, зуби змінювалися упродовж усього життя. Був одним з останніх динозаврів, які жили у крейді (рис. 156, 157). Про те, чому змінена реконструкція, далі в тексті.



Рис. 155. Скелет тиранозавра



Рис. 156. Стара реконструкція тиранозавра



Рис. 157. Нова реконструкція тиранозавра

Були і рослиноїдні види. Найбільший серед них – *диплодок*, мав довгий хвіст і шию, маленьку голову (рис. 158). Довжина до 30 м, маса 20–25 т.

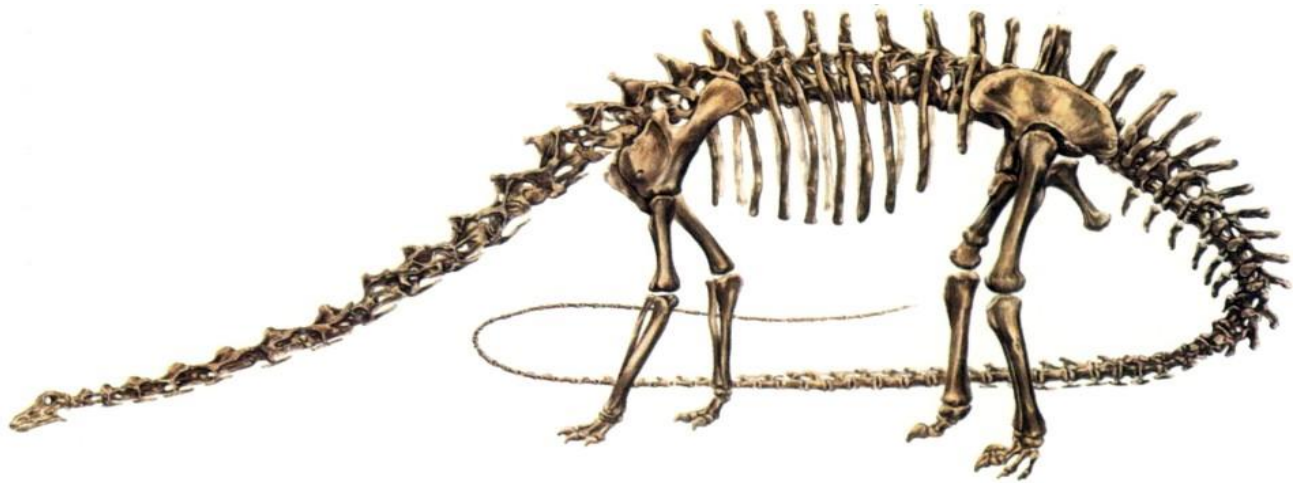


Рис. 158. Скелет диплодока

У перекладі з грецької *брахіозавр* означає "плечистий ящір". Це найвищий динозавр, відомий науці (рис. 159). Довгі передні кінцівки та менші задні, підняті у зв'язку з цим груди. Раніше вважали, що вони більшу частину часу проводили у воді, сьогодні їх вважають сухопутними.

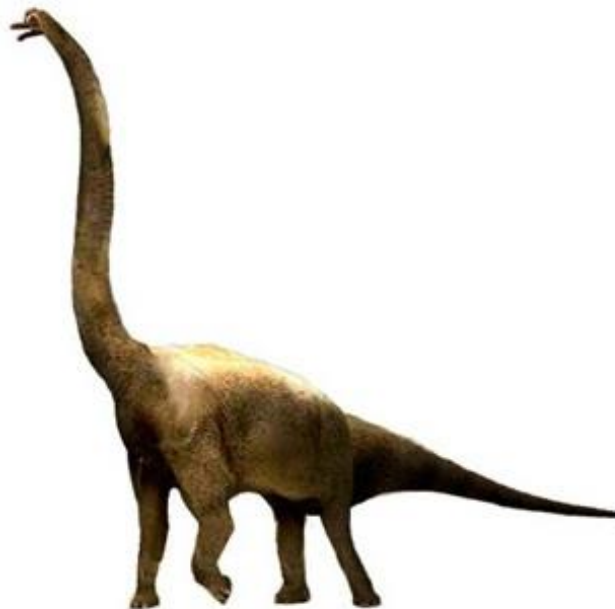


Рис. 159. Брахіозавр

Птахотазові динозаври

Ігуанодон. Його назву придумав англійський лікар, який знайшов зуб цього динозавра і подумав, що це зуб ігуани. Згодом був знайдений повний скелет ігуанодона. Це був досить великий динозавр, 10 м завдовжки, 7 м заввишки, маса 12 т (рис. 160).



Рис. 160. Ігуанодон

Стегозавр. Довжина тіла до 6 м, на спині великі кісткові пластинки, на хвості – гострі шипи. Рослиноїдний. Мав також "задній" мозок (рис. 161).



Рис. 161. Стегозавр

Трицератопс мав масивний ріг на носі і над очима (звідки і назва), розширений край черепа, що захищав шию, мав численні загострені вирости. Мав відносно великі розміри голови (рис. 162).



Рис. 162. Трицератопс

Динозаври процвітали в юрі та крейді, і навіть у кінці крейди вони були не тільки різноманітними, а й численними, потім вимерли (рис. 163).

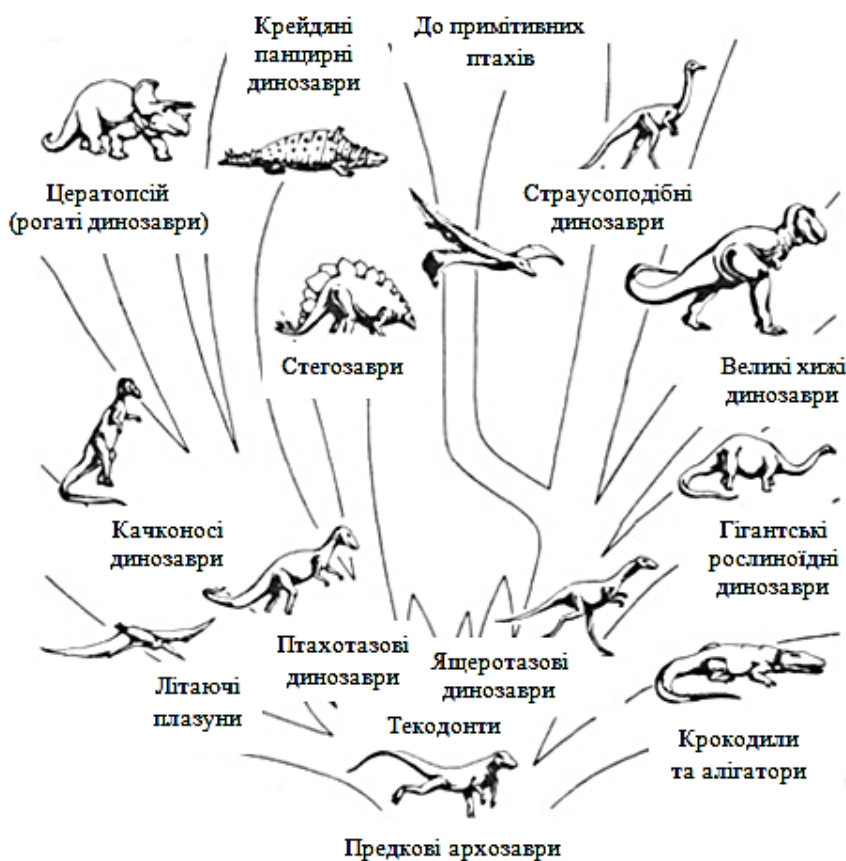


Рис. 163. Спрощене родове дерево архозаврів

Говорити про можливу наявність пір'я у динозаврів почали тільки у 90-х рр. ХХ ст. До цього часу беззаперечним був факт про те, що всі динозаври

були на кшталт сучасних плазунів, проте сьогодні це вже не так.

Першим доказом "пернатості" динозаврів, якщо не враховувати археоптерикса, якого завжди відносили до птахів, стала знахідка 1996 р., ранньокрейдяного (120 млн р. тому) *синозавроптерикса*. Він був вкритий дуже дрібним пір'ям, що, за морфологією, схоже на пір'я сучасних ківі у Новій Зеландії. Ця знахідка була рівнозначна "вибуху" у науковому світі, яка породила нову хвилю ентузіазму, свіжих віянь, а разом і шквал критики. Багато палеонтологів сумнівались у достовірності результатів дослідження – вважали, що покриття синозавроптерикса був будь-чим, але не пір'ям (рис. 164).



Рис. 164. Дрібне пір'я на скам'янілому відбитку синозавроптерикса

У той час, поки дискутували про правдивість пір'я у синозавроптерикса, та сама група китайських науковців, уже наступного року, опублікувала опис нового ранньокрейдяного (124 млн р.) пернатого динозавра – *протархеоптерикса*, пір'я якого було набагато чіткіше вираженим, ніж у попередника. Ці тварини мали пір'я переважно на хвості та кінцівках, що і дало підстави спочатку віднести їх до птахів (рис. 165).

Причому опереними були представники різних родин та інфрарядів, що наводило вчених на думку про "поголовну" пернатість дрібних динозаврів.

Наприклад, у 1998 р. з ранньої крейди Китаю (124 млн р.) було описано – *каудіптерикса* з, тоді ще невідомої, родини хвостоперових (рис. 166, 167).

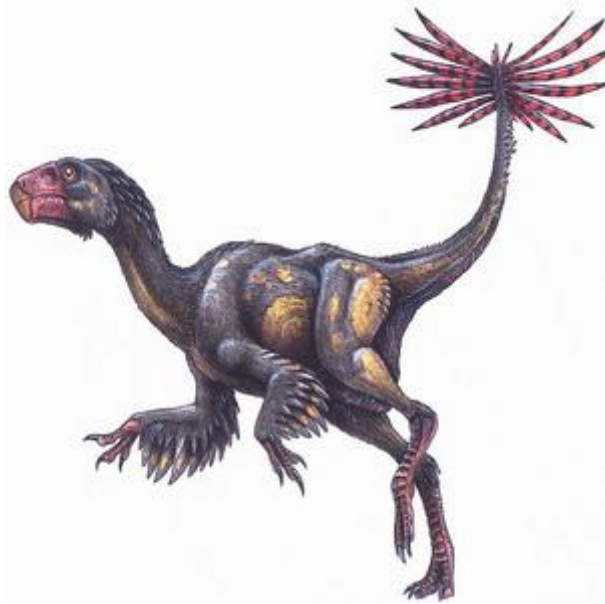


Рис. 165. Реконструкція протархеоптерикса



Рис. 166. Скелет каудіптерікса

Сьогодні знайдено велику кількість динозаврів зі справжнім пір'ям.

Виникає запитання: навіщо динозаврам пір'я? Пір'я не одразу почало використовуватися для польоту. Спочатку, напевно, воно виконувало функцію термоізоляції (бо має велику схожість з пухом сучасних птахів), а потім використовувалося для шлюбних церемоній.



Рис.167. Реконструкція каудіптерикса

Приблизно так міг виглядати *епідексіптерикс* – оперений нелітаючий динозавр, який жив у кінці юри на території сучасного Китаю (рис. 168). Динозавр розміром з голуба, жив раніше, ніж археоптерикс, повністю був вкритий пір'ям. На короткому хвості розташовувалося 4 незвичайно довгі пера, схожих на пір'я сучасних райських птахів. Скоріше за все, це пір'я виконувало роль прикраси, яка мала приваблювати самок, і сформувалася, мабуть, під дією статевого добору.



Рис. 168. Реконструкція епідексіптерикса

У черговий раз китайські палеонтологи здивували світ описом нової істоти з пір'ям із нижніх крейдяних відкладів провінції Ляонінь (2003 р.). Це невелика істота завдовжки 77 см з маховими перами не тільки на крилах, а й на задніх лапах (рис. 169)!

Цікаво, що пір'я з асиметричним опахалом поділяються на першорядні та другорядні махові. Таким чином, передню кінцівку можна сміливо назвати крилом, а задню – заднім крилом. Його назвали *мікрорантор гуї* (рис. 170).



Рис. 169. Реконструкція мікрораптора гуї



Рис. 170. Скелет мікрораптора гуї

Сьогодні відомо близько 20 скелетів мікрорапторів гуї, більшість з них досить повні скелети. Таке розташування пір'я легко пояснити як пристосування до польоту.

Китайські та американські палеонтологи створили модель мікрораптора в натуральну величину і довели, що він міг літати, а саме планерувати згори донизу. Передбачають, що він вів деревний спосіб життя, живився комахами та дрібними плазунами. Злетіти з землі на дерево він не міг.

Ксіксіанікус Жанга – оперений динозавр, описаний у 2010 р. китайськими палеонтологами (рис. 171). Довжина тіла близько 1 м, можливо,

живився термітами.



Рис. 171. Рештки та реконструкція ксіксіанікуса Жанга

Розвиток методів молекулярної біології у ХХІ ст. дав можливість здійснити неможливе – виділити із кісток динозаврів ДНК та білки!

Якщо ДНК – дуже ушкоджена і фрагментована, то білки, зокрема *колаген*, виявилися цілком придатними для досліджень і порівняння з сучасними істотами. Таке дослідження було здійснене двічі – у 2007 та 2008 рр., а "піддослідним кроликом", як годиться, став *тиранозавр*.

У першому дослідженні його колаген порівнювали з курячим, жаб'ячим і тритоновим. Ясна річ, із птахами спорідненість у тиранозавра виявилася найвищою. Тому у другому дослідженні колаген із кісток тиранозавра порівняли з таким же курей, страусів, алігаторів й анолісових ящірок. Як виявилось, викопний "ящір" набагато ближчим є до сучасних птахів, ніж до плазунів. Можливо, й тиранозавр був "*милім пухнастим пташеням*"?

Станом на сьогодні відомо близько 50 видів скам'янілостей динозаврів, вкритих пір'ям. Вони настільки різні, що на сучасному етапі розвитку цієї галузі палеонтології вчені схильні вважати, що ***усі тероподові динозаври були вкриті пір'ям***.

Протягом досить тривалого часу побутувала думка, що пір'я – це була ознака виключно дрібних динозаврів, однак дослідження 2012 р., схоже, поставило крапку, чи то хрест, на цій візії.

Група китайських дослідників описала новий вид ранньокрейдяних

динозаврів – *ютирана Гуала*, що належить до тиранозаврових (рис. 172). Це найбільший (довжина тіла 9 м і приблизна маса – 1,5 т) із динозаврів, у якого вчені виявили скам'яніле пір'я!



Рис. 172. Реконструкція ютирана Гуала

Це змусило переглянути уставлені поп-культурою уявлення про цих динозаврів (пригадайте "Парк юрського періоду"). Хто знає, можливо, незабаром ми дізнаємось про пір'я у ящероногих довгошиїх динозаврів, і велетенський диплодок теж виглядатиме пухнастим пташенятком.

Відкриття пір'я у найнесподіваніших груп динозаврів, які між собою є лише віддалено спорідненими, вказує на один-єдиний напрямок еволюції цих істот – *розвиток термоізоляційного покриву тіла*.

А відтак може бути доказом їх *гомойотермності*. Вміння літати розвилось у динозаврів лише згодом і дало початок *птахам*, які є єдиними пернатими істотами, що дожили до наших днів.

Динозаври були пойкилотермними чи гомойотермними?

Вже майже півстоліття точаться суперечки щодо того, чи були динозаври повільними пойкилотермними рептиліями, а чи жвавими гомойотермними, на кшталт сучасних птахів. Якщо у середині XIX ст., з легкої руки **Річарда Оуена**, динозаври вважались холоднокровними рептиліями, то наприкінці 1960-х знаний американський палеонтолог **Роберт Т. Бейкер** поставив під сумнів це твердження. Відтоді дискусія лише розгоралася, однак, схоже, ідея Бейкера нині таки перемогла.

Структура скелета динозаврів нетипова для пойкилотермних рептилій, а нагадує гомойотермних птахів. Дослідження будови скам'янілих каналів кровоносних судин у кістках динозаврів співставні із такими ж, як у теплокровних тварин.

І наостанок – знахідки полярних динозаврів у Австралії (у ті часи цей

материк був частиною Антарктиди), коли там півроку панувала полярна ніч, а температура була набагато нижче нуля, не давала права на життя пойкилотермним динозаврам, як і сьгоднішнім плазунам у Заполяр'ї.

Теплокровність брахіозаврів тепер є доведеним фактом. Група американських науковців у журналі "Science" опублікувала статтю, у якій доводить гомойотермність велетенських завроподних динозаврів.

Вони здійснили аналіз біоапатиту – мінералу, який утворюється при скам'янінні зубів, – визначивши концентрації ізотопів карбону-13 та оксигену-18. Це співвідношення дуже точно вказує на температуру середовища, у якому сформувалися кістки в тілі тварини. Виявляється, що концентрація цих ізотопів тим вища, чим нижча температура тіла тварини, проявляючи обернено пропорційну залежність.

Вчені дослідили 11 зубів брахіозавра та камарозавра зі США й Танзанії і виявили, що температура тіла першого становила 38,2 °С, а другого – 35,7 °С. Це, звичайно, нижче, ніж у сучасних птахів, але значно вище, ніж у крокодилів. Найбільш несподіваним виявилось, що температура їх тіла дуже близька до такої, як у ссавців.

Проте вчені абсолютно не категоричні щодо теплокровності динозаврів, вважаючи, що ця постійна температура тіла могла бути не наслідком швидкого метаболізму, а виникнути через велетенські розміри тварин.

Так, камарозаври сягали від 15 до 23 м у довжину та важили до 50 т, а брахіозаври – 25 м завдовжки та мали вагу 38 т. Це були, воістину, величезні тварини! Велика маса м'язів під час руху могла спричинювати самонагрівання тіла, і тоді виникала інша проблема – не збереження тепла, а охолодження тіла.

Вчені припускають, що довгі шия і хвіст, власне, й виконували функції тих радіаторів, які охолоджували тіло (наче великі вуха у слонів, що мають те саме призначення). Ця гіпотеза отримала навіть свою особливу назву – **велетотермія** (*гігантотермія*), що пов'язує не тільки постійну температуру тіла динозаврів, а й їх метаболізм, пов'язаний з цією температурою.

Наразі дискусія про гомойотермність теплокровність динозаврів перейшла у русло визнання їх частково теплокровними або чогось на кшталт перехідної ланки між пойкилотермними та гомойотермними тваринами. Тож попереду нас ще очікує дуже цікава розв'язка цієї історії...

Схоже, що філософська дилема про первинність курки чи яйця вирішилася на користь останнього. Адже поведінка насиджувати яйця так, як це роблять птахи, з'явилася задовго до виникнення цих пернатих тварин. І, власне, "авторами" цього стали динозаври.

У 1924 р. **Генрі Осборн** описав скелет динозавра, знайденого у пустелі Гобі (Монголія). Незвичайність ця полягала у тому, що залишки давньої тварини лежали на кладці яєць, як тоді вважали, динозавра *безрога Ендрюса*.

Осборн був впевненим, що динозавр був злодієм-розорювачем чужих

гнізд, живлячись яйцями, відповідно, він і присвоїв йому назву *яйцекрада*, більш відомого загалу за латинізованим іменем *овірантора* (рис. 173).



Рис. 173. Кістяк та яйця самки дрібного динозавра цитіпаті, яка загинула під час насиджування на гнізді

Знадобилося цілих 70 років, щоб довести, що яйцекрад зовсім не крав яєць, а був турботливою матір'ю, яка насиджувала власне потомство! Згодом палеонтологи віднайшли гнізда інших дрібних динозаврів, які насиджували яйця (рис. 174).



Рис. 174. Анхіорніси (дрібні пернаті динозаври) на гніздівлі

Склалася ситуація, що відомості про насиджування яєць дрібними динозаврами-тероподами широко відомі та не викликають сумнівів, а стосовно велетенських динозаврів, на кшталт тиранозавра, питання залишалося

відкритим до останнього часу.

Уявіть собі, що ця тварина важила 6,5–7 тонн! Тобто, сідаючи на кладку яєць, вона її просто роздушила б своєю масою. Тому вчені припускали, що велетенські тероподи будували гнізда з ґрунту і рослинних решток, як це роблять крокодили, або ж просто закопували їх у ґрунт, як черепахи. У таких гніздах яйця інкубувалися.

Вчені вивчали пористість шкаралупи і порівняли її з птахами і крокодилами. З'ясувалося, що у велетенських динозаврів пористість шкаралупи яєць дуже близька до такої у птахів. Висновок напрашується сам собою – гнізда цих тварин були відкритого типу, і, очевидно, яйця насиджувалися (рис. 175).



Рис. 175. Реконструкція можливого процесу насиджування яєць опереними динозаврами

Але ж як такі важкі тварини здійснювали насиджування? Відповідь на це запитання дає форма скам'янілих гнізд і особливості кладки яєць. Виявляється, яйця дрібних тероподів лежали у гнізді, як у більшості сучасних птахів – у невеликій купці. Тоді як у велетенських динозаврів яйця у гніздах були складені у **величезні кільця із вільним простором у центрі**, достатнім, щоб самка могла спокійно всістися, не розчавивши майбутніх нащадків (рис. 176).

Така поведінка свідчить не лише про наявність у динозаврів турботи про потомство, а й опосередковано – про їх гомойотермність. Сенс обігрівати яйця є тоді, коли температура тіла вища за температуру навколишнього середовища. А окрім того, насиджування яєць, розкладених у велике кільце довкола самки є доцільним лише у разі пір'яного покриву тіла великих динозаврів. Адже прикриті пір'ям – чудовим теплоізолятором – яйця б рівномірно зігрівалися, тоді як голий, хоча й гомойотермний, динозавр нагрівав би їх лише з одного боку.



Рис. 176. Гніздо велетенського тероподового динозавра, ймовірно гігантозавра

Ось наскільки кардинально змінилися на сьогодні наші знання про дивовижних динозаврів.

У 2014 р. в Аргентині вчені знайшли справді найбільшу знахідку в історії палеонтології – скам'янілі рештки динозавра. Щоб зрозуміти наскільки великим був *титанозавр*, достатньо поглянути на його стегнову кістку у порівнянні з одним із палеонтологів (рис. 177).



Рис. 177. Кістка титанозавра

Першим кістки давнього трав'яного динозавра знайшов місцевий фермер у 2012 р. Палеонтолог Дієго Пол повідомив, що динозаври таких

розмірів мешкали на Землі приблизно 90 млн р. тому. Якби ця тварина стала у повний зріст і витягнула шию вгору, то змогла б дістати головою до верхівки семиповерхового будинку. За оцінками експертів, вага їх сягала 77 т, що приблизно дорівнює масі 14 дорослих слонів.

Впродовж юрського та крейдяного періодів динозаври домінували у воді, повітрі та на суші. Проте у кінці крейди, за одними даними – дуже швидко впродовж 10–12 тис. р., за іншими – протягом декількох мільйонів років, динозаври вимерли. Варто зазначити, що це вимирання, як і вимирання перму, не було "світовою катастрофою" – у тропічному поясі суттєвих змін не було. Чому це відбулося – здавна цікава тема для роздумів, і не лише науковців. Які ж гіпотези відомі сьогодні? Скоріше за все, не було однієї причини, а діяв комплекс чинників. Розглянемо найбільш відомі з гіпотез.

1. Вулканічна гіпотеза

Вперше висловлена **Ж. Кюв'є**. Проте вулканічна діяльність була високою впродовж усього фанерозою. Відомий кліматолог М. Будико стверджує, що вулканічна діяльність призводить до зменшення сонячної активності на 50 %, а середньої температури повітря – на 5–10 °С. Проте чому вимерли тропічні види, якщо там змін клімату не було, а, наприклад, крокодили вижили?

2. Імпактна гіпотеза

Запропонована **Луїсом Альваресом**. Причина – зіткнення з одним або декількома астероїдами чи кометою (з англ. *impact* – поштовх, удар). Як доказ – збільшення у 30 разів вмісту **іридію**, що містить метаморфізовані зерна кварцу, якому приписують астероїдне походження. При падінні астероїдів повинні лишатися кратери великих розмірів. На сьогодні таких кратерів не виявлено, прихильники вважають, що кратер знаходиться у водах океану.

Сьогодні дана гіпотеза має низку варіацій, зокрема, причиною вимирання динозаврів вбачають падіння **Чіксулубського метеорит** (з мови майя – "демон кліщів"), який утворив ударний кратер діаметром 180 км² на півострові Юкатан. У цей же час на протилежному боці земної кулі, в Індії, відбувалася інша катастрофічна подія: формування деканських трапів (рис. 178). Нові датування деканських лав, виконані за допомогою високоточного аргон-аргонового методу, разом з іншими даними показали, що після падіння Чіксулубського метеорита характер трапового вулканізму істотно змінився. Виверження стали більш потужними, що і послужило причиною не тільки масового вимирання, а й затримало відновлення біорізноманіття приблизно на півмільйона років.



Рис. 178. Деканські трапи – потужні лавові відклади віком 65,5–66,5 млн р., поширені на територіях західної і центральної Індії. Більш детальна інформація на сайті: <http://elementy.ru>

Ще одна з варіацій цієї гіпотези вимирання динозаврів – це *гіпотеза метеоритного дощу* (рис. 179).

Більш детальна інформація на сайті <http://www.naturalist.if.ua> Станіславський натураліст.



Рис. 179. Розміщення кратерів від метеоритів, що впали на Землю приблизно 65 млн років тому

Заперечення імпактної гіпотези: джерелом іридію є і мантія Землі; є низка великих кратерів на Таймирі, поблизу берегів Канади в інші періоди, коли істотних змін не відбувалося.

3. Мутаційна гіпотеза

У 1968 р. на території Франції були знайдені яйця динозаврів. Вони мали дуже товсту шкаралупу, що складалася з декількох шарів, це так зване явище "яйця в яйці". Така оболонка перешкоджає надходженню до зародка кисню, і він гине. Вважають, що причиною цього патологічного явища було різке збільшення мутацій, викликаних дією космічних причин, які призвели до гормональних дефектів у рептилій. Це в кінцевому результаті й зумовило порушення репродукції.

4. Гіпотеза про вплив покритонасінних рослин

Вважають, що експансія покритонасінних призвела до вимирання динозаврів. Проте покритонасінні, як запевняють ботаніки, з'явилися за 45 млн р. до вимирання цих тварин. Ще один варіант – можливо, у динозаврів була алергія на пилок квіткових рослин.

5. Кліматична гіпотеза

У травні 2005 р. у журналі "У світі науки" опубліковано статтю вчених Д. Краузе і Р. Роджера "Детектив крейдяного періоду". У статті, яка написана на основі проведених розкопок на Мадагаскарі, мова йде про те, що динозаврів вбила засуха (рис. 180).



Рис. 180. Реконструкція умов на о. Мадагаскар у кінці крейди

6. Ентомологічна гіпотеза

Причиною вимирання стали епізоотії. У динозаврів був відсутній імунітет до інфекції, яка поширювалася кліщами, нематодами, жалячими комахами. Динозаври почали хворіти, а згодом вимерли.

7. Гіпотеза про періодичність вимирань у світі

Ця гіпотеза базується на статистичній обробці палеонтологічного матеріалу. На початку 80-х рр. ХХ ст. старі уявлення про спалахи наднових зірок набули несподіваного розвитку. Американські та англійські астрономи Д. Уайтмор, Р. Меллер, А. Джексон висунули гіпотезу, згідно з якою періодичні масові вимирання могли бути викликані ще не відкритою зіркою **Немезидою**. Гіпотетична зірка обертається навколо Сонячної системи по сильно витягнутій еліптичній орбіті, то наближаючись, то віддаляючись від Сонця. При

наближенні до Сонця, це відбувається кожні 26 млн років, Немезида проходить через кометну хмару і вибиває з неї десятки астероїдів, частина з яких падає на Землю. Далі розігрується ланцюг уже земних подій, який завершується масовим вимиранням.

8. Тиранозаври масово гинули від запалення горла.

Вчені встановили, що смертоносні *Tyrannosaurus rex* страждали від трихомонозу – захворювання, характерного для багатьох сучасних птахів. Стаття вчених з'явилась у журналі *PLoS One*. У рамках досліджень палеонтологи вивчили черепи 65 тиранозаврів. Зокрема, вчених цікавили сліди на щелепах, які раніше пояснювалися сутичками між динозаврами.

В результаті вчені виявили у більшості отвори з дуже рівними краями, що зовсім не характерно для слідів боротьби. Дані сліди, можливо, є результатом хвороби. Найбільш імовірною є аналог трихомонозу – хвороби, що викликається одноклітинним паразитом *Trichomonas gallinae*.

На жаль, жодна з гіпотез не може повною мірою пояснити весь комплекс явищ, пов'язаних з вимиранням динозаврів.

Модульна контрольна робота № 2 Клас Земноводні та Плазуни

Тестові завдання

1. В амфібій шийних хребців:
 - а) 2,
 - б) 1,
 - в) 3,
 - г) немає.
2. Слина в амфібій:
 - а) не виділяється взагалі,
 - б) бере участь у перетравленні вуглеводів,
 - в) лише змочує їжу,
 - г) розщеплює білки.
3. Шкіра амфібій на залози:
 - а) багата,
 - б) бідна,
 - в) немає взагалі,
 - г) є незначна кількість.
4. Амфібії мають:
 - а) тільки середнє вухо,
 - б) тільки внутрішнє вухо,
 - в) внутрішнє і середнє вухо,
 - г) внутрішнє, середнє і зовнішнє вухо.
5. Звичайна часничниця риє землю:
 - а) передніми кінцівками,
 - б) задніми кінцівками,

- в) двома парами кінцівок,
 - г) головою.
6. *Надлишок води та продукти обміну з організму амфібій виводяться:*
- а) мезонефричними нирками,
 - б) метанефричними нирками,
 - в) протонефричними,
 - г) метанефридіями.
7. *Гіомандлибуляре в амфібій перетворюється на:*
- а) копулу,
 - б) під'язикову пластинку,
 - в) стремінце,
 - г) порожнину середнього вуха.
8. *Шкірні артерії у амфібій відходять від:*
- а) легневих артерій,
 - б) системних дуг аорти,
 - в) підключичних артерій,
 - г) сонних артерій.
9. *Хвостові хребці у безхвостих амфібій зростаються у кісточку:*
- а) пігостиль,
 - б) уростиль,
 - в) не зростаються взагалі,
 - г) гіпуралії.
10. *Неотенічною личинкою є:*
- а) амбістома,
 - б) аксолотль,
 - в) пуголовок,
 - г) кутозуб.
11. *Зяброві дуги амфібій перетворені на:*
- а) під'язиковий апарат,
 - б) скелет верхньої щелепи,
 - в) гортанні хрящі,
 - г) зовсім зникли.
12. *Як називаються отруйні залози в зеленої ропухи:*
- а) паротиди,
 - б) неотиди,
 - в) мегатиди,
 - г) слинні залози.
13. *Під'язиковий апарат земноводних формується з:*
- а) гіомандлибуляре,
 - б) гіоїда,
 - в) копули,
 - г) зябрових дуг.
14. *Для амфібій характерний:*

- а) архіпаліум,
 - б) неопаліум,
 - в) міопаліум,
 - г) паропаліум.
15. *Основним продуктом азотистого обміну у більшості плазунів є:*
- а) сечовина,
 - б) амоніак,
 - в) сечова кислота,
 - г) соляна кислота.
16. *У плазунів нирки:*
- а) мезонефричні,
 - б) метанефричні,
 - в) протонефричні,
 - г) паранефричні.
17. *Найбільшою і небезпечною для людини рептилією є:*
- а) коמודський варан,
 - б) нільський варан,
 - в) сірий варан,
 - г) середньоазіатський варан.
18. *На межі тонкої і товстої кишок рептилій розміщується:*
- а) слаборозвинута сліпа кишка,
 - б) жовчний міхур,
 - в) печінка,
 - г) стравохід.
19. *Японська велетенська саламандра відноситься до родини:*
- а) саламандри,
 - б) безлегеневі саламандри,
 - в) кутозуби,
 - г) схованозяброві.
20. *Шкірні залози у ящірок:*
- а) відсутні,
 - б) присутні,
 - в) є велика кількість,
 - г) є невелика кількість.
21. *Череп у крокодилів:*
- а) діапсидний,
 - б) синапсидний,
 - в) псевдостегальний,
 - г) анапсидний.
22. *Верхня частина панциря черепахи – це:*
- а) карапакс,
 - б) пластрон,
 - в) уростиль,
 - г) нефрон.
23. *Додатковими органами дихання у черепах є:*

- а) шкіра,
 - б) слизова оболонка ротової порожнини,
 - в) анальні міхури,
 - г) повітряні мішки.
24. *Червуга Томпсона має хребці:*
- а) опістоцельні,
 - б) амфіцельні,
 - в) процельні,
 - г) гетероцельні.
25. *У прісноводних видів черепах панцир:*
- а) низький,
 - б) високий,
 - в) обтічний,
 - г) повністю відсутній.
26. *У крокодила вторинне кісткове піднебіння:*
- а) є,
 - б) немає,
 - в) зачаткове,
 - г) добре сформоване.
27. *Гатерія мешкає на островах:*
- а) Нова Гвінея,
 - б) Нова Зеландія,
 - в) Мадагаскар,
 - г) Китай.
28. *У вузлових шийний перехват виражений:*
- а) добре,
 - б) слабко,
 - в) відсутній,
 - г) є тільки у самців.
29. *Слонова черепаха мешкає на:*
- а) Галапагоських островах,
 - б) Гавайських островах,
 - в) Багамських островах,
 - г) о. Ява.
30. *Отруйні залози плазунів – це видозмінені:*
- а) новоутворення,
 - б) потові залози,
 - в) слинні залози,
 - г) пахучі залози.
31. *На щелепах у черепах зуби:*
- а) є в усіх видів,
 - б) немає,
 - в) є у морських видів,
 - г) є у сухопутних черепах.
32. *Болотна черепаха, яка мешкає в Україні, в зимову сплячку:*

- а) впадає,
 - б) ні.
33. *Відламування хвоста ящірками при подразненні називається:*
- а) діатомія
 - б) автотомія,
 - в) аутостилія,
 - г) неотенія.
34. *Шийний відділ плазунів представлений:*
- а) двома хребцями,
 - б) одним,
 - в) трьома і більше,
 - г) від десяти до двадцяти.
35. *Плазуни – це:*
- а) анамнії,
 - б) амніоти,
 - в) амоніти,
 - г) белемніти.

Задачі та творчо-фахові завдання

1. Легені ропух розвинені краще, ніж легені жаб (у ропух вони дрібнокомірчасті, а у жаби – крупнокомірчасті). За якими ознаками зовнішньої будови можна визначити кращий розвиток легень у ропух і гірший – у жаб?

2. Серце земноводних трикамерне, але кров у шлуночку змішується неповністю. Що перешкоджає змішуванню крові?

3. Чим цікавий самець жаби-повитухи і чому цей вид так називається?

4. Серед риючих форм безхвостих земноводних зустрічається вид часничниця. Яким чином вони зариваються в ґрунт, які пристосування у зв'язку з цим у них є?

5. Чому звичайні тритони і гостроморді жаби гинуть після того, як побувають в одній посудині з джерлянками?

6. В західній Африці живуть волохаті жаби. Для чого самцю жаби "волосся" на задніх кінцівках?

7. Для чого індіанські вояки ловили і підігрівали на вогнищі таких земноводних, як дереволази?

8. Де і за що науковцями та за кошти студентів споруджено пам'ятники жабам?

9. Як відомо, в скелеті жаб відсутня грудна клітка. Яким чином в легені жаби потрапляє повітря, необхідне для дихання? Як це можна побачити на живій жабі?

10. Деякі земноводні, наприклад джерлянки, вогняні саламандри, мають яскраве забарвлення з червоних, оранжевих і жовтих плям. Хижаки, що живляться земноводними, цих амфібій не чіпають. Поясніть, чому і як з'явилося таке забарвлення у амфібій.

11. Маленькі плазуни, вилуплюючись з яйця, зовні схожі на дорослих особин, а у земноводних розвиток відбувається з метаморфозом. Чому? Відповідь обґрунтуйте.

12. Як поводиться при небезпеці географічна квакша, чому вона отримала таку назву?

13. Змії можуть проковтнути велику здобич. Вуж, наприклад, легко заковтує жаб. Завдяки чому це можливо?

14. Ящірки, змії, черепахи можуть повертати голову вбік, опускати її вниз і піднімати вгору. У зв'язку з чим вони можуть "крутити" головою?

15. Змія, яка обвила ніжку чашки і схилилася над нею, – це найдавніша емблема медицини. Яка це змія? Чому вона отримала таку назву?

16. Деякі змії жертву душать, інші паралізують отрутою, а як руйнує яйце африканська змія-яйцеїд?

17. Морські черепахи відкладають яйця в нагрітий пісок на березі. Велика кількість яєць з'їдається крабами, морськими птахами і навіть людьми. З яєць, які залишаються, вилуплення черепашат відбувається завжди синхронно, тобто вони з'являються на світ одночасно і відразу ідуть до води. Яке значення для життя морських черепах має синхронність вилуплення потомства?

18. Маленькі тропічні ящірки гекони часто надокучають жителям міст. Їх можна зустріти вечорами на освітлених терасах, в ресторанах, перукарнях, кінотеатрах, номерах готелів. З чим пов'язана приваблива дія світла на тварин?

19. Дайте визначення термінів:

Аутостилія	
Неотенія	
Діапсидний тип черепа	
Аксолотль	
Аллантоїс	
Амніоти	
Анамнії	
Атлант	
Епістрофей	
Батрахологія	
Герпетологія	

20. Введіть до системи *Bufo bufo*.

21. Введіть до системи *Lacerta agilis*.

22. Доповніть загальну характеристику класу Земноводні, вставляючи пропущені слова.

Гомойотермні чи пойкилотермні (правильне підкреслити) тварини. Середовище життя _____. Шкіра _____, залози виділяють _____. Мають _____ пари кінцівок. Скелет внутрішній, побудований з _____ речовини і складається з відділів:

_____ . Травна система наскрізна, починається _____, закінчується _____. Кровоносна система _____ типу, має _____ кола кровообігу, а серце _____ камери. Органами дихання слугують парні комірчасті _____, а також _____. Видільна система представлена парними _____. Роздільностатеві тварини, запліднення у більшості тварин _____. Розвиток _____.

Модуль 3

Клас *Aves* Птахи

Клас Птахи нараховує 8600 сучасних видів, з них в Україні – 424. Класи Птахи і Ссавці формуються у мезозої, їх розвиток іде паралельно. Згідно з палеонтологічними даними, клас Птахи формується у кінці тріасу – на початку юри близько 190–170 млн років тому, клас Ссавці виникає у тріасі близько 215 млн років тому. Представники цих класів були витіснені у найгірші умови, бо кращі місця були зайняті плазунами (мезозой – ера панування плазунів), саме тому з'явилася низка пристосувань, які забезпечили виживання цим тваринам у таких умовах. Одним з ароморфозів, який виник у птахів і ссавців, є **гомойотермність** (теплокровність). Гомойотермність – це не тільки висока температура тіла (у сарани температура тіла збільшується перед розмноженням, у тунця – при русі зі швидкістю 70 км/год сягає 37 °С), а це можливість, завдяки низці процесів, утримувати **постійну високу температуру тіла**.

Гомойотермність птахів і ссавців має схожу морфо-фізіологічну основу – підвищення рівня обміну речовин шляхом інтенсифікації травлення, дихання, кровообігу, виділення. Певний рівень температури тіла забезпечується переважно за рахунок внутрішніх фізіолого-біохімічних процесів. Добре розвинена хімічна терморегуляція: рефлекторно під дією теплового центру проміжного мозку змінюється інтенсивність окисно-відновних процесів, і тим самим кількість виділеного тепла. Більша частина енергії окиснення накопичується в АТФ, при її розпаді виділяється тепло. Однак при сильному охолодженні такий тип окислення не забезпечує достатньої кількості тепла. Тоді включається механізм прямого тканинного дихання (без участі АТФ). При використанні певних запасів (жирів, вуглеводів) і неможливості їх поповнення теплокровний організм гине не від переохолодження, а від виснаження.

Теплокровність базується на певних правилах, які вказують на зв'язок розмірів і пропорцій тіла тварин з температурою, кліматичними умовами.

Правило Бергмана

Північні форми мають більші розміри, ніж південні. Це пояснюється тим, що дрібні за розміром тварини витрачають на підтримання температури тіла відносно більше енергії, ніж великі за розмірами. У більших за розміром тварин меншою є площа відносної поверхні виділення тепла, тому дрібні види

споживають відносно більше їжі і кисню, ніж великі за розмірами.

Наприклад, довжина черепа у підвиду кабана дикого у Південній Іспанії приблизно 32 см, Польщі – 41 см, Білорусі – 46 см, у Сибіру – 56 см. Подібна закономірність простежується серед вовків, ведмедів, лисиць, косуль, зайців тощо.

Найменший галапагоський пінгвін поширений у тропічному поясі завдовжки всього 50 см, тоді як на Антарктичному узбережжі живе найбільший імператорський пінгвін – 120 см.

Правило Аллена

У близькоспоріднених видів окремі частини тіла (виступаючі) різні за розміром залежно від температури навколишнього середовища. Виступаючі частини тіла теплокровних тварин у холодному кліматі коротші, ніж у теплому кліматі.

Температура тіла регулюється гіпоталамусом (проміжний мозок). Розрізняють такі центри: термоцентр (центр сприйняття), центр теплопродукції і тепловіддачі тощо.

Клас птахи характеризується здатністю до активного польоту, у зв'язку з чим еволюція птахів йшла у напрямку полегшення маси тіла (скелета та усіх систем органів).

На перший погляд, птахи здаються дуже різними. Вони суттєво відрізняються один від одного за формою тіла, забарвленням, вокалізацією і здатністю до польоту. Але більш детальний аналіз показує, що птахи більш одноманітні, ніж ссавці. Найважчий птах – африканський страус (60 кг) – приблизно у 20 тис. разів більший за найменшого птаха – колібрі (3 г). Тим часом найбільший ссавець – синій кит (80 т) – у 22 млн разів важчий за бурозубку (4 г). Різниця у вазі серед ссавців приблизно у тисячу разів більша, ніж у птахів.

Ще більше вражає одноманітність загальної "архітектури" пташиного тіла. Ссавці можуть бути і товстими, як морж, і граційними, як горностай, кошлатими, як мускусний бик, і з голою шкірою, як пустельний пацюк. Можуть мати видовжене тіло, як у дельфіна, і коротке, як у крота, можуть плавати, повзати, рити нори, бігати, лазити по деревах.

У птахів зовнішня і внутрішня будова тіла майже завжди підкоряється одній меті і визначається одним видом активності – польотом. Схожість птахів диктується вимогами, яким повинна відповідати конструкція будь-якого літального апарату. Птахи просто не можуть далеко відійти від аеродинамічної оптимальної схеми.

Зовнішні покриття. Для подолання опору середовища птахи мають обтічну форму тіла, яка забезпечується наявністю пір'яного покриття. Але пір'я птахів виконує також й інші функції, а саме:

- забезпечує політ;
- здійснює терморегуляцію;
- забезпечує обтічність тіла;
- захищає шкіру від пошкоджень.

Тіло птахів вкрите пір'ям не суцільно. Розрізняють ділянки шкіри, вкриті пір'ям – *птерилії*, та ділянки, позбавлені пір'яного покриву, – *аптерії* (рис. 181). Таке розміщення пір'я властиве літаючим птахам і має пристосувальне значення (полегшує при польоті скорочення м'язів, рухомість шкіри і т. п.). Пір'я розташовується на тілі черепицеподібно, накладаючись одне на одне, візуально все тіло птаха здається вкрите пір'ям. Лише у страусів та пінгвінів аптерії відсутні.

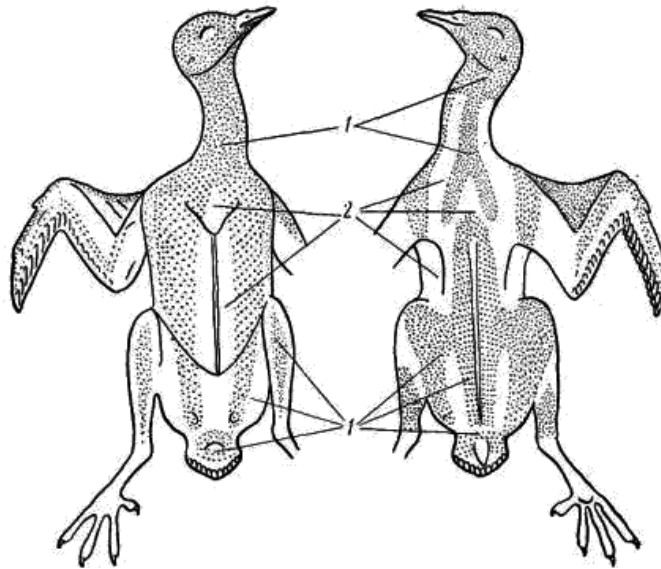


Рис. 181. Розташування птерилій (1) та аптерій (2) на шкірі голуба

Розрізняють такі типи пір'я (рис. 182): контурне, пухове, власне пух, нитковидне, щетинки.

Контурне перо складається зі стрижня, зовнішньої та внутрішньої частини опахала. Опахало асиметричне (лише у страусів – симетричне; у Давньому Римі воно було символом справедливості, оскільки стрижень ділить опахало рівно навпіл). Кожне опахало утворене видовженими роговими пластинками, які відходять вбік, – борідками першого порядку. Від них, у свою чергу, відходять численні більш тонкі борідки другого порядку з розташованими на них гачечками. Гачечки, зчіплюючись із сусідніми борідками, утворюють пружну пластинку опахала. Коли, наприклад, при ударі гачечки роз'єднуються, птах дзьобом поправляє перо, примушуючи гачечки знову зчепитися, і структура пера відновлюється. Основні функції контурного пір'я: забезпечення польоту, механічний захист, водовідштовхувальна та терморегуляторна.

Залежно від того, де розташовується контурне пір'я і яку функцію виконує, розрізняють: на тулубі – покривне пір'я, на крилах – махове (є першорядні, другорядні, третьорядні), на хвості – рульове пір'я. Махове пір'я розташоване так, що зовнішнє опахало прикриває лише частину більш широкого внутрішнього опахала сусіднього пера. При опусканні крила махові пера утворюють суцільну площину, що тисне на повітря. При підніманні крила вони злегка повертаються і між ними утворюються щілини, через які проходить повітря.

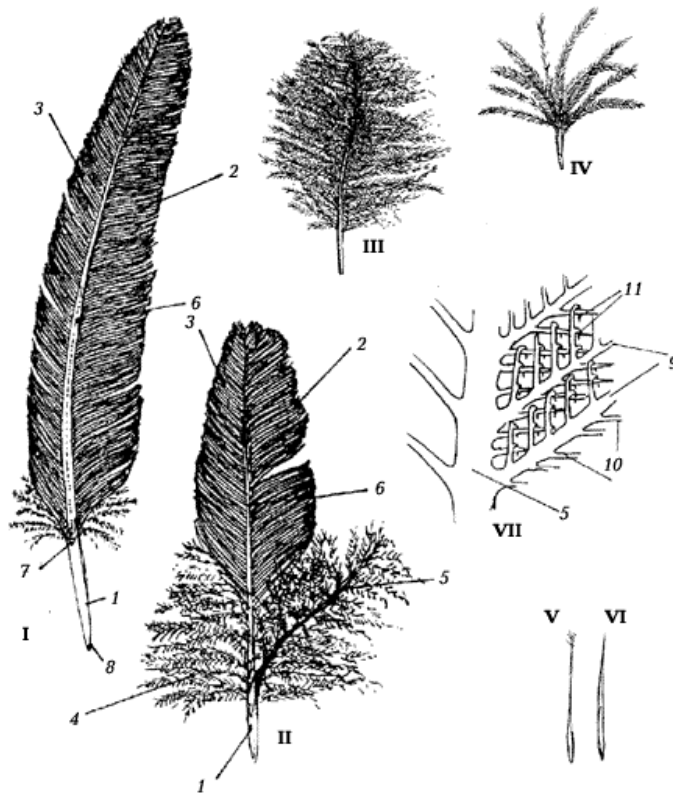


Рис. 182. Будова пера та типи пір'я

I, II – контурне пір'я, III – пухове перо, IV – власне пух, V – нитковидне перо, VI – щетинка, VII – схема будови контурного пера під великим збільшенням:

1 – очин, 2 – внутрішня частина опахала, 3 – зовнішня частина опахала, 4 – пухова частина опахала, 5 – стрижень, 6 – додатковий стрижень, 7 – верхня частина очина, 8 – нижня частина очина, 9 – борідки першого порядку, 10 – борідки другого порядку, 11 – гачечки

Пухове пір'я, на відміну від контурного, не має гачечків, борідки не з'єднуються. Основна його функція – теплоізолююча.

Власне пух має вкорочений стрижень, від якого пучком відходять борідки першого порядку. Основною функцією є теплоізоляція.

Пухові пера і власне пух найбільше розвинені у водоплавних птахів, а також у тих наземних птахів, що поширені у холодних країнах.

Нитковидне перо складається тільки з м'якого стрижня, опахало редуковане, зберігається лише декілька борідок на кінці, які виконують функцію органів дотику (реагують на рух повітряних потоків).

Щетинки можна виявити у багатьох птахів біля основи дзьоба, де вони також виконують функцію органів дотику, а у дрімлюги, серпокрильців, мухоловок, що хапають здобич на льоту, щетинки "збільшують" розріз рота. У багатьох птахів щетинки ростуть по краях повік.

Забарвлення птахів зумовлене наявністю пігментів: **меланінів** (чорне, буре, сіре) і **ліпохромів** (червоне, жовте, зелене). Вони у вигляді жирових крапель залягають у роговій речовині. Білий колір зумовлений відсутністю пігментів або заповненням рогової речовини повітрям. У колібрі забарвлення пір'я може змінюватися залежно від зміни кута дії сонячного проміння (явище

інтерференції). Пігменти підвищують механічні властивості пір'я. Забарвлення має різноманітне значення: полегшує зустріч особин одного виду, попереджає міжвидові сутички, часто робить птаха малопомітним тощо.

Розростання зроговілого епідермального шару шкіри утворює роговий покрив дзьоба – рамфотеку. Рогові луски рептилійного типу покривають пальці, цівку, іноді частину гомілки.

Шкіра птахів тонка, суха, майже позбавлена шкірних залоз. Поверхневі шари клітин епідермального шару зроговівають. Сполучнотканинний шар шкіри поділяється на тонку, досить щільну – *власне шкіру*, у якій проходять кровоносні судини, закріплені очини контурного пір'я, розташовані м'язи, і *підшкірну клітковину* – драглистий шар, який прилягає до тулубових м'язів, у ньому відкладаються запаси жиру.

Єдина шкірна залоза у птахів – *куприкова*, найкраще розвинена у гусеподібних, куроподібних, слабо розвинена у бакланів, чапель, відсутня у страусів, дрохв, деяких папуг. Залоза виробляє жироподібний секрет, що виділяється через протоки, коли птах натискає на залозу дзьобом. Птахи змащують цим секретом пір'я, що сприяє збереженню його еластичності, а також підвищує водовідштовхувальні властивості. Жирові виділення куприкової залози при дії сонячних променів перетворюються на вітамін D, який птах заковтує при чищенні оперення.

Розвиток пера. В результаті розростання клітин епідермісу і коріуму (кутису) на шкірі птаха утворюється горбик, який постійно збільшується у вигляді спрямованого назад відростка, основа якого заглиблюється у шкіру, утворюючи пухову частину пера (рис. 183). Сполучнотканинна частина відростка перетворюється на пронизаний кровоносними судинами сосочок пера. Одночасно епідермальний шар диференціюється на тонкий роговий чохлик, який закриває перо, що росте, а з клітин, які постійно розмножуються, формується стрижень з борідками. У міру росту пера роговий чохлик, що оточує його, поступово злущується, а борідки розправляються, утворюючи опахало. Сформоване перо – мертве утворення, яке утримується м'язовими пучками коріуму.

З часом пір'я зношується і втрачає колір, погіршуються його механічні і теплоізоляційні властивості. Зміна оперення називається *линькою*. Як правило, линька відбувається в кінці гніздового сезону. При цьому здатність до польоту здебільшого зберігається, наприклад, у горобцеподібних, соколоподібних птахів, у яких це відбувається поступово. Проте у деяких птахів (гусеподібні, сивкоподібні) зміна контурного покривного пір'я відбувається поступово, а махове і рульове – випадає одночасно, і птахи позбавляються можливості літати (дрібні качки – приблизно на 20 днів, лебеді – майже на 1,5 місяці). Линяючі птахи тримаються у важкодоступних місцях, іноді великими зграями (до тисячі особин).

У деяких птахів спостерігаються дві линьки за сезон, ще одна – рано навесні. В осілих птахів взимку збільшується кількість пір'я (наприклад, у чижа влітку 1500 пір'їн, а взимку приблизно 2100–2400 пір'їн).

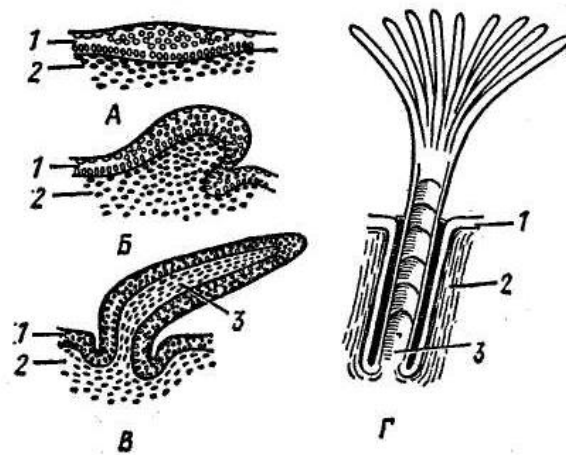


Рис. 183. Схема розвитку пухового пера:
 А, Б, В – поздовжні розрізи зачатків пера різного віку,
 Г – розріз пера, що розвивається:
 1 – епідерміс, 2 – коріум, 3 – сосочок пера

М'язова система птахів більш диференційована, ніж у плазунів. Найбільші м'язи, які приводять у рух кінцівки, розташовуються на тулубі, а до самих кінцівок ідуть сухожилля. Основна маса м'язів розташована на грудях, що пов'язано з великим навантаженням на крила.

Величезні *грудні м'язи*, які кріпляться до кіля грудини, сягають 20 % маси тіла і забезпечують опускання крил. *Підключичні м'язи* менші за розміром, розташовуються під грудними і забезпечують піднімання крил.

Особливо цікавими є м'язи кінцівок. Складною за будовою є мускулатура задніх кінцівок. У деяких видів птахів (наприклад, у хижих) є *обхідний м'яз*. Він починається у тазовій ділянці і тягнеться вздовж стегна, перекидаючись через коліно, і потім сполучається зі згиначами пальців. Птах, сівши на гілку, згинає коліно і цим рухом натягує обхідний м'яз та згиначі пальців. У результаті пальці стискаються і щільно охоплюють гілку. Чим нижче сідає птах, тим сильніше натягується обхідний м'яз, і тим сильніше птах охоплює гілку. Птах, який спить, автоматично втримується на гілці (енергія на утримання при цьому не витрачається).

У інших птахів (горобцеподібні) механізм автоматичного згину пальців інший. Він обумовлений дією м'язів – глибоких згиначів пальців. Їх сухожилля мають горбисту нижню поверхню, внутрішня їх поверхня має поперечні реберця. Коли птах сідає на гілку, то горбиста поверхня сухожилля під масою птаха прилягає до реберця – відбувається їх з'єднання. Отже, пальці фіксуються у зігнутому положенні без істотних затрат енергії.

Скелет птахів має низку специфічних особливостей, пов'язаних із пристосуванням до польоту і пересуванням на двох кінцівках. Скелет птахів легкий і міцний. Досягнуто це в основному завдяки потоншенню кісток, пневматичності кісток і зменшенню їх кількості. Так, у голуба скелет складає 4,4 % маси тіла, а у білого пацюка – 5,6 %, хоча у ссавців кістки товщі і повітряні порожнини у них відсутні. Це пояснюється тим, що у птахів полегшення кісток дозволило різко збільшити їх довжину (довжина скелета

ноги, а особливо крила у декілька разів перевищує довжину тулуба), помітно не підвищуючи загальної маси скелета. У фрегата, який має розмах крил два метри, скелет важить 110 г, що менше, ніж маса його пір'я.

Осьовий посткраніальний скелет

Хребетний стовп птахів складають гетероцельні хребці (рис. 184), які мають S-подібні зчленівні поверхні, що забезпечує їм більшу рухливість порівняно з іншими.

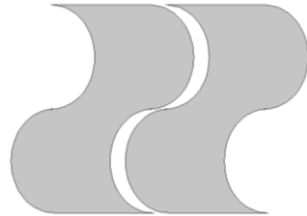


Рис. 184. Гетероцельні хребці хребетного стовпа птахів

Загальна кількість хребців птахів коливається від 39 до 63. Найбільше їх у лебедів. Хребет складається з таких відділів (рис. 185):

- **Шийний відділ** складають від 11 до 25 рухомо з'єднаних хребців, що дозволяє повертати голову на 180° , а совам – на 270° , змінювати центр тяжіння під час польоту (згинаючи шию), чистити оперення, будувати гніздо тощо. Два перші шийні хребці, **атлант** і **епістрофей**, мають типову для амніот будову.

- **Грудний відділ** представлений 3–10 хребцями, які, зростаючись, утворюють **спинну кістку**, що важливо при польоті. До грудного відділу рухомо кріпляться ребра. Грудна клітка у птахів – кінетична, рухомо з'єднуються спинна і черевна частини ребер, ребра зі спинною кісткою і ребра з грудиною. Таке з'єднання сприяє інтенсифікації дихання. Міцність грудної клітки посилюється гачкоподібними виростами, що розташовуються на спинній частині ребер і налягають на кожне сусіднє ребро. Своєрідна будова грудини. У сучасних літаючих птахів грудина має виріст – кіль. До кіля симетрично справа і зліва кріпляться м'язи, що приводять у рух крила. Тільки страусові птахи, які втратили здатність до польоту, не мають кіля, їх грудина злегка випукла. У пінгвінів кіль добре розвинений, бо передні кінцівки мають важливе значення при плаванні.

- Усі хребці **поперекового, крижового** і частини **хвостового відділів** зростаються у монолітну кістку – **складні крижі (synsacrum)**, яка складається з 10–22 кісток. Однак справжніх крижових хребців у птахів, як і у плазунів, лише два. До складу сінсакрума входять також кістки тазового поясу. Такий комплекс з'єднання кісток забезпечує нерухомість тулубового відділу і створює надійну опору для задніх кінцівок.

- Число вільних **хвостових** хребців від 5 до 9. Останні хвостові хребці теж зростаються, утворюючи куприкову кістку – **пігостиль**, який має вигляд вертикальної кісткової пластинки. Він забезпечує надійну опору

хвоста при збереженні його рухливості, де і кріпляться рульові пера. Сам хвіст виконує функцію гальма та руля.

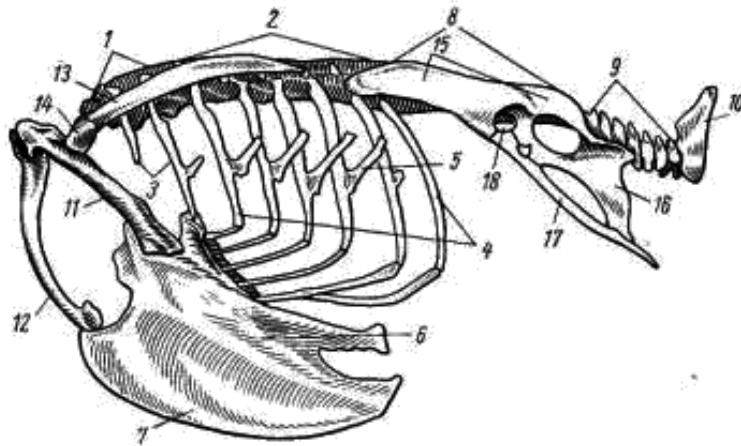


Рис. 185. Скелет тулуба ворони збоку:

1 – останні шийні хребці, 2 – зрслі грудні хребці (спинна кістка), 3 – шийні ребра, 4 – грудні ребра, 5 – крючкоподібний відросток, 6 – тіло грудини, 7 – кіль, 8 – сінсакрум, 9 – рухомі хвостові хребці, 10 – пігостиль, 11 – коракоїд, 12 – вилочка, 13 – лопатка, 14 – суглобова западина для голівки плеча, 15 – клубова кістка, 16 – сіднична кістка, 17 – лобкова кістка, 18 – вертлужна западина для голівки стегнової кістки

Череп птахів у загальних рисах схожий на череп плазунів. Він **тропібазальний**, великим є об'єм мозкової порожнини, великі очниці, є дзьоб і повністю відсутні зуби (рис. 186).

Кістки черепа настільки тонкі, що з'єднання їх за допомогою швів стає неможливим. Лише у пташенят шви помітні, у дорослих птахів швів немає, бо всі кістки черепа зростаються між собою. Хоча кістки черепа птахів тонкі, вони водночас дуже міцні.

Нейрокраніум:

Потиличний відділ складається з чотирьох зрслх потиличних кісток (дві бічні, основна і верхня), що оточують потиличний отвір, який у птахів помітно зміщений униз. Основна і бічні потиличні кістки утворюють один потиличний відросток.

Слуховий відділ, як і у рептилій, формується трьома вушними кістками, які зливаються з прилеглими кістками та між собою.

Зоровий відділ представлений парною бічною клиновидною кісткою, передлобною, середньою міжнюховою (формує очну перетинку).

Покрівлю черепа формують парні кістки – тім'яні, лобні, носові. Носові кістки мають два відростки: верхній – обмежує носові отвори вгорі, нижній – позаду.

Боки черепа складає парна луската кістка. За наявності виличних дуг і ям **череп птахів діапсидний з редукованою верхньою виличною дугою**. Верхня вилична дуга і яма відсутні.

Дно черепа формують: основна клиновидна кістка невеликих розмірів, яка прикрита основною виличною кісткою (похідна парасфеноїда), передньо-клиновидна, піднебінна і крилоподібна кістки; спереду розташовується леміш.

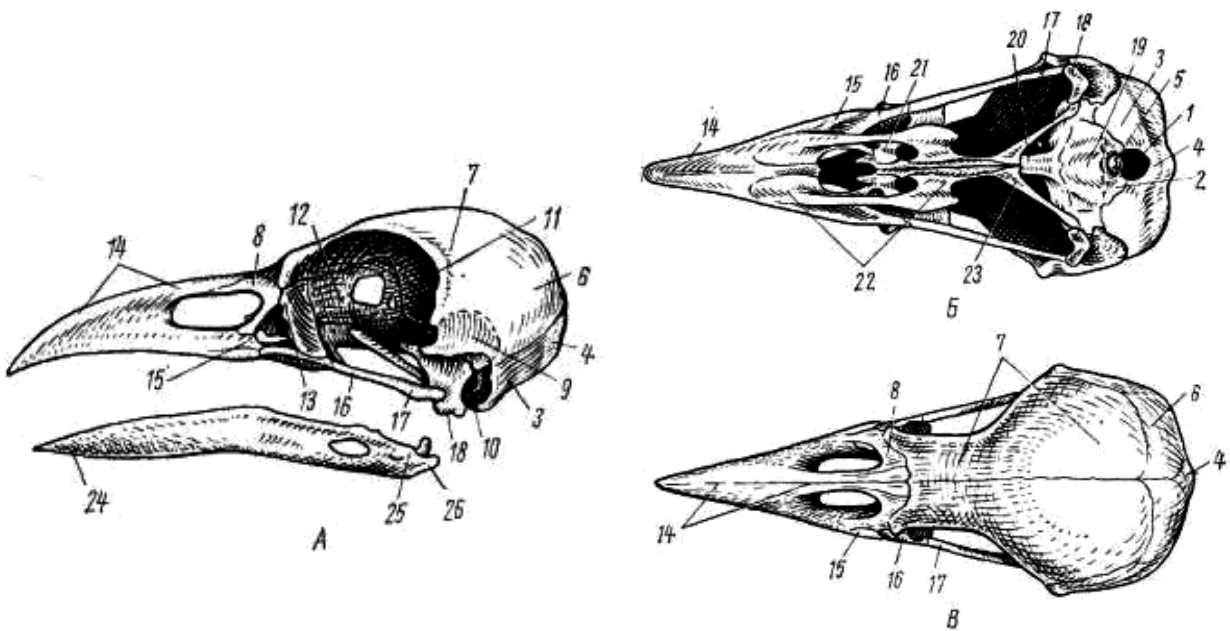


Рис. 186. Череп ворони. А – збоку, Б – знизу, В – згори:

1 – потиличний отвір, 2 – основна потилична кістка, 3 – бічна потилична кістка, 4 – верхня потилична кістка, 5 – потиличний відросток, 6 – тім'яна кістка, 7 – лобна кістка, 8 – носова кістка, 9 – луската кістка, 10 – зовнішній слуховий прохід, 11 – бічна клиновидна кістка, 12 – середня нюхова кістка, 13 – передлобна кістка, 14 – передньо-щелепна кістка, 15 – верхньощелепна кістка, 16 – вилична кістка, 17 – квадратно-вилична кістка, 18 – квадратна кістка, 19 – основна скронева кістка, 20 – відросток арасфеноїда, 21 – леміш, 22 – піднебінна кістка, 23 – крилоподібна кістка, 24 – зубна кістка, 25 – зчленівна кістка, 26 – кутова кістка

Вісцеральний скелет

Наддзьобок складають кістки: великі за розміром передньощелепні, верхньощелепні, виличні, квадратно-виличні і квадратні. Вилична і квадратно-вилична кістки утворюють типову нижню виличну дугу. Крім того, квадратна кістка разом зі зчленівною (у нижній щелепі) формують щелепний суглоб. Піднебінні відростки передньощелепних, верхньощелепних, піднебінних кісток утворюють кісткове дно наддзьобка. До цих кісток приєднуються парні крилоподібні кістки, і таке сполучення забезпечує рухливість наддзьобка.

Піддзьобок формують три парні кістки: зубна, зчленівна, кутова.

Залишки гніда і зябрових дуг утворюють під'язиковий апарат. Він складається з пари довгих ріжок, гомологічних першій парі зябрових дуг. Досить довгі ріжки під'язикового апарату дозволяють багатьом птахам далеко вперед висовувати язик (наприклад, дятлам), сприяючи захопленню їжі. Гіомандибуляре, як і в інших чотириногих, функціонує як слухова кісточка середнього вуха – стремінце.

Скелет кінцівок та їх поясів мають низку пристосувань, пов'язаних зі здатністю до польоту. Скелет крила складається з усіх типових для п'ятипалої кінцівки відділів (рис. 187). При цьому плече і передпліччя мають характерну для наземних хребетних будову, а кість має низку особливостей.

Зап'ястя сильно редуковане, його проксимальні частини зростаються у дві кісточки, які за допомогою зв'язок малорухомо сполучаються з кістками передпліччя. Дистальний ряд зап'ястя зростається з кістками п'ястя, разом формуючи дві видовжені кістки, які зростаються своїми вільними кінцями (проксимальним і дистальним), тому їх так і називають п'ястно-зап'ястною кісткою, або *пряжкою*. Суглоб розташовується, як і у плазунів, між двома рядами кісток зап'ястя – *інтеркарпальний*. З пальців зберігаються тільки три, при цьому тільки другий має дві фаланги, а інші – по одній.

Зміна будови верхньої кінцівки забезпечує міцність опори для першорядних махових пер, які в польоті зазнають найбільшого навантаження. Характер поверхні усіх суглобів такий, що забезпечує легку рухливість лише в одній площині, можливість колових рухів різко обмежена.

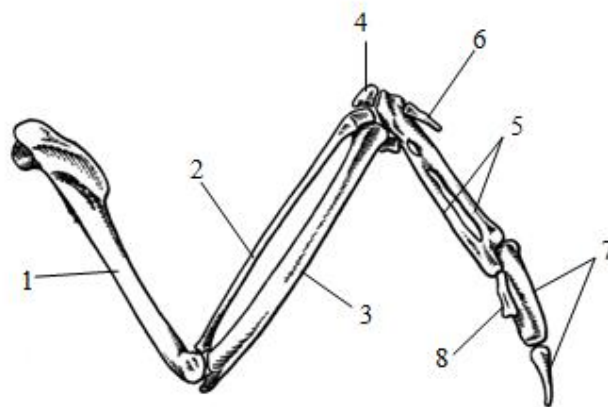


Рис. 187. Скелет крила ворони:

1 – плечова кістка, 2 – променева кістка, 3 – ліктьова кістка,
4 – самостійні кісточкі зап'ястя, 5 – пряжка, 6 – фаланга першого пальця, 7 – фаланги
другого пальця, 8 – фаланга третього пальця

Скелет задньої кінцівки утворений масивними трубчастими кістками. Загальна довжина ноги навіть у "коротконогих" птахів перевищує довжину тулуба. Скелет задньої кінцівки складається зі стегна, гомілки та стопи (рис. 188). Гомілка складається з двох типових кісток, але повністю розвивається тільки велика гомілкова кістка, мала гомілкова є рудиментарною і приростає до великої гомілкової. До дистальної частини великої гомілкової кістки приростає проксимальний ряд кісток передплесна. Зростання це настільки міцне, що у дорослих птахів шви втрачені повністю. Відділ за гомілкою називають *цівкою*. У дорослого птаха цівка представлена однією довгою кісткою, яка виконує функцію додаткового важеля. В ембріогенезі ця кістка утворюється в результаті зростання дистального ряду кісток передплесна і кісток плесна. В результаті гомілко-ступневий суглоб у птахів, як і у плазунів, розташований між проксимальним і дистальним рядом кісток передплесна, а не між стопою і гомілкою, такий суглоб називається *інтертарзальним*. Пальців у птахів найчастіше чотири, рідше три і тільки у африканського страуса – два.

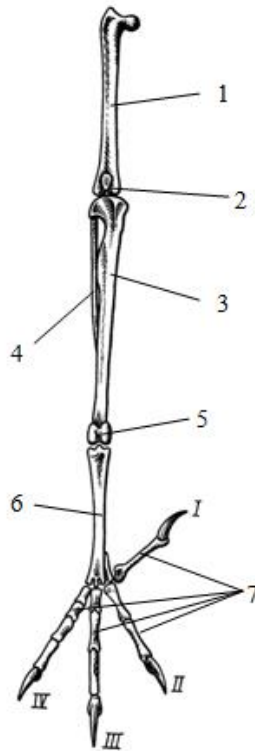
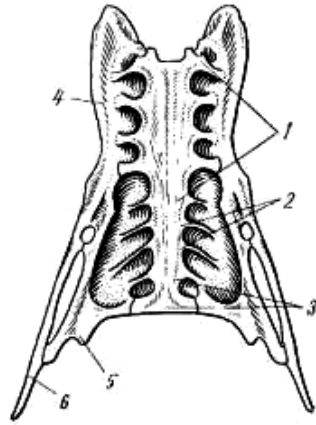


Рис. 188. Скелет задньої кінцівки ворони:

1 – стегно, 2 – колінна чашечка, 3 – велика гомілкорова кістка, 4 – мала гомілкорова кістка, 5 – інтартарзальний суглоб, 6 – цівка, 7 – фаланги пальців; I–IV – пальці

Пристосування до польоту чітко виражені у будові плечового поясу птахів. **Плечовий пояс** (див. рис. 185) складається з трьох пар типових елементів: лопатки, коракоїда і ключиці, які разом формують западину для кріплення плечової кістки. Лопатки довгі, шаблеподібні, лежать вздовж ребер, по яких можуть вільно ковзати. Масивні коракоїди добре розвинені, одним кінцем сполучаються з грудиною, інший створює опору для кріплення плеча. Ліва і права ключиці зростаються між собою, формуючи характерну для птахів *вилочку*, що виконує функцію амортизатора, пом'якшуючи струси при рухах крил.

Тазовий пояс утворений трьома парами зрослих кісток: клубової, лобкової, сідничної (рис. 189). Клубові кістки, в свою чергу, приростають до поперекових, крижових (їх два) та кількох хвостових хребців, утворюючи характерні для птахів **складні крижі – сінсакрум**, що забезпечує надійну опору для задніх кінцівок, які витримують усю масу тіла птаха, коли він не летить. Лобкова і сідничні кістки правої та лівої частин тазу не зростаються, такий тазовий пояс називають *поясом відкритого типу*. Тазовий пояс відкритого типу дозволяє не тільки відкласти великі за розміром яйця (наприклад, у новозеландського ківі відносна маса яйця може складати 1/5 від маси тіла птаха). Вважають, що відкритий тазовий пояс корисний не тільки самкам, а й самцям, оскільки забезпечує збільшення рухливості стінок порожнини тіла, що посилює дихальні рухи птаха. Винятком є африканські страуси, у яких тазовий пояс закритий, оскільки лобкові кістки зростаються.



*Рис. 189. Сінсакрум ворони (вигляд знизу):
1 – поперекові хребці, 2 – крижові хребці, 3 – хвостові хребці,
4 – клубова кістка, 5 – сіднична кістка, 6 – лобкова кістка*

Травна система птахів має типову для вищих хребетних тварин будову, проте є низка особливостей, які є своєрідним пристосуванням до польоту. Птахи мають різноманітний спектр кормів, великі за розміром птахи живляться переважно тваринною їжею, менші – безхребетними, є рослинні птахи (переважно їдять ягоди та насіння), воронові птахи є всеїдними.

У птахів відсутні зуби, що значно полегшує масу тіла (рис. 190). Проте у них є легкий і міцний роговий дзьоб. Форма дзьоба відображає харчову спеціалізацію. Так, у хижих птахів більша частина гачкоподібного дзьоба вкрита товстим роговим чохлам. У зерноїдних птахів дзьоб конічний, пристосований для роздовбування насіння. У гусеподібних дзьоб сплющений, з роговими пластинками по краях, які виконують функцію цідильного апарату.

Функції дзьоба різноманітні. Це орган для захоплення, утримання і подрібнення їжі, а також основне знаряддя для чистки оперення, змащування пір'я секретом куприкової залози. Дзьоб є гострою зброєю у сутичках з іншими тваринами, служить для побудови гнізда, нерідко досить складної конструкції тощо.

У ротовій порожнині розташовується язик, його форма і розміри теж відповідають типу і способу живлення. У хижаків він короткий і твердий, у гусеподібних – м'ясистий і сплющений, у дятлоподібних – дуже довгий, тонкий. У птахів, які живляться квітковим нектаром (колібри, нектарниці), язик згортається в трубочку та дуже рухливий.

Слинні залози у птахів розвинуті по-різному, у деяких (наприклад, у дрімлюги) вони майже відсутні. Особливо велика секреторна активність слинних залоз у сірого салангана. Свої гнізда ці птахи роблять зі слини, зрідка додаючи при побудові лишайники, фрагменти кори тощо. Сірий саланган мешкає на півострові Малакка і в Індокитаї. З цих гнізд, відомих під назвою "ластівкові гнізда", готують делікатесні супи, які за смаком нагадують ікру осетрових риб.

У деяких птахів у слині є фермент амілаза, тому розщеплення вуглеводів розпочинається в ротовій порожнині.

Довгий стравохід у деяких птахів (соколоподібні, куроподібні, голубоподібні) утворює розширення – воло, що виконує функцію тимчасового зберігання їжі і початкового її перетравлення. У голубів, трубконосих, фламінго внутрішні стінки вола в період вигодовування пташенят злущуються в просвіт, утворюючи так зване "молочко" (містить близько 10 % білка і 12–15 % жиру), яким птахи вигодовують своїх пташенят.

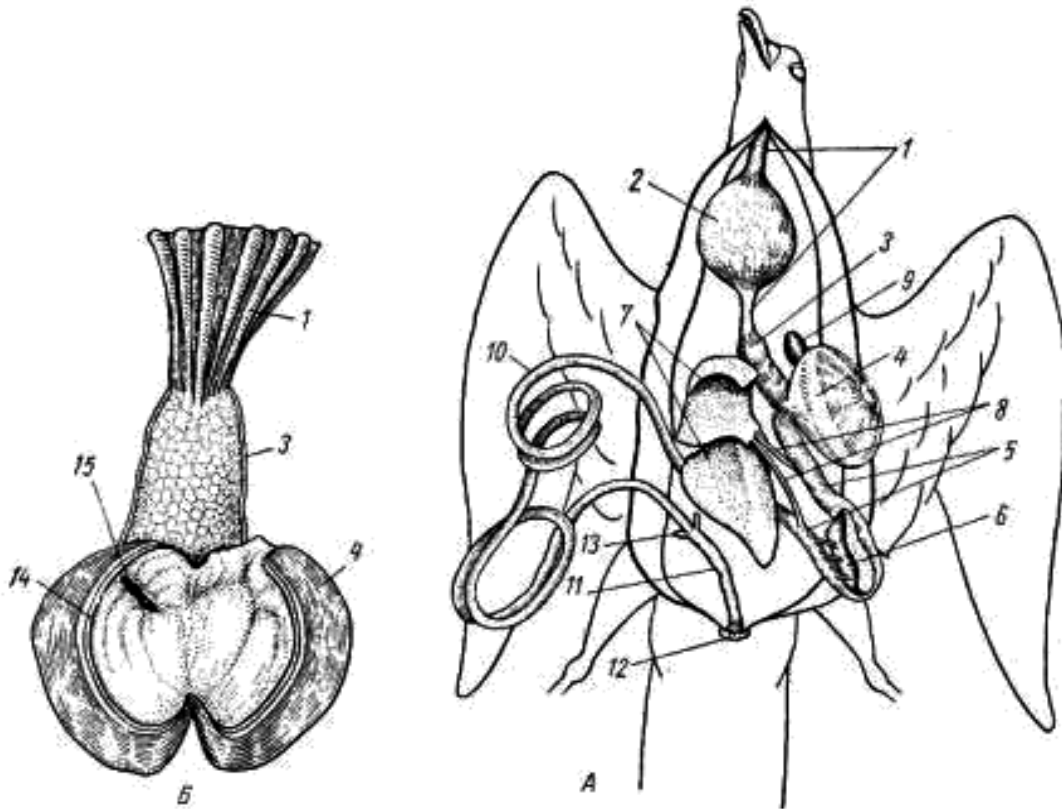


Рис. 190. Травна система голуба:

А – загальний вигляд, *Б* – розтягтий шлунок:

1 – стравохід, 2 – воло, 3 – залозистий шлунок, 4 – м'язовий шлунок, 5 – дванадцятипала кишка, 6 – підшлункова залоза, 7 – печінка, 8 – жовчні протоки, 9 – селезінка, 10 – петля тонкої кишки, 11 – товста кишка, 12 – клоака, 13 – сліпа кишка, 14 – кутикула м'язового шлунку, 15 – вхід у дванадцятипалу кишку

Стравохід веде у тонкостінний **залозистий шлунок**, де їжа розщеплюється під дією травних ферментів шлункового соку. За залозистим шлунком розміщений **м'язовий шлунок**, який зсередини вистелений рогоподібною кутикулою. Тут їжа перетирається завдяки м'язовим скороченням стінок шлунка (до 30 скорочень за 1 с), а також механічному подрібненню їжі допомагають **гастроліти** – дрібні камінчики, що заковтуються птахами і виконують функцію жорен. Розміри м'язового шлунку залежать від характеру їжі. Менше він розвинений у комахоїдних та хижих птахів, добре – у зерноїдних, і найбільших розмірів він досягає у куроподібних, які живляться грубими вегетативними частинами рослин. Такою будовою м'язового шлунку птах ефективно компенсує відсутність зубів.

Тонкий відділ кишечника відносно довгий. У петлі дванадцятипалої кишки знаходиться підшлункова залоза. Задній відділ кишечника представ-

лений товстою кишкою, яка відкривається у клоаку. На межі між тонким і товстим кишечником у більшості птахів є невеликі сліпі відростки. Відносна довжина кишечника значно більша у рослиноїдних птахів. Так, у африканського страуса довжина кишечника у 20 разів більша за тіло, у хижих птахів – у 7–8 разів, у комахоїдних – лише у 4–7 разів.

Печінка у птахів велика дволопатева, жовчний міхур є у більшості видів. Протоки жовчного міхура відкриваються у дванадцятипалу кишку.

Інтенсивність процесу травлення у птахів значно вища, ніж у плазунів. Так, горобець перетравлює гусінь за 15 хвилин, жука – за 1 год, зерно – за 3–4 год. Дрібні види птахів споживають відносно більше їжі, ніж великі за розмірами. Дрібні горобцеподібні за добу з'їдають стільки, що становить 50–80 % маси їх тіла. Дрібні птахи гинуть без їжі вже через 15–30 годин, голуби – через 7–9 діб, великі хижаки можуть голодувати близько одного місяця. Для птахів характерною є сезонна і вікова зміна кормів.

Дихальна система у птахів дуже своєрідна і, мабуть, найбільше пристосована до повітряного способу життя. Гортанна щілина веде у трахею, верхня частина якої утворює гортань. Вона підтримується непарним *перстнеподібним* і парним *черпакоподібним хрящами*. Ця гортань у птахів, відома під назвою "верхньої", не виконує функцію голосового апарату. Цю функцію виконує *нижня гортань*, властива тільки птахам. Вона розташовується у місці розподілу трахеї на два бронхи, які заходять у легені.

У порожнині нижньої гортані розташовані голосові зв'язки. Вони завдяки скороченню спеціальних м'язів змінюють положення і форму, завдяки чому виникають звуки.

Легені птахів – це не порожнисті мішки, як у амфібій, а щільні губчасті структури, які мало еластичні і прикріплюються до спинної стінки грудної клітки. Бронхи, що заходять у легені, багаторазово дихотомічно галузяться, а їх центральні розгалуження (мезобронхи) пронизують легені наскрізь і формують *повітряні мішки*. Гілки вторинних бронхів сполучаються між собою тонкими каналами – третинними бронхами, або *парабронхами*. Стінки парабронхів мають вирости – *бронхіоли*, які обплетені кровоносними судинами (рис. 191). Саме у бронхіолах відбувається процес газообміну.

Частина розгалужень бронхів виходить за межі власне легень і розширюється у великі тонкостінні повітряні мішки, об'єм яких у десять разів перевищує об'єм легень. Повітряні мішки розташовуються між різними внутрішніми органами (рис. 192), а їх розгалуження проходять між м'язами під шкіру і заходять у кістки.

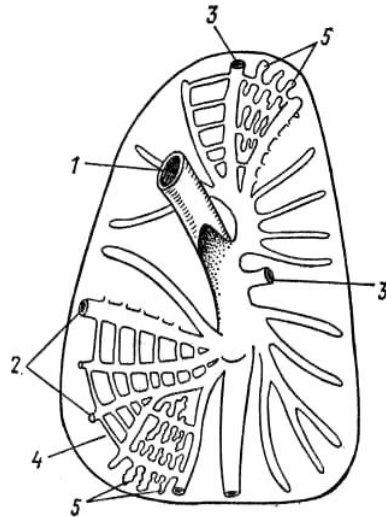


Рис. 191. Схема будови легень птахів:

1 – мезобронх, 2 – вторинні бронхи, 3 – місце з'єднання вторинного бронха з повітряним мішком, 4 – парабронхи, 5 – бронхіоли

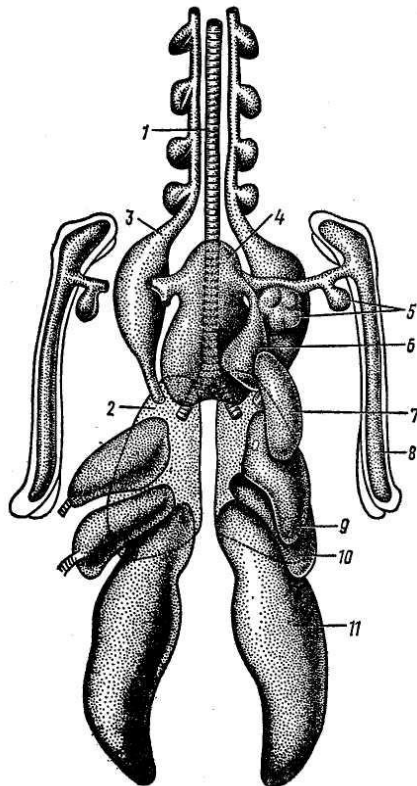


Рис. 192. Схема повітряних мішків птаха; вигляд з черевного боку:

1 – трахея, 2 – легені, група передніх повітряних мішків: 3 – шийний мішок, 4 – міжключичний мішок, 5, 6, 7, 8 – вирости міжключичного мішка, 9 – передньогрудний мішок, група задніх повітряних мішків: 10 – задньогрудний мішок, 11 – черевний мішок

У птахів є ряд повітряних мішків: **парні** – шийний, передньогрудний, задньогрудний, черевний і **непарний** – міжключичний. Значення повітряних мішків різноманітне, головна їх функція полягає у забезпеченні механізму

подвійного дихання.

Подвійним диханням у птахів називають тому, що збагачення крові киснем у легенях відбувається як при вдиху, так і при видиху, в той час як у інших тварин тільки при вдиху (рис. 193).

При вдиху повітря, збагачене киснем, по мезобронху надходить у задні повітряні мішки і лише невелика частина – до легень. У цей же час повітря з легень (насичене CO_2) надходить до передніх повітряних мішків. Таким чином, під час вдиху збільшуються у розмірах передні і задні повітряні мішки. Тільки склад газів у передніх і задніх повітряних мішках різний.

При видиху повітря із задніх повітряних мішків (збагачене O_2) надходить до легень – це найефективніша фаза дихання, в той же час повітря з передніх повітряних мішків через мезобронх виходить назовні і об'єм передніх і задніх повітряних мішків зменшується. Циркуляція повітря через легені постійно здійснюється лише в одному напрямку – від задніх повітряних мішків через легені до передніх повітряних мішків і потім назовні.

Слід зазначити, що у легенях кров і повітря рухаються у протилежних напрямках – це механізм дії протитечійної примножувальної системи. Якби не було протитечійності, то кров насичувалася б киснем лише на 24 %, а при цьому механізмі кров у легенях насичується на 80 %. Протитечія не абсолютна, бо кровоносні судини йдуть під певним кутом, це перехресний примножувач.

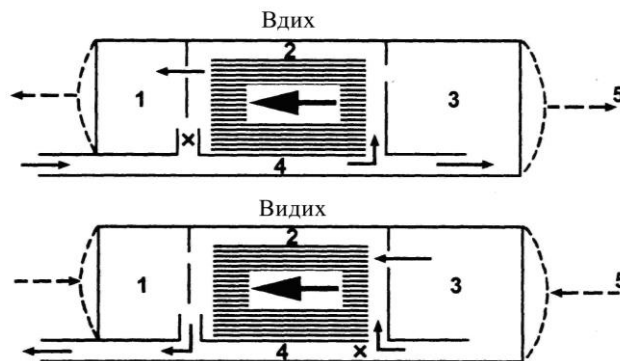


Рис. 193. Механізм подвійного дихання:

1 – передні повітряні мішки, 2 – легені, 3 – задні повітряні мішки, 4 – мезобронх, 5 – зміни об'єму повітряних мішків; стрілки вказують напрям руху повітря

Окрім участі у процесі дихання, повітряні мішки виконують низку інших функцій. Під час польоту при посиленій роботі організму вони запобігають перегріванню, зменшують тертя між органами, щільність тіла і сприяють підвищенню внутрішньочеревного тиску, що впливає на процес дефекації.

Частота дихання у різних видів птахів різна. У голуба в стані спокою число дихальних рухів за 1 хвилину складає 26 разів, при польоті – 400, у крижня в стані спокою – 10–16, у польоті – 90–120 разів за хвилину. У дрібних птахів частота дихання у стані спокою значно більша, близько 90–100 дихань за хвилину, тому дрібні птахи споживають значно більше кисню, ніж великі, і мають більш інтенсивний обмін речовин.

Кровоносна система. Найважливішою рисою кровообігу у птахів є повний розподіл артеріальної і венозної крові, що зумовлено певною будовою серця і артеріальних дуг.

Серце у птахів чотирикамерне, складається з двох передсердь і двох шлуночків. У правій частині серця кров венозна, у лівій – артеріальна. Стінки шлуночків завжди товщі за стінки передсердь, особливо лівого шлуночка. Відносні розміри серця великі порівняно з іншими хребетними, що пов'язано з високою інтенсивністю обміну речовин, особливо під час польоту. Так, серцевий індекс у качки 0,6, а у схожого з нею за масою кролика – всього 0,2. Маса серця у дрібних птахів відносно більша, ніж у великих за розміром. Наприклад, у снігура при масі тіла 23 г відносна маса серця 1,3 %, у чечевиці масою 13 г – 1,6 %, а у чорної синиці масою 8 г – 1,8 %.

Існує також залежність між відносною масою серця і рівнем рухової активності. У гарного літуна підсоколика великого маса серця складає в середньому 1,7 % від маси тіла, у боривітра – 1,2 %, у сороки – всього 0,9 %. У птахів чітко прослідковується залежність частоти серцевих скорочень від розмірів тіла. У голуба масою 250 г частота серцевих скорочень складає 248 разів за хвилину, у зеленька масою 22 г – 697, у щиглика масою 13 г – 754, у чорної синиці масою 8 г – 1037. Також частота серцевих скорочень залежить від стану птаха. Так, у голуба в стані спокою частота серцевих скорочень – 165, в польоті – 550. Коли птах пірнає, спостерігається явище брадикардії (зменшення частоти серцевих скорочень). У пронурка через 5 секунд після занурення у воду серцевий ритм зменшується до 73 % від початкового, через 10 с – до 48 % і через 15 с – до 42 %.

Прогресивною рисою у птахів є загальне збільшення об'єму крові. У кісткових риб маса крові складає приблизно 3 % маси тіла, у безхвостих амфібій – 6 %, у птахів – 9 %. Киснева ємкість крові у птахів удвічі більша, ніж у плазунів. Усі ці риси організації є важливою передумовою загального підвищення рівня організації птахів.

Мале коло кровообігу починається від правого шлуночка *легеневою артерією* (в ній венозна кров), яка згодом галузиться на праву та ліву легеневі артерії, які у легенях галузяться на капіляри. У легенях відбувається процес газообміну, і збагачена киснем кров збирається у легеневі капіляри, а потім у *легеневі вени*, які впадають у ліве передсердя.

Артеріальна частина великого кола кровообігу починається єдиною *правою дугою аорти*, яка відходить від лівого шлуночка (рис. 194). Від правої дуги аорти відходять права і ліва *безіменні артерії*, які в свою чергу галузяться на парні *сонні і підключичні артерії*. Сонні артерії постачають кров'ю голову, поділяючись на зовнішню і внутрішню гілки. Більш масивні *підключичні артерії* поділяються на *плечові артерії*, що кровопостачають крила, і масивні *грудні артерії*, які, в свою чергу, насичують кров'ю грудні м'язи.

Права дуга аорти огинає серце з правого боку та у вигляді *спинної аорти* тягнеться під хребтом до хвостового відділу тіла. Від спинної аорти до шлунково-кишкового тракту відходять непарні *внутрішні і брижова артерії*. До органів тазу і нижньої частини тіла йдуть *стегнові та сідничні артерії*.

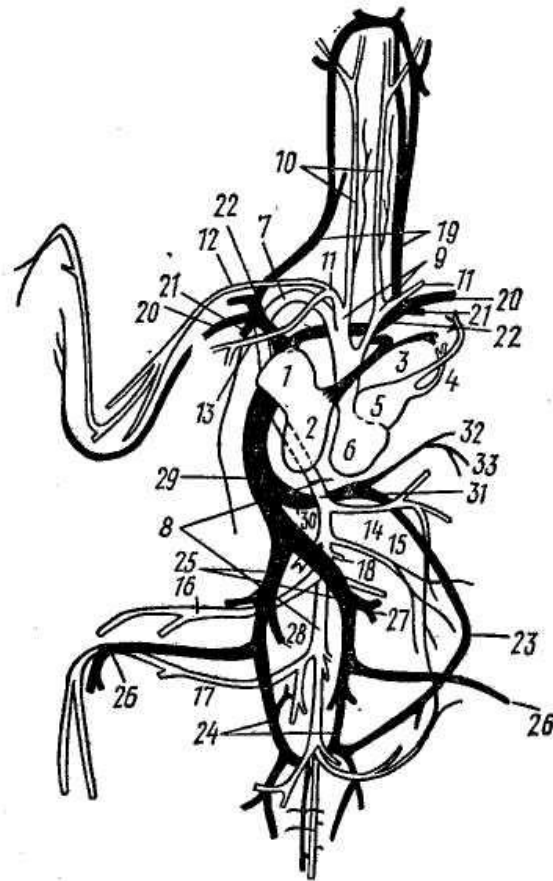


Рис. 194. Схема кровоносної системи птаха:

- 1 – праве передсердя, 2 – правий шлуночок, 3 – легенева артерія, 4 – легеневі вени, 5 – ліве передсердя, 6 – лівий шлуночок, 7 – права дуга аорти, 8 – спинна аорта, 9 – безіменна артерія, 10 – загальна сонна артерія, 11 – підключична артерія, 12 – плечова артерія, 13 – грудна артерія, 14 – внутрішня артерія, 15 – брижова артерія, 16 – стегнова артерія, 17 – сіднична артерія, 18 – ниркова артерія, 19 – яремна вена, 20 – плечова вена, 21 – грудна вена, 22 – передня порожниста вена, 23 – куприково-брижова вена, 24 – ворітна вена нирки, 25 – загальна клубова вена, 26 – сіднична вена, 27 – стегнова вена, 28 – ниркова вена, 29 – задня порожниста вена, 30 – печінкова вена, 31 – ворітна вена печінки, 32 – підшлункова вена, 33 – брижова вена

Венозна частина великого кола кровообігу

Венозна кров від голови збирається парними яремними венами. Зливаючись з парними підключичними венами, вони утворюють праву і ліву передні порожнисті вени, які, в свою чергу, впадають у праве передсердя. Венозна система тулубової частини тіла досить схожа на таку ж у рептилій. Головна відмінність полягає в тому, що черевна вена, яка у плазунів бере участь у формуванні ворітної системи печінки, у птахів функціонально замінена на куприково-брижову вену. Крім того, у птахів частково редукована ворітна система нирок (нирки мають більш досконалу будову). Як і у плазунів, ворітну систему печінки, крім куприково-брижової вени, формує ворітна вена печінки, яка несе кров від шлунково-кишкового тракту.

Задня порожниста вена, утворена злиттям ниркових вен, проходить

транзитом через печінку, таким чином, участі у формуванні ворітної системи печінки не бере. У задню порожнисту вену впадає *печінкова вена*, у якій збирається кров, що пройшла через ворітну систему печінки. Впадає задня порожниста вена у праве передсердя.

У зв'язку з чітким розподілом великого і малого кіл кровообігу усі органи отримують чисту артеріальну кров. Ця обставина, а також швидка циркуляція крові та інтенсивний газообмін зумовлюють високу температуру тіла, в середньому +42 °С, у великих птахів зазвичай +38...+40 °С, а у дрібних сягає +45 °С.

Видільна система. Органи виділення птахів досить схожі на органи виділення у плазунів. У ембріогенезі закладаються тулубові нирки (мезонефрос), які потім, як і у всіх амніот, заміщуються тазовою ниркою (метанефрос).

Відносні розміри нирок у птахів більші, ніж у рептилій і навіть ссавців (рис. 195).

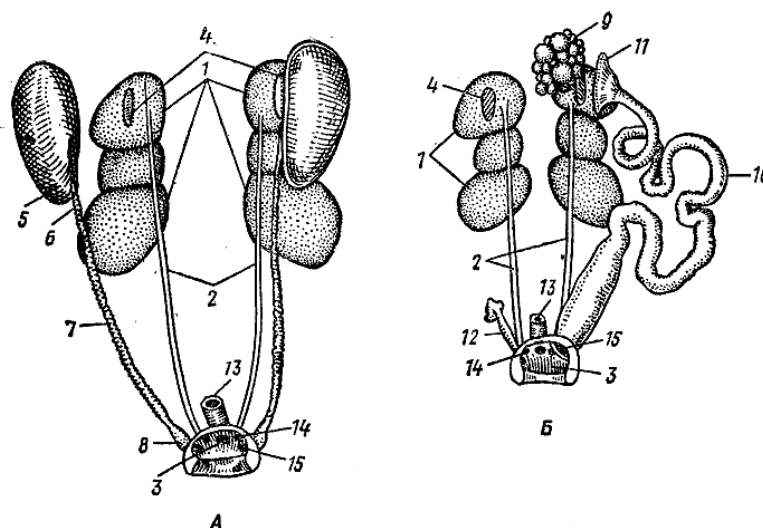


Рис. 195. Сечостатеві органи голуба (схема):

А – самець, *Б* – самка:

- 1 – нирка, 2 – сечовід, 3 – клоака, 4 – наднирники, 5 – сім'яник, 6 – придаток сім'яника,
7 – сім'япровід, 8 – сім'яний пухирець, 9 – яєчник, 10 – лівий яйцевід, 11 – лійка яйцепроводу,
12 – залишок редукованого правого яйцепроводу, 13 – товста кишка,
14 – сечовий отвір, 15 – статевий отвір

Так, у шпака нирки складають 1,2 % маси тіла, у крячка – 1,6 %, у креха – 2,6 %. Великі розміри нирок напряму пов'язані з інтенсивним обміном речовин у птахів. Про це свідчить також велика кількість нефронів у будові нирок. Окрім того, істотні зміни відбуваються у будові самого нефрону.

У птахів вперше в будові нефрону з'являється шпилькоподібний утвір – *петля Генле* (рис. 196). У петлі Генле розрізняють низхідну частину, коліно (згин) та висхідну частину, яка переходить у дистальний, а далі збірний каналець. З сечі у висхідній частині петлі активно, тобто проти градієнту концентрації, поглинаються поживні речовини (йони натрію, вітаміни тощо) і транспортуються з просвіту каналця в тканинну рідину, яка стає гіпертонічною. Нагадаємо, що розчини, які містять таку ж кількість солей, як рідини

внутрішнього середовища (кров, лімфа, тканинна рідина), вважаються ізотонічними, коли в розчині концентрація солей вища – гіпертонічними, коли нижча – гіпотонічними по відношенню до внутрішнього середовища.

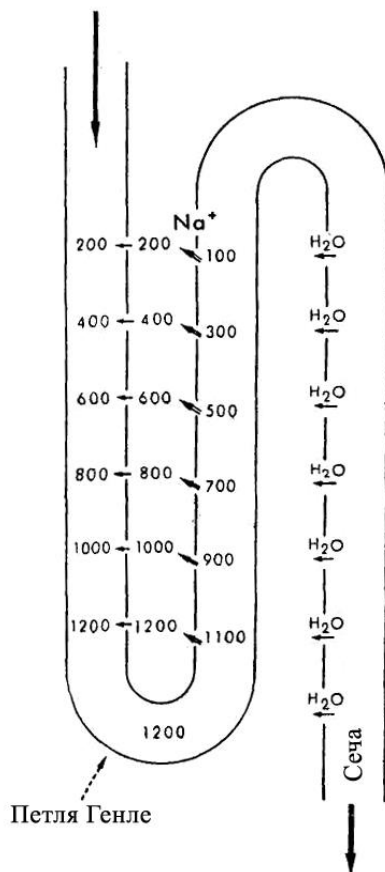


Рис. 196. Петля Генле як протитечійний примножувач у нирках птахів і ссавців

Цифри вказують концентрацію Na^+ , вони довільні, проте демонструють підвищення концентрації у низхідній частині петлі. Косими стрілками показано активний транспорт іонів, а горизонтальними – їх пасивна дифузія

Первинна сеча є ізотонічною, це зрозуміло, оскільки вона є відфільтрованою плазмою крові. У такому вигляді вона надходить у проксимальний звивистий каналець, а з нього – в каналець петлі Генле. Оскільки ці каналці оточені гіпертонічною тканинною рідиною, з просвіту низхідного відділу петлі пасивно виділяється вода. Тому сеча поступово стає гіпертонічною і у такому вигляді надходить до висхідного відділу, де відбувається виділення солей (як зазначалося раніше). Відповідно, сеча, пройшовши висхідний каналець петлі Генле, стає гіпотонічною, та її об'єм значно зменшується, оскільки вона поступово втрачає воду. Гіпотонічна сеча надходить у дистальний звивистий каналець, а звідти – у збірний каналець, продовжуючи при цьому втрачати воду, і стає слабо гіпотонічною вторинною сечею.

Петля Генле значно збільшує довжину каналців нефрону, тому процес реабсорбції стає більш продуктивним. Усі каналці нефрону обплетені кровоносними судинами, які приймають у себе виділені речовини. Нагадаємо, що при цьому має місце протитік сечі в каналці і крові у судинах.

Основним продуктом азотистого обміну у птахів, як і у плазунів, є **сечова кислота**. Такий тип білкового метаболізму, безперечно, обумовлений, по-перше, розвитком яйця у наземному середовищі, при цьому воно практично повністю позбавлене можливості сприймати воду з навколишнього середовища, по-друге, необхідністю резервування продуктів метаболізму для ембріону, що розвивається. А по-третє, сечова кислота є найменш токсичною, тому саме цей продукт метаболізму може накопичуватися впродовж періоду розвитку ембріону. Напевно, саме тому у птахів і не міг виникнути сечовинний тип азотистого обміну, при якому витрати води дуже великі.

Сеча проходить через сечовивідні канали дуже швидко, що пов'язано з поганою розчинністю сечової кислоти та ймовірністю закупорки сечовими солями провідних шляхів. З цим також пов'язана відсутність у птахів сечового міхура. Пояснення щодо відсутності сечового міхура у птахів у зв'язку з польотом є безпідставним. Окрім того, у деяких птахів (морських) є сольові залози, які забезпечують виділення надлишку солі з організму.

Статева система і особливості розмноження. Птахи – роздільностатеві особини. У деяких видів чітко виражений статевий диморфізм. Птахи всі без винятку яйцекладні, зовсім немає живородіння і яйцеживородіння, що, напевно, не можна пояснити лише пристосуванням до польоту. Особливо добре у птахів розвинена турбота про потомство.

Самці мають бобовидні парні сім'яники, які підвішені на брижі біля переднього краю нирок (див. рис. 195). У період розмноження об'єм сім'яників істотно збільшується, наприклад, у зяблика – у 1125 разів, у шпака – у 1500. Є слабко виражені придатки сім'яників (залишок мезонефросу). Від кожного придатку починається сім'япровід (гомолог вольфового каналу), який впадає у клоаку. Є сім'яні пухирці – розширення сім'япроводу, що виконують функцію резервуару для накопичення зрілих сперматозоїдів.

Запліднення у птахів внутрішнє. Копулятивні органи є у небагатьох видів. У більшості птахів запліднення відбувається в результаті притискання клоак.

Статева система самок, за невеликим винятком, асиметрична і складається з **лівого яєчника** та **лівого яйцепроводу** (див. рис. 195). Правий яєчник розвивається іноді у соколоподібних, совоподібних, папугоподібних, гагароподібних, проте функціонує вкрай рідко. Яйцеклітини правого яєчника, якщо вони продукуються, виводяться завжди через лівий яйцепровід. Причина редукції правої половини статевих органів у самок пов'язана з відкладанням відносно великих яєць з твердою оболонкою, причому яйця рухаються по яйцепроводу дуже повільно (1–2 доби).

Яєчник – це зернисте тіло неправильної форми, лежить попереду лівої нирки. Розміри його залежать від зрілості яйцеклітин. Яйцепровід має форму довгої трубки, яка одним боком відкривається у клоаку, а іншим – лійкою (розширена частина яйцепроводу) у порожнину тіла.

Зріла яйцеклітина, багата на жовток, з яєчника потрапляє у порожнину тіла, далі захоплюється лійкою яйцепроводу і рухається по ньому. Яйцепро-

від складається з декількох відділів. Початковий відділ майже по усій довжині (крім верхньої частини, де відбувається запліднення) має велику кількість залоз, які продукують білок, що товстим шаром вкриває яйце. У цьому відділі яйце у курки знаходиться 3–6 годин. У наступному, більш тонкому відділі, яйце вкривається двома оболонками – пергаментною і підшкаралуповою, що триває протягом 5 год. Далі йде матка – відділ з великою кількістю залоз, які формують вапнякову шкаралупу яйця; тут виділяються також пігменти, що зумовлюють забарвлення яйця. У матці яйце знаходиться 12–20 год. Останній відділ яйцепроводу – піхва, він короткий і має сильні м'язи для просування яйця у клоаку і назовні. Весь період проходження яйця по яйцепроводу у курки складає близько доби, у голуба – 41 год.

Птахи ніколи не несуть два яйця протягом доби. У крайніх випадках самка може мобілізувати протягом доби до 10 % своєї кісткової речовини. Основу шкаралупової оболонки складає кальцит (одна з кристалічних форм натрій карбонату). Матеріалом для кристалів кальциту є іони кальцію і карбонат іони, які надходять з плазми крові. Концентрація кальцію у крові в курей і голубів у період розмноження удвічі вища, ніж у самців і самок, які не розмножуються. Проте цей кальцій пов'язаний в основному з формуванням білка. Концентрація вільних іонів кальцію, які формують шкаралупу, приблизно однакова у курей, які несуться, і тих, що не несуться. Коли спостерігається дефіцит кальцію у їжі, птахи перестають відкладати яйця, бо нестача кальцію пригнічує процес овуляції (вихід яйцеклітини з фолікула).

У колібрі масою тіла 1,6–1,8 г маса яйця становить 0,2 г (12,5 %), у африканського страуса і пінгвінів маса яйця складає 1,5 % маси тіла, у дрібних горобцеподібних – до 15–20 %.

Плодючість у птахів нижча, ніж у плазунів, що пов'язано зі зменшенням ембріональної і постембріональної смертності завдяки різноманітним формам турботи про потомство. Великі соколоподібні птахи, пінгвіни, кайри, дрібні колібрі відкладають по одному яйцю, голубоподібні – 2, сивкоподібні – 3–4, горобцеподібні – 5–8, качки – 6–14. Велика за розмірами кладка у великої синиці – 15 яєць, найбільша – у сірої куріпки 22 яйця.

Розмноження у більшості птахів починається шлюбними іграми. Серед птахів є як *моногами* (утворюють пару), так і *полігами* (пари не утворюють навіть на короткий проміжок часу).

В період насиджування яєць у птахів формується насідна пляма (відсутня у гусеподібних і пінгвінів). Більшість птахів починають процес насиджування після відкладання усіх або 2–3 яєць, тоді пташенята з'являються одночасно. Соколоподібні і совоподібні починають насиджувати кладку після відкладання першого яйця, тому у них пташенята вилуплюються з інтервалом у 5–10 діб.

Пташенята, які щойно з'явилися на світ, можуть мати різний ступінь розвитку (рис. 197). У одних птахів (куроподібні, гусеподібні тощо) з яйця виходять зрячі, вкриті пухом і здатні майже одразу самостійно ходити і їсти, це *вивідкові*, або *матуронатні* пташенята. У інших (горобцеподібні, голубоподібні, дятлоподібні та інші) з'являються на світ зовсім безпомічні пта-

шенята – *нагнізді*, або *іматуронатні*. Вони сліпі, голі, тому пересуватися і харчуватися не можуть. Завдання батьків у останньому випадку більш складне, оскільки до періоду навчання пташенят спочатку потрібно їх вигодувати, тому батьки приносять велику кількість їжі, обігрівають і захищають пташенят. У деяких видів пташенята займають проміжне положення, наприклад, пташенята мартинів вкриті пухом і здатні пересуватися самостійно, проте батьки їх вигодовують.

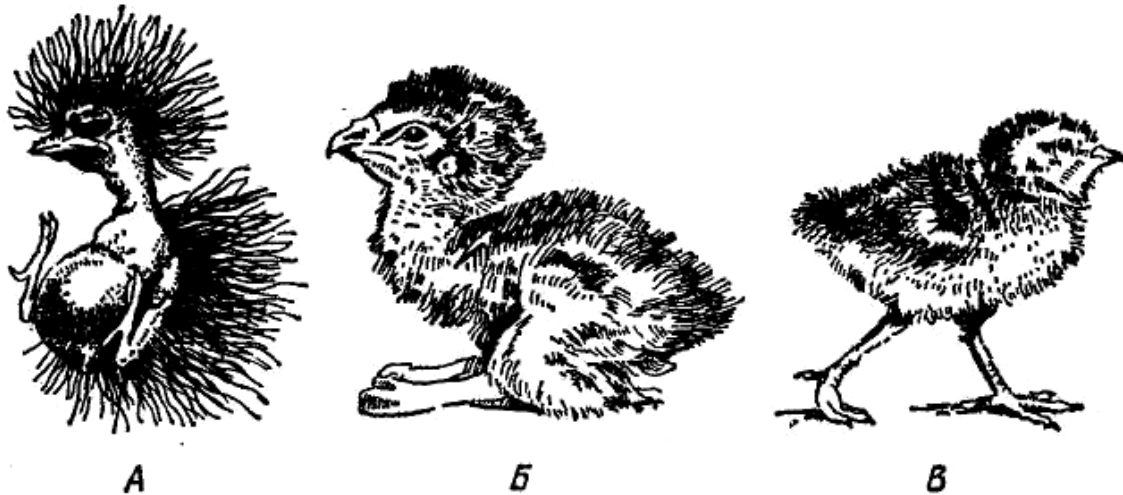


Рис. 197. Одноденні пташенята:

А – іматуронатне пташеня польового щеврика,

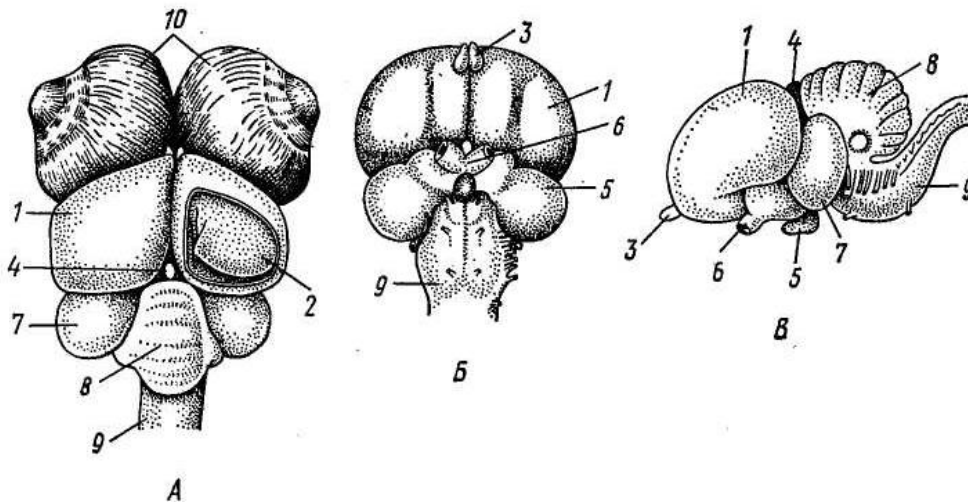
Б – пташеня орла могильника (проміжна група), В – матуронатне пташеня сірої куріпки

Напевно, спочатку у птахів був матуронатний тип розвитку, який відрізняється від розвитку плазунів лише тим, що турбота батьків зменшила постембріональну смертність. Згодом виник іматуронатний тип розвитку, який прискорив постембріональний ріст завдяки інтенсивному вигодовуванню і більш пізньому набуттю терморегуляції. Тому іматуронатні птахи розвиваються швидше. Наприклад, пташенята воронових набувають дорослих розмірів і можуть літати у віці 20–30 діб, а схожі за розмірами матуронатні птахи (гусеподібні, пастушкові) у віці 40–60 діб.

Нервова система птахів складніша, ніж у рептилій, що пов'язано з вищим загальним рівнем організації. Морфологічно це обумовлюється відносно великими розмірами головного мозку. У плазунів маса головного мозку приблизно така ж, як маса спинного мозку. У птахів головний мозок завжди значно більший за спинний, у куроподібних головний мозок становить 150 % порівняно зі спинним, у голубоподібних – 250 %.

Збільшення розмірів головного мозку, в першу чергу, пов'язано зі збільшенням розмірів переднього мозку (рис. 198). Передній мозок складають смугасті тіла. У покриві переднього мозку є скупчення нервових клітин – первинна мантія архіпаліума, а також гомологи елементів неопаліума. Нюхові доли невеликі. Проміжний мозок розвинений слабо. Середній мозок має добре розвинені зорові доли, вони ніби відсунуті в обидва

боки. Мозочок гарно розвинений, він складається з черв'ячка і має поперечні борозди. Довгастий мозок має вертикальний згин, як і у плазунів.



A

Рис. 198. Головний мозок голуба:

A – вгорі з очними яблуками, розтята частина правої півкулі, Б – знизу, В – збоку:

1 – великі півкулі, 2 – смугасте тіло правої півкулі, 3 – нюхові долі, 4 – епіфіз, 5 – гіпофіз, 6 – хіазма і зорові нерви, 7 – зорові долі середнього мозку, 8 – мозочок, 9 – довгастий мозок, 10 – очі

Спинний мозок має потовщення у плечовому і поперековому відділах.

Орган зору. На відміну від інших хребетних, у птахів гарно розвинений зір, виключення – новозеландський ківі. Очі дуже великі за відносними і абсолютними розмірами. Великі розміри очей дозволяють чіткіше розрізняти деталі предметів. Якби у людини очі відповідно до розмірів тіла були, як у орла, то вони були б розміром з апельсин.

У деяких соколоподібних на сітківці колбочок і паличок більше, ніж у людини, тому гострота зору у них значно вища. Наприклад, сапсан бачить галку на відстані одного кілометра.

Акомодація (наведення різкості зображення) здійснюється завдяки зміні кривизни кришталика й одночасно його переміщенню. У більшості птахів очі розташовані по боках голови. Поле зору кожного ока становить 150–170°, але поле бінокулярного зору невелике – 20–30°. У совоподібних і деяких соколоподібних очі зміщені до дзьоба і поле бінокулярного зору тоді збільшується. Усі птахи мають кольоровий зір.

Орган слуху є важливим рецептором орієнтації і спілкування у птахів. Анатомічно він схожий на орган слуху у плазунів, особливо крокодилів. Але у птахів краще розвинений завиток внутрішнього вуха, а єдина слухова кісточка середнього вуха – стремінце – має ускладнену будову і більшу рухливість. Барабанна перетинка знаходиться нижче від рівня шкіри, і до неї веде канал – зовнішній слуховий прохід, по краю якого у частини видів утворюється складка шкіри – зачаток зовнішнього вуха (добре розвинений у совоподібних). Птахів з погано розвиненим слухом, напевно, немає. Більшість птахів чують у діапазоні від 30 до 20 тис. Гц. Деякі птахи здатні до ехолокації. Гострий слух і здатність до акустичного аналізу пов'язані у птахів зі здатністю видавати

різноманітні звуки, які мають важливе біологічне значення.

Орган нюху. Раніше вважали, що нюх у птахів розвинений слабо, бо слабо розвинені нюхові долі переднього мозку. Однак порівняно з плазунами у птахів більша площа носової порожнини і нюхового епітелію. У новозеландських ківі нюх є головним аналізатором у пошуках їжі (між іншим, у ківі відносно малі очі). Краще розвинений нюх у птахів, які живляться падаллю. До 30-х років минулого сторіччя лишалося загадкою, як грифи знаходять їжу, бо, ширяючи над кронами дерев, її неможливо помітити. Допоміг випадок. Нафтова компанія шукала місце пошкодження і витоку газу у газопроводі. Ці місця виявляли по грифах. Вони вловлювали запах газу дуже швидко, бо він нагадує запах гнилого м'яса.

Орган смаку представлений смаковими цибулинами у роті, які розрізняють солоне, солодке та гірке.

Високо розвинена нервова система птахів обумовлює їх складну поведінку, у тому числі і соціальну. У них легко виробляються умовні рефлексії, особливо у воронових, папуг. Проте основним регулятором поведінки лишаються безумовні рефлексії, при цьому птахи демонструють найбільш складну інстинктивну поведінку серед хребетних тварин.

Еволюційна історія Птахів

У кінці XIX ст. багатьох захопила ідея походження птахів від динозаврів типу *компогнатус*, яка вперше була висвітлена **Томасом Гекслі** (1866). Він же був автором гіпотези про деревний спосіб життя предків птахів, у яких поступово розвивалися крила внаслідок пристосування до плануючого польоту при стрибках із дерева на дерево.

У 1890 р. **С. Віллістон** висунув досить екстравагантну гіпотезу про походження птахів від бігаючих біпедальних динозаврів, які мешкали у відкритих ландшафтах. За Віллістоном, наземні предки птахів переходили до польоту від бігу або стрибків за допомогою змахуючих рухів передніх кінцівок, які поступово перетворилися на крила.

І "деревна", і "бігаючі" гіпотези по-різному тлумачать набуття предками птахів здатності до польоту, проте вони констатують, що предками птахів були динозаври. Безпосередніх предків птахів почали шукати серед давньої і примітивної групи архозаврів – *псевдозухій*. Їх луски розглядалися як зачатки майбутнього пір'я.

У XX ст. поширення набула так звана **комбінована теорія** походження птахів: псевдозухії, хоча і вели деревний спосіб життя, але попередньо пройшли у своїй еволюції стадію біпедальних бігаючих тварин.

Хто ж є попередниками птахів?

Археоптерикс

Кількість відомих екземплярів археоптерикса збільшилася до 8 – всі вони з верхньої юри Баварії південної частини Німеччини (рис. 199). З самого початку появи археоптерикса на науковій арені відмічалось, що у його будові **більше рептилійних ознак**. Саме наявність оперення дозволила віднести його до птахів.



Рис. 199. Скелет та реконструкція археоптерикса

Як довів англієць **Алік Уокер**, будова пір'я археоптерикса принципово відрізняється від такого у сучасних птахів. Опахала їх пір'я мають суцільну структуру, не поділену на борідки та гачечки.

На симпозіумі (1999 р.) з питання походження птахів **Мері Швайцер** з університету Колорадо виступила з доповіддю про мікроструктуру пір'я птахів крейди, досліджених під скануючим електронним мікроскопом. Вона показала, що серед них є три принципово різні типи мікроструктури пера. Ці дані підтверджують гіпотезу про **неодноразове походження пір'я в еволюції рептилій**.

Вчені порівняли відбитки археоптерикса, знайдені в Німеччині (1880 р.), рештки анхіорніса, знайдені у Китаї (2009 р.), та сучасних птахів. Археоптерикс мав дуже дивні крила, з декількома шарами махових пер. Крила динозавра анхіорніса склалися з багатьох простих пір'яних смуг, що накладалися одна на одну (рис. 200). Єдиний птах, оперення якого дуже віддалено нагадує крила анхіорніса, – пінгвін.

У 2010 р. вчені з'ясували, якого кольору було перо археоптерикса (рис. 201). Для цього дослідники вивчили за допомогою електронного мікроскопа залишки **меланосом** – клітин, що колись містили пігменти меланіни (рис. 202). Порівнюючи їх форму і розміри з параметрами меланосом сучасних птахів, були зроблені висновки про забарвлення оперення у викопних тварин. Палеонтологи Університету Брауна вивчили 115 зразків пір'я сучасних птахів і констатували: знайдене перо археоптерикса з імовірністю 95 % було колись **чорним**.

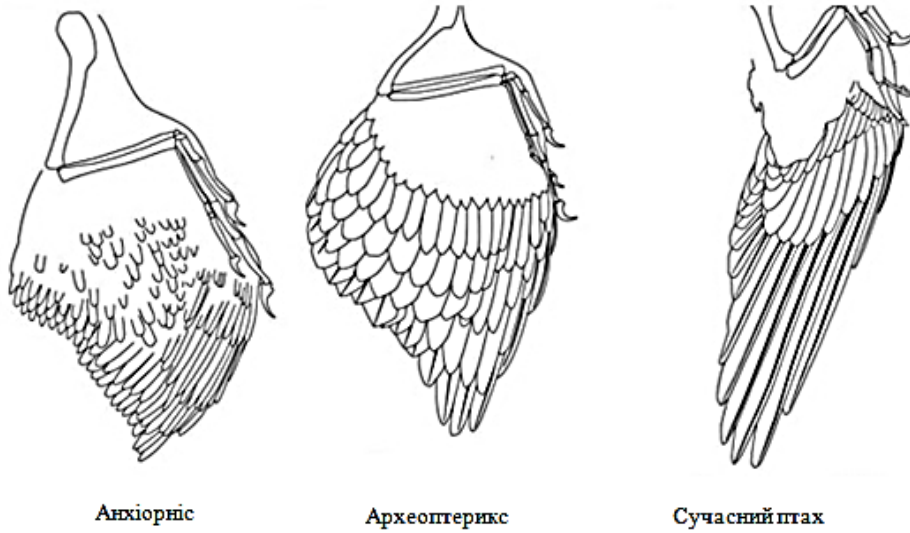


Рис. 200. Реконструкція оперення у різних представників



Рис. 201. Перо археоптерикса, виявлене у 1861 р. німецьким палеонтологом фон Майєром

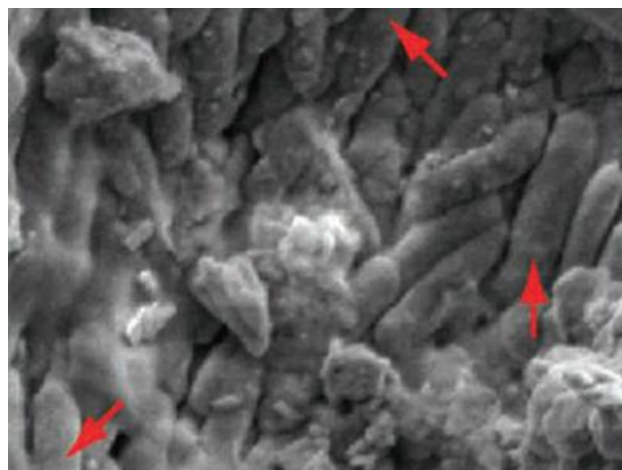


Рис. 202. Фото пера під скануючим мікроскопом

Сьогодні вчені, детально вивчивши особливості будови очниць та кісток археоптерикса, вважають, що він вів нічний спосіб життя. Деякі фахівці вважають, що міг добре літати. Можна назвати ще низку фактів, за якими сучасні віялохвості птахи не могли бути нащадками археоптерикса (наявність у археоптерикса парних яйцеводів, діафрагми, відповідно й іншої динаміки дихання, будова стопи, опістоцельні шийні хребці тощо).

Таким чином, археоптерикс не є більше прямим предком сучасних птахів.

Хто ж був предком віялохвостих птахів?

Протоавіс

У 1991 р. американський палеонтолог індійського походження **Шанкр Чаттерджі** описав вид птаха, назвавши його **Protoavis**. Ці кістки з відкладів на 75 млн р. більш давні, ніж юрського археоптерикса (рис. 203).

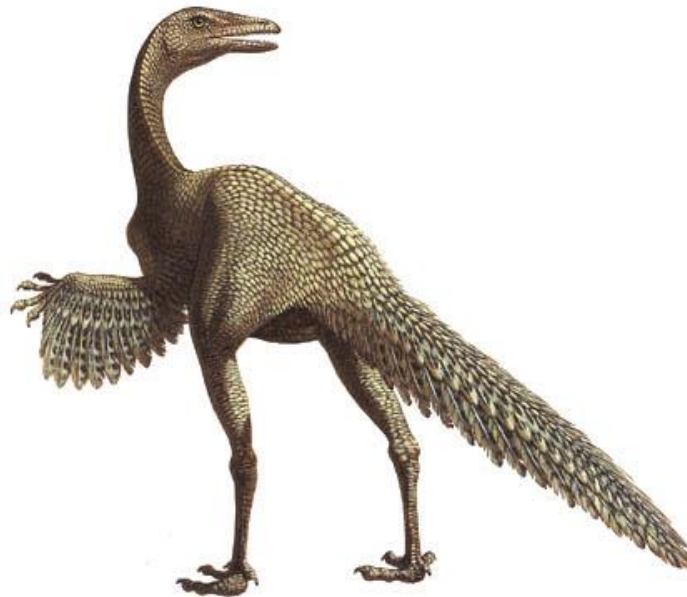


Рис. 203. Реконструкція протоавіса

Будова скелета протоавіса має низку прогресивних ознак. В першу чергу це широка та тонкостінна мозкова коробка, гетероцельні шийні хребці, видовжені коракоїд та лопатка, глибокі ями на клубових кістках для нирок тощо.

Отже, **протоавіса можна вважати попередником сучасних віялохвостих птахів** (рис. 204), проте не всі вчені з цим погоджуються (рис. 205). Відповідь лишається відкритою.

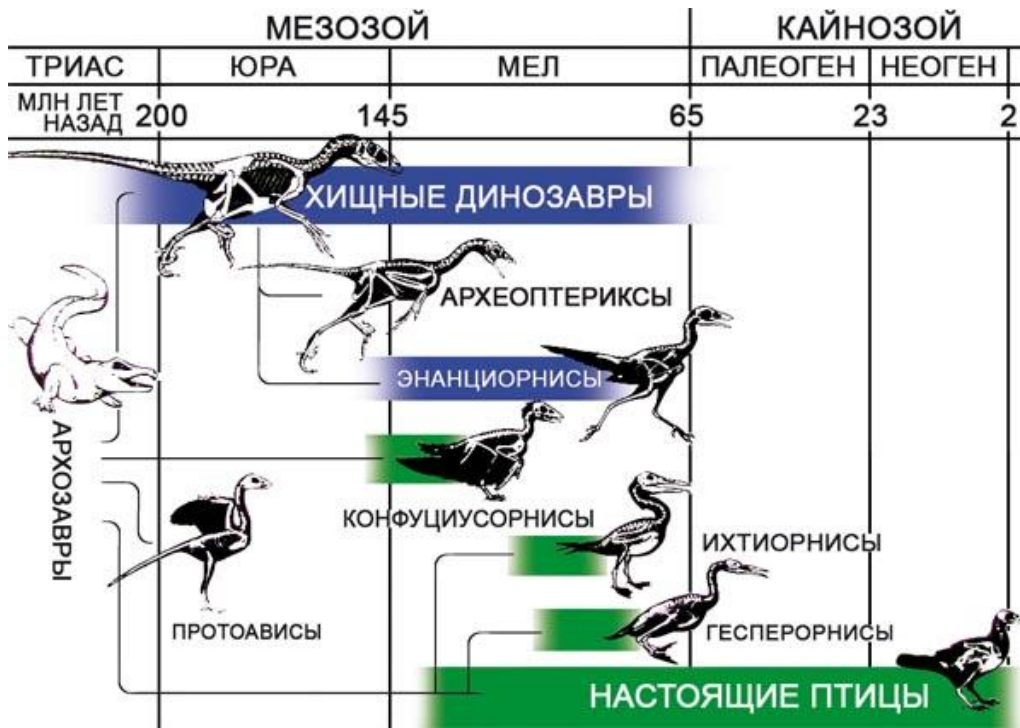


Рис. 204. *Одне з сучасних уявлень про можливість походження різних гілок оперених істот від архозаврів*

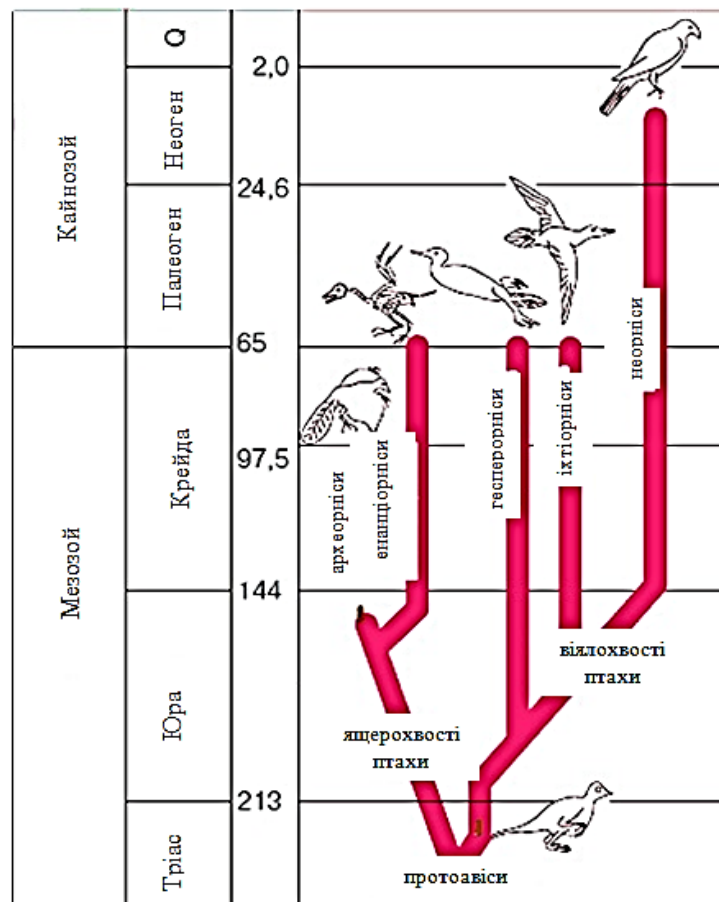


Рис. 205. *Філогенія класу Птахи за Є. Курочкіним*

Предки птахів, можливо, були чотирикрилими?

У юрських відкладах провінції Ляонінь (Китай) знайдено добре збережений екземпляр опереного динозавра **анхіорніса** (розміром з ворону). Він жив на декілька мільйонів років раніше, ніж археоптерикс. Знахідка показала, що попередники птахів мали оперені не тільки крила, а й ноги (рис. 206).



Рис. 206. Реконструкція анхіорніса

Сьогодні відомо вже чимало знахідок чотирикрилих оперених динозаврів. У ході еволюції птахів пір'я на ногах редувалося. Вчені не впевнені: анхіорніс краще літав чи бігав (його ноги більше схожі на ноги бігуна). Як саме він використовував це пір'я на ногах – невідомо. ***Можливо, анхіорніс і є базальною твариною для птахів.***

Більше читайте на сайті: http://elementy.ru/novosti_nauki/431153.

Відомі на сьогодні сенсаційні знахідки мезозойських птахів.

Нові знахідки мезозойських птахів дають аргументи для розуміння родинних зв'язків археоптерикса. У 1981 р. англійський вчений Уокер відкрив нову групу птахів, названу **енанціорнісами**, що означає "***протилежні птахи***" (верхня крейда Південної Америки). Подальший розвиток палеоорнітології довів, наскільки вдалою була назва (рис. 207).



Рис. 207. Реконструкція енанціорніса

Згодом відбувся справжній бум відкриттів цих птахів. Навіть не зрозуміло, чому вони так довго лишалися невідомими науці.

Сьогодні відомо, що енанціорніси були дуже різноманітною і поширеною у крейді групою птахів. Рештки знайдено на всіх материках, окрім Антарктиди. Вони були різні за розмірами, з зубами та без зубів, водні, бігаючі та деревні, всі добре літали. *Проте в кінці крейди вони вимерли.*

Анатомія і функціональна морфологія енанціорнісів – досить цікава та інтригуюча. З першого погляду, вони нагадують сучасних птахів, є риси подібності й у будові скелета, проте відмінностей ще більше (кріплення лопатки з коракоїдом, опістоцельні хребці шийного відділу тощо). Ці відмінності говорять, проте, що досягнуто цей рівень зовсім іншим шляхом, незалежно від віялохвостих птахів, а тому зовнішню схожість не можна вважати гомологічною.

Стінки кісток енанціорнісів мають зони прискороного і сповільненого росту впродовж усього життя, аналогічно річним кільцям дерев. А це є свідченням зовсім іншого, порівняно з сучасними птахами, рівня обміну речовин, можливо, неповної *гомойотермії*. ***У сучасних птахів кістки виростають у перші місяці життя.***

Отже, енанціорніси, ззовні схожі на сучасних птахів, насправді демонструють ще один шлях виходу рептилій у повітряне середовище, чому гарно відповідає переклад назви з грецької – "***протиптах***".

З верхньої юри або нижньої крейди північно-східного Китаю недавно став відомим незвичний птах ***конфуціосорніс*** (священний птах Конфуція). Типовий вид представлений декількома тисячами екземплярів. Ці птахи, розміром з голуба, мали дуже архаїчну будову скелета, дещо схожу на археоптерикса. Проте у них беззубий дзьоб, великі махові, рульові та дрібні покривні пера, у деяких на потилиці був "чуб" (рис. 208).

За будовою скелета конфуціосорніси ближчі до віялохвостих птахів.

Їх прогресивні ознаки: великі лобні кістки; двоголівчата квадратна кістка; гетероцельні шийні хребці; формування цівки; високодиференційоване оперення.



Рис. 208. Реконструкція конфуціосорніса

Примітивні риси: діапсидна конструкція виличних дуг; збереження заочної кістки; відсутність кіля; товста бумерангоподібна виличка. Крім того, є низка специфічних рис у будові. *Така мозаїка прогресивних та архаїчних рис в організації конфуціосорнісів дозволяє вважати їх відособленою лінією еволюції класу Aves.*

Справжні неорнісові птахи, з рядів існуючих і сьогодні, відомі з відкладів верхньої крейди, віком 70–90 млн р. Це альбатроси, баклани, гагари, описаний навіть верхньокрейдяний папуга (хоча не всі вчені з цим згодні). *Ці дані вказують, що справжні неорнісові птахи вже існували у ранній крейді, а у пізній вже існували і сучасні ряди.* Проте не всі фахівці так вважають.

У підклас віялохвостих входять гесперорніси (рис. 209), іхтіорніси (рис. 210), неорніси. Вони мають низку прогресивних ознак: шийний відділ має більше 9 хребців, сінсакрум формують не менше 10 хребців, лобкові кістки не з'єднуються тощо.



Рис. 209. Реконструкція та скелет гесперорніса

Раніше вважали, що динозаври, які мали пташині ознаки, були невеликими за розмірами. Проте у 2007 р. в Китаї був знайдений птахоподібний велетень, масою близько 1,5 т.



Рис. 210. Реконструкція та скелет іхтіорніса

Чудовисько, назване *гігантораптором*, проживало в Китаї у пізній крейді. Дослідження структури кісток дозволили констатувати, що знайдений динозавр загинув на 11 році життя (вік визначили за "річними кільцями"). Він вже був дорослим, але продовжував рости (рис. 211).

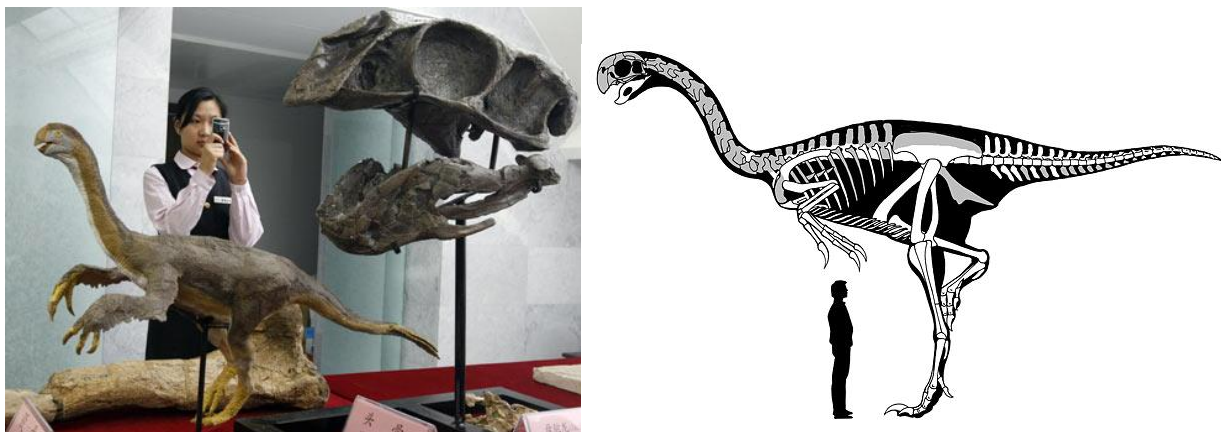


Рис. 211. Гігантораптор

Відбитки пір'я не збереглися, проте вчені припускають, що пір'я було на передніх кінцівках і на хвості та виконувало терморегуляційну функцію. Гігантораптор мав пташиний беззубий дзьоб.

Ще одні викопні велетні пташиного світу *фороракаси* – великі нелітаючі хижі птахи з ряду журавлеподібні, мешкали у Південній Америці близько 62 млн р. тому, тобто майже одразу після вимирання динозаврів (рис. 212). Багато

палеонтологів вбачають тісний зв'язок між цими подіями. Зникнення динозаврів звільнило екологічну нішу двоногого бігаючого хижака, яку зайняли їх найближчі родичі – птахи.

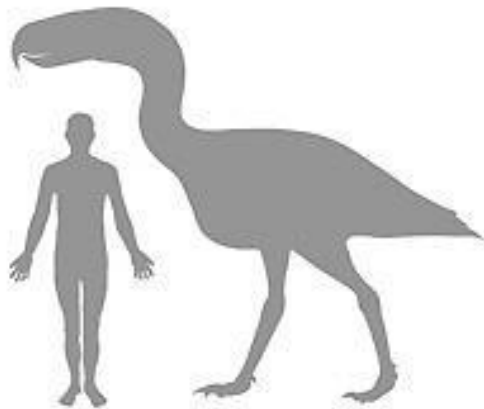


Рис. 212. Фороракас

Родина фороракаси представлена найбільшими птахами усіх часів. Їх зріст сягав 3 м і більше. У 2006 р. палеонтологи знайшли в Аргентині череп фороракаса довжиною 716 мм – це найбільший пташиний череп, відомий науковцям. Разом з черепом знайшли кістки ніг, які виявилися надзвичайно довгими і тонкими. Скоріше за все ці птахи дуже гарно бігали.

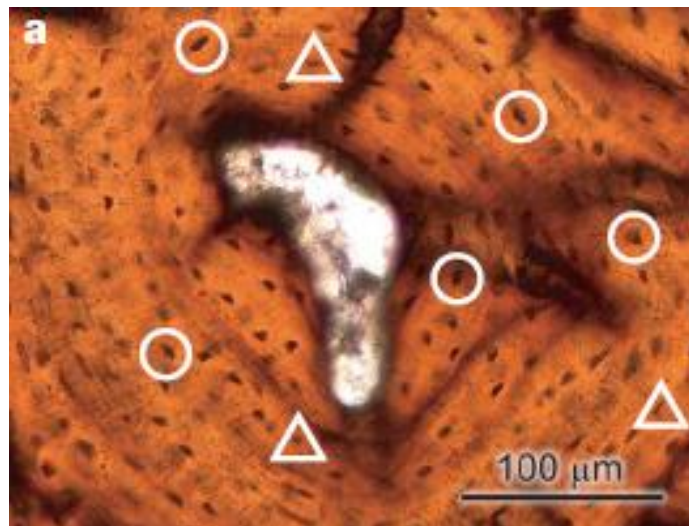
У журналі "Nature" 2007 р. була опублікована стаття про **розміри геномів динозаврів та птахів**. Винахідливість вчених, які виконали цю роботу, викликає захоплення. **У досліджуваних викопних кістках, де ДНК вже не зберігається**, видно невеликі порожнини, у яких за життя тварин знаходилися **остеоцити** (рис. 213). Відомо, що розмір геному в деяких групах тварин позитивно корелює з розміром остеоцитів.

Автори скористалися цією можливістю, щоб відповісти на запитання, яке давно хвилює вчених: коли і чому у предків сучасних птахів відбулося радикальне зменшення розмірів геному?

Пташиний геном значно менший, ніж у інших тетрапод. Геном сучасних птахів складає від 0,97 до 2,16 млрд пар нуклеотидів. Для порівняння: у жаб – 6,0, у крокодила – 3,21, у миші – 3,3, у людини – 3,5.

Вчені виміряли остеоцити у 31 виду динозаврів і викопних птахів. Як з'ясувалося, геноми птахотазових динозаврів мали середній розмір 2,5 млрд пар

нуклеотидів (як у сучасних рептилій), у ящеротазових – в середньому 1,78 млрд пар. Отже, птахи успадкували зменшений геном від **ящеротазових динозаврів**, а не набули його як пристосування до польоту.



*Рис. 213. Розріз ліктьової кістки аллозавра.
Колами і трикутниками обведені різні типи остеоцитів*

Хоча залежність розмірів геному і здатність до польоту все одно очевидна, у нелітаючих птахів геном більший, менший геном також у рукокрилих. Напевно, зменшення геному у ящеротазових динозаврів слід розглядати не як адаптацію до польоту, а як преадаптацію.

Модульна контрольна робота № 3

Клас Птахи

Тестові завдання

1. Ділянки шкіри птахів, позбавлені пір'я, називаються:
 - а) аптеріями,
 - б) птериліями,
 - в) антеридіями,
 - г) хоанами.
2. Хребці у птахів:
 - а) процельні,
 - б) гетероцельні,
 - в) опістоцельні,
 - г) амфіцельні.
3. Кровоносна система птахів характеризується:
 - а) редукцією правої дуги аорти,
 - б) редукцією лівої дуги аорти,
 - в) наявністю двох дуг аорти,
 - г) редукцією двох дуг аорти.
4. Видільна система птахів представлена:

- а) метанефросом,
 - б) мезонефросом,
 - в) пронефросом,
 - г) метанефридіями.
5. Які птахи **ніколи** не насиджують яйця:
- а) страус,
 - б) смітні кури,
 - в) зозулі,
 - г) пугачі.
6. Зростанням яких кісток утворена цівка:
- а) усіх кісток плесна і передплесна,
 - б) кісток гомілки і проксимального ряду кісток передплесна,
 - в) кісток плесна і дистального ряду кісток передплесна,
 - г) усіх кісток передплесна.
7. У птахів розвинені і функціонують:
- а) обидва яєчники і яйцеводи,
 - б) правий яєчник і правий яйцевід,
 - в) лівий яєчник і лівий яйцевід,
 - г) тільки два яйцеводи.
8. Функцію голосового апарату птахів виконують:
- а) нижня гортань,
 - б) верхня гортань,
 - в) повітряні мішки,
 - г) нижня і верхня гортань.
9. Воло – це:
- а) відділ шлунка,
 - б) розширення стравоходу,
 - в) розширення трахеї,
 - г) відділ кишківника.
10. У птахів відсутня:
- а) товста кишка,
 - б) пряма кишка,
 - в) тонка кишка,
 - г) дванадцятипала кишка.
11. Голова у сов може повертатись на:
- а) 90 °,
 - б) 180 °,
 - в) 310 °,
 - г) 270 °.
12. У кого з названих представників найкраще розвинені слинні залози:
- а) дрімлюги,
 - б) стрижі-салангани,
 - в) курині,
 - г) ластівки.

13. У яких птахів у пташенят проявляється рефлекс викидання яєць та інших пташенят з гнізда:
- а) лелек,
 - б) горобців,
 - в) зозуль,
 - г) сов.
14. Сінсакрум утворений:
- а) кістками тазового поясу,
 - б) хребцями грудного відділу,
 - в) хребцями шийного відділу,
 - г) хребцями крижового відділу,
 - д) хребцями поперекового відділу,
 - є) хребцями хвостового відділу,
 - ж) першими хвостовими хребцями.
15. У вилочку у птахів зростаються:
- а) лопатки,
 - б) коракоїди,
 - в) ключиці,
 - г) тазові кістки.
16. Другий шийний хребець птахів називається:
- а) епістрофей,
 - б) атлант,
 - в) колеоптиль,
 - г) пігостиль.
17. Продуктом азотистого обміну у птахів є:
- а) сечовина,
 - б) сечова кислота,
 - в) амоніак,
 - г) сечова кислота і амоніак.
18. Пір'я птахів розташоване на хвості називають:
- а) маховим,
 - б) покривним,
 - в) рульовим,
 - г) пуховим.
19. Попередником сучасних птахів вважають:
- а) анхіорніса,
 - б) археоптерикса,
 - в) протоавіса,
 - г) енанціорніса.
20. У птахів відділів шлунку:
- а) 1,
 - б) 2,
 - в) 3,
 - г) 4.
21. У птахів камер серця:

- а) 1,
 - б) 2,
 - в) 3,
 - г) 4.
22. *За наявністю виличних дуг і ям у птахів тип черепа:*
- а) анпсидний,
 - б) діапсидний з редукованою нижньою виличною дугою,
 - в) діапсидний з редукованою верхньою виличною дугою,
 - г) синапсидний.
23. *За кріпленням щелепної дуги до нейрокраніуму у птахів тип черепа:*
- а) аутостилічний,
 - б) гіостилічний,
 - в) амфістилічний,
 - г) тропібазальний.
24. *У якого птаха маса пір'я більша за масу скелету:*
- а) серпокрильця чорного,
 - б) фрегата,
 - в) кондора,
 - г) африканського страуса.
25. *Найбільш майстерним будівельником гнізд у нас на території є:*
- а) садова горлиця,
 - б) велика синиця,
 - в) беркут,
 - г) синиця ремез.
26. *Найрозумнішими птахами вчені вважають:*
- а) хатнього горобця,
 - б) сороку,
 - в) крука,
 - г) сапсана.
27. *Найменш розумними серед птахів вчені вважають:*
- а) лелеку білого,
 - б) грака,
 - в) фазана,
 - г) одуда.
28. *Вчені припускають, що пір'я археоптерикса було:*
- а) білим,
 - б) сірим,
 - в) чорним,
 - г) різнокольоровим.
29. *Найбільшим птахом фауни України є:*
- а) африканський страус,
 - б) каліфорнійський кондор,
 - в) дрофа,
 - г) беркут.
30. *Найменшим птахом фауни України є:*

- а) колібрі,
- б) жовтоголовий королик,
- в) вівчарик жовтобровий,
- г) горобець польовий.

Задачі та творчо-фахові завдання

1. У птахів, на відміну від плазунів, є тонкостінний залозистий і товстостінний м'язовий шлунок. У залозистому шлунку на їжу діє травний сік, який виділяється його залозами. В м'язовому шлунку їжа перетирається камінцями при скороченні його стінок. У зв'язку з чим відбулося у птахів розділення шлунка на залозистий і м'язовий?
2. Звичайна зозуля не будує гнізда і не вигодовує пташенят. Яйця самка відкладає по одному в гнізда співочих птахів. У зв'язку з чим у зозуль виробився гніздовий паразитизм?
3. Скелет голуба важить тільки 4,4% від його маси тіла, тоді як у співрозмірного з ним ссавця – білого пацюка – частка скелета становить 5,6%. Чим можна пояснити таку різницю? Відповідь обґрунтуйте.
4. Деякі птахи (кури, індики) що мають відносно розвинені грудні м'язи, (так зване “біле м'ясо”), проте не здатні використовувати їх для польоту. Навпаки, “темне м'ясо” – м'язів ніг цих птахів – дозволяє їм швидко бігати. З чим пов'язаний різний колір м'язів і їх працездатність?
5. У гнізді сірої куріпки можна знайти до 24 яєць, у гнізді сокола – 2-4, чорного грифа – всього 1 яйце. Чисельність цих видів птахів зберігається у природі приблизно на одному рівні. Чим можна пояснити такі відмінності у кількості відкладених яєць?
6. Цих невеликих птахів часто ввечері можна побачити біля кіз або овечок. При появі людини, собаки або кішки птахи швидко вилітають з під ніг кози чи вівці. Що вони там роблять? Звичайно, ласують молоком, думають деякі люди про дрімлюг (рос. - козодоїв). Чи так це насправді?
7. Часто в науковій літературі про птахів вживається термін “яйцевий зуб”. Що це таке? Яке біологічне значення цього утвору?
8. Розглядаючи махове контурне перо птаха, легко помітити несиметричність опахала. Одна його сторона значно більша за розміром, ніж інша. Чому?
9. *Доповніть загальну характеристику класу Птахи, вставляючи пропущені слова.*

Пойкілотермні чи гоміотермні (правильне підкреслити) тварини. Тіло вкрите _____, із залоз розвинена лише _____. Передні кінцівки представлені _____, на задніх розміщена різна кількість _____. Скелет внутрішній, побудований з _____ речовини й складається з таких відділів _____ . Характеризується легкістю, що зумовлено _____. Травна система наскрізна, починається _____, закінчується _____. Кровоносна система _____ типу, складається з _____ кіл кровообігу. Камер серця _____. Дихання звичайне чи подвійне (правильне підкреслити), його суть _____

_____ . Видільна система представлена парними _____, сечовий міхур є, немає (правильне підкреслити), продуктом азотистого обміну є _____ . Головний мозок складається з таких відділів _____ . Роздільностатеві тварини.

Запліднення _____, розвиток _____ .

10. З'ясуйте систематичне положення *Passer domesticus*

Тип

Підтип

Розділ

Надклас

Клас

Підклас

Наряд

Ряд

Модуль 4

Клас *Mammalia* Ссавці

Ссавці – високоорганізований клас хребетних тварин, який нараховує близько 4750 сучасних видів. Вони мають такі прогресивні риси організації:

- високий рівень розвитку центральної нервової системи, в першу чергу, кори півкуль переднього мозку – центру вищої нервової діяльності. Центральна нервова система забезпечує складні форми поведінки;

- високий рівень обміну речовин і добре розвинену систему терморегуляції, яка забезпечує тваринам відносно високу і постійну температуру тіла та сталість внутрішнього середовища;

- важливою перевагою є внутрішньоутробний розвиток плоду, живонародження та вигодовування дітей молоком на початкових етапах постнатального розвитку. При цьому ссавці турбуються про нащадків, вони їх оберігають, навчають, готують до самостійного життя.

Поряд з перерахованими особливостями, що характеризують загальний прогресивний розвиток ссавців, їм властиві такі морфологічні риси:

- тіло ссавців (за деяким винятком) має волосяний покрив або шерсть;
- шкіра залозиста;
- череп з'єднується з хребетним стовпом двома потиличними відростками;
- зуби диференційовані, знаходяться в альвеолах і змінюються протягом життя;
- нижня щелепа представлена однією зубною кісткою;
- середнє вухо складається з трьох слухових кісточок – молоточка, коваделка та стремінця;
- кінцівки розташовуються під тілом, а суглоби – ліктьовий і колінний – є різноспрямованими;

- при повному розподілі артеріальної і венозної крові серце чотирикамерне, зберігається одна ліва дуга аорти, еритроцити без'ядерні.

Ці особливості зумовили широке поширення ссавців у найрізноманітніших умовах.

Зовнішні покриви. Шкіра ссавців поліфункціональна. Вона виконує захисну функцію, бере участь у терморегуляції, сприяє вираженню статевого диморфізму, частково через шкіру йде процес дихання і виділення. Саме тому шкіра має складну будову (рис. 214).

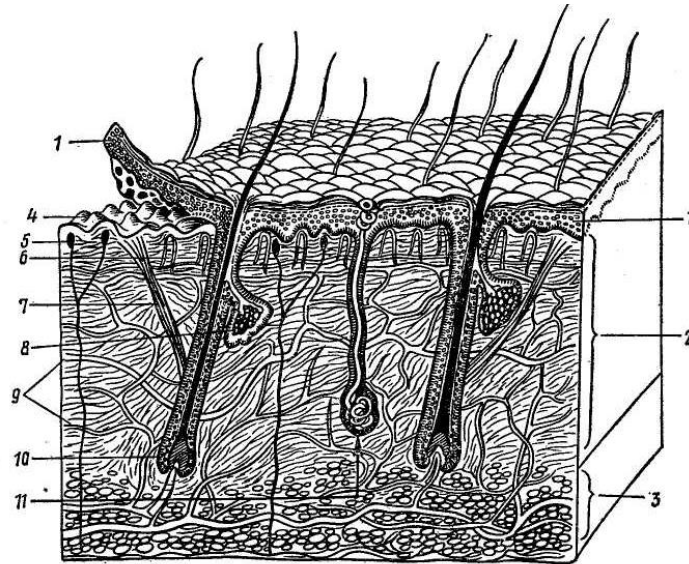


Рис. 214. Будова шкіри ссавців:

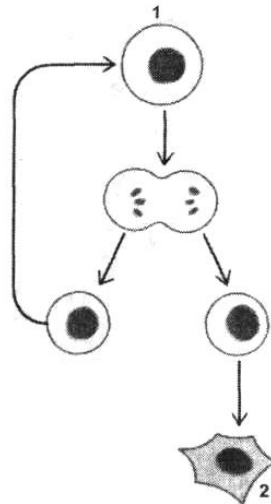
1 – епідерміс, 2 – коріум, 3 – підшкірна жирова клітковина, 4 – дермальні сосочки, 5 – нервові закінчення, 6 – капіляри, 7 – м'яз, що забезпечує рух волосся, 8 – сальна залоза, 9 – кровоносні судини, 10 – корінь волосся, 11 – потова залоза

Як і в інших хребетних, шкіра складається з 2 шарів: *багат шарового епідермісу* і *коріуму*. В основі епідермісу лежить *ростковий, або мальпігієвий, шар* епітеліальних клітин, які інтенсивно розмножуються і дають початок шарам, що лежать вище. Верхні шари поступово зроговівають, позбавляються ядер і заповнюються білком кератогіаліном, ці відмерлі клітини утворюють поверхню шкіри.

Забарвлення шкіри зумовлюють пігменти, які у вигляді зерен меланіну знаходяться у ростковому шарі. Нижній шар епідермісу має заглибини, у які входять сосочки коріуму, а це забезпечує міцність з'єднання обох шарів і збільшує площу сутикання, оскільки в епідермісі немає кровоносних судин і нервових закінчень.

Відновлення клітин відбувається за рахунок росткового шару, у якому знаходяться стовбурові клітини. При поділі стовбурової клітини утворюються дві дочірні клітини, які не відрізняються між собою будовою, проте мають неоднакову детермінацію. При цьому одна з них детермінується (спрямовується генетично) у функціональну клітину епідермісу і згодом проходить

усі стадії диференціації, після чого відмирає і відпадає у складі лусочки. Друга клітина функціонально не детермінується і зберігає властивості стовбурової клітини, вона ніколи не диференціюється і стає "безсмертною", звичайно в межах життя самого організму (рис. 215). У коріумі велика кількість кровоносних судин, нервів, волосяних цибулин, м'язів, пігментних клітин. Нижній шар коріуму утворений сполучною тканиною – підшкірною жировою клітковиною.



*Рис. 215. Доля нащадків стовбурової клітини:
1 – стовбурова клітина, 2 – термінально диференційована клітина*

Найбільшого розвитку коріум досягає у водних тварин – китів, тюленів, у яких у зв'язку з повною або частковою втратою волосяного покриву і фізичними особливостями водного середовища він виконує термоізоляційну функцію. Одночасно жир зменшує щільність тіла і збільшує плавучість тварини. У деяких наземних тварин також є значні запаси підшкірного жиру. Особливо інтенсивно накопичують жир види, які впадають у сплячку (ховрахи, сурки, борсуки тощо), для них жир є основним енергетичним матеріалом.

Товщина шкіри різна у різних видів. Як правило, у видів, що населяють холодні райони і мають значний волосяний покрив, шкіра тонка. Дуже тонка і неміцна шкіра у зайців, до того ж вона бідна на кровоносні судини, це має пристосувальне значення. Хижак, що схопив зайця за шкіру, легко вириває з неї шматок, а сам заєць при цьому тікає. Утворена рана майже не кровоточить і швидко загоюється.

Похідні епідермісу. Епідерміс дає початок багатьом похідним шкіри, основні з них: волосся, нігті, кігті, копита, роги, луски. Найбільш характерним утворенням епідермісу є волосяний покрив. Він виконує термоізоляційну функцію, виступає рецептором дотику, захищає шкіру від пошкоджень, ектопаразитів, забезпечує аеро- та гідродинамічність тіла, видоспецифічність забарвлення. Лише у деяких тварин немає волосяного покриву, зокрема у китоподібних, носорога, слона, бегемота.

Волосся розвивається з епідермального зачатку, занурюючись у коріум

(рис. 216). Зовнішні шари епідермального зачатку дають початок волосяній сумці з сальними залозами; з внутрішніх – утворюється власне волосся. Його ріст відбувається за рахунок базальних клітин (основа волосини). Вся волосина, окрім базального шару, – мертва структура. Сформоване волосся складається зі *стержня* (виступає над поверхнею шкіри) і *кореня*. У стержні є серцевина, вона має порожнисту будову і складається зі сплюснених зроговілих клітин із прошарком повітря. Особливо багато повітря у волоссі мешканців холодного клімату. Серцевину оточує корковий шар, що складається зі зроговілих клітин. Цей шар забезпечує міцність і пружність волосини, в ньому містяться пігменти. Зовні корковий шар вкритий шкірочкою, її формують плоскі та прозорі рогові клітини, розташовані черепицеподібно.

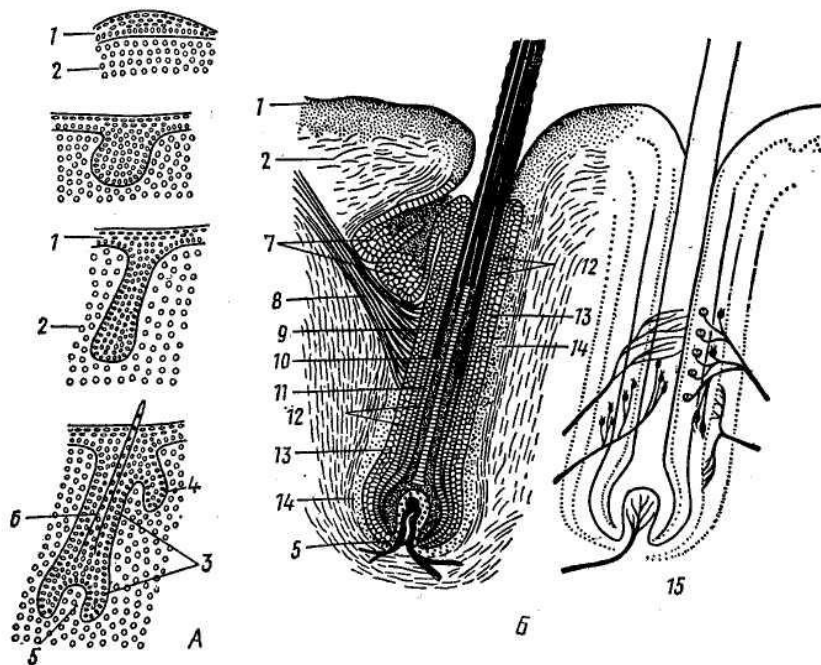


Рис. 216. Розвиток (А) та будова (Б) волосся:

- 1 – епідерміс, 2 – коріум, 3 – зачаток піхви волосини, 4 – зачаток сальної залози,
 5 – дермальний сосочок, 6 – зачаток волосини, 7 – сальна залоза, 8 – м'яз волосини,
 9 – серцевина волосини, 10 – корковий шар, 11 – шкірка волосини, 12 – волосяна піхва,
 13 – волосяний мішок, 14 – сполучнотканинна оболонка волосяного мішка,
 15 – іннервація волосини

Корінь волосини знизу розширюється у цибулину, що складається з живих клітин. До цибулини підходить сосочок коріуму і забезпечує її живлення. До волосяного мішка підходять м'язи. Як правило, волосся у шкірі розташовується не перпендикулярно до її поверхні, а під кутом. Напрямок розташування волосся називають *ворсом*. Такий нахил волосся у різних видів різний. Зазвичай волосся нахилене спереду назад і згори вниз. Але можливі винятки, наприклад, лінивець (волосся спрямоване не зі спини вниз, а навпаки – з черева на спину, що пов'язано з особливістю поведінки тварини – висіння на гілках дерев "догори ногами", і тіло не намокає під час дощів).

Волосяний покрив складається з різних типів волосся: *пухове волосся*, або *пух*, *остьове волосся*, або *ость*, *вібриси*, або *чутливе волосся*.

У більшості видів основу хутряного покриву складає тонке хвилясте пухове волосся, яке утворює підшерсток. Між пуховим волоссям є більш довге, товсте і жорстке остьове волосся. Це волосся і формує видиму частину хутряного покриву, і обумовлює контури тіла тварини. На деяких частинах тіла (грива, хвіст) остьове волосся довге і товсте. В окремих видів воно видозмінюється на щетину (кабан) або голки (їжак, дикобраз, єхидна).

Вібрис – довге жорстке волосся, яке виконує функцію органів чуття (рис. 217). Вони знаходяться на голові, на нижній частині шиї, на грудях, у деяких на череві. В основі волоссяного мішка на його стінках розташовані нервові рецептори, які реагують на контакт вібрис з навколишніми предметами.

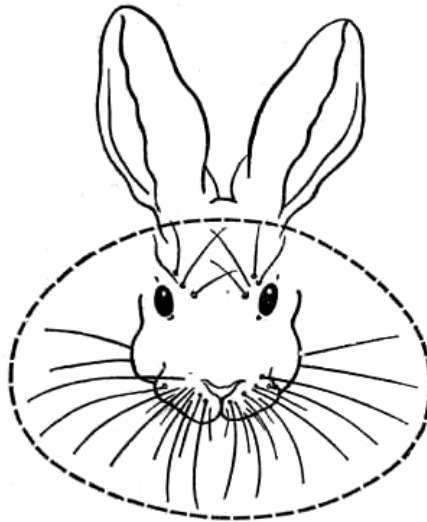


Рис. 217. Схема розташування вібрис у кролика з окресленою пунктиром "дотиковою чутливою зоною"

Ссавці, як правило, не мають яскравого забарвлення, воно здебільшого криптичне. Забарвлення шерсті зумовлене наявністю у волоссі чорного, коричневого або червоного пігментів. Це корелюється переважно з присмерковим або риючим способом життя та відсутністю у більшості представників класу кольорового зору.

Окремим тваринам властива сезонна зміна забарвлення. Волоссяний покрив періодично змінюється. У деяких видів зміна волосся, або линька відбувається двічі на рік – навесні і восени (білка, лисиця, песець, кріт), у деяких – один раз на рік (ховрахи).

Кінцеві фаланги пальців у більшості звірів мають рогові придатки у вигляді *кігтів, нігтів і копит*. Як і волосся, вони ростуть з мальпігієвого шару епідермісу. Ці утворення захищають кінцеві фаланги пальців від пошкоджень і є зброям нападу, захисту, риючого способу життя і повзання. Їх будова пов'язана зі способом життя та умовами існування тварини. Так, пальці у тварин, які лазять по деревах, мають гострі загнуті кігті, ті, що риють нори у землі, мають сплющені і розширені кігті. У швидкобігаючих тварин є копита, причому у лісових видів і тих, що ходять по болотах, – копита широкі і плоскі (олені). У степових і особливо гірських мешканців (антилопи, козли, барани) копита маленькі і вузькі, площа опори у них значно менша.

Епідермальними роговими утворами є **роги** (рис. 218). *Справжні роги* у биків, овець, кіз, антилоп. Стержнем рогу у них є кістковий виріст, який розвивається зі шкіряного окостеніння і приростає до черепа. Його вкриває чохол із справжньої рогової речовини, що утворюється в результаті кератинізації епідермісу. *Ні кістковий стержень, ні роговий чохол ніколи не скидаються, ці роги ніколи не галузяться, хоча й вигинаються.* Єдиним винятком є роги вилорога, які галузяться і кожного року скидаються. Варто зазначити, що *ріг носорога є пучком зростлого остьового волосся.*

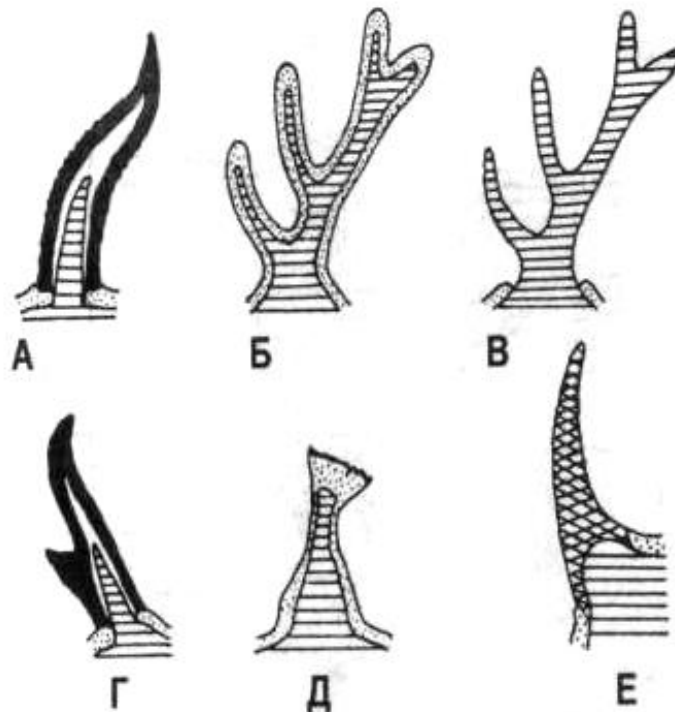


Рис. 218. Схема рогів різних типів у поперечному розрізі. Роги повернуті передньою стороною вліво:

А – справжній ріг (корова, вівця); Б – несправжній ріг (олень, він вкритий шкірою, коли закінчується ріст рогу, ця шкіра відмирає і відпадає); В – той же ріг без шкіри; Г – ріг вилорога; Д – ріг жирафа; Е – ріг носорога.

На рисунках кістковий відросток черепа заштрихований, шкіра показана крапками, рогова речовина показана чорним кольором

Роги іншої групи копитних оленів, жирафів мають іншу природу – це відростки сполучнотканинного шару коріума. Молоді роги (панті) активно постачаються поживними речовинами через густу сітку кровоносних судин. З часом їх живлення припиняється, вони костеніють і стають твердими. Зрілі роги цілком кісткові, а рогової речовини у них просто немає. Крім того, роги їх кожного року скидаються і, як правило, галузяться, причому галуження збільшується з віком. Кісткові роги виконують турнірну та захисну функцію і виражають статевий диморфізм, що характерно для самців. Роги у самок є лише у північного оленя.

Шкіра ссавців на відміну від шкіри рептилій і птахів має значну кількість залоз. Шкірні залози епідермального походження, своїми основами

вони, як правило, занурені у коріум. Розрізняють потові, сальні, пахучі і молочні залози.

Потові залози мають вигляд трубок, кінець яких у вигляді клубочка занурений у коріум. Зовнішні отвори залоз відкриваються у волосяні сумки або на поверхню шкіри. Продуктом виділення є піт, який складається в основному з води і розчинених у ній сечовини та солей. Ці речовини не продукуються клітинами залоз, а надходять до них із кровоносних судин. Вода, випаровуючись з поверхні тіла, сприяє її охолодженню. Окрім того, виділяються продукти азотистого обміну. Отже, потові залози виконують одночасно терморегуляційну функцію та видільну. Потові залози є у більшості ссавців, але розвинені вони не у всіх однаково. Їх значна кількість у коней і дуже мало у собак і кішок, відсутні – у китоподібних, ящерів, лінивців.

Сальні залози гроноподібні і відкриваються майже завжди у волосяну сумку. Жировий секрет цих залоз змащує волосся і поверхневий шар епідермісу шкіри, захищаючи їх від змочування та зношення, покращує їх еластичність.

Пахучі залози є видозміною потових або сальних залоз. Ці залози виділяють речовини, які мають характерний запах і виконують важливе значення у хімічній комунікації тварин. У різних видів тварин пахучі залози розташовуються на різних ділянках тіла. Наприклад, підборідна залоза кроля, очні залози парнокопитних, анальні залози хижаків. Секрет пахучих залоз дозволяє розрізняти на відстані видові, вікові, статеві відмінності тварин, а також їх індивідуальні риси і стан. Цей секрет має важливе значення в територіальних і поведінкових зв'язках тварин, а також стимулює прояви різних форм поведінки. Найкраще пахучі залози розвинені у скунса, росомахи, ондатри, вихухолі.

Молочні залози розвиваються як видозміни потових залоз. У однопрохідних вони зберігають трубчасту будову і відкриваються у волосяні сумки. У качконоса залозисті поля розташовані на череві, у єхидни вони обмежені валиками, які утворюють щось схоже на сумку. Сосків у однопрохідних немає, і молодь злизує молоко з волосяного покриву, куди воно стікає з волосяних сумок. У сумчастих і плацентарних молочні залози гроноподібні, їх протоки відкриваються сосками. Розташування залоз і сосків на череві буває різним. Кількість сосків не завжди відповідає кількості новонароджених.

Скелет ссавців за своєю структурою зберігає особливості типові для скелета інших наземних хребетних (рис. 219).

Осьовий посткраніальний скелет

Хребетний стовп складають **платицельні** хребці (рис. 220), з плоскими зчленівними поверхнями, між якими розташовуються хрящові диски (меніски).

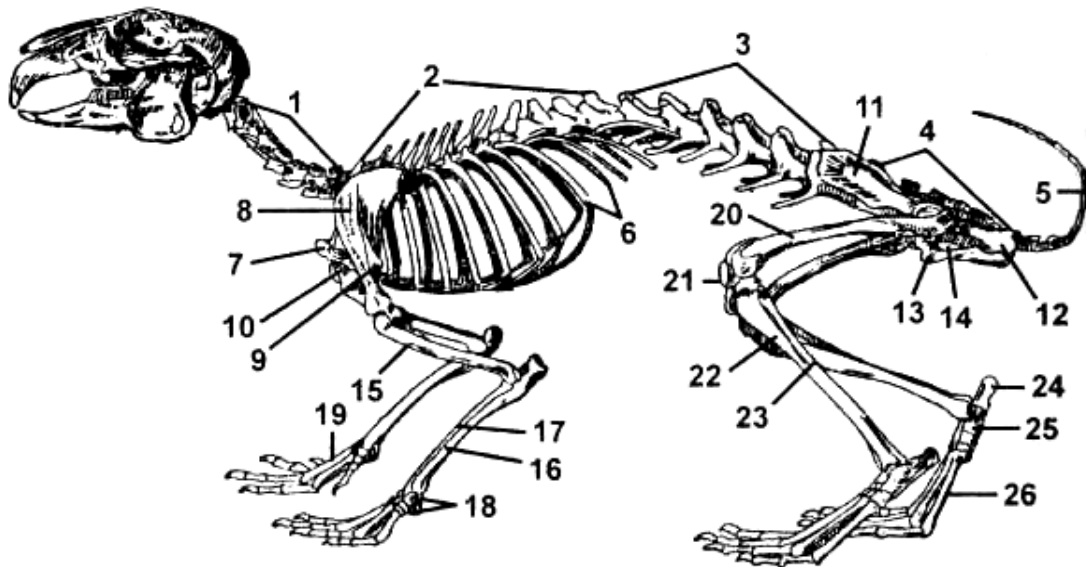


Рис. 219. Скелет кроля:

1 – шийні хребці, 2 – грудні хребці, 3 – поперекові хребці, 4 – крижові хребці,
 5 – хвостові хребці, 6 – ребра, 7 – рукоятка грудини, 8 – лопатка, 9 – акроміальний відросток лопатки, 10 – коракоїдний відросток лопатки, 11 – клубовий відділ безіменної кістки,
 12 – сідничний відділ тієї ж кістки, 13 – лобковий відділ тієї ж кістки,
 14 – запираючий отвір, 15 – плече, 16 – ліктьова кістка, 17 – променева кістка,
 18 – зап'ястя, 19 – п'ястя, 20 – стегно, 21 – колінна чашечка, 22 – велика гомілкорова кістка, 23 – мала гомілкорова кістка, 24 – п'яткова кістка, 25 – таранна кістка, 26 – плесно



Рис. 220. Платицельні хребці ссавців

Розрізняють такі відділи хребта ссавців:

1. **Шийний відділ** має постійну кількість хребців – 7; виняток лише у ламантина і лінивців (8–10 хребців). Два перші шийні хребці – атлант і епістрофей – мають типову для амніот будову. Довжина шиї у ссавців залежить не від кількості хребців, а від висоти тіла самих хребців.

2. **Грудний відділ** представлений різною кількістю хребців (від 9 до 24), але найчастіше їх 12–15. До поперечних відростків передніх грудних хребців (зазвичай 7) прикріплюються ребра, які сполучаються з грудиною. Інші грудні хребці несуть ребра, які з грудиною не сполучаються. Грудина – це сегментована кісткова пластинка, яка закінчується видовженим хрящем –

мечовидним відростком. Розширений передній сегмент має назву рукоятки грудини. У рукокрилих і звірів, які ведуть риючий спосіб життя, грудина втрачає виражену сегментованість і має кіль, як у птахів, для кріплення грудних м'язів.

3. **Поперековий відділ** нараховує від 2 до 9 хребців. Ці хребці масивні, їх остисті відростки спрямовані вперед і не мають ребер.

4. **Крижовий відділ** найчастіше складається з 4 зрослих хребців. При цьому лише перші два є справжніми крижовими хребцями, а решта – видозмінені хвостові хребці. До крижового відділу кріпиться тазовий пояс.

5. **Хвостовий відділ** має різну кількість хребців. Наприклад, у довгохвостого ящура хвіст найдовший і складається з 49 хвостових хребців, а найкоротший – з трьох хвостових хребців – у гібона.

Значення хвоста для багатьох ссавців досить значне. Наприклад, для багатьох мавп хвіст виконує функцію п'ятої кінцівки, зокрема, тварина за його допомогою може висіти на гілці дерева, маніпулюючи при цьому абсолютно вільними справжніми кінцівками. Для інших хвіст є балансуєчим органом, а під час стрибка вони можуть використовувати його як опору. У хвості може відкладатися жир, як у ховрахів. Копитні тварини відмахуються хвостом від мух та інших комах, а бегемот, з не зовсім зрозумілих причин, швидкими пропелероподібними рухами короткого хвоста розбризкує свої екскременти в момент дефекації на значну відстань. У багатьох видів хвіст дозволяє виявити свої емоції, наприклад, собака, махаючи хвостом, демонструє радість, а кішка, навпаки, розмахує хвостом у моменти агресії.

Череп ссавців має більшу мозкову коробку, ніж у плазунів, це пов'язано з істотним збільшенням розмірів головного мозку (рис. 221). Крім того, у черепі ссавців менша кількість кісток за рахунок редукції та зростання. В результаті череп ссавців є суцільним кістковим монолітом, за винятком нижньої щелепи, яка є рухомою. Череп у ссавців **синапсидний**, має змішану виличну дугу, яка утворена *виличною і лускатою кістками*.

Нейрокраніум:

1. **Потиличний відділ** черепа представлений однією потиличною кісткою, яка утворилася в результаті зростання чотирьох потиличних кісток. У потиличному відділі два відростки, за допомогою яких череп кріпиться до атланта.

2. **Слуховий відділ** складається з парної кам'янистої кістки, яка утворилася в результаті зростання вушних кісток.

3. **Зоровий відділ** складають парні ококлиновидні і крилоклиновидні кістки.

4. **Нюховий відділ** представлений непарною решітчастою кісткою.

5. **Покрівля черепа** утворена парними носовими, лобними, тім'яними і непарною міжтім'яною кістками.

6. **Дно черепа** формують основна клиновидна, передклиновидна, а також парні піднебінна, криловидна кістки і непарний леміш.

7. **Боки черепа** представлені парною лускатою кісткою, від якої відходять відповідні виличні відростки, що сполучаються з парною виличною кісткою, і таким чином формується змішана вилична дуга.

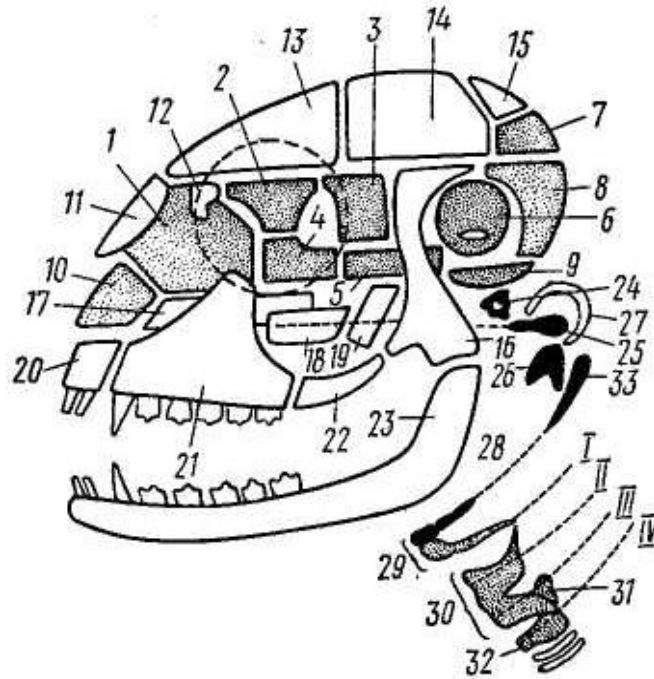


Рис. 221. Схема черепа ссавця (темні – хондральні кістки, світлі – дермальні):

1 – решітчаста, 2 – ококлиновидна, 3 – крилоклиновидна, 4 – передня клиновидна, 5 – основна клиновидна, 6 – кам'яниста, 7 – верхня потилична, 8 – бічна потилична, 9 – основна потилична, 10 – залишок хрящового черепа (носова перетинка), 11 – носова, 12 – слізна, 13 – лобна, 14 – тім'яна, 15 – міжтім'яна, 16 – луската, 17 – леміш, 18 – піднебінна, 19 – криловидна, 20 – міжщелепна, 21 – верхньощелепна, 22 – вилична, 23 – зубна, 24 – стремінце, 25 – коваделка, 26 – молоточок, 27 – барабанна кістка, 28–29 – залишки гіоїда та зябрових дуг формують під'язикову кістку та хрящі гортані, 30 – щитоподібний хрящ, 31 – черпакоподібний хрящ, 32 – перснеподібний хрящ, 33 – шилоподібний відросток – залишок гіоїда, I–IV – вісцеральні дуги

Вісцеральний скелет має серйозні структурні і функціональні зміни. Вторинні верхні щелепи міцно зростаються з дном черепа. Вони складаються з парних міжщелепних і верхньощелепних кісток. Ці кістки несуть альвеолярні диференційовані зуби. Добре сформоване *вторинне кісткове піднебіння*, яке розділяє рото- і носоглотку. Воно утворюється в результаті зростання піднебінних відростків міжщелепних і верхньощелепних кісток з парною піднебінною кісткою.

Нижня щелепа утворена парною зубною кісткою, яка кріпиться безпосередньо до лускатої кістки нейрокраніуму.

Кутова кістка, яка була у плазунів елементом нижньої щелепи, переходить у порожнину середнього вуха і формує *барабанну кістку*. Зі зчленівної кістки утворюється слухова кісточка середнього вуха – *молоточок*. Квадратна кістка у плазунів, елемент первинної верхньої щелепи, йде на утворення *коваделка* (рис. 222).

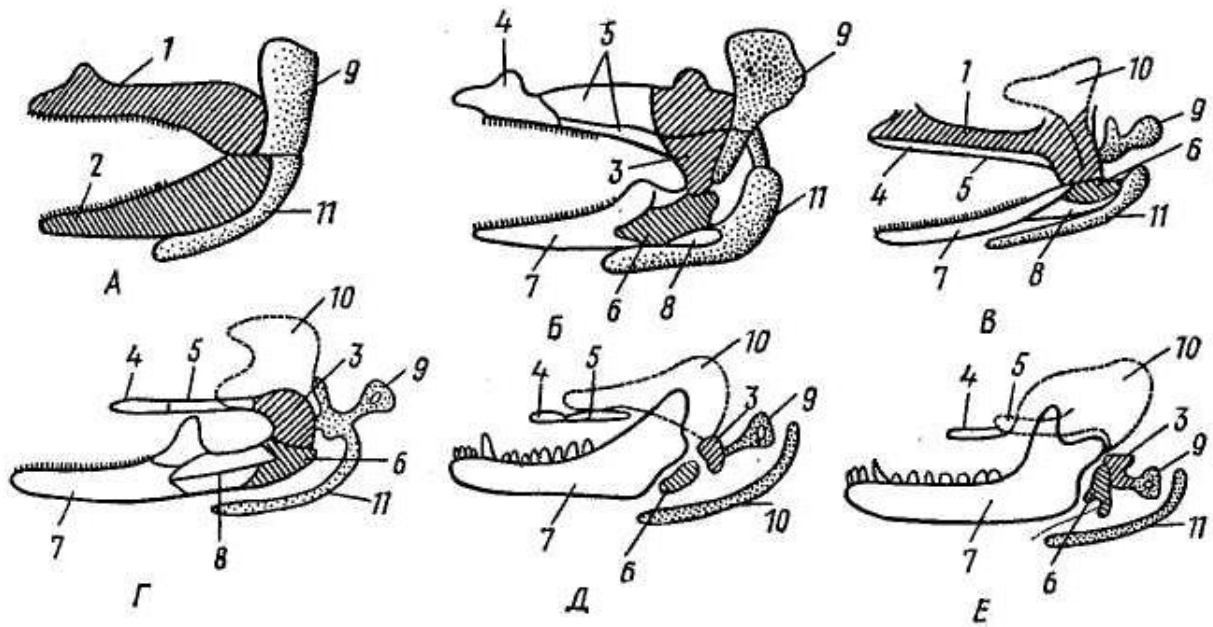


Рис. 222. Перетворення вісцеральних дуг (III та IV) у ряду хребетних:

А – акула, Б – кісткова риба, В – амфібія, Г – плазун,

Д – теріодонт, Е – ссавець (за Шмальгаузенем):

1 – піднебінно-квадратний хрящ, 2 – меккелів хрящ, 3 – квадратна кістка (у ссавців – коваделко), 4 – піднебінна, 5 – криловидні кістки, 6 – зчленівна (молоточок у ссавців), 7 – зубна кістка, 8 – кутова, 9 – гіомандибуляре (слухова кісточка стремінце у наземних хребетних), 10 – луската кістка, 11 – гіоїд

З гіомандибуляре, як і у попередніх класів наземних хребетних, утворюється *стремінце*. Отже, середнє вухо у ссавців складається з трьох слухових кісточок:

- *стремінце* формується з *гіомандибуляре*;
- *молоточок* формується зі *зчленівної кістки*;
- *коваделко* формується з *квадратної кістки*.

Скелет кінцівок та їх поясів

Скелет парних кінцівок зберігає усі основні риси будови п'ятипалої кінцівки. Однак у зв'язку з різноманітними умовами існування і характером використання кінцівок деталі їх будови різні (рис. 223). У наземних форм значно видовжені проксимальні відділи – стегно, гомілка. У водних – навпаки, ці відділи вкорочені, а видовжені дистальні – зап'ястя, п'ястя й особливо фаланги пальців.

У рукокрилих надзвичайно видовжені фаланги 2–5 пальців, які підтримують натягнуту між ними перетинку зі складок шкіри, що формує крило. Передні лапи крота – це справжній землерийний інструмент. Кисть і стопа мавп пристосовані для хапання; задні кінцівки кенгуру та тушканчиків – до стрибків; однопалі кінцівки коня – до швидкого бігу по твердому ґрунту, а ласти китоподібних нагадують плавці риб і пристосовані до плавання.

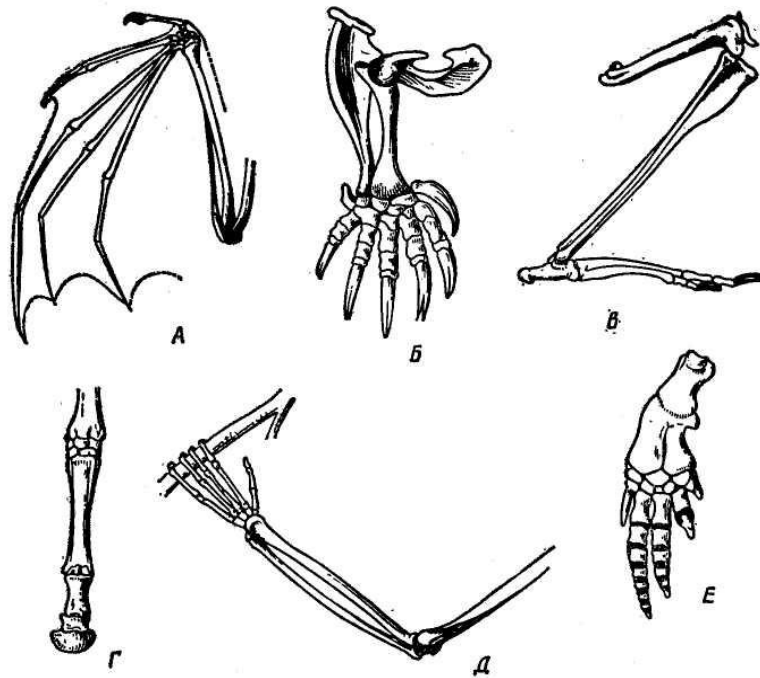


Рис. 223. Різноманітна будова кінцівок ссавців:

А – рукокрилих, Б – крота, В – кенгуру, Г – коня, Д – орангутана, Е – дельфіна

Ссавці, які бігають відносно повільно, при русі спираються на усю стопу, наприклад, ведмідь, мавпи та інші (рис. 224). Звірі, які швидко бігають, спираються на пальці, наприклад, собака, вовк, лисиця, шакал, кошачі.

Найспритніші бігуни спираються на фаланги пальців, при цьому кількість пальців у них зменшується.

Кінцівки ссавців розташовуються під тулубом, а не з боків, як у плазунів, що дозволяє підтримувати тіло над поверхнею землі і робить пересування більш ефективним.

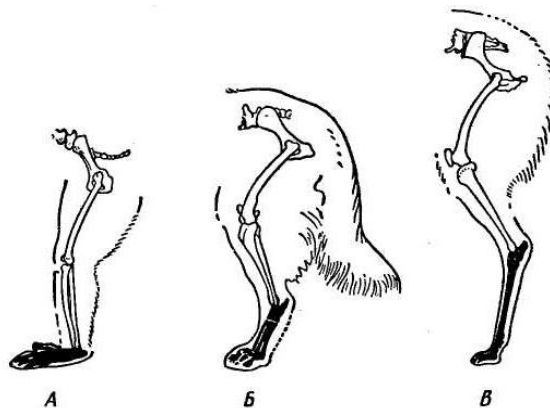


Рис. 224. Видовження кінцівки за рахунок підняття і видовження кісток стопи:

А – мавпа (павіан) – стопоходіння, Б – собака – пальцеходіння, В – лама – фалангоходіння

Плечовий пояс

Основою плечового поясу є *лопатка*, до якої приростає рудиментарний коракоїд. Тільки у однопрохідних коракоїд існує у вигляді самостійної кістки. *Ключиця* є у видів, передні кінцівки яких мають здатність здійснювати колові рухи (мавпи, кроти, рукокрилі). У видів, яким властивий рух передніми кінцівками в одній площині, ключиці рудиментарні або відсутні (копитні, гризуни, хижі, китоподібні).

Тазовий пояс складається з трьох типових для наземних хребетних парних кісток: клубових, сідничних і лобкових. У багатьох видів ці кістки зростаються в одну *безіменну* кістку. Таз у ссавців закритого типу.

М'язова система ссавців відзначається великою кількістю чітко диференційованих м'язів. Скелетні м'язи забезпечують широкий спектр рухів. Характерною особливістю ссавців є наявність куполоподібного м'язу – *діафрагми*, яка відмежовує черевну порожнину від грудної. Цікаво, що цей м'яз походить від м'язів шиї, а у період ембріогенезу переміщується далеко назад, тягнучи за собою кровоносні судини і нерви, що забезпечують життєдіяльність м'язу.

Значно розвинена підшкірна мускулатура, яка приводить у рух окремі ділянки шкіри. У їжаків і ящурів вона обумовлює можливість згортання тіла у клубок. На обличчі розташовуються мимічні м'язи, вони найкраще розвинені у приматів.

Травна система має низку вдосконалень, зокрема, видовження травного тракту, його подальша диференціація, функціональне посилення роботи травних залоз (рис. 225).

Жоден із попередніх класів хребетних тварин не використовує корми рослинного походження, в той час як у хребетних вони є обов'язковим або навіть єдиним харчовим компонентом. Вегетативні частини деревних, трав'янистих рослин є основою живлення копитних, хоботних, зайцеподібних; гризуни широко використовують підземні частини рослин. За рахунок насіння і плодів живуть миші, білки, бурундуки, соні; насіння і плоди у великих кількостях поїдають ведмеді, олені, кабани. Окремі спеціалізовані групи рукокрилих і деякі сумчасті використовують у їжу нектар квітів. Морський планктон є основною їжею вусатих китів.

Харчова спеціалізація, яка склалася в ході еволюційного процесу, позначилася не лише на будові і функціях організму різних ссавців, але й на їх поведінці, способі використання території, утворенні та характері угруповань і загальній рухливості.

Як і у птахів, певна потреба в їжі у ссавців пов'язана з їх гомойотермією. Оскільки температура тіла ссавців нижча від температури тіла птахів, вони споживають відносно менше їжі, але в межах класу харчовий раціон значно варіює. Найбільш дрібні тварини (землерийка крихітка масою 1,5–2,5 г) з'їдають за добу їжі масою у 2–4 рази більше від маси тіла, чергуючи періоди їжі з коротким сном, без їжі вони можуть прожити не більше 5–8 годин. Більші за розміром тварини загалом споживають відносно менше їжі, їдять у певний час доби і мають досить тривалий нічний та

денний відпочинок. Ритми добової активності ссавців значною мірою визначаються харчовою спеціалізацією.

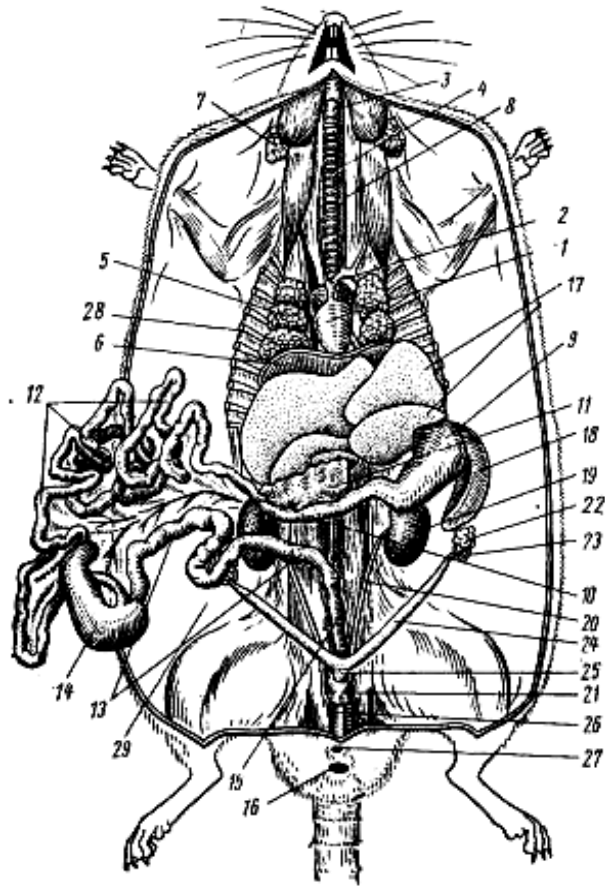


Рис. 225. Загальне розташування внутрішніх органів самки пацюка:

- 1 – серце, 2 – ліва дуга аорти, 3 – гортань, 4 – трахея, 5 – легені, 6 – діафрагма, 7 – навколоушина слинна залоза, 8 – стравохід, 9 – шлунок, 10 – дванадцятипала кишка, 11 – підшлункова залоза, 12 – тонка кишка, 13 – товста кишка, 14 – сліпа кишка, 15 – пряма кишка, 16 – анальний отвір, 17 – печінка, 18 – селезінка, 19 – нирка, 20 – сечовід, 21 – сечовий міхур, 22 – яєчник, 23 – яйцепровід, 24 – ріг матки, 25 – матка, 26 – піхва, 27 – статевий отвір, 28 – грудна порожнина, 29 – черевна порожнина

Травна система починається переддвер'ям рота – це порожнина між губами, щоками і щелепами, яка оточена рухливими губами. М'ясистих губ немає лише в однопрохідних та китоподібних. У хом'яків, бурундуків, мавп переддвер'я утворює мішки за щоками, в яких вони можуть навіть транспортувати їжу.

Щелепи мають *гетеродонтні* зуби, тобто є морфологічний розподіл зубів на функціональні групи (рис. 226). Розрізняють: *incisive* (різці), *canini* (ікла), *praemolares* (передкутні), *molars* (кутні) зуби.

Число зубів, їх форма і функції істотно відрізняються у різних груп тварин. Як правило, будова зубів пов'язана з характером живлення. Загальна кількість зубів, їх розподіл по групах є важливою систематичною ознакою. Для їх позначення користуються *зубними формулами* у вигляді дробів. У чисельнику записують кількість зубів половини верхньої щелепи, у знамен-

нику – нижньої. Групи зубів позначають початковими літерами їх латинських назв, наприклад зубна формула:

$$\text{лисиці: } i \frac{3}{3} c \frac{1}{1} p t \frac{4}{4} m \frac{2}{3} = 21 \times 2 = 42;$$

$$\text{кабана: } i \frac{3}{3} c \frac{1}{1} p t \frac{4}{4} m \frac{3}{3} = 22 \times 2 = 44;$$

$$\text{зайця: } i \frac{2}{1} c \frac{0}{0} p t \frac{3}{2} m \frac{3}{3} = 14 \times 2 = 28;$$

$$\text{коня: } i \frac{3}{3} c \frac{1}{1} p t \frac{3}{3} m \frac{3}{3} = 20 \times 2 = 40;$$

$$\text{корови: } i \frac{0}{3} c \frac{0}{1} p t \frac{3}{3} m \frac{3}{3} = 16 \times 2 = 32;$$

$$\text{слона: } i \frac{1}{0} c \frac{0}{0} p t \frac{0}{0} m \frac{1}{1} = 3 \times 2 = 6.$$

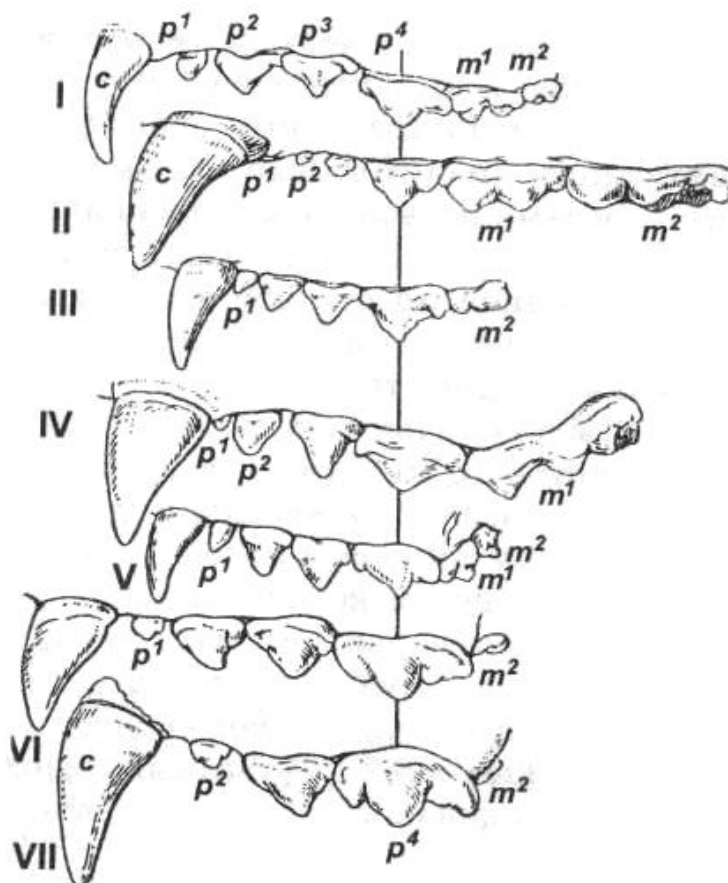


Рис. 226. Зуби верхньої щелепи різних хижких ссавців:

c – ікло, p – премоляр (малий корінний), t – моляр (великий корінний)

Цифри означають порядковий номер конкретного зуба. Хижі зуби – p1 (характерні для зубної формули хижаків). I – собака, II – ведмідь, III – куниця, IV – борсук,

V – їхневмон (родина віверові), VI – гієна, VII – лев

У ссавців зміна зубів частіше відбувається один раз у житті – молочні зуби замінюються постійними. У гризунів різці ростуть упродовж усього життя, тому ці тварини вимушені періодично гризти тверді предмети, щоб

сточувати зуби до оптимальної довжини.

Малодиференційовані зуби у комахоїдних (землерийки, кроти, вухохолі) і неповнозубих (броненосці, мурахоїди, лінивці), причому в останніх зуби не мають емалі і коренів, а також можуть бути взагалі відсутні. Зуби відсутні також у ящурів. У китоподібних відмічаються вторинні зміни зубів, при цьому у зубатих китів їх багато, але вони однакові, а у вусатих китів – відсутні взагалі. Диференційовані зуби забезпечують ссавцям значні переваги, оскільки дозволяють їм не тільки відривати шматки їжі, а й пережовувати їх до гомогенної маси, що значно полегшує травлення і прискорює процес засвоєння поживних речовин.

У роту порожнину відкриваються слинні залози. Рівень їх розвитку залежить від характеру живлення. Вони практично не розвинені у китоподібних, а найбільше розвинені у жуйних тварин. За добу корова виділяє близько 56 л слини. Секрет слинних залоз летючих мишей, який наноситься на літальні перетинки, зберігає їх еластичність і захищає від пересихання. Слина вампірів містить антикоагулянти (перешкоджають зсіданню крові). Слина деяких землерийок отруйна – секрет їх підщелепної залози викликає смерть у миші через 1 хвилину після ін'єкції. Така токсичність слинних залоз розглядається як відображення філогенетичного зв'язку їх із плазунами.

У ротовій порожнині розташований мускульний *язик*, який необхідний для захоплення їжі (жирафи, мурахоїди), для того щоб пити (хлебтати), перемішувати їжу у роті, пересувати травну грудку до глотки. Довжина язика різна, наприклад, у жирафа він більше ніж 0,5 м, а у гуанако язик настільки малий, що тварина навіть не може як слід виллизати своє дитинча.

За ротовою порожниною знаходиться *глотка*. В її верхню частину відкриваються внутрішні ніздрі та євстахієві труби, а в нижній частині глотки розташована щілина, яка сполучає її зі стравоходом. М'язи стравоходу здебільшого гладенькі, але у жуйних – попережносмугасті. Ця особливість робить можливим скорочення стравоходу при відригуванні їжі.

Шлунок чітко відособлений від інших відділів травного тракту і має значну кількість залоз. Будова шлунку визначається харчовим раціоном тварини. Найбільш простий шлунок у однопрохідних, він має вигляд мішка, позбавленого залоз. Хижі, примати, комахоїдні мають однокамерний шлунок, складний за будовою багатокамерний шлунок у жуйних копитних (рис. 227).

Він складається з чотирьох відділів:

1. **Рубець**, внутрішня поверхня його має тверді відростки.
2. **Сітка**, стінки її поділені на комірки.
3. **Книжка**, має стінки з поздовжніми складками.
4. **Сичуг**, або власне шлунок, бо саме тут відбувається розщеплення їжі при дії шлункового соку.

Перші три відділи шлунку називають передшлунок, бо тут відбувається тільки бродіння їжі за допомогою симбіотичних мікроорганізмів у лужному середовищі. Розщеплення їжі, як уже зазначалося, під дією шлункового соку відбувається у сичугу в кислому середовищі.

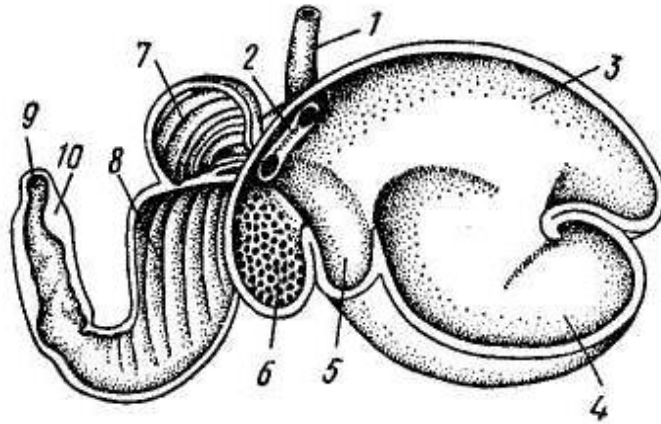


Рис. 227. Шлунок жуйного ссавця (вівці):

1 – стравохід, 2 – стравохідний жолобок, 3 – дорзальний мішок рубця,
4 – вентральний мішок рубця, 5 – переддвер'я рубця, 6 – сітка, 7 – книжка,
8 – сичуг, 9 – пілорус, 10 – поперечний замикаючий валик

Їжа у жуйних тварин із рубця потрапляє завдяки перистальтичним рухам у сітку, звідки вона відригується знову до ротової порожнини. У роті їжа ще раз пережовується, змочується слиною. Вже така напіврідка маса знову заковтується і по вузькому жолобку потрапляє у книжку, звідки потім потрапляє у сичуг. Такий складний за будовою шлунок і довгий міграційний шлях їжі в ньому обумовлений складністю перетравлення рослинної їжі, яка містить целюлозу, що важко перетравлюється.

Зі шлунку їжа надходить до *кишечнику*. Кишечник поділений на тонкий, товстий і прямий відділи. Початковий відділ тонкого кишечника – дванадцятипала кишка, що утворює петлю, у якій лежить підшлункова залоза, орган зовнішньої і внутрішньої секреції. Її протока разом з протокою жовчного міхура печінки впадає в дванадцятипалу кишку. В тонкому кишечнику відбувається розщеплення і всмоктування поживних речовин. Жовч печінки емульгує жири і сприяє їх подальшому розщепленню.

У видів, які живляться грубими рослинними кормами (наприклад, у гризунів), на межі тонкого і товстого відділів знаходиться довга і широка сліпа кишка. Сліпа кишка містить багато симбіотичних бактерій, що сприяє процесу розщеплення целюлози. Вона виконує функцію "бродильного чану" і краще розвинена у рослиноїдних видів. У мишей, що живляться насінням і вегетативними частинами рослин, сліпа кишка складає 7–10 % від загальної довжини кишечника, а у полівок, що споживають переважно вегетативні частини рослин, – 18–27 %. У м'ясоїдних тварин сліпа кишка розвинута слабо, або зовсім відсутня.

Деяким рослиноїдним тваринам (зайцям, кроликам, бобрам) властиве явище *капрофагії* (поїдання власних калових мас). Це пов'язано з неможливістю отримання незамінних амінокислот тваринного походження. Білячі вирішують цю проблему, енергійно поїдаючи дрібних тварин. Копитні засвоюють у кишечнику білки перетравлених симбіонтів, які містяться у них у шлунку. Тварини, яким властива капрофагія, засвоїти білки симбіонтів, які

містяться в сліпій кишці, не можуть. Тому вони вимушені поїдати свої екскременти, бо тільки так вони можуть перетравити і засвоїти незамінні білки. Поїдаються, як правило, калові маси, найбільш багаті тваринними білками.

У товстій кишці відбувається всмоктування води і формування калових мас. Закінчується кишечник прямою кишкою, що відкривається назовні анальним отвором, тільки у однопрохідних тварин є клоака.

Загальна довжина кишечника у ссавців завжди більша від довжини тіла, наприклад, у хижої ласки у 2,5 рази, а у трав'яної вівці у 29 разів.

У багатьох видів чітко виражена сезонна зміна кормів. Для ряду ссавців характерним є запасання їжі, особливо у комахоїдних, зайцеподібних. Альтернативною запасанню їжі, що дозволяє зберегти активність, є сплячка, яку використовують багато ссавців. Сплячка характеризується перебудовою багатьох фізіолого-біохімічних процесів.

Дихальна система ссавців представлена *легенями* (власне дихальна частина) і *дихальними шляхами* (рис. 228).

Носова порожнина ссавців поділяється на переддвер'я, дихальний і нюховий відділи. У переддвер'ї, яке вистелене залозистим війчастим епітелієм, відбувається вловлювання пилу, воно краще розвинене у степових і пустельних видів. У дихальному відділі повітря зволожується і відбувається часткове насичення крові киснем. У нюховому відділі добре розвинений нюховий епітелій, що дозволяє реагувати на найменші зміни складу повітря. Трахея і бронхи у ссавців добре розвинені.

У легенях бронхи галузяться на бронхи нижчого порядку і закінчуються бронхіолами, які розширюються у легеневі пухирці – альвеоли, що мають комірчасту будову.

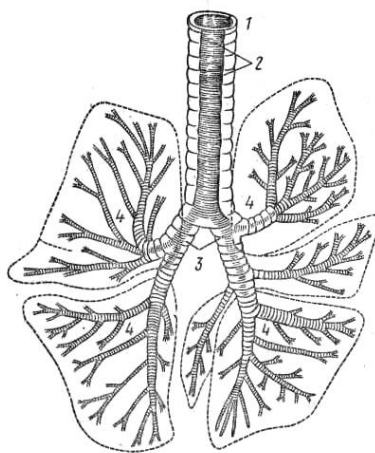


Рис. 228. Бронхіальне дерево бурого ведмедя:
1 – трахея, 2 – її мембранна частина, 3 – головні бронхи,
4 – розгалуження бронхів

Альвеоли обплетені густою сіткою кровоносних судин. Кількість альвеол величезна: у хижаків їх 300–500 млн, у малорухливих лінивців – 3 млн. У зв'язку з виникненням альвеол створюється велика площа газо-

обміну. Так, *дихальна площа у ссавців у 50–100 разів перевищує площу тіла.*

Відносне збільшення легень спостерігається у високогірних та водних ссавців. У китів є спеціальні кільцеві м'язи, які закривають вхід у альвеоли, що дозволяє затримувати повітря навіть на великих глибинах.

У ссавців розрізняють *діафрагмальне* та *грудне* дихання. У різному сполученні обидва механізми функціонують у всіх ссавців, у хижаків переважає грудний тип дихання, у китоподібних – діафрагмальний. Частота дихання у дрібних тварин більша, так, у коня – 8–16 дихань за хвилину, у пацюка – 100–150, у миші – 200. Частота дихання тварин зростає у русі.

Кровоносна система. У ссавців, як і у птахів, велике і мале коло кровообігу повністю розділені. Серце чотирикамерне та складається з двох передсердь і двох шлуночків. У правій частині серця – венозна кров, у лівій – артеріальна. Наявні два кола кровообігу – велике і мале.

Велике коло кровообігу складається з двох частин.

Артеріальна частина великого кола кровообігу починається *лівою дугою аорти* (з лівого шлуночка), а у птахів, навпаки, зберігається лише права дуга аорти. Від лівої дуги аорти відходить коротка безіменна артерія, яка ділиться на праву підключичну, праву і ліву сонні артерії (рис. 229). Ліва підключична артерія самостійно відходить від дуги аорти. Спинна аорта, як і у всіх хребетних, лежить під хребтом, від неї йдуть судини до м'язів і внутрішніх органів. У тазовій ділянці аорта ділиться на дві клубові артерії, які, в свою чергу, поділяються на внутрішні (постачають кров'ю органи тазу) та зовнішні (постачають кров'ю задні кінцівки).

Венозна частина кровообігу має свої особливості. Кров від голови повертається до серця по яремних венах, зливаючись з підключичними, вони формують *непарну передню порожнисту вену*, яка впадає у праве передсердя.

Кров від задньої частини тіла збирається у хвостову і клубові вени. Вони, зливаючись, формують *задню порожнисту вену*. У ссавців *ворітна система нирок відсутня*, що пов'язано з особливостями процесів виділення. Задня порожниста вена впадає у праве передсердя. Характерною ознакою для ссавців є наявність *залишків кардинальних вен*, так званих *непарних вен*. У більшості видів права непарна вена самостійно впадає в передню порожнисту вену, а ліва непарна вена втрачає зв'язок з порожнистою веною і впадає в праву непарну вену через *поперечну вену*.

Ворітну систему печінки формує тільки одна судина – ворітна вена печінки, яка несе кров від шлунково-кишкового тракту.

Мале коло кровообігу не має істотних відмінностей. Від правого шлуночка відходить легеневий стовбур, який згодом ділиться на праву і ліву легеневі артерії (венозна кров). Кожна з них надходить до легень і розпадається в них на систему капілярів, що обплітають альвеоли, де і відбувається газообмін. Насичена киснем кров збирається у легеневі вени, які впадають у ліве передсердя.

Відносні розміри серця ссавців корелюються зі способом життя та різною інтенсивністю обміну речовин. Так, серцевий індекс (відносна маса

серця до маси тіла) у кашалота – 0,3; у африканського слона – 0,4; у лінивця – 0,3; у сірої полівки – 0,6; у вуханя – 1,2; у землерийки – 1,4.

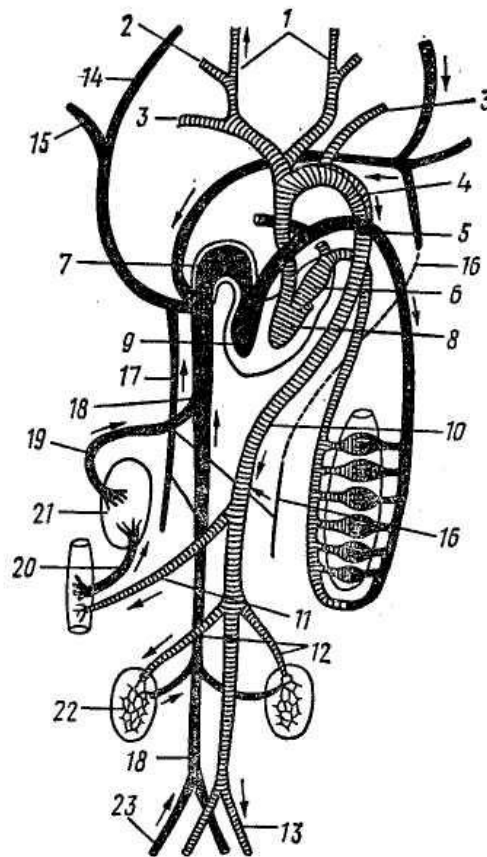


Рис. 229. Схема кровоносної системи ссавця:

1, 2 – зовнішня та внутрішня сонні артерії, 3 – підключична артерія, 4 – ліва дуга аорти, 5 – легенева артерія, 6 – ліве передсердя, 7 – праве передсердя, 8 – лівий шлуночок, 9 – правий шлуночок, 10 – спинна аорта, 11 – внутрішня артерія, 12 – ниркова артерія, 13 – клубова артерія, 14 – яремна вена, 15 – підключична вена, 16 – ліва непарна вена, 17 – права непарна вена, 18 – задня порожниста вена, 19 – печінкова вена, 20 – ворітна вена печінки, 21 – печінка, 22 – нирка, 23 – клубова вена

У зв'язку з цим різна і частота серцевих скорочень. Так, у миші пульс – 600, у собаки – 140, у бика і слона – 24 удари за хвилину. У водних тварин під час занурення у воду спостерігається брадикардія (зменшення частоти серцевих скорочень). Наприклад, у тюленя, коли він перебуває над водою, пульс складає 180, при зануренні у воду – 30–60 ударів на хвилину, що дозволяє істотно економити кисень.

Інтенсивність серцевої діяльності зумовлює високий рівень кров'яного тиску. У морського слона тиск становить 120/90, у пацюка – 130/90, у собаки – 112/56 мм рт. ст. Найбільший артеріальний тиск у жирафа – 340/230 мм рт. ст.

Загальна кількість крові у ссавців більша, ніж у хребетних інших груп. Істотно відрізняється кров ссавців і по ряду біохімічних властивостей, зокрема без'ядерністю еритроцитів. Ссавці мають не тільки відносно велику кількість крові, а й, що є більш важливим, велику кисневу ємкість крові. Це

пов'язано зі збільшенням кількості еритроцитів та гемоглобіну.

Видільна система ссавців представлена *метанефричними нирками*. Продуктом азотистого обміну є *сечовина*, за цією ознакою ссавці більше схожі на земноводних. Водно-сольовий обмін здійснюється через нирки і регулюється гормонами гіпофізу. Крім нирок, у процесі виділення беруть участь: шкіра (її потові залози), легені та кишечник. Так виводиться з організму близько 3 % продуктів азотистого обміну.

Відносні розміри нирок знаходяться в оберненій залежності від розмірів тіла: чим маса тіла менша, тим більші за розміром нирки.

Тазові нирки у ссавців – компактні органи бобовидної форми. Від кожної нирки відходить сечовід, що впадає у сечовий міхур (рис. 230). На розрізі видно, що нирка складається з зовнішнього *коркового шару* і внутрішнього *мозкового шару*. У корковому шарі розташовані звивисті каналці з боуменовими капсулами. Ниркові каналці у ссавців видовжені й утворюють декілька колін, де відбувається реабсорбція з первинної сечі води, цукрів, амінокислот та формується вторинна сеча. Так, у людини за добу фільтрується через ниркові каналці близько 180 л первинної сечі, а виводиться з організму лише 1–2 л вторинної сечі.

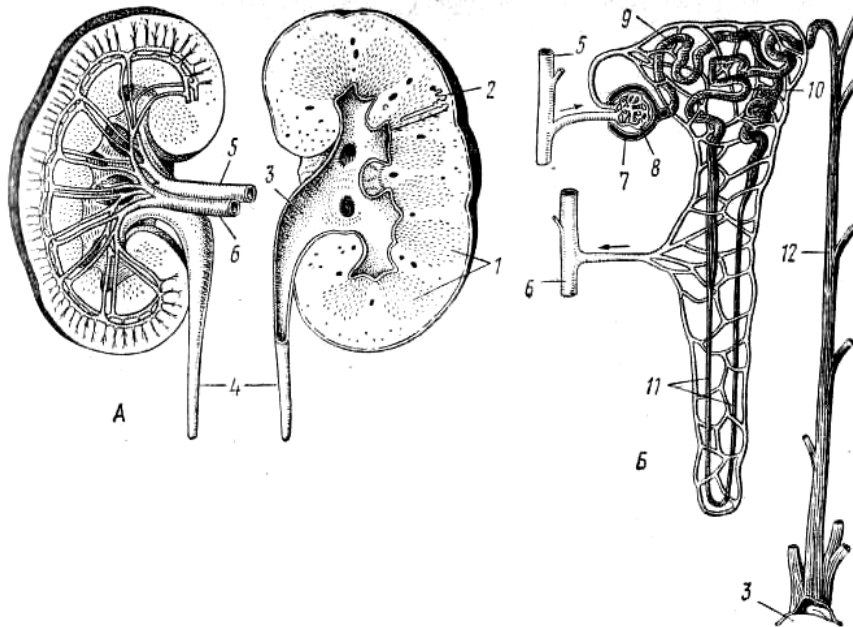


Рис. 230. Нирка ссавців: А – розріз через нирку людини, Б – схема циркуляції крові у нирці:

- 1 – ниркові піраміди, 2 – положення нефрону, 3 – ниркова миска, 4 – сечовід,
5 – ниркова артерія, 6 – ниркова вена, 7 – боуменова капсула, 8 – судинний клубочок,
9 – проксимальний, 10 – дистальний звивистий відділ ниркового каналця,
11 – петля Генле, 12 – збірний каналець

У мозковому шарі нирок знаходяться збірні каналці, які концентруються у групи і відкриваються у ниркову миску. Від ниркової миски йде сечовід, який впадає у сечовий міхур. Він розташований у ділянці тазу і є місцем накопичення сечі. З сечового міхура сеча виводиться через самостійний сечовивідний канал.

Статева система й особливості розмноження. Статеві органи ссавців складніші, ніж у інших амніот. Сім'яники парні, розташовані у задній частині черевної порожнини (однопрохідні, деякі комахоїдні, неповнозубі, хоботні, китоподібні, носороги) або перемістилися у мошонку – шкірястий виріст, який сполучається з порожниною тіла паховим каналом (сумчасті, хижі, копитні, примати).

До сім'яника прилягає придаток сім'яника, що є залишком переднього відділу мезонефросу (рис. 231). Від придатка йде вольфів канал, який при основі статевого органа впадає у сечостатевий канал. У самців утворюються сім'яні пухирці, секрет яких бере участь в утворенні сперми. У гризунів цей секрет виділяється після виділення сперми у статеві шляхи самки і, застигаючи, закупорює їх після спарювання. В основі статевого органа лежить залоза простата, секрет якої утворює рідке середовище сперми. Зі статевим органом також зв'язані куперові і препуціальні залози, які беруть участь в утворенні рідкої частини сперми (еякулята) і виділенні пахучого секрету, що сприяє зустрічі статевих партнерів і стану статевого збудження.

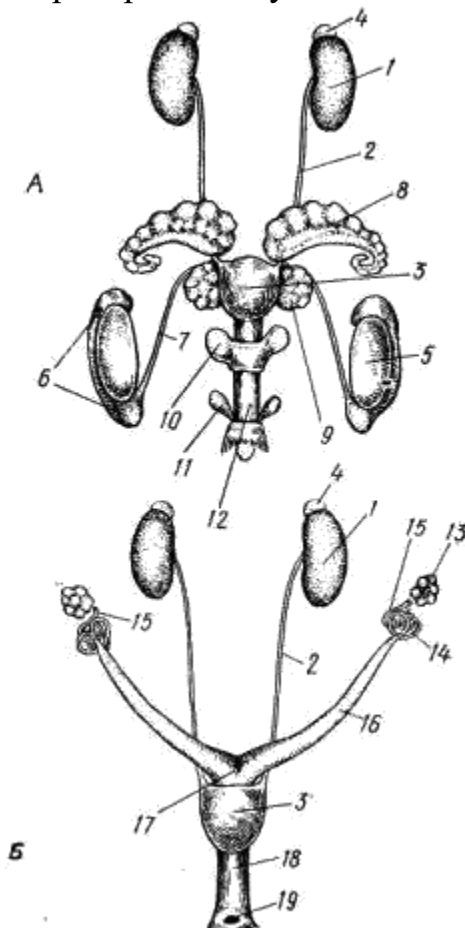


Рис. 231. Сечостатева система пацюка: А – самець, Б – самка

1 – нирка, 2 – сечовід, 3 – сечовий пухирець, 4 – наднирники, 5 – сім'яник, 6 – придаток сім'яника, 7 – сім'япровід, 8 – сім'яний пухирець, 9 – простата, 10 – куперова залоза, 11 – препуціальна залоза, 12 – статевий орган, 13 – яєчник, 14 – яйцепровід, 15 – лійка яйцепровода, 16 – матка, 18 – піхва, 19 – статевий отвір

Самки мають парні яєчники, які завжди лежать у порожнині тіла і кріпляться до спинної стінки черевної порожнини брижами. Розмір яєчників

значно менший, ніж у інших хребетних. Парні яйцепроводи є гомологами мюллерових каналів.

Яйцеклітини дозрівають в яєчниках у фолікулі, далі фолікул виходить з яєчника, і після його розриву в порожнину тіла потрапляє яйцеклітина. Вона захоплюється лійкою яйцепровода (розширена частина фаллопієвої труби) і просувається до нижнього відділу – матки. Процес запліднення яйцеклітини сперматозоїдом відбувається в початкових відділах яйцепроводу.

Розмноження у ссавців різноманітне, але можна виділити такі спільні риси: внутрішнє запліднення, живородіння (крім деяких винятків); вигодовування дітей молоком, влаштування спеціальних місць для народження немовлят.

Виділяють такі способи розмноження у ссавців:

1. Відкладання яєць, хоча радше це яйцевивродіння, що характерне для качконоса, єхидни, проєхидни. У них яйця багаті на жовток, порівняно великі (10–20 мм), гарно розвинена білкова оболонка. Єхидна відкладає одне яйце, близько 16 діб яйце знаходиться у тілі самки і 10–11 діб – поза організмом.

2. Народження недорозвинених живих дітей, які розвиваються у матці, але без утворення справжньої плаценти. Для сумчастих характерні дрібні яйця (0,2–0,4 мм), які бідні на жовток, а білок розвинений слабо.

3. Народження добре розвинених дітей, які можуть у багатьох видів майже одразу самостійно пересуватися і ссати молоко. Дану групу тварин називають *плацентарними*. Вони мають дуже дрібні яйця (0,005–0,2 мм), які практично не містять жовтка і білкової оболонки. Тривалість вагітності різна. Найменший час вагітності у сірого хом'яка – 11–13 діб, а найбільший у слона – 22 місяці. Тривалість вагітності пов'язана з типом розмноження тварин і умовами народження дітей. Так, у дикого кролика, який розмножується у норах, період вагітності 30 діб, а у зайців – 50 діб, бо ніякого укриття для розмноження вони не використовують.

Нервова система. У ссавців головний мозок *кортикального типу*. У головному мозку найбільших розмірів і складності досягає *передній мозок*, більша частина якого зосереджена у корі півкуль, тоді як смугасті тіла відносно невеликі (рис. 232). Кора формується шляхом розростання нервової речовини стінок бічних шлуночків і має назву *неопаліум* (або мозкове склепіння). Неопаліум є центром вищої нервової діяльності, що координує роботу відділів головного мозку. В корі утворюються борозни, звивини, екранні структури.

Проміжний мозок невеликий за розмірами і вгорі прикритий переднім мозком. Проміжний мозок містить зорові бугри, де відбувається обробка зорової інформації. На дні проміжного мозку розташовані вегетативні центри, що беруть участь у регуляції процесів метаболізму і терморегуляції. Тут же розташована лійка, яка з'єднується з гіпофізом.

Середній мозок містить чотиригорбкове тіло, де передні горби формують слабо виражену зорову кору, а задні є слуховими центрами (контролюються переднім мозком).

Мозочок великий і диференційований на декілька відділів. На його поверхні багато складок, де зосереджена сіра речовина. Функція мозочку – координація різноманітних і складних рухів.

Довгастий мозок є центром дихання, роботи серця, травлення тощо.

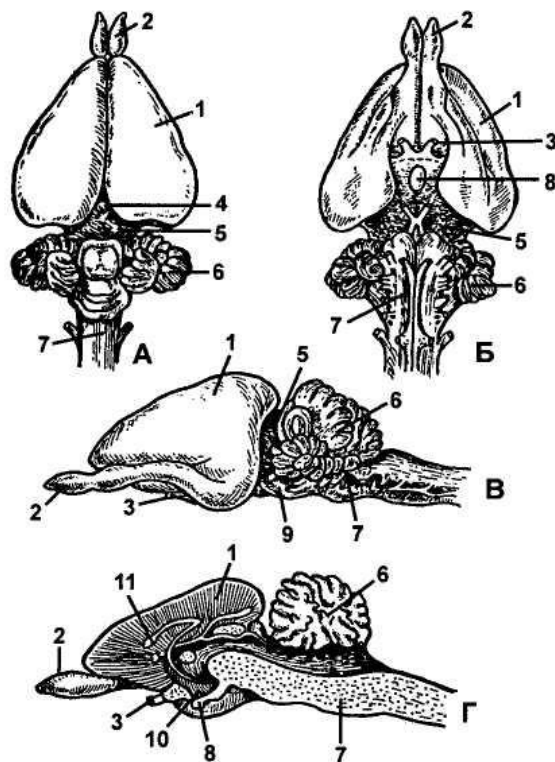


Рис. 232. Мозок кроля:

А – згори, Б – знизу, В – збоку, Г – поздовжній розріз:

1 – великі півкулі, 2 – нюхові доли, 3 – зоровий нерв, 4 – епіфіз, 5 – середній мозок, 6 – мозочок, 7 – довгастий мозок, 8 – гіпофіз, 9 – вароліїв міст, 10 – мозкова воронка, 11 – мозолисте тіло

Відносні розміри головного мозку збільшуються при зменшенні розмірів тіла і зростанні у зв'язку з цим терморегуляційних процесів. Так, у великих ссавців маса головного мозку складає приблизно 0,6 % маси тіла, а у дрібних – до 1,2 %, у великих китоподібних – 0,3 %, а у дрібних – 1,7 %. Маса мозку приматів складає близько 0,6–1,9 % маси тіла, а у людини – 3 %. У всіх ссавців маса переднього мозку перевищує масу решти відділів, у різних груп вона складає 52–72 % від загальної маси мозку, у приматів – 76–80 %, у людини – до 86 %.

Співвідношення маси головного і спинного мозку високе у китоподібних, приматів (10–15:1), нижче у хижаків, комахоїдних – 3–5:1, у копитних – 2,5:1, а найбільше у людини – 45:1. Від головного мозку ссавців відходить 12 пар черепно-мозкових нервів.

Органи зору в житті ссавців відіграють менше значення, ніж у птахів. На нерухомі предмети вони, як правило, мало звертають увагу. Гострота зору і розвиток очей істотно пов'язані з умовами існування. Особливо великі очі

мають тварини нічні та відкритих просторів. У лісових звірів зір не такий гострий, а у підземних мешканців очі редуковані.

Очі ссавців мають типову для хребетних будову. Акомодация відбувається лише шляхом зміни кривизни кристалика. Кольоровий зір у ссавців порівняно з птахами розвинений гірше. Майже весь спектр кольорів здатні розрізняти лише вищі мавпи. Європейська руда полівка розрізняє лише червоний і жовтий кольори. Кішка розрізняє 25 відтінків сірого кольору. В опосумів кольоровий зір не виявлено.

Органи нюху добре розвинені і відіграють провідну роль у ссавців. Їх прогресивний розвиток полягає у збільшенні розмірів і ускладненні будови нюхової капсули. За допомогою органів нюху ссавці розпізнають ворогів, особин свого виду, своє потомство, відшуковують здобич. Одні – *макросоматики* – відчують запахи за декілька сотень метрів і здатні виявляти об'єкти, що знаходяться під землею (комахоїдні, хижі, ластоногі). Інші – *мікросоматики* – мають менш розвинений нюх (примати, копитні).

Органи слуху здебільшого розвинені добре. Орган слуху складається з внутрішнього, середнього, зовнішнього вуха (рис. 233). Вушна раковина істотно посилює слух. Особливо добре вона розвинена у нічних видів (летючі миші, лісові копитні, пустельні хижаци). Внутрішній край слухового проходу містить барабанну перетинку, за якою знаходиться порожнина середнього вуха. В середньому вусі у ссавців знаходиться не одна слухова кісточка, як у земноводних, плазунів і птахів, а три слухові кісточки. Це *молоточок*, *коваделко* і *стремінце*. Така система передачі звукових коливань є більш досконалою.

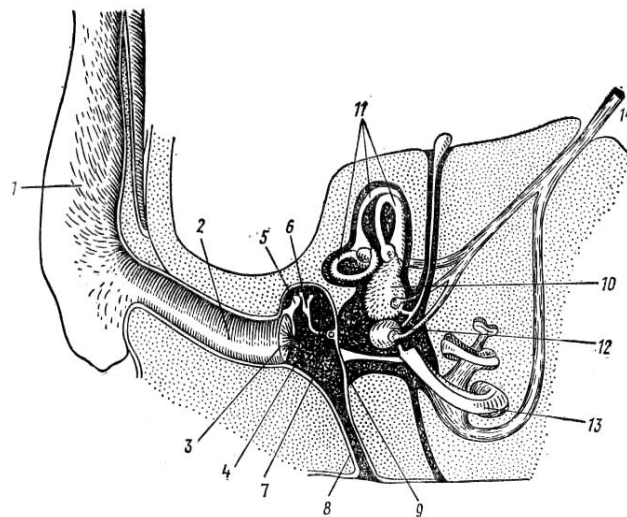


Рис. 233. Схема органа слуху ссавця:

- 1 – зовнішнє вуха, 2 – зовнішній слуховий прохід, 3 – барабанна перетинка,
4 – порожнина середнього вуха, 5 – молоточок, 6 – коваделко, 7 – стремінце,
8 – евстахієва труба, 9 – овальне вікно, 10 – овальний мішечок, 11 – півколові канали,
12 – круглий мішечок, 13 – завитка, 14 – слуховий нерв

Ссавці мають здатність до вокалізації. Звуки вони видають за допомогою голосових зв'язок. Їх звуковий діапазон невеликий – стогін, шипіння, гарчання, нявкання. У ряду ссавців є здатність до ехолокації. Крім усім

відомих рукокрилих, таку здатність мають також китоподібні (дельфіни), ластоногі (тюлені), землерийки.

Поведінка ссавців найбільш складна серед тварин, вона базується не тільки на безумовних, а й на умовних рефlekсах. Для багатьох видів властивим є тривалий процес навчання молоді. Значний розвиток вищої нервової діяльності дозволяє ссавцям проявляти високу екологічну пластичність.

Еволюційна історія Ссавців

Ссавці походять від плазунів, проте, як свідчить палеонтологічний літопис, лінія, яка веде до ссавців – підклас *Synapsida*, – відійшла від рептилій на самому її початку. Тому родинні зв'язки між ссавцями і сучасними рептиліями досить незначні.

Рептилійними предками ссавців були *Pelicosauria* – група, яка з'явилася у карбоні і досягла свого розквіту у ранньому перму (рис. 234).

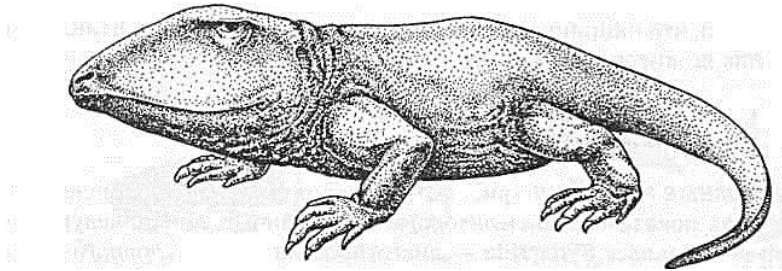


Рис. 234. Реконструкція пелікозавра

За більшістю ознак ці рептилії були досить примітивні, проте особливості будови їх черепа (наявність однієї виличної дуги та однієї виличної ями) є першою стадією еволюції в напрямку до ссавців. Вони були пойкилотермні, мали слабо диференційовані альвеолярні зуби, короткі кінцівки тощо. У багатьох пелікозаврів були сильно видовжені остисті вирости хребців, які утворювали своєрідний "парус" (рис. 235).

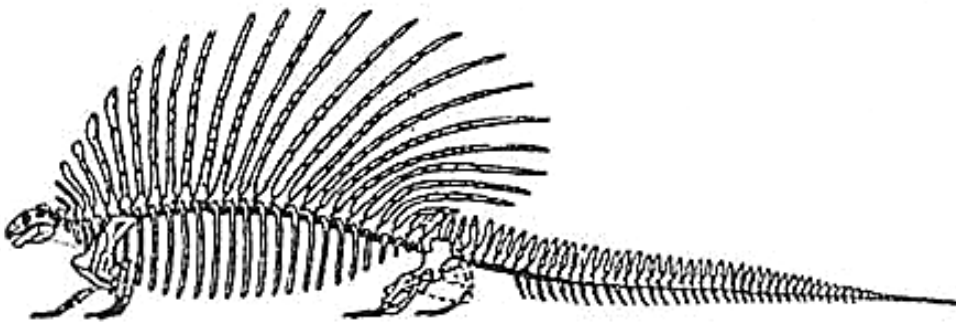


Рис. 235. Скелет пелікозавра з "парусом"

Майже до кінця перму це була панівна група досить великих (вага від 20 до 100 кг) сильних та жорстоких тварин. Через 40 млн років пелікозаври вимерли, а їх біотопи зайняли більш розвинені *Therapsida*.

У кінці перму – на початку тріасу з'явилися *Therapsida* – прогресивні форми, схожі на ссавців (рис. 236). Вони були м'ясоїдними, активно пересувалися, лікоть і коліно наближені до боків тіла, що дозволяло збільшити швидкість пересування. За будовою черепа, нижньої щелепи, зубів (диференційовані) і кінцівок вони досить схожі на ссавців. Були і рослиноїдні форми.

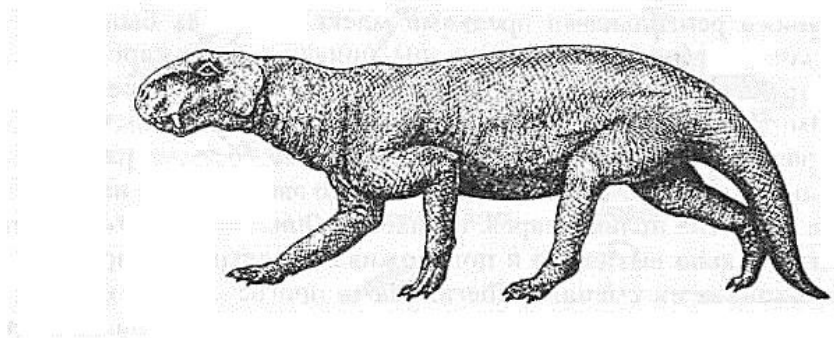


Рис. 236. *Licaenops* один з представників терапсид

Еволюція звіроподібних рептилій була головною подією на початку еволюційного шляху плазунів. Проте у тріасі з'явилися й інші групи рептилій, особливо динозаври. Більшість терапсид, напевно, не могли успішно конкурувати з динозаврами і тому швидко зійшли з арени.

Близько 250 млн р. тому (кінець перму) в одній з гілок терапсид формується прогресивна група тварин – *Synodontia* (рис. 237).

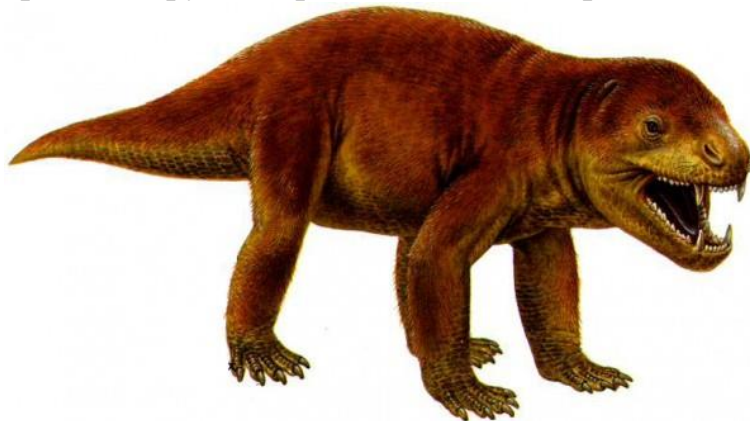


Рис. 237. Реконструкція цинодонта

Це були великі за розмірами хижаки та помірно великі рослиноїдні істоти. Протягом тріасу цинодонти з успіхом витримували конкуренцію з іншими динозаврами. Високий рівень обміну речовин та вкрите шерстю тіло поступово дозволили їм перейти до нічного способу життя.

Найдавнішим з відомих ссавців (пізній тріас, більше 200 млн р. тому) є *морганукодон* (рис. 238). Це невелика тварина, вкрита шерстю, хвіст відносно довгий, довжина тіла ≈ 10 см, довжина черепа 2–3 см. Ззовні нагадував мишу чи землерійку, ймовірно, вів нічний спосіб життя. Раціон складався з комах та інших дрібних тварин. Швидше за все, відкладав яйця.

Морганукодони не мали трьох кісточок середнього вуха. Зуби були вже

типовими зубами ссавців: молочні зуби змінювалися набором постійних зубів.



Рис. 238. Реконструкція морганукодона

В юрі великі за розміром циноданти були заміщені більш дрібними формами, як *Oligokyphus*, який за типом живлення нагадував сучасних гризунів (рис. 239), та *Trithelodon*, який був комахоїдним (рис. 240).



Рис. 239. Oligokyphus



Рис. 240. Trithelodon

Ще в середині тріасу (≈ 240 млн р.) від *трителодонтів* беруть початок

Allotheria alloterpii. Аллотерії в дослівному перекладі з латинської – інші звірі. Ці невеликі тварини за зовнішнім виглядом нагадували сучасних гризунів. Вони мали вузький таз, що є свідченням того, що діти у них народжувалися дрібними і беззахисними, як у сучасних сумчастих (рис. 241).

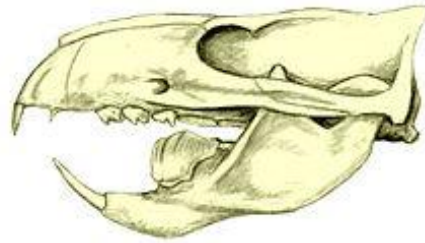


Рис. 241. Реконструкція та череп аллотерій

Ссавці позбулися кольорового зору ще на початку свого еволюційного розвитку, втративши 2 з 4-х світлочутливих білки – опсини. Згодом кольоровий зір знову з'явився у приматів, завдяки дуплікації одного з білків.

Відомо, що з втратою кольорового зору збільшилася кількість генів нюхових рецепторів. Ймовірно, що послаблення кольорового зору і посилення нюху були пов'язані з експансією динозаврів у кінці тріасу – на початку юри і примусила давніх ссавців перейти до нічного способу життя.

Американські палеонтологи за допомогою комп'ютерної рентгенівської томографії вивчили ендокости (мозкові порожнини) цинодонтів та перших ссавців. Дослідження показали, що становлення ссавців супроводжувалося значним збільшенням мозку. Збільшувалися в першу чергу ділянки мозку, які відповідають за нюх та координацію рухів.

Як свідчать дані вчених, головним стимулом для розвитку мозку у ссавців була потреба у гарно розвиненому нюху. Відомо, що найкраще серед наземних тварин нюх розвинений саме у ссавців. Скоріше за все, це було пов'язано з пристосуванням до нічного способу життя. В кінці тріасу – на початку юри синапсиди повністю програли діапсидам конкуренцію за "денні" ніші, і вижити вдалося лише тим, хто зумів "піти в ніч", виробивши досконалий нюх для орієнтації в сутінках.

Китайські палеонтологи вкотре здивували світ ще однією сенсаційною знахідкою. Цього разу вони відкопали скелет невідомого раніше ссавця з групи триконодонтів (мали зуби з трьома конусами) з підкласу аллотерії, який жив близько 125 млн р. тому, в ранній крейді. Нововідкрите мезозойське звірятко *яноконодон Алліна* було маленьким і невиразним (рис. 242). Цікаве воно тим, що у нього добре збереглися кісточки середнього вуха (молоточок і коваделко), причому не окремо, а в природньому положенні, з'єднані з іншими кістками (рис. 243).

Молоточок і коваделко у яноконодона вже відділені від нижньої щелепи з

боків, проте ще прикріплені спереду окостенілим меккелевим хрящем.

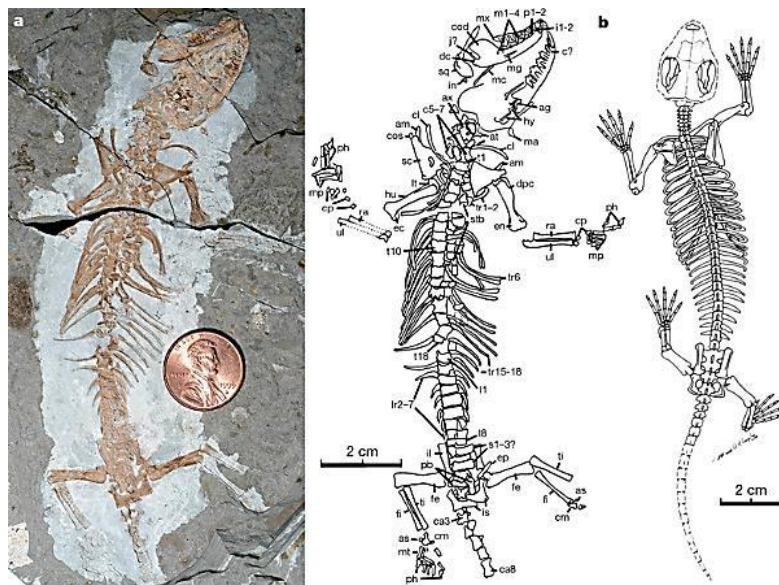


Рис. 242. Яноконодон Алліна



Рис. 243. Реконструкція яноконодона Алліна

Серед аллотерій найбільш відомими є *Multituberculata* **мультитуберкуляти**. Назва походить від форми корінних зубів, які мали багато горбиків. Ззовні схожі на гризунів, виникли в середині юри, вимерли в ранньому олігоцені (рис. 244). Були поширені тільки в північній півкулі (Лавразія).



Рис. 244. Представники мультитуберкулят (*Docodon*)

Основні риси мультитуберкулят:

- квадратна та зчленівна кістки разом з гіомандибуляре перетворюються на слухові кісточки;
- вушні кістки зростаються і формують кам'янисту кістку;
- виникає зміна генерацій зубів;

- верхня поверхня кутніх зубів має вигляд горбиків;
- сім шийних хребців.

Вважають, що ранні форми "мульти" могли бути предками однопрохідних, бо їх зуби схожі на зуби у зародків качконоса. Давні ссавці були досить дрібними, прикладом є *хадрокодіум*, з ранньої юри Китаю, він важив 2 г, мав довжину 3,2 см (рис. 245).



Рис. 245. Хадрокодіум

Сінодельфіс (лат. китайська сумчаста тварина) – вимерлий рід ссавців, відомий з ранньої крейди \approx 125 млн р. тому (рис. 246). Рештки були виявлені у 2003 р. у провінції Ляонінь (Китай).

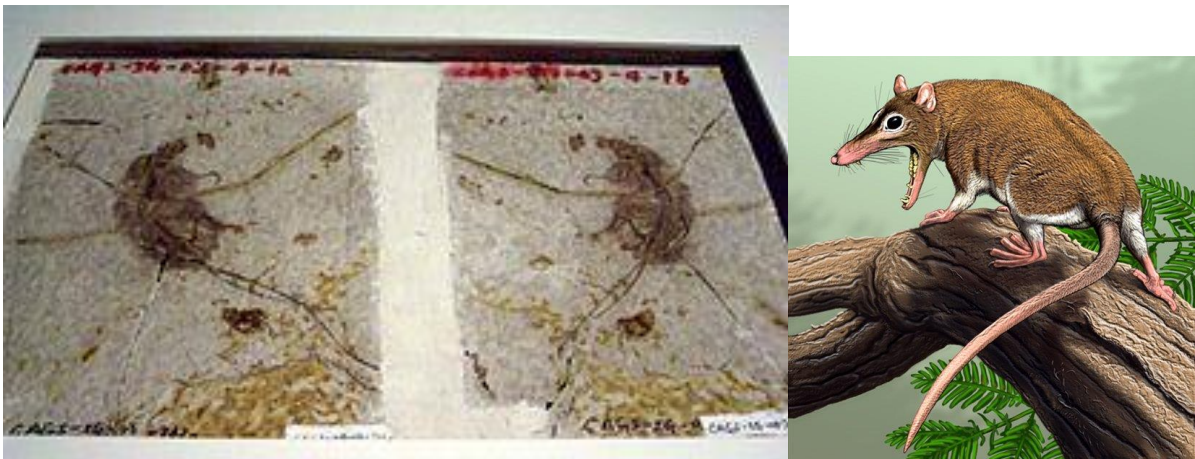


Рис. 246. Рештки та реконструкція сінодельфіса

Найдавнішою з відомих плацентарних тварин є *Juramaia* (лат. мама юрського періоду з Китаю). Довжина тіла 10–15 см, вага 300 г (рис. 247). Схожа на пацюка чи, може, білку. Харчувалася комахами, плодами. Більшу частину часу проводила на деревах, ховаючись від динозаврів. Жила \approx 160 млн р. тому.

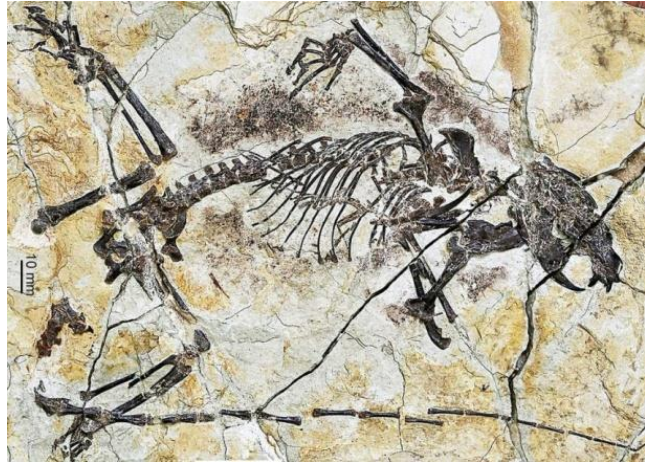


Рис. 247. Рештки та реконструкція Juramaia

Prototheria однопрохідні

Це єдині першозвірі, які дожили до нашого часу й істотно відрізняються від усіх сучасних ссавців (рис. 248). Вони представлені качконосом, єхидною та проєхидною, які мешкають в Австралії та Новій Гвінеї. Це досить своєрідні тварини, які мають низку діагностичних ознак ссавців, але зберігають і примітивні риси, це єдині серед ссавців, хто відкладає яйця і у них є клоака. На жаль, ми нічого не знаємо про їх історію, оскільки більшість діагностичних ознак пов'язані з зубами, а дорослі не мають зубів.



Рис. 248. Качконіс та єхидна

Усі типові сучасні ссавці належать до підкласу *Theria*, в якому розрізняють три інфракласи. Перший з них – *Patriotheria* складається з 2 рядів – *Symmetrodonta* та *Pantotheria* – дрібних мезозойських форм, що живилися комахами. Вони розрізняються за будовою зубів, і, можливо, перші були предками других. Напевно, в крейді від *Pantotheria* виникли 2 групи ссавців – інфракласи *Metatheria* та *Eutheria*.

Metatheria

Сумчасті ссавці відносяться до інфракласу нижчі звірі, названі вони так тому, що на череві у самки є сумка, у якій вона доношує і вигодовує малят, оскільки діти у них народжуються досить слабозвиненими (дуже короткий період вагітності). Типовий представник сумчастих – звичайний опосум.

Сумчасті з'явилися, напевно, на початку крейди. Їх перші знахідки відомі з відкладів Південної Америки. Це дрібні тварини типу опосумів. **Таким чином, батьківщиною сумчастих є Північна півкуля.** Проте ще до кінця неогену вони були витіснені плацентарними і на сьогодні залишилися тільки в Австралії, Новій Гвінеї, Тасманії, Південній Америці, тобто в Південній півкулі, і лише по декілька видів у Північній Америці та на о. Сулавесі. Родове дерево сумчастих представлено на рис. 249.

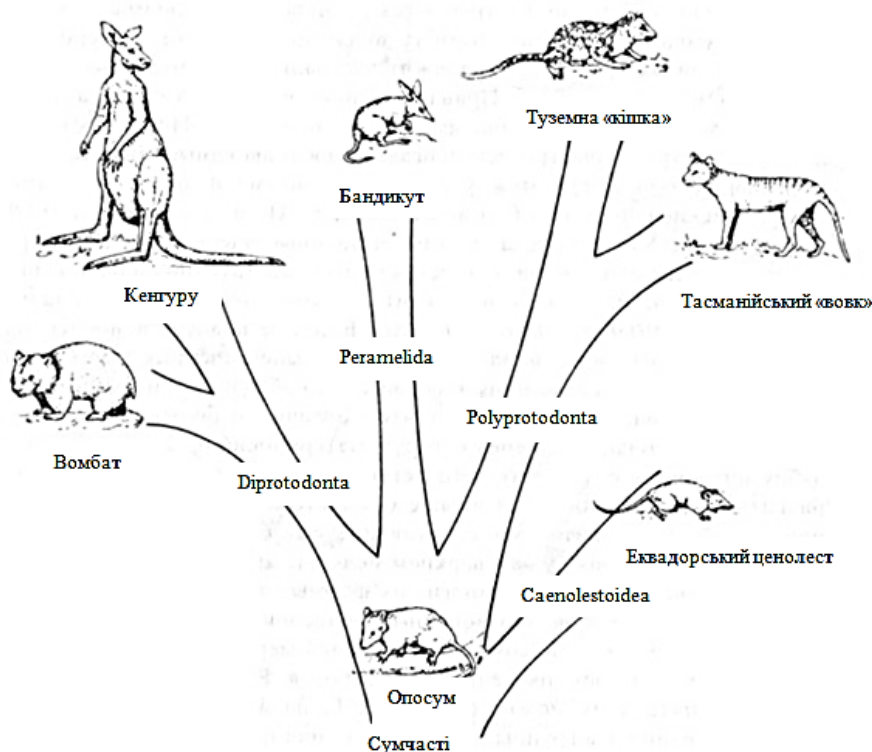


Рис. 249. Родове дерево сумчастих

Eutheria

До вимирання динозаврів ці високорозвинені ссавці вже існували. Плацентарні швидко досягли великого різноманіття.

Предки плацентарних ссавців і всі ранні ссавці були, напевно, дрібними твариноїдними, через малі розміри харчувалися в основному комахами, личинками, червами. Вважають, що вони їли також м'які частини рослин.

Так ссавці існували впродовж багатьох мільйонів років, поки вимирання динозаврів не принесло їм свободи. Проте цей початковий період не минув даремно. Можна припустити, що це був період навчання і підготовки, впродовж якого були успіхи у розвитку нервової системи і процесів розмноження. В результаті в кінці мезозою існували хоч і дрібні, проте високорозвинені плацентарні, а також сумчасті ссавці, готові завоювати всю сушу.

До початку кайнозою відбулася швидка радіація ссавців з утворенням різних рядів (рис. 250). У деяких груп хребетних філогенетичне дерево дійсно схоже на дерево з головним стовбуром, або принаймні з великими гілками першого порядку, які, в свою чергу, галузяться. Родове дерево плацентарних ссавців більше схоже на великий куш, бо різні ряди важко об'єднати у групи.

Викопні рештки двох примітивних ссавців, знайдені у 2015 р. у середньо-та пізньоюрських відкладах північно-східного Китаю, показали, що юрські звірі були різноманітнішими, ніж вважали раніше. Один з видів вів риючий спосіб життя і віддалено нагадував крота, інший жив на деревах і був схожий на сучасну білку чи тупайю. Обидва види відносять до докодонтів, тупикової базальної гілки ссавців, яка більше віддалена від плацентарних і сумчастих, ніж однопрохідні.

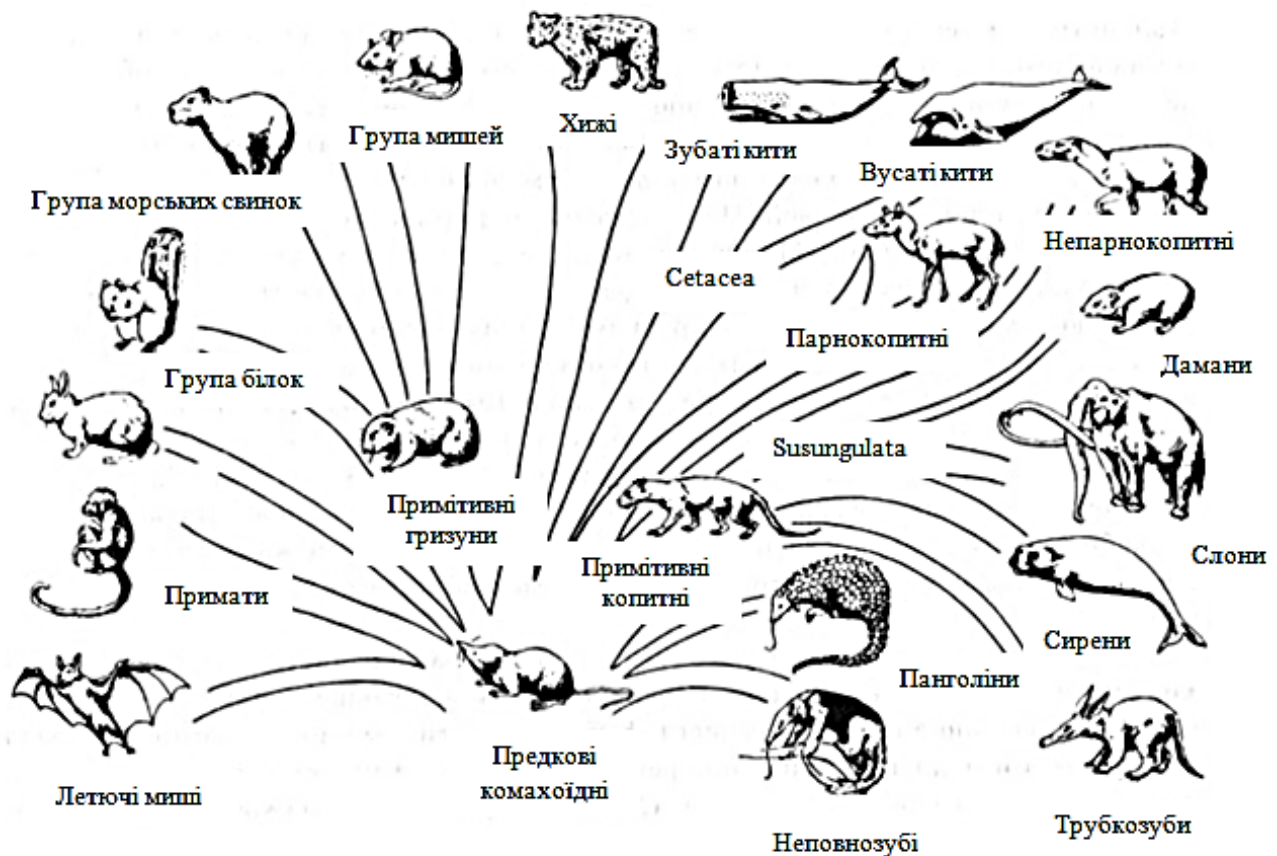


Рис. 250. Родове дерево основних рядів плацентарних ссавців

На початку кайнозою відбулася швидка радіація ссавців з формуванням

різних рядів. Проте **комахоїдні** недалеко пішли у своєму розвитку порівняно з предковими формами. Одна з ранніх гілок, що відокремилася від комахоїдних, – **примати**.

Найдавнішою приматоподібною істотою був **пургаторіус**, жив ще в кінці крейди (рис. 251). Пургаторіуса ще, звичайно, не можна вважати справжнім приматом. Зовні це невелика тварина (до 15 см завдовжки і масою близько 40 г) мало була схожа на звичних для нас мавп, більше схожа на білку. Проте деякі важливі особливості зубів дійсно підтверджують схожість і родинні стосунки пургаторіуса з древніми приматами. А будова кінцівок свідчить про те, що прадідусь усіх мавп, як і годиться примату, був істотою деревною.

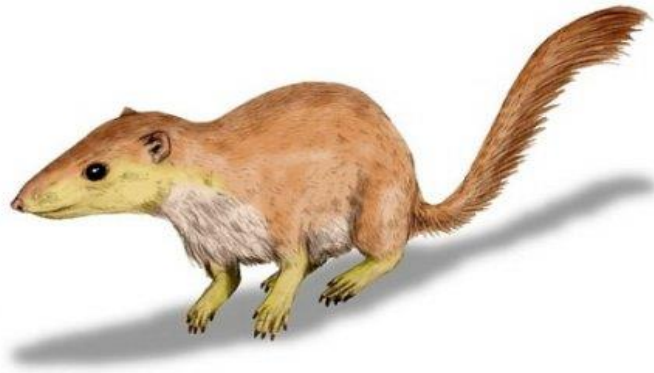


Рис. 251. Реконструкція пургаторіуса

У Китаї (2013 р.) розкопали найдавнішу мавпу, причому майже цілий скелет. **Архіцебус** (так назвали знахідку) жив на 10 млн років пізніше від пургаторіуса. Він був маленький, мав гострі зуби і довгий хвіст, вмів гарно стрибати по гілках, і, напевно, харчувався комахами та рослинами (рис. 252).



Рис. 252. Реконструкція архіцебуса

Група **Plesiadapoidea** вимерла, за низкою ознак (форма різців) вони були схожі на гризунів (рис. 253). Найпримітивніші серед сучасних приматів – лемури (**Lemuroidea**) – все ще процвітають в умовах ізоляції на Мадагаскарі.

Підряд *Tarsioidea* представлений довгоп'ятом, який мешкає у південно-східній Азії. Одна з груп – широконосі мавпи (*Platyrrhini*) – мешкає у Південній Америці. Її представляють: чіпкохвості (капуцини) та дрібні ігрункові мавпи.

Друга група – вузьконосі мавпи (*Catarrhini*) – мешкають у Старому Світі. Примітивні їх представники добре відомі мартишки та павіани Африки та Азії. Еволюційно більш прогресивні – людиноподібні мавпи (гібони, шимпанзе, горили, орангутани).

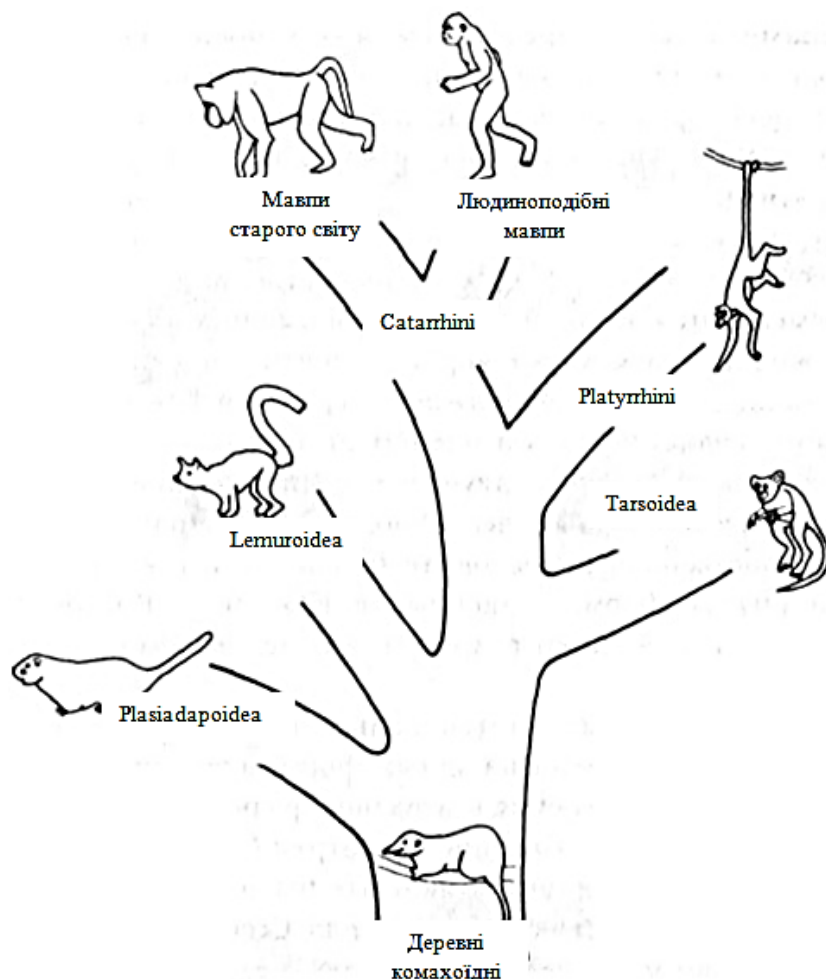


Рис. 253. Спрощене родове дерево приматів

Від комахоїдних у палеогені відокремилися група *Creodonta*. Це були відносно дрібні, неспритні, не зовсім розумні істоти, які згодом почали зникати і поступилися місцем членам лінії *Carnivora*. Сучасних наземних хижаків (підряд *Fissipedia*) можна розділити на два великі інфраряди, найбільш відомими прикладами яких є собачі та котячі, а більш примітивними – кунячі та цивети (рис. 254).

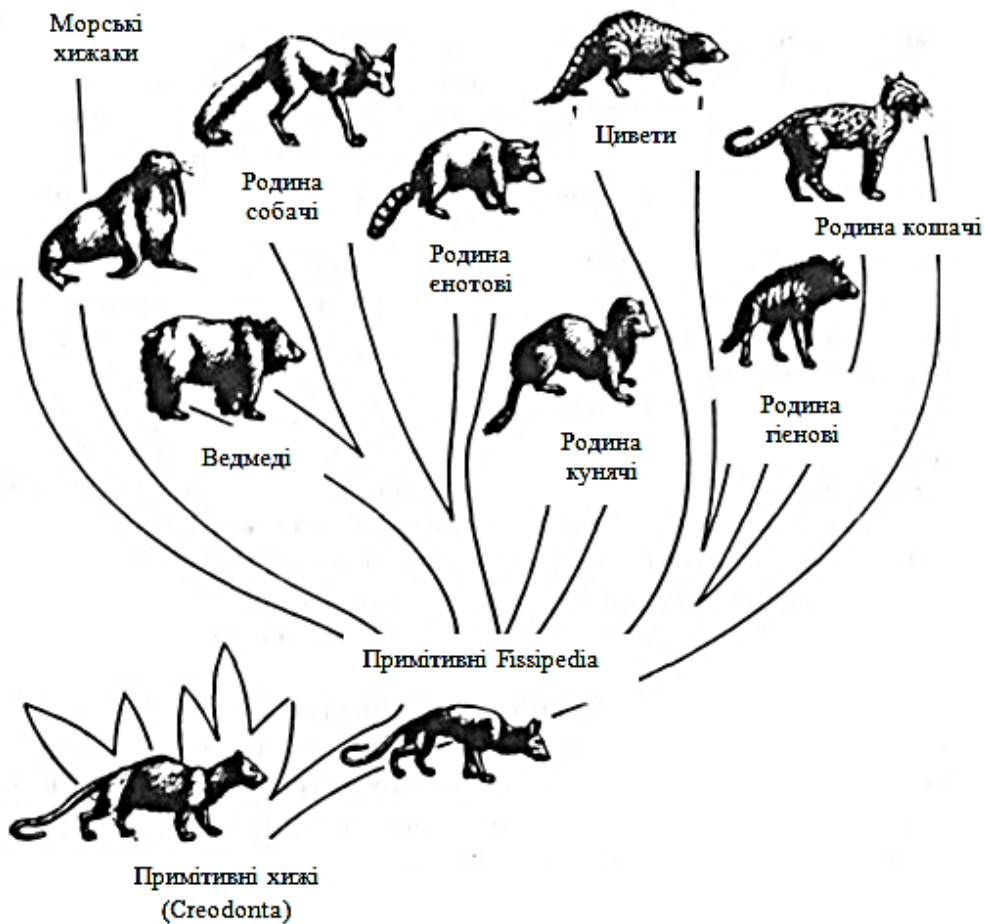


Рис. 254. Спрошене родове дерево хижих ссавців

Помітною подією третинного періоду був розвиток цілого ряду форм, досить великих за розмірами, які живилися рослинною їжею. Найбільш прогресивні форми стали гарними бігунами, їх кінцівки витягнулися за рахунок видовження кісток кисті та стопи. При русі вони почали спиратися на кінчики пальців, кількість яких почала зменшуватися. Кігті, отримані від примітивних ссавців, замінилися на копита, звідки і походить їх назва.

Хоча у різних копитних є деякі спільні ознаки, впевнено говорити про їх походження від спільного предка важко, в їх розвитку, безумовно, мала місце паралельна еволюція.

На початку ери ссавців з'явилася значна кількість архаїчних копитних, більша їх частина згодом вимерла. Один з рядів цих архаїчних форм – *Condylarthra* – напевно, дуже близький до предків більшості копитних.

Домінуючі копитні кінця кайнозою та сучасної епохи належать до двох різних рядів – непарнокопитні *Perissodactyla* і парнокопитні *Artiodactyla*.

Ключовою ознакою непарнокопитних є зменшення кількості пальців від 5 до 3 у ранніх форм і далі до 1 (рис. 255).

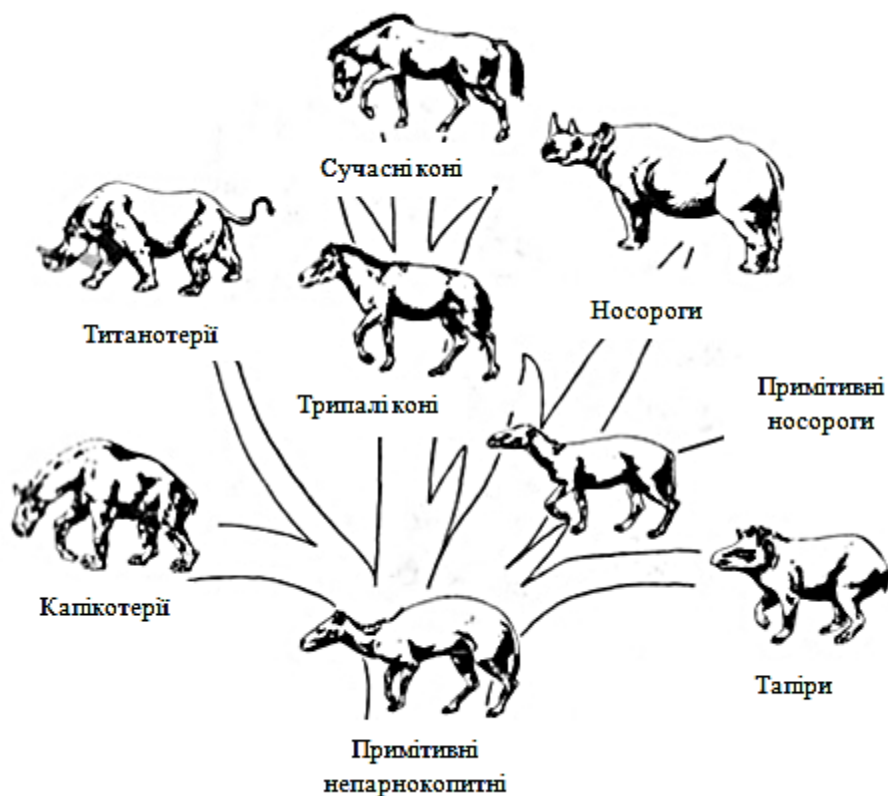


Рис. 255. Родове дерево непарнокопитних

У примітивних форм, таких як *eoginys* (рис. 256), було чотири пальці, жили у лісі, мали зріст близько 30 см (розміром з собаку). Перші непарнокопитні харчувалися відносно м'якою їжею, об'їдаючи листя різних рослин у лісах та на галявинах (рис. 257). Далі коні почали населяти степи, у них збільшився зріст, розвивалися зуби з високою коронкою, необхідні для пережовування жорсткої трави і насіння рослин, а кількість пальців на ногах скоротилося до трьох (*mioginys*). *Пліогінус* – однопалый степовий кінь. *Плезінус* дуже близький до сучасного коня.

Еволюція коней відбувалася у степах Північної Америки, Азії, у Європі. Тут були знайдені рештки трипаліх лісових коней, що жили в міоцені. Згодом їх замінили гіппаріони, які проникли з Америки, вони мали трипалу кінцівку з сильно вкороченими бічними пальцями, мешкали у лісостепу.

У верхньому пліоцені гіппаріони в Європі та Азії вимерли, а на їх місце прийшли з Америки близько мільйона років тому однопалі коні. В той час коли в Америці виникли однопалі коні, вона була з'єднана на півночі мостом суші з Азією в районі Берингової протоки, а на півдні – з Південною Америкою в районі Панамського каналу.

У процесі розселення однопалі коні видозмінилися у різні типи: одні пристосувалися до трав'янистих рівнин, другі – до кущової місцевості, треті – до напівпустель. В Африці вони дали початок ослам і зебрам, у Європі, північній Африці – сучасним коням.

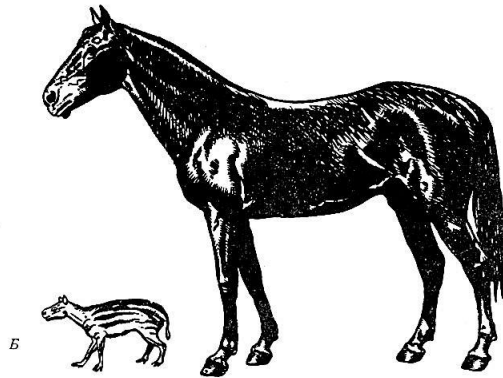
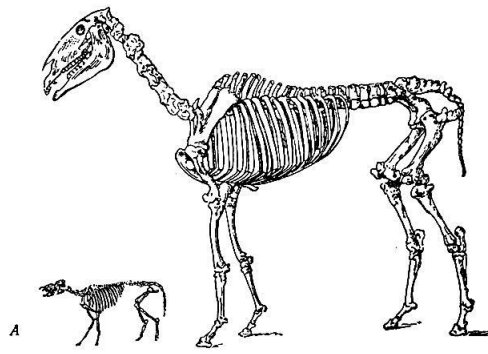


Рис. 256. Скелет (А) і зовнішня будова (Б) сучасного коня та його найдавнішого предка еогіпуса

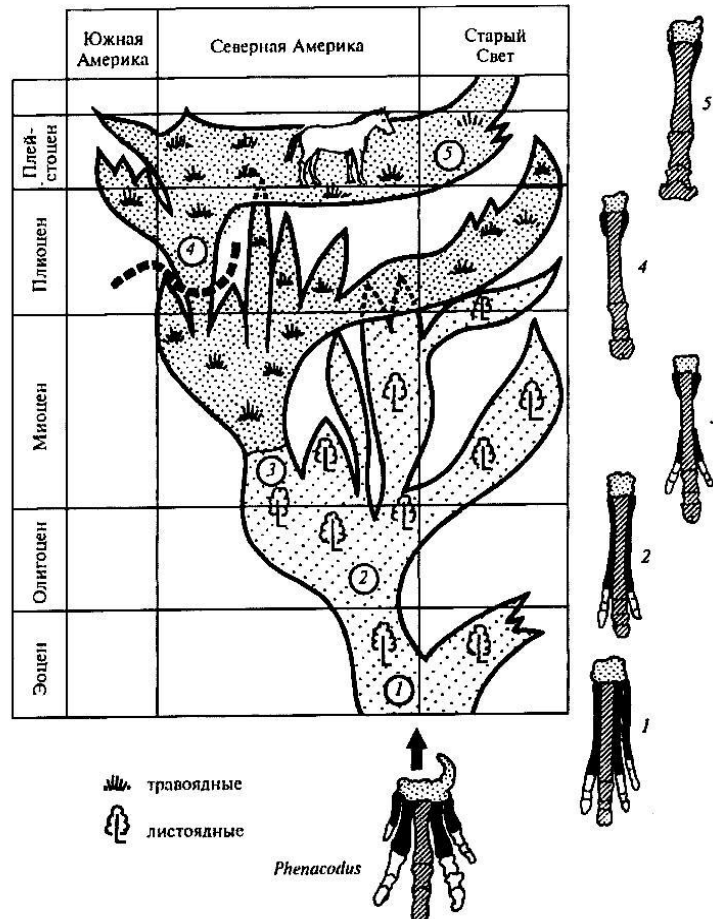


Рис. 257. Еволюція коней: 1 – еогіпус, 2 – міогіпус, 3 – парогіпус, 4 – пліогіпус, 5 – плезіпус

Останніми представниками диких коней є кінь Пржевальського (рис. 258), у невеликих кількостях зустрічається у напівпустелях Центральної Азії, і знищений людиною тарпан (рис. 259), що жив в Україні ще у ХІХ ст. Одомашнення коней врятувало їх від цілковитого вимирання, як це відбулося в Америці. Коли Х. Колумб відкрив Америку (1492 р.), там коней не було, їх потім завезли з Європи.



Рис. 258. Кінь Пржевальського



Рис. 259. Тарпан

Зовсім інакше склалася історія ряду *Artiodactyla* (рис. 260). Спочатку їх було небагато, а в подальшому вони стали більш численними і в наш час значно поширені. У цих форм редукція пальців почалася з втрати першого пальця, в результаті чого вони стали чотирипалими. З цих чотирьох два бічні пальці зменшені або втрачені, а третій і четвертий утворюють роздвоєне копито, що є

діагностичною ознакою парнокопитних.

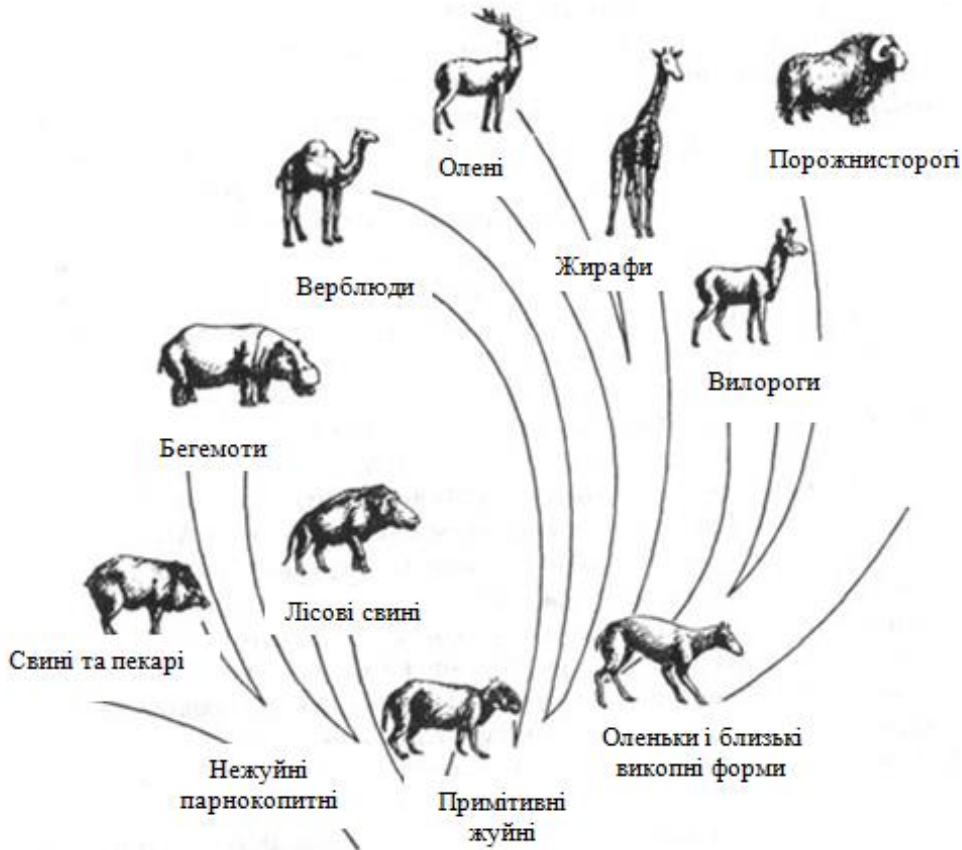


Рис. 260. Родове дерево парнокопитних

Свині Старого Світу і їх родичі пекарі Нового Світу відносно примітивні, вони всеїдні. Бегемот – масивний родич свиней, веде напівводний спосіб життя і харчується водними і наземними рослинами. Більш вдалі парнокопитні стали винятково травоядними, вони мають особливу будову зубів, багатокамерний шлунок. Найбільш прогресивні в еволюційному відношенні парнокопитні – порожнисторогі, спритні, здатні до швидкого бігу, зі складним шлунком, на голові зазвичай роги.

Proboscidae

Найбільш давні форми хоботних відомі під назвою *мастодонти* (найдавніший з еоцену Єгипту сягав розмірів великої свині з долотоподібними передніми зубами), у дослівному перекладі – соскозуб, бо мали особливу будову кутніх зубів (рис. 261, 262). У подальшому мастодонти швидко збільшувалися у розмірах, у них розвивалися витягнуті щелепи з короткими бивнями вгорі і вниз. Згодом щелепи вкоротилися, проте верхні бивні стали видовжуватися, і, врешті-решт, склався характерний вигляд голови сучасних слонів з двома довгими бивнями і хоботом.

На сьогодні розшифровано ДНК мастодонтів і з'ясовано, що за генетичним аналізом ближчими до них є азіатські слони, а не африканські. Мастодонти були поширені по всій Євразії, Північній та Південній Америці.



Рис. 261. Скелет мастодонта



Рис. 262. Зуб мастодонта

У льодовиковий період різноманітні слони, більшу частину яких називають мамонтами, мандрували усіма континентами, за винятком Австралії і Південної Америки.

За будовою скелета мамонт найбільше схожий на індійського слона, тільки був значно більший за розмірами. Мамонти досягали 5,5 м у довжину та 3,1 м у висоту, маса 10–12 т. Величезні бивні сягали до 4 м, вага їх була близько 100 кг.

До кінця плейстоцену майже усі хоботні зникли. Вчені вважають, що до вимирання хоботних і мамонтової фауни взагалі, скоріше за все, людина все-таки доклала зусиль. Хоче це не було єдиною причиною.

Cetace

Давні кити відомі з еоцену, вони вже жили у воді, проте їх тіло і череп були менш спеціалізованими. Вважають, що вони походять від *парнокопитних*, які близько 50 млн р. тому перейшли до напівводного способу життя. Існують різні теорії походження китоподібних.

Вважають, що кити, дельфіни, морські свині походять від *мезоніхій* (рис. 263). Ці істоти були схожі на вовків і мали копита, жили приблизно 60 млн

р. тому біля давнього моря Тетіс. Мезоніхії, напевно, полювали на рибу та інших водних тварин у прибережних болотах та естуаріях. Оскільки вони довго перебували у воді, їх тіло починало змінюватися. Форма тіла їх стала більш обтічною, сформувався масивний згладжений хвіст, передні кінцівки поступово перетворювалися на плавці, а задні деградували. З'явився товстий шар підшкірного жиру, для полегшення дихання ніздрі перемістилися на верхню частину голови і поступово перетворилися на дихало.

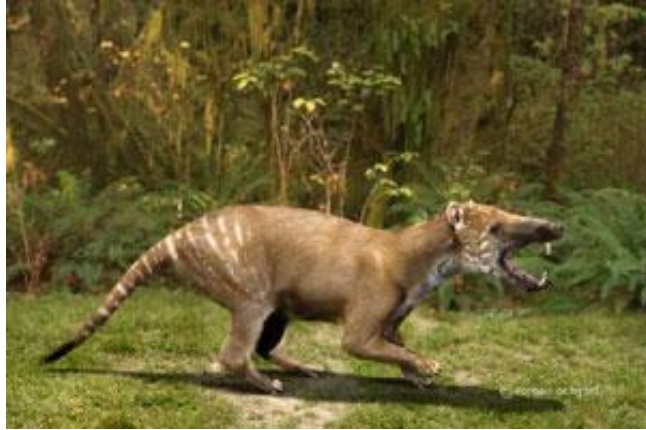


Рис. 263. Реконструкція мезоніхії

Нові молекулярно-генетичні дані свідчать про те, що китоподібні є близькими родичами парнокопитних, зокрема гіпопотамів. Сполучною ланкою був рід *індохіус* (з давньою гр. – *індійська свиня*), мешканець Пакистану, зовні він був схожий на сучасних оленькових (рис. 264). Повний скелет був знайдений у Кашмірі у 2007 р. Вважають, що індохіус ховався від хижаків поблизу води і був травоядним, про це свідчить будова та хімічний склад зубів.

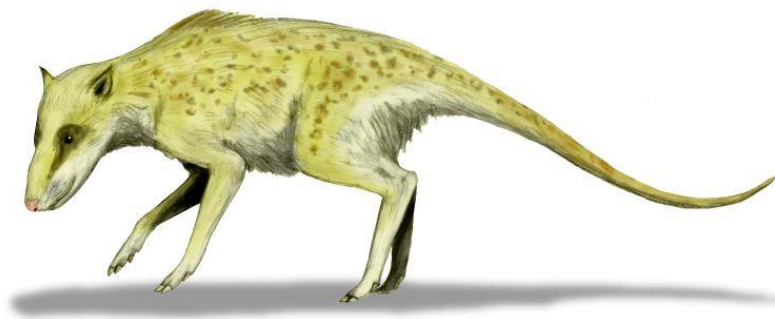


Рис. 264. Реконструкція індохіуса

Rodentia

Гризуні – найбільший за кількістю видів та родів ряд. Головною відмінною ознакою цієї групи є розвиток пари масивних долотоподібних різців на верхній та нижній щелепах. Серед гризунів ніколи не було ні літаючих, ні морських форм, проте це процвітаюча група майже в усіх наземних біотопах. Серед сучасних форм досить чітко можна виділити три наступні підгрупи:

- *білкоподібні* (білки, ховрахи та їх родичі);
- *свинкові* (морські свинки, дикобрази);
- *пацюки* та *миші* – процвітаюча група гризунів. Поширені скрізь, показником їх високого рівня адаптивності є факт про те, що з усіх плацентарних ссавців лише вони змогли проникнути до Австралії ще до появи там людини.

Модульна контрольна робота № 4

Клас Ссавці

Тестові завдання

- У ссавців молоточок, слухова кісточка середнього вуха, утворений:*
 - гіомандибуляре,
 - квадратною кісткою,
 - зчленівною кісткою,
 - гіоїдом.
- Їжаки наколюють яблука на голки:*
 - щоб зробити запаси,
 - щоб знищити кліщів,
 - взагалі не наколюють,
 - для краси.
- Вкажіть похідні епідермісу:*
 - нігті,
 - кігті,
 - роги оленів,
 - роги порожнисторогих,
 - голки дикобраза,
 - роги лося.
- Основним кінцевим продуктом азотистого обміну ссавців є:*
 - сечовина,
 - сечова кислота,
 - амоніак,
 - сечовина та амоніак.
- Коваделко це видозміна:*
 - гіомандибуляре,
 - зчленівної кістки,
 - квадратної кістки,
 - гіоїда.
- Другий шийний хребець ссавців називається:*
 - епістрофей,
 - атлант,
 - колеоптиль,
 - пігостиль.
- Які ссавці мають більше або менше 7 шийних хребців:*
 - качконоси,

- б) лінивці,
 - в) летючі миші,
 - г) ламантини.
8. Для яких оленів характерна наявність рогів, як у самців, так і у самок:
- а) благородний олень,
 - б) північний олень,
 - в) плямистий олень,
 - г) вилоріг.
9. У слонів хобот це:
- а) ніс,
 - б) верхня губа,
 - в) верхня губа і ніс,
 - г) нижня губа.
10. У яких тварин шлунок має найбільшу диференціацію:
- а) нежуйні парнокопитні,
 - б) жуйні парнокопитні,
 - в) непарнокопитні,
 - г) хоботні.
11. Найбільший у світі гризун:
- а) чорний пацюк,
 - б) капібара,
 - в) бобер,
 - г) нутрія.
12. У ссавців хребці:
- а) амфіцельні,
 - б) гетероцельні,
 - в) платицельні,
 - г) опістоцельні.
13. У ссавців від лівого шлуночка відходять:
- а) права дуга аорти,
 - б) ліва дуга аорти,
 - в) ліва і права дуги аорти,
 - г) легенева артерія.
14. У однопровідних молочні залози відкриваються:
- а) на сосках,
 - б) на шкірі черевної порожнини,
 - в) на спині,
 - г) в іншому місці.
15. Ссавці, які мають 4 великих різці і діастему на місці ікол, належать до ряду:
- а) Комахоїдні,
 - б) Хижі,
 - в) Гризуни,
 - г) Неповнозубі.
16. Бивні у слона – це видозмінені зуби:

- а) ікла,
 - б) різці,
 - в) передкутні,
 - г) кутні.
17. *У жирафи шийних хребців:*
- а) 10,
 - б) 25,
 - в) 7,
 - г) 2.
18. *Найвищий артеріальний тиск серед ссавців мають:*
- а) ламантини,
 - б) жирафи,
 - в) леви,
 - г) голі землекопи.
19. *Найбільшим серед ссавців є:*
- а) синій кит,
 - б) ламантин,
 - в) жирафа,
 - г) африканський слон.
20. *Найменший ссавець України:*
- а) бурозубка мала,
 - б) жовтоголовий королик,
 - в) хатня миша,
 - г) білозубка крихітка.
21. *Землерійки належать до ряду:*
- а) Гризуни,
 - б) Комахоїдні,
 - в) Парнокопитні,
 - г) Хижі.
22. *Найменшу кількість хребців у хвостовому відділі мають:*
- а) довгохвості ящури,
 - б) жирафи,
 - в) слони,
 - г) гібони.
23. *Найдрібнішими розгалуженнями бронхів у ссавців є:*
- а) бронхіолі,
 - б) альвеоли,
 - в) вторинні бронхи,
 - г) третинні бронхи.
24. *Орган слуху ссавців представлений:*
- а) тільки внутрішнім вухом,
 - б) внутрішнім та середнім вухом,
 - в) внутрішнім, середнім та зовнішнім вухом,
 - г) тільки зовнішнім вухом.
25. *У жуйних шлунок складається з:*

- а) пілоричного відділу,
 - б) книжки,
 - в) сітки,
 - г) сичуга,
 - д) рубця,
 - є) кардіального відділу.
26. *Ссавці, які розмножуються яйцеживонародженням:*
- а) сумчасті,
 - б) плацентарні,
 - в) однопрохідні,
 - г) рукокрилі.
27. *Найкраще розвинені пахучі залози у:*
- а) гірського козла,
 - б) лева,
 - в) скунса,
 - г) капібари.
28. *Найбільшим наземним ссавцем є:*
- а) африканський слон,
 - б) індійський слон,
 - в) чорноморська афаліна,
 - г) африканський лев.
29. *Що означає назва кенгуру:*
- а) довгоногі істоти,
 - б) добрий день,
 - в) я Вас не розумію,
 - г) типові мешканці Австралії.
30. *До сумчастих належать:*
- а) кенгуру,
 - б) опосуми,
 - в) тасманійські дияволи,
 - г) білки летяги,
 - д) рукокрилі,
 - є) бандикути,
 - ж) вомбати.

Задачі та творчо-фахові завдання

1. Серед ссавців є тварини, яких можна назвати карликами тваринного світу. Які це тварини? Як можна пояснити той факт, що вони дуже ненажерливі?
2. На відміну від інших хребетних у ссавців є м'яз – діафрагма. Яку роль виконує в організмі цей орган? Яке його походження?
3. У всіх ссавців є молочні залози (від 2 до 20). Чи є зв'язок між числом залоз і числом малят, що народжуються, місцем розташування залоз на тілі і способом життя тварини? Якщо так, то який?
4. У більшості птахів на грудині є кіль. Чи може бути такий утвір на грудині ссавців? Якщо так, то у яких і у зв'язку з чим він розвинений?

5. У ссавців ноги розміщені під тулубом, колінний суглоб направлений вперед, а ліктювий – назад. Що забезпечують ссавцям такі особливості розміщення ніг?
6. В Австралії живе сумчастий ведмідь коала. Більшість спроб утримувати цю тварину за межами її батьківщини закінчились невдачами. Чому цих тварин майже немає у зоопарках?
7. У штаті Аризона на заході США винищили ворогів оленів – вовків, койотів. За чверть століття поголів'я оленів збільшилося в 25 разів. Пройшло ще 15 років – і чисельність оленів почала катастрофічно падати. У чому причина?
8. Теля антилопи гну народжується з відкритими очами й вкрите хутром. Через кілька хвилин воно вже може йти слідом за матір'ю. Щенята гієнових собак з'являються на світ сліпими. Ведмежата – ще менш розвиненими, не тільки сліпими, але й голими, вагою 300-500 г. З чим пов'язані такі розходження у новонароджених дитинчат ссавців?
9. З'ясуйте, як на сьогодні вчені пояснюють чому зебри смугасті.
10. *Доповніть загальну характеристику класу Ссавці, вставляючи пропущені слова.*

Пойкілотермні чи гомойотермні (правильне підкреслити) тварини. Тіло вкрите в основному _____, шкірні залози: _____ . Скелет побудований з _____ тканини, й складається з таких відділів _____ . Тип черепа за способом кріплення щелепної дуги до нейрокраніуму _____, за наявності виличних ям і дуг _____ Травна система наскрізна, починається _____, закінчується _____ . Кровоносна система _____ типу, складається з _____ кіл кровообігу. Камер серця _____. Дихання звичайне чи подвійне (правильне підкреслити). Видільна система представлена парними _____, сечовий міхур є, немає (правильне підкреслити), продуктом азотистого обміну є _____. Головний мозок складається з _____ таких відділів _____ . Роздільностатеві тварини. Запліднення _____, розвиток _____ .

11. З'ясуйте систематичне положення *Sus scrofa* – *кабан дикий*

Тип

Підтип

Розділ

Надклас

Клас

Підклас

Інфраклас

Ряд

Вид

12. Дайте визначення термінів

Анамнії	
Амніоти	
Платицельні хребці (<i>замалюйте</i>)	
Синапсидний тип черепа	
Гетеродонтні зуби	
Явище Деннеля	

СПИСОК РЕКОМЕНДОВАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Билич Г. Л. Биология. Полный курс / Г. Л. Билич, В. А. Крижановский. – М. : ООО "Издательский дом "ОНИКС 21 век", 2004. – 544 с.
2. Власенко Р. П. Зоологія хребетних : навч. посіб. / Р. П. Власенко, Л. П. Кузьменко. – Житомир : Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2010. – 324 с.
3. Воронов Д. А. Старая гипотеза "перевернутости" хордовых подтверждается / А. Д. Воронов // Природа. – 2000. – № 11 – С. 18–22.
4. Дзержинский Ф. Я. Зоология позвоночных : учебник для студ. учреждений высш. проф. образования / Ф. Я. Дзержинский, Б. Д. Васильев, В. В. Малахов. – М. : Издательский центр "Академия", 2013. – 464 с.
5. Дзержинский Ф. Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных / Ф. Я. Дзержинский. – М. : ЧеРо ; Изд-во МГУ, 1998. – 208 с.
6. Иванова-Казас О. М. Очерки по филогении низших хордовых / О. М. Иванова-Казас. – СПб. : Изд-во С.-Петербург. ун-та, 1995. Т. 84, вып. 4. – 1995. – 160 с.
7. Карташев Н. Н. Практикум по зоологии позвоночных / Н. Н. Карташев, В. Е. Соколов, И. А. Шилов. – М. : Высшая школа, 1969. – 320 с.
8. Ковальчук Г. В. Зоологія з основами екології / Г. В. Ковальчук. – Суми : ВТД "Університетська книга", 2003. – 592 с.
9. Ковтун М. Ф. Порівняльна анатомія хребетних : навч. посіб. / М. Ф. Ковтун, О. М. Микитюк, Л. П. Харченко. – Харків, 2003. Ч. 1. – 2003. – 176 с. ; Ч. 2. – 2003. – 271 с.
10. Константинов В. М. Зоология позвоночных / В. М. Константинов, С. П. Наумов, С. П. Шаталова. – М. : Академия, 2000. – 496 с.
11. Константинов В. М. Зоология позвоночных / В. М. Константинов, С. П. Шаталова. – М. : Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2004. – 527 с.
12. Кузьменко Л.П. Еволюційна історія хордових / Л.П. Кузьменко, Р.П. Власенко – Ніжин : НДУ ім. М. Гоголя, 2017. – 115 с.
13. Марисова І. В. Зоологія хордових : тези лекцій та методичні рекомендації до самостійної роботи студентів по темі "Надклас Риби" / І. В. Марисова. – Ніжин, 1989. – 28 с.
14. Марисова І. В. Походження і філогенія наземних хребетних : навч.-метод. посіб. / І. В. Марисова. – Ніжин : Редакційно-видавничий відділ НДПУ, 2001. – 64 с.
15. Марисова І. В. Зоологія хордових : Надклас Риби – Pisces : особливості організації : навч. посіб. / І. В. Марисова, Л. П. Кузьменко. – Ніжин : Вид-во НДУ імені Миколи Гоголя, 2009. – 71 с.
16. Марисова І.В. Зоологія хордових : навч. посіб. / І.В. Марисова, Л.П. Кузьменко, Р.П. Власенко. – Ніжин : НДУ ім. М. Гоголя, 2016. – 208 с.
17. Марков А. Рождение сложности. Эволюционная биология сегодня: неожиданные открытия и новые вопросы / Александр Марков. – М. : Астрель : CORPUS, 2010. – 527 с.
18. Наумов Н. П. Зоология позвоночных / Н. П. Наумов, Н. Н. Карташев. – М. : Просвещение, 1979. Ч. 1. – 1979. – 333 с. ; Ч. 2. – 1979. – 272 с.

19. Наумов С. П. Зоология позвоночных / С. П. Наумов. – М. : Просвещение, 1982. – 464 с.
20. Общая зоология : учебник / Э. Хадорн, Р. Венер ; пер. с нем. Д. В. Попова, Н. В. Хмелевской, А. В. Чесунова и др. – М. : Мир, 1989. – 521 с.
21. Ромер А. Анатомия позвоночных : учебник : в 2 т. / А. Ромер, Т. Парсонс ; пер. с англ. А. Н. Кузнецова, В. Б. Никитина. – М. : Мир, 1992. Т. 1. – 1992. – 358 с. ; Т. 2. – 1992. – 400 с.
22. Соколов А. Мифы об эволюции человека / Александр Соколов. – М. : Альпина нон-фикшн, 2015. – 390 с.

Интернет-джерела

1. Марков А. Геном ланцетника помог раскрыть секрет эволюционного успеха позвоночных [Электронный ресурс] / А. Марков. – Режим доступа: <http://elementy.ru/news/430759>. – Назва з екрана.
2. Ястребов С. Причина особенностей генома оболочников – детерминированность их эмбрионального развития [Электронный ресурс] / С. Ястребов. – Режим доступа: <http://elementy.ru/news/432262>. – Назва з екрана.
3. Ястребов С. Позвоночник у миксин все-таки есть, но очень необычный [Электронный ресурс] / С. Ястребов. – Режим доступа: <http://elementy.ru/news/432020>. – Назва з екрана.
4. Ястребов С. У хрящевых рыб есть белки, нужные для формирования костей [Электронный ресурс] / С. Ястребов. – Режим доступа: <http://elementy.ru/news/432086>. – Назва з екрана.

СЛОВНИК ТЕРМІНІВ

Тип *Chordata* Хордові Підтипи *Acrania* Безчерепні (Ланцетники) та *Tunicata* Покривники. Клас *Cyclostomata* Круглороті

АТРІАЛЬНА ПОРОЖНИНА (лат. *atrium* – переддвір'я) – навколозьяброва порожнина в ланцетника, в яку відкриваються зяброві щілини.

АТРІОПОР – отвір, що утворюється у ланцетника внаслідок неповного зростання країв метаплевральних складок біля заднього кінця тіла.

БЕНТОС (гр. *benthos* – глибина) – сукупність організмів, які живуть на ґрунті або у ґрунті морських та континентальних водойм. Б. поділяють на фітобентос і зообентос.

БІЧНА ЛІНІЯ (лат. *linea lateralis*) – спеціалізовані шкірні органи чуття, що розташовані на голові й боках тіла у круглоротих, риб, а також у личинок і дорослих земноводних, які постійно живуть у воді. У круглоротих і земноводних органи Б. л. розташовані в жолобках на поверхні тіла або в невеликих заглибинах, розміщених двома чи трьома рядами з обох боків тіла. У риб вони знаходяться в шкірі (у замкнутих каналах) і сполучаються із зовнішнім середовищем невеликими отворами у лусці. Органи Б. л. забезпечують орієнтацію тварин у воді.

ВІЧКА ГЕССЕ (від прізвища Р. Гессе, який описав їх) – світлочутливі клітини в нервовій трубці ланцетника, що схожі на примітивні очі деяких плоских червів і здатні сприймати лише напрям та інтенсивність освітлення.

ГАНГЛІЇ, НЕРВОВІ ВУЗЛИ (гр. *ganglion* – вузол) – скупчення нервових клітин, нервових волокон та нейроглії, оточені сполучнотканинною капсулою. Однойменні Г. з'єднуються перемичками: поздовжніми – конективами і поперечними – комісурами.

ГЕРМАФРОДИТИ – організми, у яких наявні чоловічі та жіночі статеві органи.

ЕНДОСТИЛЬ (ендо... + *stylos* – паличка) – борозна, вислана миготливими і залозистими клітинами, розташована на черевному боці глотки у ланцетника, покривників і личинок міног – піскорійок. Е. захоплює і транспортує ослизнену їжу до рота.

КУТИС, КОРИУМ (лат. *cutis* – шкіра, гр. *corium* – шкіра) – нижній шар шкіри, власне шкіра – те саме, що й дерма.

МЕТАМЕРІЯ – розчленування тіла тварин на подібні частини (метамери), розташовані вздовж осі або площини симетрії.

МЕТАПЛЕВРАЛЬНІ СКЛАДКИ – складки з нижнього боку тіла ланцетника, які, з'єднуючись, утворюють атріальну порожнину.

МІОМЕРИ (міо... + *meros* – частина) – парні м'язові сегменти, послідовно розміщені на поздовжній осі тіла зародка в усіх хордових. У безчерепних, круглоротих і риб М. зберігаються і в дорослому стані. М. відокремлені один від одного сполучнотканинними прошарками – міосептами.

МІОСЕПТИ (міо... + лат. *msaeptum* – перегородка) – сполучнотканинні прошарки між парними м'язовими міомерами. У безчерепних, круглоротих, риб, деяких земноводних і плазунів М. є на всіх стадіях розвитку, а в інших хребетних – тільки в зародків.

МІОТОМ (міо... + *tome* – частина, відрізок) – зачаток скелетної мускулатури, частина соміта у зародків хордових. Із клітин М. утворюється вся поперечносмугаста мускулатура тіла, окрім м'яза серця.

НЕВРОПОР – отвір, яким відкривається назовні трубчаста нервова система у зародків хордових.

НЕВРОЦЕЛЬ – внутрішня порожнинна трубка нервової системи хордових.

НЕКТОН (гр. *nektos* – плаваючий) – сукупність водних тварин, здатних протистояти силі течії та активно переміщуватись на значні відстані. До типових нектонних організмів належать риби, головоногі молюски, китоподібні та ін., які мають обтічну форму тіла та інші пристосування до швидкого пересування у водному середовищі.

НЕРВОВА ТРУБКА – зачаток центральної нервової системи у хордових, що утворюється у процесі нейруляції шляхом заглиблення дна нервової пластинки, підняття і змикання її країв.

НЕФРИДІЇ – органи виділення у багатьох нижчих хордових, що виконують функції осморегуляції та виведення з організму продуктів обміну та статевих продуктів.

НЕФРОСТОМ – війчаста лійка метанефридія у безхребетних або лійка ниркових каналців у хребетних.

ПАРУС – кільцева пертинка, м'язові елементи якої регулюють ширину ротового отвору, тобто діє як сфінктер.

ПЕЛАГІЧНІ ТВАРИНИ (гр. *pelagos* – море) – організми, які живуть у товщі води. До П. т. належать більшість риб, китоподібні, ластоногі, медузи та ін.

ПІСКОРИЙКА – личинка міног, яку раніше помилково вважали самостійним

родом *Amnocoetes*. П. має вугреподібне тіло, недорозвинені очі. Живе у річках і струмках, зарившись у пісок (звідси і назва). На дорослу міногу перетворюється на третьому-шостому році життя.

ПЛАНКТОН (гр. *planktos* – блукаючий) – сукупність організмів, які населяють товщу морських і прісних водойм і пасивно переносяться течіями. До складу П. входять рослини – фітопланктон, бактерії – бактеріопланктон і тварини – зоопланктон.

ПРОНЕФРОС (гр. *pro* – перед, раніше + *nephros* – нирка) – орган виділення у зародків нижчих хребетних. У вищих хребетних П. закладається, але не функціонує. В процесі розвитку зародка замінюється мезонефросом. П. – це система звивистих каналців, один з кінців яких відкривається у вторинну порожнину тіла лійкою (нефростомом), а інші, зливаючись, утворюють протоку, що переходить у вольфів канал і впадає у клоаку.

СИФОНИ – у асцидій отвори, що ведуть у глотку та клоаку.

СОЛЕНОЦИТИ (гр. *solen* – трубка + ...цито) – кінцеві булавоподібні клітини видільної системи деяких первиннопорожнинних, кільчастих червів і ланцетника, кожна з яких тупим кінцем виступає в цілому, а в порожнину нефридія відкривається каналом, усередині якого є один або декілька миготливих ниток.

СОМІТИ, ПЕРВИННІ СЕГМЕНТИ – парні метамерні ділянки, на які поділяється на ранніх стадіях зародкового розвитку мезодерма деяких безхребетних (кільчастих червів, членистоногих) і всіх хребетних. З С. розвиваються тулубова мускулатура, осьовий скелет, сполучнотканинна частина шкіри (у риб і скелет плавців).

ТУНІКА (лат. *tunica* – одяг, різновид сорочки) – драглиста або хрящоподібна захисна оболонка покриттєвників – зовнішній покрив їхнього тіла.

ФОТОФОРИ (фото... + *phoros* – носій) – органи світіння, що наявні переважно у глибоководних тварин.

ХОРДА (гр. *chorde* – струна) – еластичний, пружний, нерозчленований скелет (тяж) хордових тварин. Впродовж усього життя зберігається у ланцетника і круглоротих. В інших груп хребетних Х. є лише в зародків (у дорослих зберігаються тільки її залишки між хребцями – у ссавців, всередині тіл хребців – у хвостатих земноводних) або замінюється повністю – у птахів.

ЦЕЛОМ, ВТОРИННА ПОРОЖНИНА ТІЛА (гр. *koiloma* – заглибина) – порожнина або система порожнин між стінкою тіла і внутрішніми органами у більшості тришарових тварин, обмежена власним целомічним епітелієм. Ц. виконує переважно опорну функцію, а також трофічну, дихальну, видільну та ін.

ЯМКА КЕЛЛІКЕРА – нюхова ямка, розташована на передньому кінці тіла ланцетника. Я. К. вистелена інкапсульованими нервовими клітинами.

ЯМКА ГАТЧЕКА – миготлива ямка ланцетника розташована на верхньому боці ротової порожнини. За однією з гіпотез, виконує функцію органа нюху, за іншою – смаку.

Надклас *Pisces* Риби

АБІСАЛЬНІ ТВАРИНИ (гр. *abyssos* – морська глибина, безодня) – морські тварини, які населяють товщу води нижче від межі проникнення сонячних променів (нижче 3 тис. м).

АМПУЛИ ЛОРЕНЦІНИ – електромагнітні рецептори акул, скатів та деяких інших риб у вигляді крихітних пор, розташованих у значній кількості на голові та інших частинах тіла. Вони здатні реагувати на зміну електричних і магнітних полів. Це дозволяє виявляти здобич та ворогів. Вперше описані у 1678 р. італійським зоологом С. Лоренціні.

АМФІЦЕЛЬНІ ХРЕБЦІ (амфі...+ *koiloma* – заглиблення) – хребці, тіло яких увігнуте спереду і ззаду.

АНАЛЬНИЙ ОТВІР, анус – отвір задньої частини травної трубки, що служить для виділення неперетравлених решток їжі. У хребетних А. о. відкривається у клоаку або назовні.

АПАРАТ ВЕБЕРА (ВЕБЕРІВ АПАРАТ) (лат. *apparatus Weberi*) – система рухомо зчленованих між собою кісточок, що з'єднують у деяких кісткових риб (коропових, сомових та ін.) плавальний міхур із внутрішнім вухом (органом рівноваги). А. в. реагує на зміну тиску води і, напевно, сприймає звукові коливання.

АРТЕРІАЛЬНА ЦИБУЛИНА (ЦИБУЛИНА АОРТИ) (лат. *bulbus aortae*) – розширена частина аорти у багатьох хребетних (круглоротих, скатів, кісткових риб, ссавців).

АРТЕРІАЛЬНИЙ КОНУС (лат. *conus arteriosus*) – відділ серця у хрящових риб і земноводних, що розташований на початку черевної аорти. А. к. пульсує і посилює скорочення (систолу) шлуночка серця.

БАЗАЛІЇ (гр. *basis* – основа) – паличковидні елементи скелета парних плавців хрящових риб, до яких приєднуються радіалії. У самців акул Б. черевного плавця видовжені і виконують функцію копулятивного органа.

БРИЗКАЛЬЦЯ (лат. *spiraculum*) – отвори позаду очей у хрящових риб, що ведуть у глотку. Б. – рудименти зябрових щілин, розташованих у предків між щелепною і під'язиковими дугами.

ВЕНОЗНИЙ СИНУС (лат. *sinus venosus*), **ВЕНОЗНА ПАЗУХА** – тонкостінний задній відділ серця хребетних (круглоротих, риб, земноводних), що відкривається в передсердя. У плазунів (окрім гатерії) В. с. сильно редукований, а в птахів і ссавців – відсутній.

ВОЛЬФІВ КАНАЛ (лат. *ductus Wolffii*) – вивідна протока. У круглоротих, самок риб і земноводних служить сечопроводом, у самців риб і земноводних – сечопроводом і сім'япроводом. У плазунів, птахів і ссавців В. к. функціонує лише на ранніх стадіях розвитку; потім у самців виконує функцію сім'япроводу, а в самок – редукується.

ВОРИТНІ СИСТЕМИ (нирок, печінки) – судинні системи, утворені венами. В органах тварин розгалужуються на капіляри, а потім знову збираються у вени, що виходять з органів. У наземних хребетних є В. с. печінки, нирок, наднирників, гіпофіза.

ГІПОФІЗ (гр. *hypophysis* – відросток) – залоза внутрішньої секреції у хребетних тварин, що відіграє провідну роль у гормональній регуляції. Разом з гіпоталамусом утворює єдину анатомо-фізіологічну систему.

ГОНАДИ (СТАТЕВІ ЗАЛОЗИ) (гр. *gone* – сім'я) – органи, в яких утворюються статеві клітини – гамети (яйцеклітини і сперматозоїди) і статеві гормони.

ДЕРМАЛЬНІ КІСТКИ, ПОКРИВНІ КІСТКИ – кісткові утвори, що розвиваються безпосередньо із сполучної тканини і не проходять хрящової стадії. У нижчих хребетних (напр., риб і земноводних) Д. к. прикривають первинний хрящовий скелет (звідси й назва). До Д. к., напр., належать носові, лобні, кістки вторинних щелеп.

ЕПІДЕРМІС (епі... + *derma* – шкіра) – зовнішній, ектодермального походження, шар шкіри у тварин. У хребетних Е. складається з багатошарового плоского епітелію, зовнішні клітини якого роговіють і злущуються. З Е. утворюються різні рогові утвори (волосся та його видозміни – щетина, копита, роги) та шкірні залози.

ЕПІФІЗ (гр. *epiphysis* – наріст, шишка) – верхній придаток головного мозку хребетних; ендокринна залоза, що найкраще розвинена у птахів і ссавців. Вважають, що гормон Е. гальмує статеву функцію.

ЖОВТКОВИЙ МІШОК (лат. *saccus vitellinus*) – орган живлення, дихання і кровотворення у зародків головоногих молюсків, риб, плазунів, птахів і ссавців. Виникає на ранніх стадіях зародкового розвитку і є розширеним виростом середнього відділу кишечника, порожнина якого здебільшого (окрім вищих хребетних) заповнена жовтком. У стінці Ж. м. утворюються кров'яні клітини і кровоносні судини, що забезпечують перенесення поживних речовин до зародка і його дихання.

ЗЯБРОВІ ДУГИ (лат. *arcus branchialis*) – хрящові або кісткові утворення у глотці круглоротих і риб; частина вісцерального черепа хребетних.

ЗЯБРОВІ ПЕЛЮСТКИ (лат. *lamelli branchialis*) – пронизані кровоносними судинами структури у водних тварин, крізь стінки яких відбувається газообмін.

ЗЯБРОВІ ТИЧИНКИ – хрящові або кісткові вирости на передній (внутрішній) стороні зябрових дуг риб, на протилежній стороні зябрових пелюсток. Виконують функцію цідильного апарату, найкраще розвинені у планктоноїдних.

ІХТІОЛОГІЯ (гр. *ichthys* – риба + *logos* – вчення) – розділ зоології, що вивчає риб і круглоротих. Перші відомості про риб зустрічаються в працях Аристотеля.

КАНІБАЛІЗМ (ісп. *canibal* – людоджер) – поїдання тваринами особин свого виду: одна із форм внутрішньовидових взаємовідносин. К. спостерігається у тварин із різних класів.

КІСТКИ ХОНДРАЛЬНІ, ЗАМІЩУВАЛЬНІ КІСТКИ – кістки у хребетних тварин, що виникають внаслідок окостеніння хрящового скелета. У процесі еволюції Х. к. вперше з'явилися у кісткових риб. У вищих хребетних хрящ повністю заміщується кісткою.

КЛОАКА (лат. *cloaca* від *cluo* – очищаю) – розширена кінцева частина задньої кишки у деяких круглоротих (міксин, личинок міног), риб (акул, скатів, дводишних), усіх земноводних, плазунів, птахів та однопрохідних ссавців. У К. відкриваються статеві протоки й сечоводи, а в деяких тварин (птахів) і сечовий міхур.

КОРАКОЇД (гр. *korax* – крук + *eides* – подібний, схожий) – кістка плечового пояса хребетних. У ссавців К. зростається з лопаткою (рудиментарний).

ЛУСКА (лат. *quata*) (**плакоїдна, космоїдна, ганоїдна, кісткова, ктеноїдна, циклоїдна, ромбічна**) – тверді шкірні утвори у багатьох хребетних, що виконують захисну функцію. Форма і будова луски у різних тварин неоднакові. У риб розрізняють Л. плакоїдну (хрящові риби), ганоїдну, космоїдну, кісткову (кістокові риби). Остання включає циклоїдну, ктеноїдну, ромбічну. Для наземних хребетних властива рогова луска, яка у плазунів вкриває все тіло. У птахів луска є лише на ногах, а у ссавців – переважно на хвості. Похідними рогової Л. є пір'я птахів і волосся ссавців.

МЕЗОНЕФРОС (мезонефричні, тулубові нирки) (мезо... + *nephros* – нирка) – парний орган виділення у хребетних. У круглоротих, риб і земноводних функціонує протягом усього життя, а у плазунів, птахів і ссавців – лише на ранніх стадіях зародкового розвитку. В останніх його замінює вторинна нирка (метанефрос), а М. перетворюється на придаток сім'яника і сім'япровід (разом з вольфовим каналом) або на придаток яєчника.

МИГРАЦІЇ (лат. *migratio* – переміщення, переселення) – закономірні переміщення на більш або менш значні відстані. Розрізняють регулярні М. і нерегулярні (вимушені).

МІМІКРІЯ (англ. *mimicry*, від гр. *mimikos* – наслідувальний) – захисне пристосування їстівних незахищених видів. Здебільшого виявляється в маскуванні, копіюванні отруйних видів (захищених).

МЮЛЛЕРІВ КАНАЛ (лат. *ductus mülleri*) – вивідна протока, що з'єднує лійку і каналець переднирки (пронефроса) з порожниною клоаки у зародків хребетних, окрім круглоротих, панцирної щуки і більшості кісткових риб. У самок М. к. перетворюється на яйцепровід та його похідні, а в самців – редукується, за винятком акул, суцільноголових і дводишних риб, деяких хрящових ганоїдів і земноводних.

НЕРЕСТ – викидання рибами ікри і молок (статевих продуктів) з наступним заплідненням. Кожний вид риб пристосовувався до Н. в певну пору року і в певних умовах (характер ґрунту, швидкість течії, температура води тощо) на нерестовищах. Одні види риб нерестяться у місцях, де вони постійно живуть, інші (напівпрохідні і прохідні) мігрують до інших водойм. Деякі риби (окунь, плітка та ін.) відкладають ікру за один раз, інші (напр., карась, верховодка та ін.) – порціями, за 2–6 разів, іноді – протягом 2 місяців. У багатьох риб під час Н. розвивається шлюбне вбрання, більш виявлене у самців.

ОТОЛІТИ, СТАТОЛІТИ (гр. *us (otos)* – вухо + *lithos* – камінь) – тверді утворення (найчастіше з вуглекислого кальцію), що розміщені в органах рівноваги (статоцистах) багатьох безхребетних і вестибулярному апараті хребетних. О. мають вигляд дрібних зерняток або крупніших утворень.

ПІЛОРИЧНІ ВІДРОСТКИ (гр. *pyloros* – воротар) – сліпі відростки кишечника у багатьох кісткових риб і комах, що збільшують його поверхню.

ПЛАВАЛЬНИЙ МІХУР (лат. *vesica natatoria*) – непарний або парний орган більшості риб, що виконує головним чином гідростатичну функцію (у деяких видів бере участь в утворенні звуків і диханні).

ПЛАВЕЦЬ (лат. *pterygiae, pinnae*) (**грудні, черевні, спинний, анальний, хвостовий; гетероцеркальний, гомоцеркальний, дифіцеркальний, протоцеркальний, бісеріальний, унісеріальний**) – органи руху і стабілізації тіла водних тварин. Серед хордових – у ланцетників, риб, хвостатих земноводних, личинок безхвостих земноводних, китоподібних і сиреноподібних. Плавці зі скелетом гомологічні кінцівкам наземних хребетних і є лише у риб, китоподібних і сиреноподібних. П. бувають парними й непарними (напр., грудні й черевні П. риб – парні, а спинний і хвостовий – непарні).

ПТЕРИГІОФОРИ (гр. *pterygion* – крильце) – опорні елементи плавців риб.

РАДІАЛІЇ (лат. *radius* – промінь) – паличкоподібні хрящі або кісточки; елементи внутрішнього скелета парних плавців деяких риб (акул, дводишних та ін.).

РЕКТАЛЬНА ЗАЛОЗА – невеликі пальцеподібні відростки на самому початку задньої кишки, що виконують функцію сольового обміну.

РОГОВІ ЗУБИ – конусоподібні шкірні роги утворення у деяких хребетних, що виконують функцію зубів. Р. з. є у круглоротих (на стінках ротової лійки та язика), личинок безхвостих земноводних (на губах), багатьох корошових риб (на передніх щелепах, де вони замінили в процесі філогенезу звичайні зуби).

РОГОВІ ПЛАСТИНКИ – конусоподібні шкірні роги утвори у деяких хребетних, що виконують функцію зубів.

РОСТРУМ, РИЛО (лат. *rostrum* – дзьоб) – видовжена передня частина голови в деяких тварин (напр., рилю в акуллових та осетрових риб).

СЕЧОСТАТЕВИЙ ОТВІР – отвір, крізь який виводяться продукти сечостатевої системи.

СЕЧОСТАТЕВИЙ СИНУС (лат. *sinus urogenitalis*) – порожнина, в яку відкриваються вивідні протоки статевої та видільної систем у багатьох хребетних. С. с. відкривається в клоаку (акули, суцільноголові, черепахи, однопрохідні ссавці), а за її відсутності – назовні (круглороти та ін.).

СПІРАЛЬНИЙ КЛАПАН (лат. *valvula spiras*) – складка слизової оболонки кишечника у міног, акуллових і деяких кісткових риб, що збільшує поверхню всмоктування.

ТІМ'ЯНЕ ОКО – непарний виріст покрівлі проміжного мозку в деяких вищих риб і плазунів. Т. о. сприймає світлові подразнення і зв'язане з системою терморегуляції. Найкраще Т. о. розвинене в гатерії, в якій воно відкривається на поверхні голови, між тім'яними кістками, і має рогівку, кришталік та сітківку з шаром паличок і колбочок.

ЧЕРЕП (лат. *cranium*) – скелет голови хребетних. Складається з нейрокраніуму та вісцерального скелету. Нейрокраніум забезпечує захист головного мозку від ушкоджень. Вісцеральний – захист і підтримку передніх відділів дихальної і травної системи.

Клас *Amphibia* Земноводні і *Reptilia* Плазуни

АКСОЛОТЛЬ – здатна до розмноження личинка хвостатого земноводного (тигрової амбістоми).

АЛАНТОЇС (гр. *allontoeides* – ковбасоподібний) – одна із зародкових оболонок плазунів, птахів і ссавців, що виконує функції ембріональних органів дихання, виділення та живлення. А. у ссавців бере участь в утворенні плаценти та пупкового шнура.

АМНІОН (гр. *amnion*) – одна із зародкових оболонок амніот (плазунів, птахів і ссавців), що захищає зародок від висихання та механічних ушкоджень.

АМНІОТИ – тварини, у яких з'являються зародкові оболонки, що дозволяють зародку розвиватися в наземному середовищі (плазуни, птахи, ссавці).

АМНІОТИЧНА РІДИНА – рідина, що заповнює амніотичну порожнину, яка оточує зародок та захищає його, бере участь у його обміні речовин.

АНАМНІЇ – нижчі хребетні тварини які не мають зародкових оболонок (круглороти, риби, земноводні). Саме тому А. пов'язані з водним середовищем, у якому вони живуть, або там проходять початкові стадії їх розвитку (розвиток яєць та личинок).

АНАПСИДИ – тварини, у яких в будові черепа відсутні виличні дуги та виличні ями, мають одну псевдояму (ряд Черепахи).

АРТЕРІАЛЬНІ ДУГИ (права, ліва) (лат. *arcus aortae*) – кровоносні судини хребетних, що відходять від черевної аорти і закінчуються у спинній аорті.

АРХІПАЛІУМ – первинна кора головного мозку.

АТЛАНТ, АТЛАС (гр. *atlas (atlantos)* – титан) – перший шийний хребець у плазунів, птахів і ссавців.

АУТОТОМІЯ, АВТОТОМІЯ (гр. *autós* – сам і *tomé* – відрізання) – самокалічення, мимовільне відкидання тваринами частини тіла, здебільшого при різкому подразненні. А. є переважно захисним пасивним пристосування. А. серед хребетних характерна для ящірок, які відкидають хвіст. А. супроводжується регенерацією.

БАРАБАННА ПЕРЕТИНКА (лат. *membrane tympani*) – тонка сполучно-тканинна перетинка у наземних хребетних, що розташована між зовнішнім вухом і барабанною порожниною. Вібрує під дією звукових хвиль і передає їхні коливання переважно через слухові кісточки до внутрішнього вуха.

БАРАБАННА ПОРОЖНИНА (лат. *cavum tympani*), **середнє вухо** – порожнина середнього вуха у наземних хребетних, у якій знаходяться слухові кісточки (молоточок, коваделко, стремінце), що передають звукові коливання від барабанної перетинки до овального вікна внутрішнього вуха. Б. п. з'єднана з глоткою евстахієвою трубою. Утворюється із бризкальця.

БАТРАХОЛОГІЯ (гр. *βατραχος* – жаба + *logos* – вчення) – розділ зоології, що вивчає земноводних, часто об'єднують з герпетологією.

БРОНХИ (гр. *bronchos* – дихальне горло) – розгалуження трахеї у плазунів, птахів і ссавців. У більшості хребетних трахея поділяється на два головні Б., які проходять у праву і ліву легені. У плазунів від головних Б. відходять Б. другого, третього і т. д. порядку. У птахів Б. другого порядку з'єднуються тонкими канальцями – парабронхами, від яких по радіусах відходять бронхіоли, що розгалужуються і переходять у сітку повітряних капілярів. Головні Б. та деякі бічні Б. виходять за межі легень – повітряні мішки. У ссавців кінцеві розгалуження Б. – бронхіоли переходять у альвеолярні ходи легень, що закінчуються альвеолами.

ГЕРПЕТОЛОГІЯ (гр. *herpeton* – плазун + *logos* – вчення) – розділ зоології, що вивчає плазунів. Першим з античних авторів, який дав багато відомостей про плазунів, був Аристотель.

ГОРТАНЬ (лат. *larynx*) – початковий відділ трахеї у наземних хребетних, утворений хрящами, м'язами і зв'язками. Забезпечує проходження повітря в трахею і захищає дихальні шляхи від потрапляння у них їжі. У ссавців Г. є частиною голосового апарата.

ГРУДИНА (лат. *sternum*) – частина скелета наземних хребетних, що з'єднує хрящові кінці грудних ребер і частини плечового пояса.

ГРУДНА КЛІТКА – відділ тулубового скелета у вищих хребетних, складений грудними хребцями, ребрами і грудиною. Вперше Г. к. формується у плазунів і пов'язана з пристосуванням до життя на суші.

ДИНОЗАВРИ – численна і різноманітна група рептилій, які з'явилися близько 251 млн р. тому. Д. були панівною групою наземних хребетних у мезозойську еру аж до масового вимирання у кінці крейдяного періоду 65 млн р. тому. Описано понад 1000 видів Д. Серед них були тварини від 1 до 30 м завдовжки та мали вагу 40–50 тонн.

ДІАПСИДИ – тварини, що мають дві виличні дуги та дві виличні ями у будові черепа (ряд Крокодили, ряд Лускати, ряд Дзьобоголові).

ЕПІСТРОФЕЙ – другий шийний хребець у більшості наземних хребетних. Має зубовидний відросток (є тілом атланта), навколо якого обертається перший шийний хребець – атлант.

ЄВСТАХІЄВІ ТРУБИ, СЛУХОВІ ТРУБИ (лат. *tuba auditiva*) – канали, що з'єднують в багатьох хребетних глотку з барабанною порожниною. Є. т. вирівнюють тиск повітря у внутрішньому вусі по відношенню до навколишнього середовища.

ЖИРОВІ ТІЛА – відростки над статевими залозами, що забезпечують їх інтенсивне живлення.

КАРАПАКС (лат. *carapax*) – випуклий, верхній (спинний) щит панцира черепах.

КОТИЛОЗАВРИ – найдавніші рептилії, що за багатьма ознаками були схожі на стегоцефалів. Мали амфіцельні хребці, альвеолярні і частково диференційовані зуби.

ЛЕГЕНІ – парний орган повітряного дихання наземних хребетних і деяких риб (дводишні, кистепері, багатопероподібні). У Л. відбувається газообмін між вдихуваним повітрям і кров'ю. У риб і земноводних Л. – лише додатковий орган дихання, оскільки у перших наявні також зябра, а в других важливе значення має шкірне дихання.

МЕТАМОРФОЗ (гр. *metamorphosis* – перетворення) – глибоке перетворення організму під час його індивідуального розвитку, що проявляється в різкій зміні особливостей будови та способу життя. Розрізняють первинний М., що відбувається зі зміною статевого і нестатевого поколінь (напр., у кишково-порожнинних) і вторинний – без зміни поколінь (у молюсків, голкошкірих, членистоногих, земноводних та ін.).

МЕТАНЕФРОС (*метанефричні, тазові нирки*) (мета... + *nephros* – нирка) – парний орган виділення в амніот (у птахів, ссавців і більшості плазунів). У процесі зародкового розвитку виникає після мезонефроса.

МИГАЛЬНА ПЕРЕТИНКА, ТРЕТЯ ПОВІКА (лат. *membrana nictitans*) – рухома прозора перетинка, утворена складкою кон'юнктиви в оці деяких акул і більшості наземних хребетних. Рухи М. п. сприяють змочуванню та очищенню рогівки ока.

НЕОПАЛУМ – вторинний мозковий шар, зачатки сірої кори великих півкуль головного мозку.

НЕОТЕНІЯ (гр. *neos* – тут молодий, незрілий + *teino* – розтягую, подовжую) – здатність деяких тварин розмножуватися на личинковій стадії. Типовим прикладом Н. є розмноження аксолотля.

ОПІСТОЦЕЛЬНІ ХРЕБЦІ (гр. *opisthen* – позад, ззаду + *koiloma* – заглибина) – хребці спереду опуклі, а ззаду ввігнуті.

ОТРУЙНІ ЗАЛОЗИ – спеціалізовані залози тварин (видозмінені слинні залози), що виробляють отруту. Наявність О. з. та апарату, зв'язаного з ними, підвищує ефективність полювання отруйних тварин і захисту їх від ворогів.

ОТРУЙНІ ЗУБИ – зуби, що містять канал отруйних залоз, через який іде випорскування отрути.

ПЕДОМОРФОЗ (гр. *pais (paidos)* – дитина + *morphe* – форма, вигляд) – хід еволюційного процесу, для якого характерна повна втрата дорослої стадії, укорочення онтогенезу, в якому останньою стає стадія, що раніше була личинковою. П. можливий на основі неотенії. Шляхом П. виникли деякі групи хвостатих земноводних (протеї, сирени), апендикулярії, деякі групи комах та ін.

ПЛАСТРОН (фр. *plastron* – нагрудник) – черевний щит кісткового панцира черепах.

ПЛЕЗІОЗАВРИ – морські викопні рептилії, що дещо схожі на іхтіозаврів. Мають широке сплюснуте тіло, сильні ласти, шия довга, голова маленька і рухлива. З'явилися на початку тріасу – в кінці крейди.

ПОВІКИ (лат. *palpebrae*) – шкірні складки навколо очей, що захищають їх від механічних пошкоджень. У риб, зазвичай, одна кільцева П., у наземних хребетних розрізняють верхню і нижню П. У більшості хребетних (акули, земноводні, плазуни і птахи) є ще третя П. – мигальна перетинка (у ссавців вона часто редукована). П. рухомі і мають власну мускулатуру.

ПОЙКЛОТЕРМНІ ТВАРИНИ (гр. *poikilos* – мінливий + *therme* – тепло) – тварини, температура тіла яких змінюється залежно від температури навколишнього середовища і здебільшого дорівнює їй або лише на 1–2 °С вища за неї. До П. т. належать усі тварини, за винятком птахів і ссавців. При досить значному підвищенні або зниженні температури середовища П. т. впадають у заціпеніння або гинуть.

ПРОЦЕЛЬНІ ХРЕБЦІ (гр. *pro* – попереду + *koiloma* – заглиблення) – хребці, тіло яких спереду увігнуте, а ззаду випукле.

ПУГОЛОВОК (лат. *larva ranae*) – личинка безхвостих земноводних, яка розвивається з ікринки. Живе у воді, має зовнішні зябра, двокамерне серце, довгий хвіст, органи бічної лінії. В процесі метаморфозу поступово перетворюється на жабеня (розсмоктуються зябра і хвіст, серце стає трикамерним, виростають кінцівки наземного типу тощо).

РЕАБСОРБЦІЯ (лат. *re* зворотнє + лат. *absorptio* поглинання, всмоктування) – II фаза сечоутворення. Термін використовується для характеристики процесів, які відбуваються у видільній системі тварин. Це активне поглинання поживних речовин із первинної сечі знову у кров.

РЕЗОНАТОРИ (лат. *resono* – відгукуюсь, відкликаюсь) – пристосування для підсилення звуків, які видають тварини з голосовим апаратом, здебільшого у вигляді складок шкіри на дні ротової порожнини або з боків у вигляді порожнистих відростків ротової порожнини або гортані.

РОГОВІ УТВОРЕННЯ – похідні епідермісу. До Р. у. належать: волосся та їх видозміни у ссавців (вібриси, щетина, голки); пір'я у птахів; луска у риб, плазунів і деяких ссавців (ящерів, броненосців); кігті та їх видозміни (нігті, копита); роги у копитних ссавців; піднебінні Р. у. у беззубих китів (китовий вус); піднебінні валики у сирен.

СИНАПСИДИ – тварини з однією виличною дугою та однією виличною ямою у будові черепа (плезіозаври, звіроподібні і, можливо, іхтіозаври).

СИСТЕМНІ ДУГИ АОРТИ – друга пара артеріальних дуг, що відходить від черевної аорти артеріального конуса, гомологічна другій парі зябрових судин риб.

СТЕГНОВІ ПОРИ – пори, які розміщені на стегнах ящірок, з яких у період розмноження виділяється в'язкий секрет.

СТЕГОЦЕФАЛИ – давно вимерлі амфібії, які мали суцільний панцир зі шкірних кісток, що вкривали черепну коробку вгорі і з боків.

СТРЕМІНЦЕ – слухова кісточка середнього вуха у земноводних, плазунів, птахів і ссавців є похідним гіомандибуляре.

ТІМ'ЯНЕ ОКО – тім'яний орган (перший сидячий на ніжках виступ на дні проміжного мозку), що має у рептилій чітко окоподібний характер.

ТРАХЕЯ (гр. *tracheia, arteria* – дихальне горло) – трубчастий орган наземних хребетних, що проводить повітря від гортані до легень й у зворотному напрямі; розташована між гортанню і бронхами.

УРОСТИЛЬ (гр. *ura* – хвіст + *stylos* – паличка) – паличкоподібна кістка в безхвостих земноводних, що утворилася внаслідок злиття тіл хвостових хребців.

ХОАНИ (гр. *choane* – лійка, воронка) – внутрішні носові отвори у хребетних, що сполучають носову порожнину з глоткою. Вперше з'явилися у кистеперих і дводишних риб.

ХРОМАТОФОРИ (гр. *chroma (chromatos)* – колір, забарвлення + *pharos* – носій) – великі зірчасті клітини багатоклітинних, що містять різні пігменти. Х. здатні стискатися та розширюватися, завдяки чому тварини можуть змінювати своє забарвлення.

ШКІРНЕ ДИХАННЯ – дихання, що здійснюється через поверхню шкіри і забезпечує окиснення крові при тривалому перебуванні амфібій у воді.

ШЛЮБНІ МОЗОЛИ – утворення (мозолі), що з'являються під час статевого періоду на передніх кінцівках у самців та самок безхвостих амфібій. Самець ними утримує самку у шлюбний період.

ЯКОБСОНІВ ОРГАН (лат. *organum vomeronasale*) – відділ нюхової капсули, який сприймає запахи їжі, що знаходяться в роті. Я. о. наявний у більшості земноводних, плазунів і ссавців (у крокодилів і птахів відсутній).

Клас *Aves* Птахи

АКОМОДАЦІЯ (лат. *accomodatio* – пристосування) – пристосування ока до чіткого бачення предметів на різній відстані від нього. А. здійснюється шляхом зміни кривизни кришталика або зміни його відстані від сітківки. У птахів А. подвійна.

АПТЕРІЇ (а.+ *pteron* – перо) – ділянки тіла птахів, що не мають контурного пір'я. Розміщення і форма А. мають систематичне значення.

БАРАБАННА ПЕРЕТИНКА (лат. *membrane tympani*) – тонка сполучно-тканинна перетинка у наземних хребетних, що розташована між зовнішнім вухом і барабанною порожниною. Вібрає під дією звукових хвиль і передає їхні коливання переважно через слухові кісточки до внутрішнього вуха.

БІЛКОВА ОБОЛОНКА – оболонка в яйці, утворена білком.

БРОНХІОЛИ (гр. *bronchos* – дихальне горло) – дрібні розгалуження бронхів, що переходять в альвеоли. У птахів з'єднують парабронхи з повітряними мішками.

ВИВІДКОВІ ПТАХИ, МАТУРОНАТНІ – група птахів, пташенята яких відразу після вилуплення з яйця мають пуховий покрив, розплющені очі й відкриті вушні отвори, здатні самостійно пересуватися і відшукувати або підхоплювати вказану батьками їжу. До В. п. належать куроподібні, журавлеподібні, гусеподібні та ін.

ВОЛО, ЗОБ (лат. *ingluvies*) – розширена частина стравоходу в деяких безхребетних (червів, молюсків, комах) і птахів (хижих, зерноїдних), де нагромаджується й частково перетравлюється їжа. Стінки В. здебільшого багаті на залози. У голубів вони виділяють "молочко", яким дорослі годують пташенят. У хижих птахів у В. збираються рештки неперетравленої їжі, які відригуються у вигляді погадок.

ВОСКОВИЦЯ (лат. *ceroma*) – ділянка потовщеної шкіри біля основи наддзьобка деяких птахів (совоподібних, голубоподібних та ін.), на якій розміщені зовнішні отвори ніздрів. В. переважно яскраво забарвлена і не має пір'я.

ГАСТРОЛІТИ (лат. *litoris* – берег) – спеціально проковтнуті камінчики та інші тверді предмети у м'язовому шлунку птахів, що полегшують перетирання рослинної їжі.

ГЕТЕРОЦЕЛЬНІ ХРЕБЦІ – елементи осевого скелета птахів, обидві поверхні тіла яких мають S-подібну зчленівну поверхню.

ГНІЗДО (лат. *nudus*) – будівля (споруда), яку влаштовують тварини для виведення потомства, рідше – для тимчасового або постійного перебування. Г., призначені для розмноження, наявні у різних груп тварин. Серед хребетних найрізноманітніші у птахів. Влаштовують Г. також деякі риби, земноводні, плазуни і ссавці.

ГНІЗДОВИЙ ПЕРІОД, ГНІЗДУВАННЯ – період розмноження у птахів, який супроводжується низкою послідовних життєвих явищ: токуванням, зайняттям гніздових ділянок та утворенням пар, будівництвом гнізд, відкладанням і насиджуванням яєць, вигодовуванням і вихованням пташенят.

ГОМОЙОТЕРМНІ ТВАРИНИ (гр. *homoios* – подібний, однаковий + *therme* – тепло) – тварини з відносно сталою температурою тіла, що майже не залежить від температури навколишнього середовища. До Г. т. належать птахи і ссавці, окрім однопрохідних і деяких гризунів, у яких температура тіла коливається залежно від температури середовища.

ДЗЬОБ (лат. *rostrum*) – орган у птахів, утворений видовженими щелепними кістками, що виконує функції хапання, довбання, риття тощо. Складається із вкритих роговими чохлами (рамфотекою), наддзьобка і піддзьобка.

ЗІР БІНОКУЛЯРНИЙ, МОНОКУЛЯРНИЙ – різновиди зору; монокулярний – сприйняття одним оком; бінокулярний – сприйняття двома очима одночасно, що зумовлює єдине стереоскопічне зображення, рельєфне бачення світу і дає можливість точніше визначати відстань до предметів, ніж при монокулярному зорі.

КІГТИ (лат. *ungues*) – рогові утвори на кінцях пальців у багатьох наземних хребетних. Справжні К. є у більшості плазунів, у всіх птахів і багатьох ссавців. К. служать головним чином для захисту і нападу, а також риття, пересування тощо. Видозмінами К. у ссавців є нігті та копита.

КІЛЬ (лат. *carina*) – виріст груднини у деяких хребетних, до якої прикріплюються грудні м'язи. Кіль є в усіх птахів (окрім страусів) і деяких ссавців (рукокрилих, кротів).

КІЛЬЦЮВАННЯ – мічення птахів та ін. тварин кільцями з метою вивчення шляхів міграції, тривалості життя та інших особливостей їх біології. Кільця одягають на ногу, вухо, ласт, зяброву кришку. Вперше К. з науковою метою застосував датчанин Г. Мортенсен (1899). Перші спроби К. птахів в Україні були зроблені у кінці XIX ст. в Асканії Новій.

КОЧОВІ ПТАХИ – птахи, що здійснюють відносно недалекі й короточасні пересування в пошуках їжі, місць відпочинку тощо.

КРИЛА (лат. *alae*) – органи польоту у тварин. Наявні у більшості комах, птахів і кажанів; були в деяких викопних плазунів (літаючі ящери).

КУПРИКОВА ЗАЛОЗА (лат. *grandula uropygii*) – парна шкірна залоза розташована на пігостилі більшості птахів (найкраще розвинена у водоплавних птахів). Жировий секрет К. з., що його птахи наносять дзьобом на пір'я, забезпечує еластичність пір'я, захищає його від пересихання і намокання. К. з. є також резервуаром провітаміну Д.

МЕТАНЕФРОС, ВТОРИННА АБО ТАЗОВА НИРКА (мета... + *nephros* – нирка) – парний орган виділення в амніот (у птахів, ссавців і більшості плазунів). У процесі зародкового розвитку виникає після мезонефроса.

МОНОГАМІЯ (моно... + *gamos* – шлюб) – такий тип відносин між статями, коли самець протягом одного або кількох сезонів, а то і все життя спаровується з одною самкою і звичайно бере участь у вигодовуванні нащадків. М. спостерігається у небагатьох птахів і ссавців.

НАГНІЗДНІ ПТАХИ, ІММАТУРОНАТНІ – група птахів, у яких пташенята вилуплюються безпорадними, голими і сліпими, з несталою температурою тіла. Пташенята Н. п. залишаються в гнізді, поки не почнуть літати. До Н. п. належать горобцеподібні, дятлоподібні, зозулеподібні, лелекоподібні та ін.

НАСИДЖУВАННЯ – одна із форм турботи про потомство, що характерна для птахів і качконоса (ссавці). Забезпечує порівняно постійну і високу температуру, необхідну для розвитку зародка.

ОПАХАЛО, ВІЯЛО (лат. *vexillum, rogonium*) – пружна пластинка пера птахів, що лежить з обох боків від стрижня. Розрізняють зовнішню і внутрішню частину О. Складається із паралельно розташованих борідок першого порядку, від яких перпендикулярно відходять борідки другого порядку. Останні мають гачечки, за допомогою яких борідки міцно з'єднуються між собою, утворюючи суцільну поверхню.

ОПЕРЕННЯ – пір'яний покрив птахів. Тіло птахів вкрите пір'ям нерівномірно. Ділянки, вкриті контурним пір'ям (птерилії), чергуються з ділянками, на яких його немає (аптерії). Лише в деяких птахів (страусів, пінгвінів) пір'я рівномірно вкриває всю поверхню тіла.

ОРНИТОЛОГІЯ (гр. *ornis (ornithos)* – птах + *logos* – вчення) – галузь зоології, що вивчає птахів. О. відіграла провідне значення у становленні біологічної концепції виду. Багато даних О. лежать в основі теорії і практики систематики, біогеографії, популяційної біології тощо.

ОСІЛІ ПТАХИ – птахи, що ведуть осілий спосіб життя.

ПЕНЬОК ПЕРА (ОЧИН) (лат. *calanus*) – нижня частина контурного пера птахів, що заглиблюється в шкіру. П. п. переходить у стрижень пера, що несе опахало (віяло).

ПЕРЕЛІТНІ ПТАХИ – птахи, що здійснюють міграції все своє життя.

ПІДШКАРАЛУПА – пігментована білкова оболонка, яка утворює запасний простір при зміні об'єму білка під впливом температури.

ПІР'Я (лат. *pennae*) (**контурне, махове, рульове, нитковидне, пухове, щетинки**) – рогові утвори шкіри, що вкривають тіло птахів і формують оперення.

ПОВІТРЯНА КАМЕРА (лат. *aerea camera*) – камера із запасом повітря для зародка під шкаралупою на тупому кінці яйця птахів, що утворилася внаслідок розходження двох підшкаралупових оболонок.

ПОВІТРЯНІ МІШКИ – 1. Розширення бронхів поза легеньми у птахів. 2. Своєрідні, пов'язані з органами дихання, порожнини у деяких ластоногих, що зменшують питому вагу тіла.

ПОГАДКИ (лат. *dejectio*) – неперетравлені рештки їжі (кістки, пір'я, шерсть, хітин, луска риби тощо), що відригують деякі птахи (совоподібні, соколоподібні та ін.). Вміст П. аналізують при вивченні живлення птахів. Дослідження П. допомагає встановити видовий склад дрібних ссавців та ін. тварин певної місцевості (т. з. погадковий метод).

ПОДВІЙНЕ ДИХАННЯ – дихання характерне для птахів, можливе за наявності повітряних мішків. При П. д. кров у легнях і при вдиху, і при видиху збагачується киснем. Механізм П. д. у птахів детально вивчений вченим Шмідтом-Нільсеном.

ПОЛІАНДРІЯ (полі... + *aner (andros)* – чоловік) – форма статевих взаємовідносин, при якій одна самка протягом сезону розмноження копулює з декількома самцями. П. зустрічається в різних групах безхребетних (морські зірки, ракоподібні) і хребетних (риби, птахи, ссавці).

ПОЛІГАМІЯ (полі... + *gamos* – шлюб) – багатошлюбність. Форма статевих взаємовідносин, при якій одна особина за сезон розмноження копулює більше ніж з одним представником протилежної статі.

ПОЛІГІНІЯ (полі... + *gune* – жінка, дружина) – форма статевих взаємовідносин, при якій за один сезон розмноження самець копулює з кількома самками. П. властива більшості ссавців, які в період гону утворюють косяки (кулани, олені, антилопи) або гареми (котики, сивучі), деяким птахам (куроподібні, качині та ін.), плазунам (ящірки, змії), багатьом комахам.

ПОЛІТ (*ширяючий, гребний, швидкісний, маневровий*) – спосіб пересування за допомогою крил, що характерний для багатьох сучасних комах, більшості птахів і деяких ссавців.

ПТЕРИЛІЇ (гр. *pteron* – перо + *hyle* – ліс) – оперені ділянки тіла птахів, що чергуються з неопереними – аптеріями. У птахів, які не літають, аптерії немає, і пір'я рівномірно вкриває все їхнє тіло (страуси, пінгвіни).

ПУДРЕТКИ (франц. *poudrette*, зменшуване від *poudre* – порошок, пил) – невеликі ділянки шкіри в деяких птахів (напр., чапель, дроф, папуг та ін.), вкриті порошковим пухом, борідки якого легко відломлюються, утворюючи порошок (пудру), що захищає оперення від намокання (частково замінює секрет куприкової залози).

ПУХ (лат. *pluma, plumula*) – 1. Різновид пір'я у птахів з дуже вкороченим стрижнем і довгими, м'якими, не з'єднаними між собою борідками. П. служить для поліпшення термоізоляції. 2. Різновид волосся у ссавців. Як правило, коротке, тонке, хвилеподібне волосся, здебільшого без серцевини, що захищає тіло від переохолодження.

СИНАНТРОПИ (гр. *syn* – разом + *antropos* – людина), **синантропні тварини** – тварини, які живуть поряд з людиною. С. є таргани, міська та сільська ластівки, хатній горобець та ін. Серед С. багато шкідників (напр., пацюки, хатня миша та ін.). Є серед С. і корисні тварини (напр., комахоїдні птахи). С. розселяються разом з людиною і таким чином розширюють свій ареал.

СІНСАКРУМ, СКЛАДНІ КРИЖІ – зростання поперекових, крижових і перших хвостових хребців (8–24 хребці), а також кісток тазового поясу.

СТАТЕВИЙ ДИМОРФІЗМ (гр. *dis* – двічі + *morphe* – вигляд, форма) – зовнішня відмінність між самцями і самками у роздільностатевих видів, що стосується, головним чином, будови статевих органів, а також вторинних статевих ознак, безпосередньо не пов'язаних з актом розмноження (напр., більші розміри самців, ніж самок, наявність рогів у самців і відсутність їх у самок, яскравіше забарвлення певної статі т. д.).

СТОВБУР ПЕРА – осьова основа пера.

СТРИЖЕНЬ – верхня частина стовбура пера.

ФАБРИЦІЄВА СУМКА (лат. *bursa Fabricii*) – сліпий мішкоподібний виріст верхньої стінки клоаки птахів. Добре розвинута в усіх молодих птахів до настання статевої зрілості. У дорослих птахів (крім нанду) редукується. Ф. с. – важлива частина імунної системи.

ХАЛАЗИ (лат. *chalaza*) – білкові канатики, на яких підвішений жовток у яйці птахів.

ЦІВКА (лат. *tarso – metatarsus*) – відділ задньої кінцівки птахів, розташований за гомілкою. Утворюється в процесі ембріонального розвитку внаслідок зростання кісток плесна і дистального ряду кісток передплесна. Утворення Ц. – результат пристосування до ходіння переважно на задніх кінцівках. Найдовша – у птахів, що бродять по воді й болотах (лелекоподібних), а найкоротша – у птахів, які добре лазять.

ШКАРАЛУПА (лат. *testa ovi*) – тверда оболонка яйця.

ШЛУНОК (лат. *gaster*) (**залозистий, м'язовий**) – розширений відділ травної трубки у деяких безхребетних і хребетних, в якому відбувається хімічна та механічна обробка їжі.

Клас *Mammalia* Ссавці

АЛЬБІНІЗМ (лат. *albus* – білий) – відсутність нормальної для певного виду організмів пігментації (забарвлення). А. проявляється у відсутності пігментації шкіри, волосся, райдужної оболонки. Тварин з ознаками А. називаються альбіносами (напр., білі миші, пацюки, сороки, ворони тощо).

ВІБРИСИ (лат. – *vibrissae*, від *vibro* – звиваюсь, коливаюсь) – довге жорстке волосся ссавців, стрижні яких виступають над поверхнею волосяного покриву. В. розташовані переважно на передній частині голови (вуса у котячих), а також на грудях, череві, кінці хвоста і т. д. Найкраще розвинені В. у нічних і підземних форм (хижі, кроти, сліпаки). В. – додаткові органи дотику.

ВНУТРІШНЬОУТРОБНИЙ РОЗВИТОК – розвиток зародка всередині материнського організму за рахунок плаценти, характерний для більшості ссавців.

ВОЛОССЯ (лат. *pili*) (**остьове, пухове**) – один з рогових утворів шкіри у ссавців, що відсутній тільки в деяких китоподібних. В. утворює волосяний покрив шкіри, що захищає її від ушкодження та охолодження. Волосяний покрив ссавців періодично змінюється. В. – гомолог луски плазунів.

ВОЛОСЯНА ПІХВА – внутрішній шар волосяної сумки, до нижньої частини якого прикріплюються м'язи, що зумовлює рух волосся (підняття та опускання).

ВОЛОСЯНА СУМКА – місце, в якому розміщений волосяний корінь, де здійснюється ділення клітин волосини.

ВОЛОСЯНА ЦИБУЛИНА – найширше місце кореня волосини, що міститься у волосяній сумці.

ВОЛОСЯНІ СОСОЧКИ – сосочки, за допомогою яких відбувається живлення як волосяної сумки, так і самої волосини.

ВУШНА РАКОВИНА (лат. *auris concha*) – зовнішня частина вуха у ссавців, що виконує функцію концентрації звукових хвиль. У багатьох тварин В. р. бере участь у терморегуляції.

ГРААФІВ МІХУРЕЦЬ (лат. *folliculus ovarius vasiculosus*), пухирчастий фолікул яєчника – утвір (фолікул) у яєчнику ссавців, де відбувається дозрівання яйцеклітини. Після овуляції яйцеклітина потрапляє до яйцепроводу, де може бути запліднена сперматозоїдом.

ГУБИ (лат. *labia oris*) – 1. У щелепоротих хребетних – це шкірні складки навколо ротового отвору. В однопрохідних та китоподібних Г. відсутні. У більшості ссавців Г. пристосовані до активного захоплення їжі, а в малят – до смоктання. 2. Великі і малі соромітні Г. у самок деяких ссавців.

ДІАСТЕМА (гр. *diástema* – відстань, проміжок, інтервал) – проміжок на щелепі, де немає зубів, виникає при редукції певної категорії зубів. Наприклад, у трав'яїдних, як правило, ікла і частково передкорінні зуби редуковані.

ДІАФРАГМА (гр. *diaphragma* – перегородка) – м'яз, що відмежовує у ссавців грудну порожнину від черевної. Має вигляд куполоподібної м'язовосухожильної пластинки, краї якої прикріплені до стінок грудної клітки. Д. бере участь у процесі дихання, регулює тиск у грудній і черевній порожнинах тіла.

ЕХОЛОКАЦІЯ (гр. *echo* – звук, відлуння + лат. *locatio* – розміщення) у тварин – здатність видавати та сприймати відбиті звукові сигнали (переважно високочастотні) з метою виявлення об'єктів (їжі, перепон і т. д.) у просторі, а також отримання інформації про їх розміри і властивості. Е. – один із способів орієнтації і біокомунікації. Е. характерна для рукокрилих, дельфінів, деяких птахів (гуахаро, салангани) і землерийок.

ЗАЛОЗИ (лат. *glandulae*) (**молочні, потові, пахучі, сальні**) – клітини або органи, які виробляють і виділяють речовини, необхідні для нормальної життєдіяльності організму. Розрізняють З. зовнішньої секреції (екзокринні) і З. внутрішньої секреції (ендокринні).

ЗАЩІЧНІ МІШКИ – мішкоподібні складки слизової оболонки переддвер'я ротової порожнини у деяких сумчастих, гризунів і багатьох вузьконосих мавп. З. м. служать тимчасовим місцем зберігання їжі, що потрапляє туди з ротової порожнини. Вони розміщені переважно в ділянці шиї, іноді простягаються до плечей (напр., у хом'яка).

ЗУБИ (лат. *dentes*) (**молочні, постійні, гетеродонтні, текодонтні, різці, ікла, передкутні, кутні**) – кісткоподібні утвори, що розташовані в ротовій

порожнині (в більшості хребетних) або глотці (у деяких риб). Служать для захоплення, утримання, розривання і подрібнення їжі, а також для захисту. З. виникли в процесі еволюції з плакоїдної луски. Кількість З. та особливості їх будови в різних тварин різноманітні. Немає зубів у сучасних птахів, деяких риб і в окремих ссавців (напр., мурахойда).

ЗУБНА ФОРМУЛА – спосіб позначення числа зубів у ссавців. В З. ф. різні групи зубів позначають першими буквами їх латинських назв: різці буковою *i*; ікла – *c*; передкутні – *pt*; кутні – *m*; З. ф. має вигляд дробу. В чисельнику пишуть кількість зубів у половині верхньої щелепи, а в знаменнику – нижньої щелепи.

КОВАДЛО, КОВАДЕЛКО (лат. *incus*) – слухова кісточка у ссавців, що міститься в порожнині середнього вуха між молоточком і стремінцем; разом з ними передає звукові коливання від барабанної перетинки до внутрішнього вуха. К. – гомолог квадратної кістки.

КОПИТА (лат. *ungulae*) – рогові утвори на кінцях пальців у деяких ссавців (здебільшого копитних), що служать для захисту кінцевих фаланг пальців, якими тварини опираються на ґрунт. К. – видозмінені кігті.

КОРИУМ (гр. *corium* – шкіра) (*власне шкіра, дерма*) – нижній шар шкіри, власне шкіра; те саме, що й дерма.

КОРТИЇВ ОРГАН, спіральний орган (лат. *organum spirale*) – рецепторна частина слухової системи у ссавців. Міститься на мембрані завиткової протоки внутрішнього вуха. К. о. перетворює енергію звукових коливань на нервові збудження.

МАТКА (лат. *uterus*) – внутрішній статевий орган самок ссавців, у якому розвивається плід. Маткоподібні утвори є в деяких червів, молюсків, хрящових риб, земноводних, плазунів і птахів. Будова М. у ссавців різноманітна: сумчасті мають дві матки, деякі гризуни, кажани і слони – подвійну і т. д.

МЕЛАНІЗМ (гр. *meiaa* – чорний) – наявність великої кількості пігментів меланінів у зовнішніх покривах (шкірі, волоссі, пір'ї тощо) тварин, що зумовлює їхнє темне забарвлення. Такі тварини наз. **меланістами**.

МОЗОЛИСТЕ ТІЛО – структура білої речовини головного мозку, що з'єднує півкулі мозку.

МОЛОТОЧОК (лат. *malleus*) – слухова кісточка середнього вуха ссавців, що передає звукові коливання від барабанної перетинки до коваделка і стремінця. Протягом філогенезу М. утворився із зчленівної кістки нижньої щелепи.

МОШОНКА (лат. *scrotum*), **КАЛИТКА** – мішковидний шкірно-м'язовий утвір у самців більшості живородних ссавців, у якому тимчасово чи постійно знаходяться сім'яники.

НИГТИ (лат. *unguis*) – видозмінені кігті; щільні рогові пластинки, що вкривають тильну поверхню кінцевих фаланг пальців у напівмавп, мавп і людини.

ОСТЬ (лат. *spina, arista*) – різновид волосся хутра ссавців. О. довша за пух, має довгий, товстий, прямий або трохи зігнутий стрижень з добре розвинутою серцевиною та черешицеподібною шкіркою. О. добре розвинена в коловодних тварин (бобер, ондатра, видра); у риючих форм (кріт, сліпак та ін.) – відсутня.

ПІДШЕРСТЯ – м'яке волосся, яке додатково захищає тіло тварини від холоду.

ПЛАТИЦЕЛЬНІ ХРЕБЦІ – хребці, що мають плоскі зчленівні поверхні, характерні для переважної більшості ссавців.

ПЛАЦЕНТА, ДИТЯЧЕ МІСЦЕ (лат. *placenta* – букв. – пиріг, від гр. *plakus* – корж, перепічка) – орган, що зв'язує зародок з організмом матері під час внутрішньоутробного розвитку. Властива вищим ссавцям. Крізь плаценту до зародка з крові материнського організму надходять кисень і поживні речовини, а також виділяються продукти азотистого обміну.

ПОТОВІ ЗАЛОЗИ (лат. *glandulae sudoriferae*) – шкірні трубчасті залози ссавців (окрім китоподібних, кротів, лінивців, деяких ластоногих і сиреноподібних), що утворюють і виділяють піт. Складаються з секреторного відділу та вивідної протоки, що відкривається на поверхню шкіри або у волосяну сумку. П. з. у різних ділянках шкіри неоднакові.

ПРОСТАТА, ПЕРЕДМІХУРОВА ЗАЛОЗА (лат. *prostata, glandula prostatica*) – непарна залоза чоловічої статевої системи ссавців, вивідні протоки якої відкриваються на задній стінці сечівника. Секрет П. має важливе значення для забезпечення життєдіяльності сперматозоїдів.

ПУПОВИНА (лат. *funiculus umbilicalis*) – тяж, який з'єднує в усіх плацентарних тварин плід з плацентою і через неї – з організмом матері (самки).

СІМ'ЯНІ МІХУРЦІ (лат. *vesiculae seminales*) – залозисті розширення або випини сім'япроводу самців у деяких риб, безхвостих земноводних, птахів і деяких ссавців. С. м. виділяють слизовий секрет, необхідний для живлення і пересування сперматозоїдів; добре розвинуті в деяких гризунів і комахоїдних ссавців, а в однопрохідних, сумчастих і багатьох хижих ссавців – відсутні.

ТЕРІОЛОГІЯ (гр. *therion* – звір + *logos* – вчення) – розділ зоології, що вивчає ссавців. Термін "Т." запропонував С. І. Огньов (1928) замість терміна "мамаліологія", або "мамалогія".

ТРОФОБЛАСТ (гр. *trophe* – їжа, живлення + ...бласт) – одна з зародкових оболонок ссавців, крізь яку поживні речовини переходять від материнського організму до зародкового вузла. Т. бере участь в утворенні плаценти.

ФАЛЛОПІЄВІ ТРУБИ, МАТКОВІ ТРУБИ (лат. *tuba uterina Fallopii*) – яйцепроводи хребетних, що починаються лійкою біля яєчників і переходять у матку.

ФОЛІКУЛИ (лат. *folliculus* – мішечок) – утвори в різних органах хребетних, що мають вигляд мішечка або пухирця. Напр., Ф. яєчника, Ф. щитовидної залози, волосяний Ф. і т. д. У Ф. яєчника ссавців відбувається розвиток яйцеклітин.

ХОРИОН (гр. *chorion* – оболонка) – 1. Зовнішня зародкова оболонка у плазунів, птахів, ссавців, крізь яку відбувається обмін речовин між зародком і навколишнім середовищем. У плазунів і птахів зливається з аллантоїсом, утворюючи хоріоалантоїдну оболонку. Х. ссавців вкритий ворсинками і бере участь в утворенні плаценти. 2. Вторинна захисна оболонка яйцеклітини безхребетних і деяких нижчих хребетних.

ЧЕРЕВОПОДІБНИЙ ВІДРОСТОК, АПЕНДИКС (лат. *appendix* – *придаток, відросток*) – відросток сліпої кишки в деяких ссавців.

ШЕРСТЬ (лат. *lana*) – волосяний покрив ссавців, що складається з покривного волосся (ості) і пуху (підпушку). Ш. захищає шкіру від механічних ушкоджень, укусів комах, злив, зменшує тепловіддачу тощо. Іноді Ш. називають ость.

ШКІРА (лат. *cutis, derma*) – зовнішній покрив тіла багатьох тварин. Ш. захищає організм від дії різноманітних факторів зовнішнього середовища, бере участь у терморегуляції, обміні речовин, виділяє пахучі, отруйні або поживні речовини. У Ш. багато рецепторів (виконує функцію дотику).

ЩЕТИНА (лат. *saeta, seta*) – видозмінене, грубе, жорстке волосся у деяких ссавців (напр., у дикого кабана).

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА	3
ВСТУП	4
МОДУЛЬ 1. Загальна характеристика і систематика типу	
<i>Chordata</i> Хордові.....	8
Підтип <i>Acrania</i> Безчерепні. Загальна характеристика на прикладі ланцетника	9
Походження Хордових	16
Філогенія Хордових	21
Загальна характеристика підтипу <i>Tunicata</i> Покривники	24
Клас <i>Ascidiae</i> Асцидії	25
Клас <i>Salpae</i> Сальпи.....	28
Клас <i>Appendiculariae</i> Апендикулярії	30
Підтип <i>Vertebrata, seu Craniata</i> Хребетні, або Черепні	31
Розділ <i>Agnatha</i> Безщелепні. Характеристика класу <i>Cyclostomata</i>	
Круглороті.....	32
Еволюційна історія Хребетних.....	39
Розділ <i>Gnathostomata</i> Щелепороті	43
Надклас <i>Pisces</i> – Риби. Клас <i>Chondrichthyes</i> Хрящові риби та група <i>Osteichthyes</i> Кісткові риби	44
Порівняльна характеристика хрящових та кісткових риб	76
Еволюційна історія Хрящових риб	79
Еволюційна історія групи Кісткові риби.....	83
Модульна контрольна робота № 1. Безчерепні. Покривники. Круглороті. Риби	89
МОДУЛЬ 2. Надклас <i>Tetrapoda</i> Чотириногі	96
Клас <i>Amphibia</i> Земноводні (Амфібії)	96
Еволюційна історія Земноводних.....	120
Клас <i>Reptilia</i> Плазуни	132
Еволюційна історія Плазунів	152
Модульна контрольна робота № 2. Клас Земноводні та Плазуни	181
МОДУЛЬ 3. Клас <i>Aves</i> Птахи.....	187
Еволюційна історія Птахів.....	211
Модульна контрольна робота № 3. Клас Птахи	221
МОДУЛЬ 4. Клас <i>Mammalia</i> Ссавці.....	226
Еволюційна історія Ссавців	251
Модульна контрольна робота № 3. Клас Ссавці.....	269
СПИСОК РЕКОМЕНДОВАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ	275
СЛОВНИК ТЕРМІНІВ.....	277

Навчальне видання

**КУЗЬМЕНКО Л. П.,
ВЛАСЕНКО Р. П.,
МАРИСОВА І. В.**

ЗООЛОГІЯ

*(анатомо-фізіологічні особливості
та еволюційна історія хордових)*

Навчально-методичний посібник

Технічний редактор – І. П. Борис

Книга друкується з оригінал-макету замовника.

Підписано до друку 13.03.2019 р.	Формат 60x84/16	Папір офсетний
Гарнітура Times	Обл-вид. арк. 13,03	Електр. вид-ня
Замовлення № 894	Ум. друк. арк. 17,55	



Ніжинський державний університет
імені Миколи Гоголя.
м. Ніжин, вул. Воздвиженська, 3^а
(04631) 7–19–72
E-mail: vidavn_ndu@ukr.net
vidavn@ndu.edu.ua

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи
ДК № 2137 від 29.03.05 р.