

**Міністерство освіти і науки України  
Дніпропетровський національний університет**

**В. Л. Булахов, Р. О. Новіцький, В. Я. Гассо, О. Є. Пахомов**

## **ЗООЛОГІЯ ХОРДОВИХ**



**Дніпропетровськ  
РВВ ДНУ  
2009**

В. Л. Булахов, Р. О. Новіцький, В. Я. Гассо, О. Є. Пахомов

## ЗООЛОГІЯ ХОРДОВИХ

*Рекомендовано Міністерством освіти і науки України*

2009

УДК 591 (597.2/.5)+002.4

ББК

Б–

Рецензенти: д – р біол. наук, проф. Н. П. Грицан,  
д-р біол. наук, проф. Л. П. Мицик.

Булахов В. Л., Новіцький Р. О., Гассо В. Я., Пахомов О. Є. Зоологія хордових: Навч. посібник. – Д.: ДНУ, 2009. – 128 с.

Розглядається зовнішня будова та морфологічні особливості всіх підтипів і класів хордових, детально характеризується внутрішня будова органів і систем. Особлива увага приділяється будові тварин, які відіграли значну роль в еволюційному процесі і характеризували новий етап в перебудові організаційної структури організму в нових екологічних та історичних умовах. Для ефективного засвоєння матеріалу стосовно еволюційного розвитку організаційної структури організму послідовно з їх ускладненням подаються систематика та біолого-екологічні особливості різних таксонів тварин, що відображають поступовий розвиток та тісні взаємообумовлені зв'язки їх з природним середовищем.

Для студентів біологічних спеціальностей.

## ЗМІСТ

### ВСТУП

Загальна характеристика типу ХОРДОВИХ – CHORDATA

Підтип НАПІВХОРДОВІ – HEMICHORDATA

Систематика підтипу

Біологічні відомості

Будова напівхордових на прикладі баланоглосуса

Підтип ОБОЛОНКОВІ ( ПОКРИВНИКИ) – TUNICATA,  
або ЛИЧИНКОВОХОРДОВІ – UROCHORDATA

Загальна характеристика

Систематика підтипу

Біологічні відомості

Будова оболонкових на прикладі асцидії

Будова інших оболонкових

Підтип БЕЗЧЕРЕПНІ – ACRANIA

Загальна характеристика

Систематика підтипу

Біологічні відомості

Будова безчерепних на прикладі ланцетника

Підтип ХРЕБЕТНІ – VERTEBRATA, або ЧЕРЕПНІ –  
CRANIOTA

Загальна характеристика

Систематика підтипу

Група АНАМНІЇ – ANAMNIA

Група АМНІОТА – AMNIOTA

Розділ БЕЗЩЕЛЕПНІ – AGNATHA

Клас КРУГЛОРОТІ – CYCLOSTOMATA

Загальна характеристика

Систематика класу

Будова круглоротих на прикладі міноги річкової

Розділ ЩЕЛЕПНОРОТІ – GNATHOSTOMATA

Надклас РИБИ – PISCES

Клас ХРЯЦОВІ РИБИ – CHONDRICHTHYES

Загальна характеристика

Систематика класу

Будова хрящових риб на прикладі катрана

Особливості будови інших хрящових

Клас КІСТКОВІ РИБИ – OSTEICHTHYES

Загальна характеристика

Систематика класу

Надряд ГАНОЇДНІ – GANOIDOMORPHA

Будова осетроподібних на прикладі азово-  
чорноморського осетра

Надряд КОСТИСТІ РИБИ – TELEOSTEIMORPHA

Будова костистих риб на прикладі річкового окуня

Підклас ЛОПАТЕПЕРІ – SARCOPTERIGII  
Надряд ДВОДИШНІ – DIPNEUSTOMORPHA  
Будова дихальної системи дводишних  
Надклас ЧЕТВЕРОНОГІ – TETRAPODA  
Клас ЗЕМНОВОДНІ – AMPHIBIA  
Загальна характеристика  
Систематика класу  
Будова земноводних на прикладі жаби озерної  
Клас ПЛАЗУНИ- REPTILIA  
Загальна характеристика  
Систематика класу  
Будова плазунів на прикладі ящірки звичайної, або прудкої  
Особливості будови скелета інших плазунів  
Клас ПТАХИ – AVES  
Загальна характеристика  
Систематика класу  
Особливості будови птахів  
Зовнішня будова птахів  
Внутрішня будова птахів  
Будова скелета птахів  
Клас ССАВЦІ, або ЗВІРІ - MAMMALIA, seu THERIA  
Загальна характеристика  
Систематика класу  
Будова ссавців  
Зовнішня будова ссавців  
Внутрішня будова ссавців  
СПИСОК РЕКОМЕНДОВАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

## ВСТУП

Курс зоології хребетних серед біологічних дисциплін має особливе значення у вивченні органічного світу. Об'єкти, які вона вивчає, залишили в історії розвитку біосфери найбільш помітні сліди свого існування (скелети, відбитки на різних породах тощо). Тому, займаючи найвище положення в системі тваринного світу, хордові тварини дозволяють сконструювати загальний процес розвитку органічного світу на планеті Земля та сприяють формуванню остаточного уявлення про завершення еволюції.

Існує два шляхи вивчення еволюційного напрямку. Систематика, біогеографія, екологія та генетика визначають перший шлях дослідження процесу еволюції. Морфологія та анатомія, які вивчають зовнішню і внутрішню будову тварин з метою встановлення їх схожості та відмінності, - це другий шлях. У цьому разі вдається визначити систематичне положення тварин, що вивчаються, знайти йому місце в еволюційному ряді. Порівняння будови органів визначає характер становлення організаційної структури та диференціювання системи організмів в залежності від умов середовища. При розгляді морфологічної і анатомічної будови організмів особлива увага приділяється рідкісним групам тварин (дводишні, китичнопері та багато інших), які є представниками зникаючих видів, але в історичному минулому були широко розповсюджені. Такі рідкісні групи мають величезне значення для пізнання еволюції, тому що вони поєднують ознаки різних за розвитком тварин і дають змогу встановити філогенетичні зв'язки між віддаленими формами тварин та походження окремих органів та систем органів.

Навчальний посібник подає найважливіші теоретичні відомості, в яких розглядається загальна характеристика, класифікація та біологічні особливості будови хордових тварин.

Навчальний посібник є основною структурною частиною загального курсу "Зоологія хребетних". Він буде сприяти вивченню будови хордових тварин на лабораторних заняттях та закріпленню теоретичного лекційного курсу.

## **ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ТИПУ ХОРДОВИХ - CHORDATA**

Хордові у тваринному світі є найбільш організованим типом. До них належать різні за будовою, розмірами та способом життя тварини, які мають такі головні спільні ознаки, властиві тільки їм (рис.1):

1. Розвинений осьовий скелет представлено хордою, або хребетним стовпом. Хорда має ентодермальне походження, вона характерна для нижчих хордових та нижчих хребетних тварин. У вищих хребетних вона розвинена як ембріональний орган і заміщується в дорослому віці хребтом (хрящовим або кістковим), який має мезодермальне походження.
2. Центральна нервова система представлена нервовою трубкою ектодермального походження з внутрішньою порожниною - невроцелем. Вона розташована на спинному боці тіла над хордою.
3. Передній відділ кишкової трубки (глотка) пронизаний зябровими щілинами. Вони виконують функцію дихання нижчих хордових і нижчих хребетних та ембріонів вищих хребетних тварин.
4. Кровоносна система займає вентральне (черевне) положення. Напрямок кровообігу відбувається за годинниковою стрілкою.

Крім цих, спільних тільки для даного типу ознак, хордові мають ознаки, які властиві іншим типам тварин:

- вторинний ротовий отвір (характерний для голкошкірих, погонофор та щетинкощелепних);

- білатеральна симетрія (проявляється в багатьох безхребетних);

- вторинна порожнина - целом (зустрічається в голкошкірих, щелепноротих, плечоногих, молюсків, членистоногих та кільчастих черв'яків).

- посеgmentне метамерне розташування головних систем органів. Ця ознака в хордових виявляється слабкіше, ніж в членистоногих та багатьох груп черв'яків, а в напівхордових та оболонкових вона втрачена. Зовнішня сегментація відсутня.

Хордові тварини поширені на всій земній кулі, вони населяють усі екологічні сфери. Тип хордових поділяється на 4 підтипи:

- НАПІВХОРДОВІ - HEMICHORDATA

- ОБОЛОНКОВІ (ПОКРИВНИКИ) - TUNICATA, або

  - ЛИЧИНКОВОХОРДОВІ - UROCHORDATA

- БЕЗЧЕРЕПНІ - ACRANIA

- ХРЕБЕТНІ - VERTEBRATA, або ЧЕРЕПНІ - CRANIOTA

## ПІДТИП НАПІВХОРДОВІ - НЕМІСНОРДАТА

### *Загальна характеристика*

Підтип Напівхордові включає морські організми, які за своєю організацією займають проміжне положення між безхребетними та хордовими тваринами, що в значній мірі відображає їх еволюційний стан. Тобто виділяються ознаки, які характеризують ці організми і як безхребетних, і як вищих тварин - хордових.

До першої групи ознак належать:

- шкірно-м'язовий мішок з миготливим епітелієм;
- два нервових тяжа (спинний та черевний);
- кровоносні судини, розміщені як на спинній, так і на черевній частині тіла. Кровообіг відбувається проти годинникової стрілки;
- тотожний тип розвитку з голкошкірими через личинкову стадію - торнарію;
- черв'ячний тип живлення.

До другої групи ознак належать:

- зачаткова хорда - нотохорд;
  - розвинений спинний нервовий тяж, який у головній частині тіла завдяки наявності порожнини нагадує нервову трубку,
  - глотковий відділ кишкової трубки, пронизаний зябровими щілинами.
- Тіло напівхордових поділяється на три частини - хоботок, комірць і тулуб.

### *Систематика підтипу*

Підтип напівхордових включає 2 класи, 2 ряди, 6 родин, 95 видів.

Клас КИШКОВОДИШНІ – ENTEROPNEUSTA

Ряд КИШКОВОПОДІБНІ - ENTEROPNEUSTIFORMES

Родина ГАРІМАНОВІ – HARRIMANIDAE. Характеризуються майже прямим типом розвитку. Представники: саккоглосус, протобаланус, доліхоглосус.

Родина СПЕНГЕЛІЄВІ - SPENGELIIDAE. Характеризуються проміжним типом розвитку (між прямим і повним перетворенням). Представники: спенгелія, гляндіцепс.

Родина ПТИХОДЕРОВІ або БАЛАНОГЛОСУСОВІ - PTICHODERIDAE. Розвиток з повним перетворенням. Представники: баланоглосус, глособаланус.

Останнім часом виділяють четверту родину – ГІГАНТСЬКІ БАЛАНОГЛОСУСИ - WILLEYAIDAE (довжина яких досягає 2,5 м).

Клас КРИЛОЗЯБРОВІ – PTEROBRANCHIA

Ряд КРИЛОЗЯБРОПОДІБНІ - PTEROBRANCHIFORMES

Родина ЦЕФАЛОДИСКОВІ - CEPHALODISCIDAE. Мають скорочене тіло (до 1,4 см), одну пару зябрових щілин та багато перистих утворень, вінчик розташований між хоботком і комірцем. Представники: цефалодискус нігрусценс і цефалодискус денсис.

Родина РАБДОПЛЕВРОВІ - RHABDOPLEVRIDAE. Мають два крилозябрових щупальця. Зяброві щілини відсутні. Утворюють колонії. Тварини мешкають у



прозорих довгастих трубкоподібних будиночках - теках. Представник - звичайна рабдоплевра.

Родина АТУБАРИЄВИ - ATUBARIDAE. Дрібні, вільнорухомі тварини довгастої форми. Мають 6 крилозябрових щупалець. Представник - атубарія.

### *Біологічні відомості*

Кишководишні поширені у всіх морях та океанах, крилозяброві - у морях та океанах південної півкулі. Живуть на різних глибинах від мілководдя до 8000 м.

Представники Кишководишних селяться на твердих субстратах дна водойм колоніями. Живляться органічними речовинами (відмерлі організми, дрібні безхребетні тварини та рослини), які відфільтровують, пропускаючи ґрунт через стравохід. Крилозяброві добувають їжу за допомогою щупалець. Це різностатеві тварини, які розмножуються статевим та безстатевим способом. Серед них зустрічаються живородні тварини (ксеноплевра живородна). Розвиток здебільшого відбувається внаслідок складного метаморфозу (через личинку - торнарію. Деякі кишководишні мають майже прямий розвиток або проміжний.

### *Будова напівхордових на прикладі баланоглосуса*

Вперше представника напівхордових баланоглосуса було знайдено в 1821 р. в Тихому океані. В 1829 р. в Середземному морі було виявлено його личинку, яку видатний зоолог І. І. Мечников описав в 1877 р. В 1866 р. О. О. Ковалевський, вивчаючи анатомію баланоглосуса, виявив у його будові ознаки хордових тварин і вказав на родинні зв'язки цієї тварини з хребетними.

Розглянемо будову напівхордових на прикладі представника *Balanoglossus kovalevskii*, який належить до родини ПТИХОДЕРОВИХ (PTICHODERIDAE), або БАЛАНОГЛОСУСОВИХ, класу КИШКОВОДИШНИХ (ENTEROPNEUSTA), підтипу НАПІВХОРДОВИХ (HEMICHOORDATA), типу ХОРДОВИХ – CHORDATA.

Тіло баланоглосуса, витягнуте в довжину і покрите слизом, має черв'якоподібну форму. Воно поділяється на три відділи: хоботок, комірець і тулуб (рис. 2,а). Найхарактернішою особливістю напівхордових є наявність виросту посередині хоботка, який вважається зачатком хорди (нотохорд). Виріст, утворений, як і хорда, з вакуолізованих клітин ентодермального походження, має подібну до останньої будову. Хоботком, який може витягуватися і втягуватися, баланоглосус прокладає шлях у піску і мулі. Разом з зачатковою хордою (нотохордом) хоботок зумовлює пружність тварини. Всередині він має порожнину, яка з'єднана з першою парою зябрових щілин. Завдяки цьому порожнина має вихід назовні, заповнюючись морською водою, вона надає тварині додаткової пружності.

Живе баланоглосус у м'якому мулі або піску прибережної зони морів. Риючись, він проковтує велику кількість ґрунту, з якого для живлення бере рослини й тваринні організми та органічні сполуки.

Для баланоглосуса характерні зачатковий целом, незамкнена кровоносна система і двобічна симетрія тіла.

*Органи травлення* представлені ротовим отвором, розміщеним з черевного боку основи хоботка, короткою глоткою, розміщеною вздовж комірця, яка переходить у стравохід. Глотка має численні зяброві отвори, що відкриваються назовні. Це і є *органи дихання* ( рис. 2,б).

У внутрішній нижній частині глотки є ендостиль (жолобок), який має залозисті клітини і війчастий епітелій. Захоплені жолобком завислі у воді дрібні частини поживних речовин склеюються, відділяються від води за допомогою війок, надходять у стравохід, а потім - у кишку.

Вода проходить через ротову щілину в зябровий відділ, де і відбувається окиснення крові, а далі через зяброві отвори виходить назовні. Завдяки вказаному способу дихання тварини дістали назву кишководишні.

За зябровим відділом кишки лежить печінковий, у якому розщеплюється їжа. Потім їжа надходить у середню кишку, де відбувається її всмоктування, а далі - у задній відділ кишки, яка закінчується анальним отвором.

*Кровоносна система* незамкнена, складається з черевної і спинної поздовжніх судин та системи лакун. Черевна судина розташована в черевному відділі. Спинна – в спинному відділі, де на рівні нотохорда перетворюється на центральну кровоносну лакуну, розміщену поряд із м'язовим мішком - серцевим міхуром. Кров баланоглосуса безбарвна, має в кров'яній плазмі амебоподібні клітини.

Ритмічно скорочуючись, серцевий міхур натискує на центральну лакуну, і кров надходить у навкологлоткові судини, де біля зябрових судин утворюють зяброві лакуни і, збагачуючись на кисень, потрапляє у черевну судину. З черевної судини кров розноситься по всіх внутрішніх органах і потім через навколокишкові лакуни потрапляє до спинної судини. Далі, завдяки від'ємному тиску кров потрапляє в центральну кровоносну лакуну. Подібна циркуляція крові забезпечується наявністю системи клапанів. Такий напрям руху крові в судинах не характерний для хордових.

*Видільна система* представлена різними утворами. По-перше, це - клубочок *glomerulus*, розміщений біля зачатка хорди над центральною лакуною. Між центральною лакуною і *glomerulus* проходить дифузія рідин, продукти обміну через клубочок надходять у хоботковий целом і виводяться назовні через хоботкову пору. Тобто *glomerulus* виконує функцію фільтра. Іншими органами виділення є нефридіальні трубки - целомодукти, які мають вихід у першу пару зябрових щілин. Як правило, у хоботку є тільки один, лівий, нефридій, а в комірці - два.

*Нервова система* напівхордових, так само як і голкошкірих, складається зі спинного і черевного нервових тяжів. Вони з'єднані нервовим комірцевим колом і утворюють нервову трубку. У тварин краще розвинений спинний тяж, який переходить у хоботок. Частина спинного тяжа ( перед нервовим кільцем ), що знаходиться у комірці, утворює порожнину, гомологічну невроцелю вищих хордових.

Таким чином, нервова система напівхордових має проміжний характер між безхребетними (наявність черевного тяжа) і хордовими тваринами (більш розвинений спинний тяж ).

*Органів чуттів* немає, але під одношаровим епітелієм знаходяться світлочутливі клітини.

*Розмножуються* статевим шляхом. Баланоглосус, як і інші кишководишні, різностатева тварина. Зовнішньо самець і самка не відрізняються. Статева система баланоглосуса дуже проста. Вона представлена 30 парами гонад у вигляді овальних мішків, які кріпляться до стінок кишечника. Від гонад відходять короткі протоки, через які статеві продукти - яйця - потрапляють у воду. Як правило, яйця прикріплюються до стінок підземних норок, де відбувається парування. Через деякий час із яйця виходить личинка - торнарія (дуже схожа на личинку голкошкірих), - що має блискучі смуги у вигляді вінчика, тім'яний нервовий вузол із султаном війок (рис.3). Тіло її прозоре. На перших стадіях розвитку активно плаває у воді. Росте, в основному, в довжину. Торнарія перетворюється на дорослу тварину внаслідок складних метаморфоз: спочатку виникає 6 пар зябрових отворів, а тіло поділяється на дві частини. Потім верхня частина розтягується в хоботок і відокремлюється від нижньої, яка розвивається в тулуб. Пізніше біля хоботка виникає валик - зачаток комірця. Доросла тварина осідає на дно.

Наведена характеристика будови одного з представників напівхордових свідчить, що цей тип займає проміжне положення між безхребетними і хордовими і має з ними спільних предків. Напівхордові мають велике еволюційне значення, оскільки вказують на спорідненість хордових з іншими типами, зокрема з голкошкірими. Вони є прообразом хордових, але не їхніми попередниками.

## **ПІДТИП ОБОЛОНКОВІ (ПОКРИВНИКИ) - TUNICATA, або ЛИЧИНКОВОХОРДОВІ - (UROCHORDATA)**

### *Загальна характеристика*

Підтип Оболонкові (Tunicata) є боковою, тупіковою еволюційною гілкою, яка відділяється від основної гілки хордових на самому початку останньої. У процесі пристосування до умов навколишнього середовища відбулося значне спрощення організаційної структури оболонкових.

Загальними ознаками організації всього підтипу є:

- наявність особливої зовнішньої оболонки - туніки, якою покривається тіло тварин і яка за хімічним складом нагадує рослинну клітковину. Вона має верхній шар - тонку, тверду кутикулу та нижній - щільну фіброзну сітку, складену з клітковиноподібної речовини - туніцина та кислих мукополісахаридів. Туніка утворюється епітелієм і просочується неорганічними солями;

- регресивний тип розвитку;

- наявність хорди і нервової трубки на личинковій стадії розвитку;

- незамкнена лакуарна кровоносна система, маятниковоподібний тип кровообігу ;

- наявність особливої порожнини - атріальної;

- відсутність спеціальних диференційованих органів виділення.

До кінця 1866р. оболонкових вважали безхребетними. Їх розглядали як близьких родичів моллюсків, моховаток. Видатний вітчизняний зоолог О.О.Ковалевський, досліджуючи ембріональний розвиток покривників, довів, що вони належать до хордових. Згодом на основі ретельних досліджень І.І.Мечникова і В.В.Заленського були визначені спільні особливості розвитку оболонкових і ланцетника, що вказало на належність перших до типу хордових.

Усі сучасні личинковохордові - це морські, частіше сидячі форми, але є і планктонні поодинокі або колоніальні тварини. Зараз їх налічують близько 1400 видів. Це різні за розміром (від 0,5 мм до 20 м), забарвленням (сірі - під колір ґрунту; оранжеві - мешканці морських глибин; безбарвні), формою тіла (кулясті, грушоподібні, у вигляді барила тощо) тварини.

### *Систематика підтипу*

Класифікація оболонкових, як і загальна характеристика, ще остаточно не розроблена, робота над цим питанням продовжується. Зараз існує декілька поглядів не тільки на кількість і назву класів та рядів, але й на розподіл рядів на різні класи. Нижче подана систематика, якої дотримуються більшість вчених.

#### Підтип ОБОЛОНКОВІ (ПОКРИВНИКИ)-TUNICATA

##### Клас АСЦИДІЇ - ASCIDIAE

Ряд ПООДИНОКІ АСЦИДІЇ - MONASCIDIAE: асцидія середньоземноморська, халлоцінтія, клавеліна, ціона, гастероасція;

Ряд СКЛАДНІ, або КОЛОНІАЛЬНІ АСЦИДІЇ - SYNASCIDIAE: ботрілус, шикозоа, саркоботрілус;

Ряд ВОГНЕТІЛКОВІ, або ПІРОСОМИ - PYROSOMATA: піросома звичайна, піросома гігантська, або пірострема.

##### Клас АПЕНДИКУЛЯРІЇ - APPENDICULARIAE

Ряд АПЕНДИКУЛЯРІЇ - APPENDICULARIFORMES: апендикулярія, ойкоплевра, фалія.

##### Клас САЛЬПИ - SALPAE

Ряд ЗВИЧАЙНІ САЛЬПИ - DESMOMYARIA: звичайна сальпа, тетис;

Ряд ДІЖЕЧНИКИ, або ДОЛІОЛІДИ - CYCLOMYARIA: діжечник, або доліолум.

Деякі дослідники додержуються іншої класифікації:

##### Клас АСЦИДІЇ - ASCIDIAE

Ряд ПООДИНОКІ І ПРОСТІ КОЛОНІАЛЬНІ АСЦИДІЇ - ENTEROGONA

Ряд СКЛАДНІ КОЛОНІАЛЬНІ АСЦИДІЇ - PLEUROGONA

##### Клас АПЕНДИКУЛЯРІЇ - APPENDICULARIAE

Ряд АПЕНДИКУЛЯРІЇ - APPENDICULARIFORMES

##### Клас ПЕЛАГІЧНІ ОБОЛОНКОВІ - THALIACEA

Підклас ПІРОСОМІДИ - PYROSOMIDA S. LUCIAE

Ряд ПИРОСОМОВІ - PYROSOMATA  
Підклас САЛЬПИ - DESMOMYARIA, S. SALPAE  
Ряд САЛЬПИ - SALPAEFORMES  
Підклас ДІЖЕЧНИКИ - CYCLOMYARIA, S. DOLIOLIDA  
Ряд ДІЖЕЧНИКИ - DOLIOLIDIFORMES

### *Біологічні відомості*

Оболонкові - морські пелагічні організми, які ведуть нерухомий (поодинокі асцидії) або малорухомий спосіб життя (апендикулярії, піросоми, сальпи). Пелагічні оболонкові мають реактивний тип руху. Нерухомі оболонкові мають пелагічну і дуже рухому личинку, завдяки якій відбувається їх розповсюдження. Крім того, на личинковій стадії розвитку ці тварини мають хорду і нервову трубку, що знаходяться у хвостовому відділі тіла. Метаморфоз личинки регресивний, тобто зі спрощенням структури організму. Гермафродити. Статеві продукти визрівають не одночасно, а поперемінно, тому запліднення не пряме, здебільшого відбувається в зовнішньому середовищі, зрідка - в клоакальному сифоні. У сальп складне розмноження - з чергуванням поколінь - статевого і безстатевого. У діжечників це чергування більш складне - через утворення поліморфної колонії.

Тип живлення покривників – пасивний. За допомогою об'ємистої глотки вони профільтровують велику масу води, з якої відціднують дрібні планктонні організми та органічні залишки. Асцидії та апендикулярії розповсюджені по всіх морях та океанах, але найбагатша їхніми представниками фауна теплих вод. Сальпи та діжечники мешкають в теплих морях, але зрідка потрапляють і в холодні води. Усі оболонкові здатні утворювати великі скупчення, їх значення в морських біогеоценозах надзвичайно важливе. Зустрічаються як на мілководдях, так і на значних глибинах.

### *Будова оболонкових на прикладі асцидії*

Представники різних систематичних груп оболонкових за своєю будовою досить різноманітні. Для найбільш чіткого уявлення про будову різних класів і рядів цього підтипу доцільним є розгляд будови типового представника поодиноких асцидій - *Ascidia mentula*, який дозволяє простежити ускладнення організації підтипу в еволюційному розвитку. Асцидія належить до ряду ПООДИНОКИХ АСЦИДІЙ (MONASCIDIAE), класу АСЦИДІЙ (ASCIDIAE), підтипу ОБОЛОНКОВИХ (ПОКРИВНИКІВ)(TUNICATA), типу ХОРДОВИХ (CHORDATA).

Доросла асцидія - це донна тварина, яка веде сидячий образ життя. Прикріплюється до субстрату основою тіла - підошвою.

Зовнішній вигляд дорослої асцидії нагадує мішок, трохи розширений посередині. Довжина її тіла становить від 1 мм до 40-50 см. У верхній частині тіла є два отвори (рис.4,*a*). Один з них розташований трохи вище, називається ротовим сифоном, другий, боковий, - клоакальний. Клоакальний сифон міститься на спинному боці, протилежний бік - черевний.

Асцидія має своєрідний захисний панцир - туніку, характерний лише для підтипу покривників. Туніка виникла у зв'язку з переходом до сидячого способу життя (рис.4,б). Під тунікою знаходиться друга оболонка - мантія, утворена одношаровим епітелієм. Мантія порівняно тонка, нагадує шкірно-мускульний мішок кільчастих черв'яків та кишководишних і утворює стінку тіла. З тунікою мантія зростається лише в ділянці сифонів. У місцях зростання розташовані кільцеві м'язи - сфінктери, які замикають отвори сифонів; це також нагадує будову черв'яків. Скелетних утворів асцидія не має. Рухи асцидій обмежені. При подразненні тіло тварини стискається, вода з силою виштовхується з обох сифонів. Після припинення подразнення тварина поступово розслаблюється, сифони відкриваються.

*Органи травлення.* Органи травлення представлені ротовим сифоном, ротом, оточеним щупальцями, мішкоподібною глоткою, коротким стравоходом, шлунком, кишкою, яка робить подвійну петлю і відкривається анальним отвором у порожнину клоакального сифона. Атріальна порожнина вистелена ектодермою і складається з двох частин, які зростаються з мантією на черевному боці тіла. Атріальна порожнина залягає з кожного боку між глоткою і зовнішньою стінкою тіла, частина її утворює клоаку.

З черевного боку біля глотки знаходиться борозенка - ендостиль (рис.4,б), утворена клітинами двох типів - залозистими, котрі виділяють слиз, і війчастими, які несуть на поверхні найтонші війки. Слиз, що виділяється в глотці, містить сірчану кислоту і гормони, які поліпшують засвоєння малокалорійного корму. Рух війок спрямовує їжу вздовж ендостіля до навкологлоткового кільця, яке розміщується за ротовим отвором. Пересуваючись по ньому, їжа переходить на спинний бік і по спинній пластинці (епістилю) опускається на дно глотки, звідки потрапляє в короткий стравохід і далі в кишку.

*Органами дихання* є зяброві отвори - стигми, що відкриваються в атріальну, або навкоlezяброву, порожнину. Атріальна порожнина вистелена ектодермою і складається з двох частин, які зростаються з мантією на черевному боці тіла. Атріальна порожнина наявна з кожного боку тіла між глоткою і зовнішньою стінкою тіла, частина її утворює клоаку.

*Кровоносна система* асцидій незамкнена. Кров безбарвна. Замість заліза вона містить ванадій. Однокамерне серце є розширенням черевної судини. Воно розташоване поруч зі шлунком у перикардіальній сумці. Від серця відходить широка зяброва судина, яка розгалужується на дрібніші, що йдуть до стигм (у глотці). Від іншого, протилежного боку серця відходить кишкова судина, розгалуження якої ведуть до внутрішніх органів. Ці судини відкриваються в порожнини тіла. Пульсація серця зумовлює рух крові то у верхню (до глотки), то в нижню (до внутрішніх органів) частину тіла, тобто одні й ті самі судини виконують роль артерій і вен. Напрямок руху крові змінюється кожні 2-10 хв. В асцидій серце скорочується 80-100 раз на хвилину, в апендикулярій - 250.

*Нервова система* дорослих асцидій має просту будову (як у безхребетних тварин). розташований Між сифонами у стінці тіла знаходиться ганглії, який не має внутрішньої порожнини - невроцеля. Від ганглія вздовж спинного боку тіла тягнуться нерви до ротового отвору, а також до протилежного кінця тіла. Під

нервовим ганглієм у чорноморської асцидії виявлено невральну залозу. Вважають, що вона має ендокринну функцію.

*Органів чуттів*, за винятком щупалець, що виконують функцію органів дотику, немає.

*Вторинна порожнина тіла* (целом) в асцидій розвинена слабо і складається з порожнини навколосерцевої сумки (перикардія) та двох порожнин епікардіальних трубок, листки яких, зростаючись, утворюють мезентерій.

*Органи виділення*. Спеціальних органів виділення в асцидій немає. Їх роль виконують численні міхурці, розміщені по стінках мантиї. Наповнені рідиною, вони звисають у навкологлоткову порожнину. Це так звані розсіяні нирки накопичення, які мають клітини - нефроцити, де накопичуються продукти виділення.

*Органи розмноження*. Усі покривники - гермафродити, але запліднення у них перехресне. Поруч зі шлунком асцидії розміщені гонади, протоки яких відкриваються в порожнину клоакального сифона. Чоловічі та жіночі статеві залози дозрівають у різний час, тобто одна і та ж сама особина функціонує то як самець, то як самка.

Дозрілі яйця по статевих протоках виводяться в навколозяброву порожнину, де відбувається запліднення сперматозоїдами, які потрапляють з водою. Запліднені яйця через клоакальний сифон виносяться назовні. У зв'язку з тим, що запліднення відбувається у воді, виникає особлива синхронізація всієї популяції. Статеві продукти, виведені у воду, потрапляють у ротовий сифон інших особин, перетравлюючись, впливають на субневральну залозу. Остання виробляє секрет, що спричиняє дозрівання і вивід статевих продуктів.

*Розвиток і будова личинки*. Запліднена клітина, за дослідженнями О.О.Ковалевського, зазнає повного і майже рівномірного дроблення. Внаслідок цього з'являється морула, потім бластула і шляхом інвагінації (впинання) з бластули утворюється гастрולה. Потім зародок починає видовжуватися. На плоскому спинному боці внаслідок поздовжнього вигинання ектодерми утворюється первинний жолобок, з якого потім формується нервова трубка. Одночасно зі спинної частини первинної кишки виникає хорда, з боків - мезодерма, а з її порожнини - вторинна порожнина. Пізніше розвивається хвостовий відділ. Так утворюється личинка (рис.5). За зовнішнім виглядом вона схожа на пуголовка з довгим, мускулистим, стиснутим з боків хвостом, за допомогою якого рухається у воді. Основу веслоподібного хвоста утворює хорда, над нею розміщена трубчаста нервова система.

Із органів чуттів у личинки розвивається очко і статоцист, необхідний для утримання рівноваги.

На дорзальній частині тіла по боках нервової трубки з ектодерми внаслідок вигинання формуються зачатки двох навколозябрових порожнин, які зливаються в одну непарну, розташовану навколо глотки. Зябрових щілин небагато.

Личинка асцидії дуже маленька (близько 0,5 мм). Вже через кілька годин після вилуплення з яйця вона за допомогою спеціальних виростів (сосочків), розташованих на передньому кінці тіла, прикріплюється до підводного предмета. Розвиток супроводжується регресивним метаморфозом. Хвіст, хорда, значна

частина нервової системи і органи чуттів атрофуються. Частина нервової системи ущільнюється, утворюючи нервовий ганглії. Одночасно формується туніка. Глотка і навколзязброва порожнина помітно збільшуються. Ротовий і анальний отвори, які вже утворилися, переміщуються назовні. У порожнину проривається задня кишка, збільшується кількість зябрових щілин. Личинка набуває мішкоподібної форми і перетворюється на дорослу асцидію, яка веде сидячий спосіб життя. Як бачимо, личинки асцидій мають усі характерні ознаки хордових: наявність хорди, яка у дорослих хордових тварин редукує, центральної нервової системи у вигляді трубки, глотки із зябровими щілинами.

Розвиток личинки асцидії викликає загальнобіологічний інтерес, оскільки дає змогу визначити місце цієї групи тварин у системі тваринного світу: віднести її до хордових.

#### *Будова інших оболонкових*

*Клас Сальпи (Salpae).* До цього класу належить 26 видів вільноплаваючих пелагічних покривників. Сальпи за своєю формою схожі на огірок або діжку (рис.6, 7). Довжина тіла сальп становить від кількох міліметрів до кількох сантиметрів. Найбільшу за розміром сальпу (33,3 см) було виявлено в Тихому океані. Сальпи живуть поодинокі і колоніями. На передньому кінці тіла тварин розміщений широкий ротовий отвір, на протилежному - клоакальний. Тіло сальп покрито тонкою прозорою тунікою, крізь яку просвічуються мускульні тяжі, що оперезують його. У результаті послідовного скорочення цих тяжів вода, набрана ротом, з силою виштовхується через клоакальний отвір, і тварина рухається в боці протилежному напрямку забору води.

Дорослі сальпи не мають хорди і хвоста. Глоткова та атріальна порожнини займають більшу половину внутрішньої частини тіла тварини, а особлива перегородка, або спинний виріст, розділяє цю порожнину; на цьому вирості розміщені зяброві щілини. Рот тварини переходить у велику глотку, дно якої вкрито ендостилем. Діжечники на задній частині глотки мають багато зябрових щілин, а сальпи - тільки дві великі стигми. Кишкова трубка починається стравоходом, далі йдуть шлунок і кишка, яка відкривається анальним отвором в атріальну порожнину. У деяких видів сальп кишечник має блакитно-синє забарвлення.

Кровоносна система лакунарного типу, незамкнена. Нервова система має мозковий ганглії, від якого відходять нерви. Усі основні внутрішні органи розміщені в задній частині тіла. Розмноження сальп відбувається з чергуванням поколінь - безстатевого і статевого (метазенез). У безстатевої сальпи на задньому кінці тіла виростає стolon, від якого послідовно відпочковуються дочірні статеві особини, що утворюють колонію. За будовою тіла останні нагадують материнську особину, але вони менші за розмірами. Кожна з дочірньої особини має яєчник і сім'яник. Статеві продукти в різних особин визрівають у різні строки. Із заплідненого яйця розвивається молода безстатева особина, у якої утворюється стolon, і цей цикл розвитку повторюється.

*Клас Апендикулярії (Appendiculariae).* Цей клас включає приблизно 60 видів найбільш примітивних, поодиноких, вільноплаваючих, прозорих тварин. Існують морські та океанічні форми. Довжина тіла - 0,8-2,5 мм.



Тіло апендикулярії складається з тулуба і хвоста (рис.8). Характерною ознакою її будови є постійна кількість клітин. В апендикулярії хорда зберігається протягом усього життя, цим вона помітно відрізняється від інших покривників. Отже, регресивний метаморфоз їй не властивий. Навколозябрової атріальної порожнини тварина не має.

Доросла апендикулярія значною мірою нагадує личинок асцидій . Навколо її тіла, подібно до туніки асцидій, утворюється футляр (будиночок) - продукт шкіряного епітелію, у якому вільно рухається тварина. Регулярно, кілька разів на день, через спеціальний отвір вона залишає будиночок і утворює нову.

Внаслідок рухів хвоста вода затікає в передню частину будиночка і виходить через задній отвір, це обумовлює рух тварини.

Передня частина будиночка зтягнута тонкими нитками, які утворюють своєрідну систему фільтрів і сіток для відціджування так званого нанопланктону - мілкового планктону, який є кормом для апендикулярії.

У тілі назовні відкриваються ротовий отвір, зяброві отвори по одному з кожного боку тіла, анальний отвір, розміщений посередині тіла.

Травна система складається із рота, глотки, стравоходу, шлунку, кишки, яка закінчується на тілі анальним отвором.

Кровоносна система включає серце, розміщене з черевного боку. Кровообіг аналогічний кровообігу асцидій.

У передній частині тіла розташовані ганглії і спинний нерв, крім того, у хвості лежать нервові ганглії, які мають порожнину, і хорда (ознака хордових тварин).

З органів чуттів розвивається статоцист - орган рівноваги.

Апендикулярії - гермафродити. Статеві гонади (сім'яник і яєчник) розміщені в задньому відділі тіла. Яєчник непарний (один). При визріванні яйцеклітини виходять через розрив стінок тіла, апендикулярія гине. Сім'яники парні і мають отвір назовні. Через нього викидаються сперматозоїди, що досягли зрілості.

Апендикулярії характерна неотенія - розмноження на личинковій стадії.

## **ПІДТИП БЕЗЧЕРЕПНІ (ACRANIA)**

### *Загальна характеристика*

До безчерепних (Acrania) належить найрозвинутіша серед нижчих хордових група тварин, у яких найбільш яскраво виражені головні ознаки всього типу. Вони займають проміжне положення між нижчими хордовими і хребетними.

Найбільш характерними ознаками підтипу є:

- повна сегментація тіла, невідособлений головний відділ;
- продовження хорди у передньому відділі тулуба, за рахунок чого вона значно довша, ніж нервова трубка;
- відсутність черепної коробки в передній частині тіла;
- відсутність хребетного стовпа навкруги хорди;
- наявність атріальної порожнини;
- замкнена кровоносна система. Центральний орган кровообігу – серце - відсутній;

- відсутність парних кінцівок;
- двошаровий шкірний покрив: епідермальний і дермальний шари;
- нефридіальний тип виділення;
- поперечно смугаста мускулатура представлена міомерами.

### *Систематика підтипу*

Зараз відомо близько 30 видів цього підтипу, об'єднаних всього в один клас, який утворює один ряд і три родини.

Підтип БЕЗЧЕРЕПНІ - ACRANIA

Клас ГОЛОВОХОРДОВІ - CEPHALOCHORDATA

Ряд ЛАНЦЕТНИКОПОДІБНІ - AMPHIOXIFORMES

Родина БРАНХІОСТОМОВІ – BRANCHIOSTOMIDAE. Тварини мають симетричну будову тіла. Налічується близько 20 видів типових ланцетників, серед яких найголовнішими представниками є: звичайний, або європейський ланцетник і азіатський ланцетник.

Родина ЕПГОНІХТОВІ – EPIGONICHTIDAE. Включає 6 видів, головною рисою будови яких є асиметричність. Найголовніші представники: епігоніхт, асиметрон.

Родина АМФІОКСІДОВІ – AMPHIOXIDIDAE. Тварини характеризуються неотенічною формою, глибоководні, дуже дрібні (не більше 16 мм). Представник - амфіоксідес.

### *Біологічні відомості*

Безчерепні - морські організми, поширені в помірно теплих та тропічних морях Тихого, Атлантичного й Індійського океанів. Іноді утворюють значні скупчення. Це донні тварини (виключаючи пелагічних амфіоксидових), які часто зариваються в ґрунт. Тип живлення - пасивний.

### *Будова безчерепних на прикладі ланцетника*

Типовим представником безчерепних є звичайний європейський ланцетник (*Branchiostoma lanceolatum*), який відноситься до родини БРАНХІОСТОМОВИХ (BRANCHIOSTOMIDAE), ряду ЛАНЦЕТНИКОПОДІБНИХ (BRANCHIOSTOMIFORMES), класу ГОЛОВОХОРДОВИХ (CEPHALOCHORDATA), підтипу БЕЗЧЕРЕПНИХ (ACRANIA), ТИПУ ХОРДОВИХ (CHORDATA).

Ланцетник - це невелика, до 8 см завдовжки, напівпрозора, сплюснена з боків тварина, рибоподібної форми тіла. Задній кінець тіла більш загострений (рис.9,а).

Вздовж спини тягнеться невелика плавникова складка - спинний плавець, який переходить у хвостовий, і, продовжуючись з нижнього боку тіла, утворює анальний плавець.

По боках з нижньої частини тіла, за передротовим отвором, розміщуються дві метаплевральні складки. Вони з'єднуються між собою на черевному боці поблизу

отвору атріальної порожнини - атріопора. За атріопором, трохи ліворуч, розташований анальний отвір.

Голова в ланцетника не відокремлена. Хорда тягнеться через головний відділ. Вона довшя за нервову трубку. З нижнього боку голови розміщується передротова воронка, яка зовні оточена 10-20 парами щупалець. У ній знаходиться ротовий отвір, прикритий кільцевою перетинкою - парусом з щупальцями (рис. 9,б,в).

*Зовнішні покриви* ланцетника прозорі, непігментовані, колір тіла рожево-білуватий; шкіра гладенька, складається з епідермісу і власне шкіри - коріума. Епідерміс одношаровий, зверху вкритий кутикулою. Власне шкіра, або коріум, являє собою слабо розвинений шар драглистої сполучної тканини. Клітини шкіри мають залози, які виділяють слиз.

*Мускулатура* ланцетника - метамерна (ознака безхребетних)(рис.10), розділена на міомери, які відділяються один від одного сполучнотканинними шарами - міосептами. Міомери мають вигляд трикутників, верхівки яких напрямлені в бік переднього кінця тіла. Міомери лівого і правого боку розташовані асиметрично, так що напроти міомера лівого боку розміщені половини двох міомерів правого, і навпаки. Таке розташування полегшує згинання тіла в горизонтальній площині. Мускулатура диференційована слабо, вона забезпечує лише нескладні рухи тварини під час плавання та занурення в ґрунт. Скорочення мускулатури хвилеподібне.

*Скелет* представлений хордою (chorda dorsalis), яка тягнеться вздовж усього тіла, у тому числі через головний відділ. Звідси назва класу - Головохордові. Хорда складається з волокнистих дисків, відокремлених вакуолями. Диски утворюються залишками клітин, розміщеними вздовж спинного та черевного боків хорди. Зверху хорда вкрита еластичною оболонкою - безклітинною опорною тканиною, що є продуктом виділення її клітин. Нервову трубку огортає товстий сполучнотканинний шар (футляр).

Крім осьового скелета, тіло ланцетника має міцний перетинчастий сполучнотканинний каркас з опорних перетинок і драглистої безклітинної тканини. Ця тканина розташована під епідермісом, вона утворює міосепти, які оточують хорду і центральну нервову трубку, зв'язуючи їх між собою. Скелет плавців (плавцевих променів) та щупальців утворюється щільною сполучнотканинною тканиною.

Зябровий скелет має кутикулярне походження. Він є продуктом виділення епітеліальних клітин і являє собою волокнисту безклітинну речовину.

*Органи травлення і дихання.* Травна система ланцетника пов'язана з дихальною. Обидві вони починаються передротовим отвором, оточеним вінцем щупальців. На дні ротової лійки знаходиться отвір, оточений мускульною перетинкою - парусом (velum), який виконує роль сфінктера. На передній частині перетинки є віночок пальцеподібних щупалець, які утворюють війчастий орган. Позаду паруса також є щупальці - відщіджувальний апарат. Рот веде в об'ємну глотку, стінки якої пронизані великою кількістю (до 150 пар) косо розташованих зябрових щілин, що відкриваються в атріальну порожнину. Одна від одної щілини відділені вузькими зябровими перегородками, по яких проходять кровоносні

судини. Вода, яка надходить через рот у глотку, омиває зяброві перегородки. Кисень з неї потрапляє в кров, яка рухається по тонких судинах зябер. Потім вода з атріальної порожнини через атріопор виходить назовні. Така будова дихального апарату має пристосувальне значення, оскільки зяброві щілини захищені від забруднення частинками ґрунту, у який заривається ланцетник.

Крім дихання, глотка бере участь у живленні. У ній відбувається відціджування їжі від води. На черевному боці глотки розташована боріздка - ендостиль, на якій є війкові та слизові клітини. Харчові частинки осідають на вкритих слизом війчастих клітинах. У передній частині глотки ендостиль розгалужується на дві бокові навкологлоткові гілки, утворюючи навкологлоткове кільце, і переходить у надзяброву боріздку, яка прямує вздовж спинного боку глотки до кишки, де відбувається перетравлення їжі. Кишка недиференційована на відділи і закінчується анальним отвором. Її початкова частина виконує функцію шлунка. Від цієї частини кишкової трубки відходить сліпий виріст - печінковий, який виконує функцію печінки. Отже харчові частинки йдуть через рот у глотку, кишкову трубку, де перетравлюються, а рештки видаляються через анальний отвір назовні.

Живляться ланцетники безхребетними, детритом, інфузоріями, діатомовими водоростями та іншими дрібними живими й мертвими організмами. Великі частинки (більше 0,23 мм) відштовхуються ротовими вусиками і в глотку не потрапляють.

Процеси дихання та живлення в ланцетника відбуваються пасивно завдяки руху війчастого епітелію, що вкриває ротову воронку, зяброві щілини та весь кишковий канал.

*Кровоносна система* ланцетника замкнена (рис. 11). Вона має одне коло кровообігу, серце відсутнє, кров білого кольору через відсутність кров'яних тілець. Фізіологічно серце замінює пульсуюча судина, що містить венозну кров - черевна аорта (*aorta ventralis*), яка проходить під глоткою. Внаслідок її пульсації кров надходить у парні приносні зяброві артерії, які йдуть до зябрових перегородок. Від них відходять парні виносні артерії. Розширені основи зябрових судин – зяброві серця (*bulbulli*) теж пульсують і посилюють рух крові. Збагачена киснем з виносних артерій кров тече в парні надзяброві судини - корні аорти, від яких відходить пара коротких сонних артерій. За зябровим відділом тіла корні аорти утворюють в непарну спинну аорту. Від спинної аорти, що розташована під хордою і тягнеться до хвостового відділу, відгалужуються артерії. Венозна кров збирається в парні передні й задні кардинальні вени, що зливаються, утворюючи *кюв'єрові протоки*. Останні впадають у венозний синус. Крім того, венозна кров з хвостової частини тіла і внутрішніх органів збирається в підкишкову вену. Ця вена утворює в печінковому вирості систему капілярів - ворітну систему кровообігу печінки, від якої відходить печінкова вена. По ній кров надходить у венозний синус.

*Нервова система* розташована над хордою. Вона представлена нервовою трубкою, всередині якої є порожнина - невроцеле. Нервова трубка ланцетника не розділяється на головний та спинний мозок, а складається з центральної і периферійної. Передній кінець невроцеле утворює розширення, яке є гомологом

третього шлуночка головного мозку в хребетних. У личинок ланцетника це розширення нервоцеля відкривається назовні отвором - невропором. У дорослих форм на місці невропору знаходиться нюхова ямка (ямка Келікера), яка сприймає хімічні властивості води.

Від переднього кінця мозкової трубки відходять дві пари головних нервів, від інших її частин - ряд спинномозкових. Кожний мускульний сегмент має дві пари нервів - спинну і черевну; кожний спинний нерв - один корінець, який виконує функції руху і чуття. На кожному черевному нерві розташовано декілька лише рухових корінців. Правий і лівий спинномозкові нерви чергуються.

*Органи чуттів* у ланцетника розвинені слабо, що обумовлено малорухливим способом життя. На нервовій трубці (у вигляді пунктиру) по боках нервоцеля розташовані світлочутливі органи - очки Гессе. Кожне очко Гессе складається із світлочутливої та пігментної клітин. Органом дотику є щупальці й чутливі клітини, розміщені по всьому тілі в епідермісі. Органом рівноваги - пігментна пляма, розташована на передній стінці мозку. Органом смаку - миготлива ямка Гатчека на верхньому боці ротової лійки.

*Органи виділення* ланцетника представлені великою кількістю (близько 100 пар) нефридіїв, розташованих у зябровій порожнині над глоткою. За будовою нефридії ланцетника дуже схожі на метанефридії кільчастих черв'яків (ознака безхребетних). Кожний із нефридіїв являє собою коротку, зігнуту під прямим кутом трубку. Один кінець трубки відкривається в навколозяброву порожнину, другий, де розташований нефротом, - у порожнину тіла. Нефротомі вкриті довгими клітинами - соленоцитами. В середині соленоцита має канал з миготливим волоском. Коли нефротом закривається, фільтрація відбувається через соленоцит. Продукти обміну виводяться через атріопор.

*Розмноження і розвиток.* Ланцетники розмножуються статевим шляхом. Це роздільностатеві тварини, але статевий диморфізм у них відсутній. Органи розмноження представлені гонадами (статевими залозами), яких у ланцетника 25-26 пар. Розташовані вони метамерно по боках тіла. Гонади самців - це дрібнозернисті утворення, самок - великозернисті. Дозрілі сперматозоїди і яйцеклітини виходять із статевої залози через статеві трубки, які утворюються в період дозрівання, у навколозяброву порожнину, а звідти через атріопор назовні. Запліднення зовнішнє. Дрібне, бідне на жовток яйце зазнає повного і майже рівномірного дроблення, внаслідок чого виникає бластула. Потім клітини вегетативного полюса вигинаються всередину, утворюється гастрולה. Вона має два шари - ектодерму і ентодерму. Гастрולה витягується. Ектодерма на верхній частині починає заглиблюватися, утворюючи медулярну пластинку, а пізніше - нервову трубку. Одночасно відбувається диференціація ентодерми, яка зі спинного боку потовщується, згортається і відділяється від кишки, перетворюючись на хорду. Вздовж первинної кишки по боках виникають складки, які, відділяючись від неї, утворюють ряд целомічних мішків. Стінки їх утворюють мезодерму, а порожнини - вторинну порожнину тіла, або целом. Целомічні мішки, розростаючись, розділяються на спинну частину - соміт, розміщену з боку хорди і нервової трубки і на черевну бокову пластинку, розташовану з боку кишки. Нижня частина соміту (склеротом) дає початок клітинам, які формують футляр

хорди і нервової трубки, опорні промені в плавцях і міосепти. З частини соміту, що примикає до хорди (міотом), розвивається тулубова мускулатура. Із зовнішньої його частини (шкіряного листка) утворюється сполучнотканинна частина шкіри - кутис. З бокових пластинок формується мускулатура кишечника, поперечні м'язи і брижі. В останній у вигляді видовжених каналців розвиваються основні кровоносні судини. Із стінок вторинної порожнини тіла утворюються нефридіальні каналці і статеві залози. На кінці тіла, протилежному гастропору, вигинанням ектодерми утворюється рот, а на місці гастропора формується анальний отвір. Виникають зяброві щілини.

Ембріональний розвиток ланцетника являє собою спрощену схему розвитку хребетних, проходить він дуже швидко. Якщо запліднення відбулось увечері, то зародок вилупляється вранці. Личинкова стадія триває близько трьох місяців. У перший період життя тіло личинки вкрите війками, живе вона у верхніх шарах води. Пізніше війчастий епітелій зникає і личинка опускається на дно. Від дорослої форми личинка відрізняється відсутністю передротової лійки, атріальної порожнини, меншою кількістю зябрових щілин, які у неї, на відміну від дорослих тварин, відкриваються назовні.

Розмножуються ланцетники навесні, влітку і восени. У Чорному морі розмноження починається в кінці травня і триває до серпня. Статевої зрілості тварина досягає на другому, рідше на третьому, році життя.

## **ПІДТИП ХРЕБЕТНІ - VERTEBRATA, або ЧЕРЕПНІ – CRANIOTA**

### *Загальна характеристика*

Найбільш розвинені хордові тварини. Відрізняються активністю живлення, що супроводжується посиленням рухливості й перебудовою всіх органів руху. Хорда поступово заміщується хребтом, розвивається череп, де згодом виникають щелепи. У деяких надкласів з'являються парні кінцівки. Рівень метаболізму значно підвищується за рахунок інтенсифікації процесів живлення, травлення, дихання, кровообігу та виділення. Значно ускладнюються будова та функціонування центральної нервової системи, органи чуття та гормональна регуляція. Завдяки цьому удосконалюється поведінка тварин та популяційна структура. Зростає рівень життєдіяльності, ускладнюється апарат розмноження та посилюється турбота про потомство. Все це обумовило поширення хребетних по всій земній кулі, у всіх екосистемах. Хребетні налічують близько 42 тис. видів тварин.

Загальними ознаками хребетних є:

- центральна нервова система в головному відділі виступає значно вперед порівняно з хордою;
- сформований навкруг хорди хрящовий або кістковий скелет, представлений хребтовим стовпом. Хребет має мезодермальне походження;
- диференційована на головний та спинний мозок центральна нервова система;

- утворена навкруги головного мозку захисна коробка - череп;
- замкнена кровоносна система. Завжди є центральний орган кровообігу - серце;
- органи дихання, представлені диференційованими утворами - зябрами, або легеньми;
- диференційні органи виділення - нирки;
- самостійні диференційовані органи чуття.

### *Систематика підтипу*

Хребетні є найбільш різноманітною групою вищих тварин з різним рівнем організації. Підтип включає 2 розділи, 4 надкласи, 11 класів.

Підтип ХРЕБЕТНІ - VERTEBRATA, або ЧЕРЕПНІ - CRANIOTA

I. Розділ БЕЗЩЕЛЕПНІ - AGNATHA, або ЕНТОБРАНХІАТИ  
ЕНТОBRANCHIATA

1.+Надклас ЩИТКОВІ - OSTRACODERMES

+Клас ПТЕРАСПІДОМОРФИ - PTERASPIDOMORPHI

+Клас ЦЕФАЛОСПІДОМОРФИ - CEPHALOSPIDOMORPHI

2. Надклас КРУГЛОРОТІ - CYCLOSTOMES

Клас КРУГЛОРОТІ - CYCLOSTOMATA

II. Розділ ЩЕЛЕПНОРОТІ (GNATHOSTOMATA), або ЕКТОБРАНХІАТИ  
(ECTOBRANCHIATA)

3. Надклас РИБИ - PISCES

+Клас ПАНЦИРНІ - PLACODERMI

+Клас АКАНТОДИ, або ЩЕЛЕПОЗЯБРОВІ - ACANTHODII seu  
ARHETONYOIDI

Клас ХРЯЦОВІ РИБИ - CHONDRICHTHYES

Клас КІСТКОВІ РИБИ - OSTEICHTHYES

4. Надклас ЧЕТВЕРОНОГІ - TETRAPODA, QUADRUPEDA

Клас ЗЕМНОВОДНІ - AMPHIBIA

Клас ПЛАЗУНИ - REPTILIA

Клас ПТАХИ - AVES

Клас ССАВЦІ – MAMMALIA

За екологічними ознаками та типом розвитку підтип також поділяється на дві екологічні групи - АНАМНІЇ (ANAMNIA) - Первинноводні або тварини без зародкового сечового міхура та АМНІОТИ (AMNIOTA) - Первинноназемні або тварини з зародковим сечовим міхуром.

## **Група АНАМНІЇ – ANAMNIA**

Анамнії - це первинноводні хребетні тварини, у яких відсутні зародкові оболонки і зародковий сечовий міхур. Яйце розвивається у воді. Воно вкрите драглистою оболонкою, яка забезпечує існування і збереження форми яйця у воді. Зовнішня шкаралупчаста оболонка відсутня, жовток невеликий, необхідна для зародка вода поступає ззовні через проникні яйцеві оболонки. Цим же шляхом виводяться продукти обміну. Личинка, що вилупляється, живе у воді, і тільки після метаморфозу, коли цього потребує екологія виду, може перейти в наземне середовище (у земноводних). Шкіра дорослих анамній здатна пропускати воду і газу. Вкрита слизом, вона має велику кількість шкірних залоз. Шкіра бере участь у газовому і водному обміні та видільному процесі. Для анамній характерні протонефричні й мезонефричні видільні системи. У них відсутня кора головного мозку. Дихають все життя або тимчасово зябрами. Тіло складається з голови, тулуба і хвоста.

## **Група АМНІОТА - АМНІОТА**

Амніоти - первинноназемні хребетні тварини. Наявність водних плазунів і водних ссавців має вторинний характер. Усі амніоти характеризуються такими ознаками:

- відсутність зябер;
- легеневе дихання;
- внутрішнє запліднення.

За способом розмноження амніоти діляться на яйцекладні, яйцеживородні та живородні. Яйця завжди мають тверду зовнішню шкаралупову оболонку і ембріональні зародкові оболонки - серозу, амніон, алантоїс. Шкаралупова оболонка має тонкі каналці, які забезпечують проходження кисню. Ці пори виконують роль фільтра, захищаючи зародок від ураження мікроорганізмами та спорами грибів. В ембріогенезі частина солей шкаралупи розчиняється, потрапляє в зародок і використовується при формуванні скелета. Зародок може розвиватися в яйці тільки на суші або в материнському організмі. Личинкова стадія відсутня. Розвиток тіла не супроводжується метаморфозом.

В амніот яйцеклітина перенасичена жовтком - енергетичним ресурсом зародка. Тому дроблення зародка відбувається тільки на анімальному полюсі, де утворюється плаваючий на жовтку одношаровий зародковий диск. Під час розвитку зародок оточується амніотичною рідиною, яка виділяється клітинами амніона. Ця рідина запобігає висиханню та механічним пошкодженням зародка. В амніоні утворюється спеціальний зародковий сечовий міхур - алантоїс. Через нього видаляються продукти обміну речовин у незародкову порожнину і здійснюється газообмін між амніоном і серозною оболонкою. У вищих ссавців алантоїс бере участь в утворенні плаценти. Ці особливості будови яйця і ембріонального розвитку дозволяють живим тваринам звільнитися від водної залежності і заселити всі ділянки суші.



У дорослих амніот різко скоротилася кількість шкіряних залоз (або зникли повністю), поверхневі шари епідермісу роговіють. Шкіра майже не бере участі в диханні й виділенні, але разом з тим надійно захищає організм від пересихання, перегріву та механічних пошкоджень. Утвори шкіри (пір'я, волосся) забезпечують теплокровність тварин. Починається розподіл системи кровообігу на два кола. Утворюється грудна клітка, збільшується об'єм кісткового мозку, кількість гемоглобіну і вага головного мозку. Мезонефричні ембріональні нирки в дорослих тварин змінюються на метанефричні. Утворюється кора головного мозку - неопаліум. Органи бічної лінії редукуються. Тіло чітко диференціюється на голову, шию, таз і хвіст.

Пристаєнні особливості амніот до життя на суші проявляються в зовнішній і внутрішній будові та в особливостях ембріонального розвитку. Докорінних змін зазнала, зокрема, будова яєць, у яких з'явилися яйцева і зародкові оболонки.

Ікра риб і земноводних має м'яку драглисту оболонку, а в плазунів та птахів яйця вкриті щільною шкаралупою, яка захищає їх від шкідливого впливу атмосфери. За своїми фізичними властивостями шкаралупова оболонка може бути пергаментоподібною або дуже твердою. Але вона завжди достатньо щільна, щоб утримувати рідину.

Різниця в організації анамній і амніот простежується ще в зародковому розвитку. Спочатку зародок обох груп розвивається вільно лежачи на яйці і вкритий тільки яйцевими оболонками. На певній стадії розвитку зародок анамній прориває яйцеві оболонки і продовжує розвиватися у воді. У цей період він живиться жовтком і дихає за допомогою зябер. В амніот на ранній стадії розвитку навкруги зародка починає утворюватися кільцева складка. Збільшуючись, вона огортає зародок. Її краї зростаються так, що внутрішній і зовнішній листки стають безперервними. Зовнішній листок оболонки називається *серозою*, внутрішній - *амніоном*. Тепер зародок опиняється замкненим в амніотичній порожнині, у якій накопичується особлива амніотична рідина, і зародок плаває в ній подібно тому, як зародок анамній плаває у воді. Таким чином, амніотична рідина в одному випадку і вода в іншому захищають зародки від пересихання і різного роду механічних пошкоджень. Але зародок амніот, який знаходиться в невеликій порожнині, не може дихати як зародок анамній, і не може, як він, виділяти продукти розпаду в зовнішнє середовище. У зв'язку з цим у зародка амніот одночасно з утворенням амніона відбувається утворення особливого зародкового органу - алантоїсу, або зародкового сечового міхура. Останній виникає внаслідок випинання між амніоном і серозою задньої частини кишки зародка, яка перетворюється на великий міхур. У нього зародок видаляє продукти розпаду.

На відміну від яєць анамній, де основним джерелом енергії є білки, у яйцях амніот цю функцію виконують жири, які, розпадаючись, утворюють вуглекислий газ і воду. Кінцевий продукт розпаду білків - сечова кислота. Вона характеризується слабкою властивістю до дифузії і, таким чином, не завдає шкоди зародку. Крім того, алантоїс служить органом дихання зародка, оскільки його зовнішня стінка, багата на кровоносні судини, зростається з серозою і через пористу шкаралупу яйця між кров'ю, яка міститься в капілярах алантоїса, і зовнішнім середовищем відбувається газообмін. Такий процес характерний для

нижчих амніот (плазуни і птахи). У вищих (ссавці) алантоїс зазнає подальших змін і бере участь в утворенні *плаценти*, або *дитячого місця*. Плацента - це особливий орган, за допомогою якого здійснюється зв'язок між зародком і тілом матері. В амніот залишається тільки передня пара зябрових щілин (у вигляді середнього вуха), всі інші зникають на ранніх стадіях розвитку зародка. Завдяки цим ембріональним пристосуванням амніоти змогли на противагу напівводним організмам остаточно розірвати зв'язок із водним середовищем і розселитися по всій суші.

## **Розділ БЕЗЩЕЛЕПНІ – AGNATHA**

Розділ Безщелепні включає два вимерлі класи - Птераспідоморфи і Цефалоспідоморфи - і один сучасний клас - Круглороті. Представники мають хорду, яка на протязі всього життя виконує роль основного опорного стрижня. Є (але не у всіх) зачатки хребців. Мозок знизу і з боків покриває мозковий череп. Внутрішній, вісцеральний апарат дихання складається із зябрових дуг, які утворили навколозяброві ажурні ґрати. Щелепи відсутні; рот круглий або трикутний, сисний, розташований на дні передротової лійки. Непарний нюховий орган відкривається назовні ніздрью. У капсулі внутрішнього вуха є один або два півколових канали. Парні кінцівки відсутні.

### **Клас КРУГЛОРОТІ - CYCLOSTOMATA**

#### *Загальна характеристика*

Круглороті - це найстародавніші й найпримітивніші тварини з хребетних. Для них характерні такі ознаки організації:

- шкіра не має зовнішнього скелета, у ній є багато одноклітинних залоз, які виділяють слиз;
- тіло подовжене, змієподібної форми;
- ротовий отвір округлий;
- скелет хрящовий, хорда наявна як у личинок, так і у дорослих тварин;
- зуби розташовані на передротовій лійці, хрящових пластинках і на язиці;
- органи дихання - 5-16 зябрових мішків.

#### *Систематика класу*

Клас Круглоротих включає 2 підкласи, 2 ряди і 6 родин. Відомо понад 50 видів цих тварин.

#### **Клас КРУГЛОРОТІ - CYCLOSTOMATA**

##### **Підклас МІНОГИ – PETROMYZONES**

##### **Ряд МІНОГОПОДІБНІ – PETROMYZONIFORMES**

##### **Родина МІНОГОВІ – PETROMYZONIDAE**

##### **Родина ГЕОТРОВІ – GEOTRIIDAE**

##### **Родина МОРДАЦІЄВИ - MORDACIIDAE**

##### **Підклас МІКСІНИ – MIXINI**

##### **Ряд МІКСІНОПОДІБНІ - MIXINIFORMES**

Родина МІКСІНОВІ - MIXINIDAE  
Родина БДЕЛОСТОМОВІ - BDELLOSTOMIDAE  
Родина ПАРАМІКСІНОВІ – PARAMIXINIDAE

### *Біологічні відомості*

Є морські (прохідні, напівпрохідні) та прісноводні форми цих тварин. Прохідні й напівпрохідні нагулюються в морі, де ведуть напівпаразитичний спосіб життя - живляться кров'ю та м'язами риб. Для розмноження піднімаються в річки. В період міграції не живляться. Наприкінці весни і на початку літа відкладають ікру. Після розмноження дорослі гинуть. З ікри виходить личинка - піскорийка, життя якої триває 3-5 років. У цей час вона є звичайним бентофагом. Має велике промислове значення. Дорослі тварини досягають розмірів 35-50 см.

До абсолютно морських форм належать міксіни, життєвий цикл яких проходить у морі при великій солоності води.

### *Будова круглоротих на прикладі міноги річкової*

Найбільш типовим представником круглоротих є річкова мінога (*Lampetra fluviatilis*), яка належить до родини МІНОГОВИХ (PETROMYZONIDAE), ряду МІНОГОПОДІБНИХ (PETROMYZONIFORMES), підкласу МІНОГ (PETROMYZONES), класу КРУГЛОРОТИХ (CYCLOSTOMATA), надкласу КРУГЛОРОТІ (CYCLOSTOMES), розділу БЕЗЦЕЛЕПНИХ (AGNATHA), підтипу ХРЕБЕТНИХ (VERTEBRATA), типу ХОРДОВИХ (CHORDATA).

Мінога річкова має змієподібне тіло, яке поділяється на голову, тулуб і хвіст (рис.12,*a*). По боках голови розташовані очі, прикриті напівпрозорою шкірою. Між очима знаходиться непарний носовий отвір, далі від нього - паріетальний, або тім'яний, орган у вигляді світлої плями. По боках голови відкривається по 7 пар круглих зябрових отворів (рис.12,*в*). Приблизно посередині спинної частини тіла розташований передній спинний плавець, за ним - задній, з'єднаний з невеликим хвостовим. Хвостовий плавець протоцеркальний (симетричний за зовнішнім виглядом та внутрішньою будовою). Спинні та хвостові плавці функціонують за допомогою системи довгих тонких хрящових променів - птеригіофорів. Знизу, на межі між тулубом і хвостом, знаходиться анальний отвір, а за ним на сосочку - сечостатевої (рис.13).

Шкірні покриви не мають зовнішнього скелета, сама шкіра містить багато одноклітинних залоз, які виділяють слиз. На голові і тулубі є маленькі отвори органів бічної лінії.

Внутрішня будова міноги річкової досить складна (рис.12,*б*).

*Соматична мускулатура* тулуба і хвоста, як і у ланцетника, поділена міосептами на правильні сегменти - міомери. Вісцеральна мускулатура представлена складною системою м'язів, до яких належать кільцеві м'язи ротової лійки і язика.

*Травна система* починається широкою передротовою лійкою, оточеною роговими зубами. Усередині знаходиться язик, також усіяний роговими зубами. Він виконує функцію поршня при присмоктуванні тварини до жертви. На відміну від інших хребетних, у міноги від заднього кінця тіла до переднього тягнеться вузька трубка - стравохід. Вона огинає серце і переходить у кишку, відділену від стравоходу клапаном. Передня, трохи розширена, частина кишки виконує функцію шлунка, задня - прямої кишки. Вздовж всієї кишки тягнеться висока складка слизової оболонки, яка описує спіраль. Це - спіральний клапан, за допомогою якого збільшується всмоктувальна поверхня кишечника і уповільнюється проходження по ньому їжі. У результаті цього відбувається повне перетравлення їжі. Кишечник міноги у зв'язку з напівпаразитичним способом життя не диференційований на відділи. Він представлений прямою трубкою. Під шлунком розташована велика печінка. Підшлункова залоза відсутня.

*Органи дихання* міноги представлені сімома парами зябрових міхурів ентодермального походження, які відкриваються назовні. Широка порожнина зябрового міхура має складки, внутрішня поверхня яких пронизана тонкими капілярами. Тут відбувається газообмін: кисень з води надходить у кров, а вуглекислий газ з крові - у воду, яка виводиться назовні через зяброві отвори. У плаваючої міноги вода поступає в ротову порожнину, а звідти - в дихальну трубку (відігнутий парус закриває стравохід) і, проходячи через зяброві мішки, виходить назовні. Дихання відбувається завдяки стисканню і розслабленню зябрового апарату. Окислюється кров у зябрових пелюстках. Струм води при такому диханні йде через зовнішні зяброві отвори в зяброві міхури і одразу виходить.

*Нервова система* чітко диференційована на головний мозок і спинний. Будова головного мозку примітивна (рис.14). Він має п'ять відділів: передній, проміжний, середній довгастий і зачатковий мозочок. Вони порівняно малі, зокрема передній мозок і мозочок. Усі відділи мозку розташовані в одній площині. Покрив мозку складається з епітелію, у якому немає нервової речовини. З покривом проміжного мозку зв'язане тім'яне око та епіфіз, з дном цього відділу - лійка, до якої прикріплюється слабо виявлений гіпофіз. Від головного мозку відходять 10 пар головних нервів.

Спинний мозок має вигляд сплющеного тіла, від якого відходять спинномозкові нерви.

*Органи чуттів* мають просту будову. Орган нюху непарний, хоч нюхові нерви парні. Орган слуху складається з внутрішнього вуха, яке має два напівколових канали. Найпростішими зоровими рецепторами міноги є світлочутливі клітини шкіри, за допомогою яких тварина розрізняє світло і темряву. Більш досконалим органом зору міноги є тім'яне око. Це - міхуроподібний утвір невеликого розміру, розміщений над мозком під прозорими покривами голови. Він визначає напрямок падаючих променів. Роговиця і склера відсутні. Сенсорну функцію виконує бічна лінія, яка має вигляд неглибоких ямок, вистелених чутливими нервами.

*Кровоносна система* міноги замкнена (рис.15). Існує одне коло кровообігу. Через серце проходить тільки венозна кров. Серце двокамерне, воно складається з передсердя і шлуночка. Від шлуночка відходить черевна аорта. Потовщуючись

біля основи, вона утворює луковицю аорти. Від черевної аорти відходить по 8 приносних зябрових артерій, які несуть кров до напівзябер. Оксидована кров із зябрових капілярів збирається у 8 виносних зябрових артеріях. Далі вона впадає у непарну надзяброву судину - корінь спинної аорти. Остання розділяється на дві сонні артерії, які несуть кров до голови. До основних внутрішніх органів - кишечника, печінки, статевих органів, нирок тощо кров - тече по великих судинах, які відгалужуються від спинної аорти. У хвостовій частині спинна аорта утворює хвостову артерію.

Венозна кров із задньої частини тіла збирається у хвостовій вені, поділеній на парні задні кардинальні судини, які несуть кров у верхню частину венозної пазухи. Сюди ж несуть кров з передньої частини тіла парні кардинальні, або верхні яремні, вени. У нижню частину венозної пазухи надходить кров з непарної нижньої яремної вени, яка починається в нижній частині голови, кров, з кишечника, яка тече по кишковій вені та ворітній вені печінки, кров з печінки, що йде по печінковій вені. Кардинальні вени міноги на відміну від ланцентника і риб не утворюють кюв'єрові протоки.

*Органи виділення* представлені парними мезонефричними нирками, які прикріплюються до спинної стінки порожнини тіла. З черевного боку проходять сечоводи - *вольфові канали*, які ведуть у сечостатевий синус, що відкривається назовні сечостатевим отвором, розташованим на сечостатевому сосочку.

*Статева система і розвиток.* Органом розмноження є велика непарна статева залоза, розташована в порожнині тіла. Дозрілі яйцеклітини і сперматозоїди крізь прориви у стінках статевої залози виводяться в порожнину тіла, звідки через своєрідні парні отвори потрапляють у сечостатевий синус, а потім через статевий отвір у воду, де і відбувається запліднення. Після нересту самці і самки гинуть, тобто міноги дають потомство раз у житті. Розвиток зародка відбувається з перетвореннями. Яйцеклітина міноги, яка містить мало жовтка, досягає 1 мм в діаметрі. Дроблення її повне і нерівномірне. Бластула багат шарова. Внаслідок інвагінації утворюється гастрולה.

Довжина личинки - піскорийки, що вилупилася, досягає 10 мм. Вона відрізняється від дорослої тварини відсутністю дихальної трубки, присмоктувальної лійки і зубів, наявністю відносно великого мозку, зачаткових очей, схованих під шкірою, зачаткового черепа і зябрового апарату, чотирикутного рота з верхньою губою, суцільною плавцевою складкою, яка в дорослих особин поділяється на плавці. Інший, ніж у дорослої особини, і спосіб життя личинки. Багато часу личинка проводить у ґрунті. Період метаморфозу завершується на 4-5-му році життя. Паразитизм у міноги виявлений порівняно слабо, ознак вузької спеціалізації небагато. Личинка живиться бентосними організмами.

*Скелет* міноги складається в основному з хорди, яку оточує оболонка із сполучної тканини. У сполучнотканинній оболонці розташований парний ряд дрібних хрящиків - верхні дуги. Вони кріпляться до хорди і є зачатками хребців. Між ними знаходиться спинний мозок. Отже, осьовий скелет недорозвинений, справжнього хребетного стовпа немає. Череп примітивний, він складається з двох основних відділів: осьового, або мозкового черепа /neurocranium/ і вісцерального

/splanchnocranium/(рис.16). Мозковий череп покриває головний мозок знизу, по боках і частково зверху. На передньому краї черепної коробки розміщена непарна, двороздільна нюхова капсула. По боках задньої частини черепної коробки - парні слухові капсули. Бічні стінки мозкового черепа утворюють заглибини - очні западини, які знизу відокремлені підочноямковою дугою.

Вісцеральний череп складається зі скелета передротової лійки і скелета зябрового апарату. Крім того, у міноги до складу вісцерального черепа входять хрящі, які підтримують передротову лійку (кільцевий, передній, верхній, бокові хрящі та під'язиковий).

Скелет зябрового апарату представлений хрящовою сіткою, утвореною дев'ятьма розташованими впоперек тонкими, зігнутими зябровими дугами, чотирма парними поздовжніми хрящовими смужками, що з'єднують ці дуги, та навколосерцевим хрящем, який оточує серце з боків і ззаду. Зябровий апарат у зв'язку з ентодермальним походженням зябер міститься під шкірою.

Отже, основними ознаками черепа і вісцерального скелета міноги є: відсутність щелеп, наявність недорозвиненої черепної коробки, нерозчленованих зябрових дуг і складної системи хрящів ротової лійки.

Представники підкласу Міксін є єдиними справжніми, хоча і тимчасовими, ектопаразитами серед хребетних. У зв'язку з паразитичним способом життя міксіни зазнали регресивних змін. Вони здебільшого нагадують личинок міног, тому деякі вчені вважають їх за неотенічні форми невідомих міног, які втратили можливість метаморфозувати. Очі, спинний плавець і скелет зябрового апарату в них атрофувалися. У внутрішньому вусі зберігся лише один півколовий канал. Зяброві міхури сполучаються безпосередньо з глоткою, а дихальна трубка не розвивається.

З іншого боку, міксіни набули ряд пристосувань до паразитизму. Мають розвинуті щупальці, досить міцний і великий язик. Зяброві отвори під шкірою з'єднуються в загальний канал. Носова порожнина і гіпофізарний відросток сполучаються з глоткою.

## **Розділ ЩЕЛЕПНОРОТІ - GNATHOSTOMATA**

Щелепнороті - найбільш різноманітні та багаті на види хребетні тварини. Характерні ознаки щелепноротих:

- щелепний апарат, який відіграв велику роль в еволюції тварин;
- парні кінцівки, різні за будовою;
- мозковий череп, який повністю захищає мозок;
- членовані зяброві дуги.

Ротовий отвір у вигляді щілини відкривається назовні. Нюхові міхури парні, кожен з них відкривається самостійним носовим отвором. У капсулі внутрішнього вуха завжди три півколові канали. Водні щелепнороті крім парних плавців мають непарні, а також не більше п'яти зябрових щілин. Утворюються ектодермальні зябра. У більшості щелепноротих хорда виконує роль основного опорного скелета лише на личинковій і зародковій стадіях розвитку.

## НАДКЛАС РИБИ - PISCES

Риби - найдревніші первинноводні щелепнороті тварини, пристосовані до життя тільки у воді. Рух забезпечується в основному хвильоподібним вигином тіла, особливо хвостового стебла. Парні кінцівки представлені різними типами плавців, які виконують функцію стабілізаторів, руля, а рідше - органів руху. Непарні плавці забезпечують стійкість тіла. Хвостовий плавець виконує роль двигуна, руля і стабілізатора. Залежно від способу життя риб, їх місцеперебування і поведінки плавці бувають: гомоцеркальні, дифіцеркальні, гетероцеркальні /епі- і гіпобатичні/. У шкірі риби є багато залоз, які покривають тіло слизом. Тіло має зовнішній скелет, утворений лускою - плакоїдною, космоїдною, ганоїдною, кістковою /циклоїдною і ктеноїдною/. Стародавні риби мали кістковий панцир. Відсутність лускового покриву в риб є вторинною ознакою. Череп нерухомо з'єднаний з хребтом. Зябри ектодермального походження. Дихання відбувається завдяки активному руху зябрових дужок. Кровоносна система має один круг кровообігу. Серце двокамерне, з додатковими утворами - венозною пазухою і артеріальним конусом, або луковицею аорти. Система травлення диференційована. У більшості видів відособлений шлунок, кишечник поділяється на тонкий і товстий відділи. У багатьох є плавальний міхур, який виконує роль статистичного, слухового, звукостворюючого і дихального органу. Видільна система у личинок представлена пронефросом, в імаго - мезонефросом. Риби - пойкилотермні тварини. У них добре розвинені органи чуттів /нюх, зір/ і статоакустики. Спеціальним шкірним органом чуттів є бічна лінія. Орган слуху представлений внутрішнім вухом. Риби мають 10 - 11 пар головних нервів.

### Клас ХРЯЦОВІ РИБИ - CHONDRICHTHYES

#### *Загальна характеристика*

Риби крім ознак, притаманних нижчим тваринам, мають ознаки, що характеризують їх як вищих тварин: високоорганізовану нервову систему, органи чуттів і вдосконалену біологію розмноження. Скелет у них, як правило, тільки хрящовий, часто просякнутий вапном. Хрящовий покрив черепа не повністю закриває головний мозок зверху. У його передній частині знаходиться великий отвір - передня фонтанель. Тіло покрите плакоїдними лусочками (у пластинозябрових) або голе (у суцільноголових). Мають 5 - 6 зябрових щілин, не прикритих зябровими кришками. Лише у плацноносних акул і хімер є вирости шкіри, які прикривають зяброві щілини. Хвіст гетероцеркальний (акула) або дифіцеркальний (хімера). Череп гіостилічний (акула і скат) і аутостилічний (хімера). Хребці амфіцельні (акула і скат) або ацельні (хімера).

Пластинчатозяброві мають клоаку. Зуби плакоїдні. У травному каналі є спіральний клапан кишечника. До шлуночка серця примикає артеріальний конус. Плавальний міхур відсутній. Парні плавці унісеріального типу, відносно тіла займають горизонтальне положення. До їх складу входить повний набір базальних і радіальних елементів. Ні у кого з представників немає легень. Головний мозок розвинений, особливо - передній мозок. Є 11 пар головних нервів (10 пар + 12-та

пара). Черевні плавці у самців перетворюються в копулятивні органи. Запліднення внутрішнє. Відкладають запліднені яйця або родять живих малят. Мешкають у морях і океанах. Розміри риб варіюють від 7 см до 22 м.

Клас поділяється на 2 підкласи, які об'єднують понад 600 видів.

### *Систематика класу*

Клас ХРЯЦОВІ РИБИ - CHONDRICHTHYES

Підклас ПЛАСТИНОЗЯБРОВІ - ELASMOBRANCHII

Надряд АКУЛИ - SELACNOMORPHA

Ряд БАГАТОЗЯБРОВОПОДІБНІ - HEXANCHIFORMES

Ряд РІЗНОЗУБОПОДІБНІ - HETERODONTIFORMES

Ряд ВОБЕГОНГОПОДІБНІ - ORECTOLOBIFORMES

Ряд ЛАМНОПОДІБНІ - LAMNIFORMES

Ряд ПИЛОЗУБІ АКУЛИ - CARCHARINIFORMES

Ряд КАТРАНОПОДІБНІ - SQUALIFORMES

Ряд ПИЛОНОСОПОДІБНІ - PRISTIOPHORIFORMES

Ряд СКВАТИНОПОДІБНІ - SQUATINIFORMES

Надряд СКАТИ - BATOMORPHA

Ряд ПИЛКОРИЛОПОДІБНІ - PRISTIOFORMES

Ряд РОХЛЕПОДІБНІ - RHINOVATIFORMES

Ряд РОМБОПОДІБНІ - RAJIFORMES

Ряд ХВОСТОКОЛОПОДІБНІ - DASYATIFORMES

Ряд ГНЮСОПОДІБНІ - TORPEDINIFORMES

Підклас СУЦІЛЬНОГОЛОВІ - HOLOSERNALI

Ряд ХІМЕРОПОДІБНІ – CHIMAERIFORMES

### *Будова хрящових риб на прикладі катрана*

Катран (*Squalus acanthias*) є найбільш поширеним представником роду КОЛЮЧИХ АКУЛ (*SQUALUS*), родини КАТРАНОВИХ (*SQUALIDAE*), ряду КАТРАНОПОДІБНИХ (*SQUALIFORMES*), надряду АКУЛ (*SELACNOMORPHA*), підкласу ПЛАСТИНОЗЯБРОВИХ (*ELASMOBRANCHII*), класу ХРЯЦОВИХ РИБ (*CHONDRICHTHYES*), надкласу РИБ (*PISCES*), розділу ЩЕЛЕПНОРОТИХ (*GNATHOSTOMATA*), підтипу ХРЕБЕТНИХ (*VERTEBRATA*), типу ХОРДОВИХ (*CHORDATA*).

Акула має добре розвинені щелепи, тому належить до щелепноротих. Прогресивними рисами щелепноротих порівняно з круглоротими є наявність у перших парних кінцівок, розвиненого головного мозку, трьох півколових каналів, парних ніздрів, зовнішнього скелета. Подовжене тіло веретеноподібної форми з загостреним рилом свідчить про здатність швидко пересуватися (рис.17). Головним органом руху є хвіст і хвостовий плавець гетероцеркального типу (верхня лопать більша за нижню). Є непарні плавці - спинні та анальні. Парні грудні і черевні плавці розміщені в горизонтальній площині. Шкіра вкрита плакоїдною лускою зі спрямованим назад зубцем, вкритим емаллю, яка в ротовій



порожнині утворює справжні зуби. На нижній частині голови розміщений рот, який має вигляд поперечної щілини. Трохи попереду - парні ніздрі. З боків голови розміщені очі, за ними знаходяться отвори (*бризкальця*), які ведуть у глотку. Це - залишки зябрових щілин. За бризкальцями розміщені 5 зябрових щілин. По бокам тіла тягнеться бічна лінія.

*Система травлення* складається з ротової порожнини, глотки, яка переходить у стравохід, шлунка та кишкового відділу. Між шлунком і тонкою кишкою знаходиться підшлункова залоза. Жовч у тонку кишку надходить із жовчного міхура через протоки дволопатевої печінки. Тонкий кишечник короткий. Він переходить у товстий, який має спіральний клапан (7 - 12 витків) (рис.18). Далі товстий кишечник переходить у пряму кишку.

*Система дихання* акул на відміну від міног не відокремлена від травної. Ротова порожнина переходить у глотку, куди відкриваються зяброві щілини і бризкальця. З обох боків міжзяброва перегородка вкрита зябровими пелюстками ектодермального походження. Кожен ряд зябрових пелюстків утворює напівзябру, а кожна міжзяброва перегородка з розміщеними на ній напівзябрами - цілу зябру.

*Кровоносна система.* Серце акули двокамерне. Воно складається з передсердя і шлуночка. Від першого відходить венозний синус, від другого - артеріальний конус, який фактично є його продовженням. Через серце рухається тільки венозна кров, яка надходить із венозної пазухи в передсердя і далі в шлуночок (рис.19). Через артеріальний конус кров потрапляє в черевну аорту, яка розгалужується на 5 пар приносних зябрових артерій. У зябрах збагачена киснем кров по виносних артеріях тече в корні аорти. Від передніх частин коренів аорти відходять сонні артерії. Спинна аорта тягнеться вздовж усього тіла, відгалужуючись в усі органи тіла, закінчується вона хвостовою артерією. Венозна кров з хвостової частини збирається у хвостовій вені, яка в зоні нирок розпадається на праву і ліву ворітні вени нирок, утворюючи ворітну систему нирок. З нирок кров надходить у задні кардинальні вени, які на рівні стравоходу впадають в кюв'єрові протоки, утворені злиттям задніх та передніх кардинальних вен. Кюв'єрові протоки впадають у венозний синус. Від парних плавців венозна кров тече по бічних венах до венозного синуса, а з внутрішніх органів венозна кров збирається в підкишкову вену, яка утворює ворітну систему печінки, і по печінковій вені теж надходить у венозний синус.

*Нервова система.* Головний мозок розвинений значно краще, ніж у круглоротих. Він характеризується більшою диференціацією відділів (рис.20). На відміну від мозку міноги, де всі відділи послідовно розміщені в одній площині, мозок акули має вигин у зоні середнього мозку. Особливо великих розмірів досягають півкулі переднього мозку і його нюхові долі; на верхній частині проміжного мозку розміщений епіфіз, на нижній - гіпофіз. Середній мозок має вигляд крупного парного здуття – це задні долі, які прикривають собою останню масу цього відділу. Мозочок розвинений, у передній частині накладається на середній мозок, а в задній - на довгастих. Головних нервів - 10.

*Сечостатева система* представлена мезонефричними нирками, розміщеними на рівні грудних плавців уздовж усієї порожнини тіла. Самці мають

парні сім'яники, а самки - парні яєчники. Протоки статевих залоз відкриваються в клоаку. Запліднення внутрішнє. Колюча акула, або катран, яйцеживородна, народжує до 30 малят.

*Скелет* акули хрящовий. Він складається з хребта, черепа та пояса парних і непарних плавців. Осьовий скелет представлений хребтом, що складається з рухомо сполучених хребців тіла, які пронизує хорда; тіла хребців двобічновігнуті (амфіцельні). Хребет поділяється на два відділи: тулубний і хвостовий. Хребці тулубного відділу мають тіло, верхню дугу і верхній остистий відросток. Нижні дуги короткі, спрямовані трохи в сторони, вони утворюють поперечні відростки, до яких причленовуються ребра. Хребці хвостового відділу складаються з тіла, верхніх та нижніх дуг і верхніх та нижніх остистих відростків.

*Скелет парних плавців* складається з поясів кінцівок і вільних кінцівок (рис.21). Плечовий пояс - це хрящова дуга, яка поділяється суглобовою частиною на верхню - лопаткову і нижню - вранову, або коракіодну, частину. Внутрішній скелет тулубового плавця представлений трьома основними паличкоподібними хрящами - базаліями. До них приєднується кілька рядів плавцевих підпор - радіалій, від яких відходять плавцеві промені. Тазовий пояс складається з одного хряща. На ньому кріпиться плавець, який складається з 1-2 базалій, двох рядів радіалій і ряда плавцевих променів. У самців з подовженої базалії черевного плавця утворюється копулятивний орган.

*Мозковий череп* акули представлений суцільною хрящовою капсулою - мозковою коробкою з широкою основою - дном черепа. На передньому кінці знаходиться виріст - рострум. З боків основи рострума розташовані нюхові капсули, які зрослися з мозковою коробкою. З нижніх боків капсул знаходяться великі отвори. У покриві черепа, за нюховими капсулами, знаходиться отвір, затягнений перетинкою, - передня фонтанель. З боків череп має великі заглибини - очні ямки, за ними розміщені слухові капсули. Далі знаходиться потиличний відділ з великим потиличним отвором у середній частині, де спинний мозок переходить у головний. *Вісцеральний череп* (рис.22) складається з щелепної, під'язикової та зябрових дуг. Щелепна дуга утворена двома хрящами. Верхній - *піднебінноквадратний* - виконує функцію верхньої щелепи, а нижній - *меккелів хрящ* - виконує функцію нижньої щелепи. Під'язикова дуга складається з двох парних і одного непарного хрящів. Верхній парний хрящ називається підвіском, або гіомандибулярним хрящем, нижній - гіоїдом. Непарний хрящ називається копулою. Зяброві дужки, яких у більшості акул налічується 5 пар, утворені чотирма парними і одним непарним елементом.

### *Особливості будови інших хрящових*

Скати відрізняються від акул насамперед зовнішньою будовою. Це обумовлено донним способом життя. Їх тіло плоске, грудні плавці дуже розвинені і охоплюють з боків майже все тіло. Зяброві щілини займають вентральне положення. Очі розміщені дорзально. Хвостове стебло видовжене, вузьке, циліндричне.

Підклас Суцільноголові за своєю організацією значно відрізняються від Пластинозябрових. Основні відмінні ознаки такі:

- череп аутостилічний;
- осьовий скелет представлений хордою, кільцеві тіла хребців незамкнені;
- зуби зливаються в зубні пластинки;
- тіло здебільшого голе, рідше вкрите плакоїдною лускою;
- бризкальце і клоака відсутні;
- зяброві щілини прикриваються шкірними виростами (складками).

## **Клас КІСТКОВІ РИБИ - OSTEICHTHYES**

### *Загальна характеристика*

Кісткові риби населяють практично всі водоймища земної кулі. Це найбільш численний клас хребетних і хордових тварин (більше 22 тис. видів). Скелет частково або повністю скостенілий. Мозок з усіх боків захищений черепом, який складається з покривних шкірних кісток. Кісткові зяброві кришки прикривають 5 пар зябрових щілин. Утворюються вторинні щелепи з верхньощелепних і міжщелепних покривних кісток. Нижня щелепа складається з трьох покривних кісток: кутової, зчленівної і зубної. Зябри мають форму вільно звисаючих пелюстків, які прикріплені до зябрових дуг. Тіло вкрите космоїдною, ганоїдною або кістковою лускою. Є плавальний міхур. Відсутня клоака. З'являються додаткові органи дихання, у тому числі й легені. У костистих риб атріальний конус замінений луковицею аорти, спіральний клапан відсутній, кишечник значно подовжується. З'являються спеціальні покривні кістки. Парні кінцівки в лопатеперих - бісеріального типу, у променеперих - унісеріального, причому в костистих - з неповним набором базальних і радіальних елементів. Запліднення в більшості видів - зовнішнє. Розміри тіла риб - від 0,7 до 7 м.

### *Систематика класу*

Систематика повністю не розроблена. На сьогодні відсутній єдиний погляд на поділ риб на ряди та родини. Приведена в посібнику систематика відповідає найбільш поширеним поглядам. Для уникнення дроблення костистих риб на багато нарядів, додатково виділяють особливі категорії - когорти. Клас Кісткових риб включає 2 підкласи, 4 наряди, 8 когорт та 60-80 рядів.

Нижче зазначені сучасні ряди:

#### **Клас КІСТКОВІ РИБИ - OSTEICHTHYES**

##### **Підклас ЛОПАТЕПЕРІ (М'ЯСИСТОПЕРІ) - SARCOPTERIGII**

##### **Наряд КИТИЧНОПЕРІ - CROSSOPTERUGIMORPHA**

##### **Ряд ЦЕЛАКАНТОПОДІБНІ - COELACANTIFORMES**

##### **Наряд ДВОДИШНІ - DIPNEUSTOMORPHA**

##### **Ряд ОДНОЛЕГЕНЕПОДІБНІ - MONOPNEUMONIFORMES**

##### **Ряд ДВОЛЕГЕНЕПОДІБНІ - DIPNEUMONIFORMES**

## Підклас ПРОМЕНЕПЕРІ - АСТІНОПТЕРИГІІ

### Надряд ГАНОЇДНІ - GANOIDOMORPHA

Ряд ОСЕТРОПОДІБНІ - ACIPENSERIFORMES

Ряд БАГАТОПЕРОПОДІБНІ - POLYPTERIFORMES

Ряд ПАНЦИРНИКОПОДІБНІ - LEPIDOSTEIFORMES

Ряд АМІЄПОДІБНІ - AMIIFORMES

Надряд КОСТИСТІ - TELEOSTEIMORPHA

Когорта ОСЕЛЕДЦЕВІ - CLUPEIDA

Ряд ОСЕЛЕДЦЕПОДІБНІ - CLUPEIFORMES

Ряд ЛОСОСЕПОДІБНІ - SALMONIFORMES

Ряд ЩУКОПОДІБНІ - ESOCIFORMES

Когорта АРАВАНОЇДИ - OSREOGLOSSIDA

Ряд АРАВАНОПОДІБНІ - OSTEOGLOSSIFORMES

Ряд МОРМИРОПОДІБНІ - MORMIRIFORMES

Когорта АНГВІЛОЇДИ - ANGUILLOIDA

Ряд МІШКОГЛОТОПОДІБНІ - SACCORHARYNGIFORMES

Ряд ВУГРЕПОДІБНІ - AGUILLIFORMES

Когорта ЦИПРИНОЇДИ - CYPRINOIDA

Ряд КОРОПОПОДІБНІ - CYPRINIFORMES

Ряд СОМОПОДІБНІ - SILURIFORMES

Когорта БЕЛОНОЇДИ - BELONOIDA

Ряд КОРОПОЗУБОПОДІБНІ - CYPRINODONTIFORMES

Ряд САРГАНОПОДІБНІ - BELONIFORMES

Когорта ПАРАПЕРКОЇДИ - PARAPERCOIDA

Ряд ТРИСКОПОДІБНІ - GADIFORMES

Ряд МАКРУРОПОДІБНІ - MACROURIFORMES

Когорта ПЕРКОЇДИ - PERCOIDA

Ряд КОЛЮЧКОПОДІБНІ - GASTEROSTEIFORMES

Ряд ГОЛКОПОДІБНІ - SYNGNATHIFORMES

Ряд КЕФАЛЕПОДІБНІ - MUGILIFORMES

Ряд ПРИЛИПАЛОПОДІБНІ - ECHENEIFORMES

Ряд ОКУНЕПОДІБНІ - PERCIFORMES

Ряд СКОРПЕНОПОДІБНІ - SCORPAENIFORMES

Ряд КАМБАЛОПОДІБНІ - PLEURONECTIFORMES

Ряд ЗРІСТНОЩЕЛЕПОПОДІБНІ - TETRAODONTIFORMES

Когорта БАТРАХОЇДИ - BATRACHOIDA

Ряд ЖАБОПОДІБНІ - BATRACHOIDIFORMES

Ряд ВУДИЛЬНИКОПОДІБНІ - LORNIIFORMES

### Надряд ГАНОЇДНІ - GANOIDOMORPHA

#### *Загальна характеристика*

Ганоїдні належать до підкласу Променеперих. Це - нечисленні представники стародавніх риб. Луска - ганоїдна. У різних групах хребет представлений відмінними за будовою хребцями. Череп у більшості випадків хрящовий різного ступеня скостеніння. Вперше виникають багаточисельні покривні кістки. У парних плавцях завжди добре розвинені базалії і радіалії. Серце має артеріальний конус, у кишечнику зберігається спіральний клапан. За будовою Осетроподібні займають проміжне становище між Хрящовими і Кістковими рибами.

## Ряд ОСЕТРОПОДІБНІ - ACIPENSERIFORMES

Раніше цей ряд виділявся в окремий надряд хрящових ганоїдів (Chondrostei). Ці тварини відрізняються наявністю в їх організації великої кількості архаїчних ознак. Тому, з одного боку, за будовою вони дуже близькі до вимерлих палеонісків, з іншого - до хрящових риб. Відмінною ознакою даного виду є п'ять поздовжніх рядів кісткових жучків, які виконують захисну функцію.

### *Будова осетроподібних на прикладі азово-чорноморського осетра*

Представником осетроподібних у вітчизняній фауні є Осетер азово-чорноморський (*Acipenser guldenstadti*), який належить до роду ОСЕТЕР (ACIPENSER), родини ОСЕТРОВИХ (ACIPENSERIDAE), ряду ОСЕТРОПОДІБНИХ (ACIPENSERIFORMES), підкласу ПРОМЕНЕПЕРИХ (ACTINOPTERYGII), класу КІСТКОВИХ РИБ (OSTEICHTHYES), надкласу РИБ (PISCES), розділу ЩЕЛЕПНОРОТИХ (GNATHOSTOMATA), підтипу ХРЕБЕТНИХ (VERTEBRATA), типу ХОРДОВИХ (CHORDATA).

Тіло тварини має типову подовжену форму. Голова вкрита кістковим панциром покривних сполук, її задньою межею служить край зябрової кришки.

На спинному боці тіла осетра знаходиться непарний ряд жучків ромбічної форми з подовженим шипом посередині. На рівні бокової лінії проходить верхній ряд бокових жучків, які захищають шкірні органи чуттів. Між грудними і черевними плавцями знаходиться черевний ряд жучків, який переходить у великі луски, що вкривають вентральні кінці плечового пояса і виконують функцію ключиць. На хвостовому стеблі добре видно правильно розташовані косі ряди ромбічних лусок. Це - ганоїдна луска. Її наявність визначає належність осетроподібних до ряду ганоїдних.

Скелет осетра поділяється на зовнішній (eksoskeleton) і внутрішній (endoskeleton).

Зовнішній кістковий скелет у осетрових риб представлений панцирем з покривних кісток, який накладається на хрящовий череп зверху і з боків до зябрових щілин, а в тулубному відділі - п'ятьма рядами кісткових жучків з гострими шипами.

Внутрішній скелет в осетра представлений хордою, одягненою в щільний сполучнотканинний футляр. Хорда має відростки хрящових дуг хребців.

Скелет голови (череп) складається з двох різко відокремлених один від одного відділів осьового черепа, або мозкової коробки (нейрокраніум), і вісцерального скелета (щелепний і зябровий апарати).

Осьовий череп представлений масивною хрящовою мозковою коробкою (рис.23), зовні він закритий кістковим панцирем, так званим дермокраніумом, який складається з покривних кісток: парних тім'яних (parietalia), лускатих (squamosum), лобових (frontalia), задньолобових (postfrontalia) й інших більш дрібних кісток (рис.24).

Череп поділяється на такі відділи: ростральний (рило), або рострум (rostrum), нюхальний, або етмоїдний (regio ethmoidalis), слуховий (r. otica) і потиличний - хребтовий (r. occipito-vertebralis). Основа черепа встелена непарним покривним скостенілим парасфеноїдом і базальними ростральними скостеніlostями.

На голові з боків розташовані ніздрі, за ними - очі, на вентральному боці голови - рот. Останній має вигляд поперечної щілини в закритому стані або округлого отвору - у відкритому. Осетер - типовий бентофаг.

*Бризкальце* - рудиментарне дихальце у вигляді маленького отвору - розміщується на верхньому краю шкірястої зябрової кришки. Воно з'єднує зяброву порожнину з середовищем.

Хвостовий плавець риби гетероцеркального типу; хорда і хвостова мускулатура продовжується тільки у верхню лопать хвостового стебла.

*Травна система* починається ротом, обмеженим м'ясистими губами у вигляді парних валиків на верхній і нижній щелепах. Рот переходить у роту лійку, яка потрібна для захоплення здобичі з дна. Площу всисної поверхні травного епітелію збільшують два пристосування: з одного боку, кишечник утворює систему петель, як в кісткових риб, з іншого - у зоні середньої кишки зберігається типовий спіральний клапан, характерний для хрящових риб.

*Сечостатева система* осетрових має такі особливості. Осетри - роздільностатеві. У самок наявні парні гроноподібні яєчники, у самців - парні сім'яники. Для всіх осетрових характерне зовнішнє запліднення і відкладання великої кількості ікри, а також відсутність клоаки.

Мезонефричні нирки мають форму парних стрічкоподібних залозистих органів, які з'єдналися в один позаду плавального міхура. Вони пронизані кровоносними судинами, що утворюють ворітну систему.

*Кровоносна система* осетра типова. Двокамерне серце складається з передсердя і шлуночка. До шлуночка приєднується артеріальний конус, до передсердя - венозний синус. По черевній аорті й приносним зябровим судинам кров надходить до зябер, де відбувається окиснення. Артеріальна кров збирається у виносні зяброві судини і вливається в спинну аорту, яка розгалужується в усі внутрішні органи. Основними венозними стовбурами, по яких кров рухається до серця, є передні та задні кардинальні вени.

*Нервова система* осетра має відмінні від нервової системи кісткових риб риси, які вказують на більш примітивну його організацію.

Найбільш розвиненими органами чуттів, за допомогою яких осетер орієнтується в навколишньому середовищі, є бічна лінія, органи нюху, слуху. Органи зору розвинені значно слабкіше.

*Головний мозок* має такі відділи: передній мозок, проміжний, середній, довгастий, мозочок. *Передній мозок* має перетинчастий міхуроподібний покрив з *епендіми*. Передній мозок має велику порожнину.

*Проміжний мозок* складається з трьох частин: епіталамуса, таламуса, гіпоталамуса. Вони утворюють опущену мозкову лійку, на дні якої розташована нижня мозкова залоза, або гіпофіз.

*Середній мозок* в осетра диференційований дуже слабо. На його дорзальному боці знаходиться скупчення зорових мозкових центрів у вигляді підвищення. Це -

зорова кришка, що утворює зорові частки. До зорових часток приєднується мозочок.

*Довгастий мозок* є заднім відділом головного мозку, який переходить у спинний.

Тактильні органи представлені чотирма вусиками, розташованими на вентральній стороні рила, біля ротового отвору.

*Органом нюху* є нюхові міхури, розміщені на рилі безпосередньо перед очима. З кожного боку є по два отвори: передній, який розміщений на верхньому кінці шкірної складки, задній – щілиноподібний, розташований позаду, перед оком. Вода входить у передній отвір і виходить через задній, омиваючи складки нюхового міхура. Нюховий міхур у 15 разів більший за око. З зовнішнього боку кожний нюховий міхур прикритий шкірною передньою стінкою з двома отворами - ніздрями.

*Органи зору* - очі. Вони мають типову для риб будову. Очі овальної форми розміщуються з боків голови позаду нюхових міхурів. Вони оточені шкірною складкою, яка дозволяє органам зору рухатися в очній заглибині. *Статоакустичний орган (внутрішнє вухо)* розміщується в потилично-хребтовому відділі хрящового черепа. Перетинчастий лабіринт має типові для всіх риб три півколових канали, які розміщені в трьох взаємно перпендикулярних площинах відповідно тримірній орієнтації риби в просторі. Шкірні органи чуттів осетрових на тулубі представлені системою різних каналів і ямок фолікулів. Плавальний міхур є *гідростатичним органом*.

### *Особливості будови черепа стерляді*

Вісцеральний череп стерляді складається з семи вісцеральних дуг, які утворюють ротоглоткову порожнину: щелепної дуги, під'язикової дуги і п'яти зябрових дужок. Передній відділ вісцерального черепа перетворений у складний висувний щелепний апарат, який рухається назад і вперед під основою мозкового черепа. Він складається з сильно видозмінених щелепних і під'язикових дужок. Зябровий апарат відокремлений від щелепного. Він складається з п'яти розчленованих хрящових або частково скостенілих зябрових дужок, які кріпляться до слухового і потилично-хребтового відділів черепа. Зяброві дуги з'єднані між собою на вентральному боці непарним хрящем - копулою. Щелепна дуга ділиться на верхню і нижню щелепи, які перетворились у витягнутий ротовий апарат. Верхня щелепа представлена складним піднебінно-крилоподібно-квадратним хрящем, нижня - парним меккелевим хрящем.

Під'язикова, або гіюїдна, дуга виконує функцію підвіска. Вона приєднує щелепний апарат до осевого черепа і підтримує зяброву кришку. Верхній відділ під'язикової дуги, який відповідає гіомандибулярному хрящеві хрящових риб, складається з двох рухомо зчленованих елементів: власне підвіска гіомандибулярного хряща і симплектикума. Вентральний відділ - гіюїд розчленований на три елементи і прикріплений до зябрового скелета. Зяброві дуги складаються з п'яти зябрових дужок, з'єднаних між собою сполучнотканинними зв'язками в єдину систему. Скелет зябрових дужок хрящовий, але основні

дорзальні і вентральні членики частково скостенілі. Навколо хрящових стержнів розвинуті кісткові манжетки.

## Надряд КОСТИСТІ РИБИ - TELEOSTEIMORPHA *Загальна характеристика*

Велика група риб, яка нараховує понад 21 тис. видів, що становить 99,7% від загальної кількості видів підкласу променеперих. Представники різні за будовою і формою. Тіло вкрите кістковою лускою (циклоїдною чи ктеноїдною) або голе (вторинна ознака). У грудних плавцях зберігаються радіалії і промені, а в черевних - тільки промені. Хребетний стовп кістковий. Хребці амфіцельні. Хвостовий плавець в основному гомоцеркальний, але зустрічаються гетероцеркальні і дифіцеркальні. Череп кістковий, має всі потиличні кістки. У нижній щелепі повністю сформовані три покривні кістки. У м'язах спини і хвостового стебла є особливі м'язові пружні кістки. Артеріальний конус відсутній, його замінює луковиця аорти. Спіральний клапан кишечника редукований, увесь кишечник значно довший, ніж у хрящових риб. Вперше в підшлунковій залозі зустрічаються острівці Лангерганса. Плавальний міхур іноді відсутній (вторинна ознака). Сечостатеві канали розділені.

### *Будова костистих риб на прикладі річкового окуня*

Типовим представником надряду Костистих і взагалі Кісткових риб є окунь річковий (*Perca fluviatilis*). Його відносять до роду ОКУНЬ (PERCA), родини ОКУНЕВИХ (PERCIDAЕ), підряду ОКУНЕВИДНИХ (PERCOIDEI), ряду ОКУНЕПОДІБНИХ (PERCIFORMES), когорти ПЕРКОЇД (PERCOIDA), надряду КОСТИСТИХ РИБ (TELEOSTEIMORPHA), підкласу ПРОМЕНЕПЕРИХ (ACTINOPTERIGII), класу КІСТКОВИХ РИБ (OSTEICHTHYES), надкласу РИБ (PISCES), розділу ЩЕЛЕПНОРОТИХ (GNATHOSTOMATA), підтипу ХРЕБЕТНИХ (VERTEBRATA), типу ХОРДОВИХ (CHORDATA).

Тіло окуня веретеноподібне, сплюснуте з боків (рис.25), вкрите кістковою ктеноїдною лускою. Його можна поділити на три відділи: голову, тулуб і хвіст. Межею між головою і тулубом є задній край зябрової кришки, а між тулубом і хвостом - анальний отвір. На кінці голови розташований рот, з боків попереду очей - ніздрі у вигляді ямок, кожна з яких розділена поперечною складкою на передню і задню частини. Ніздрі з ротовою порожниною не сполучаються. Вздовж тулуба тягнеться бічна лінія у вигляді тонких отворів. Ці отвори ведуть в особливі канали, де розташовуються нервові закінчення. На голові бічна лінія розгалужується. По боках передньої частини тулуба розміщуються парні плавці - грудні, і черевні. На межі тулуба і хвостового відділу знаходиться анальний отвір, за ним статевий, а далі - сечовий. У хвостовому відділі - непарні плавці: хвостовий, підхвостовий, або анальний. Лопаті хвостового плавця майже рівні. Такий тип плавця називається гомоцеркальним. На спинному боці розташовуються два спинних плавця. На відміну від акул, у окуня всі плавці



підтримуються шкірними кістковими променями - лепідотрихіями, які бувають м'якими і членистими (задній спинний і хвостовий плавці), або твердими і нечленистими (передній спинний плавець).

М'язова система складається з міомерів, розділених міосептами. Така сегментація наявна в тулубовому і хвостовому відділах. Мускулатура плавців, особливо грудних, диференційована, завдяки чому риби здійснюють складні повороти. Значної диференціації також зазнала м'язова система дихального апарату та зябрових кришок.

*Дихальна система* представлена зябрами, до складу яких входять зяброві пелюстки, розташовані на зябрових дугах. Дихання зумовлюється рухом зябрових кришок і рота. При відкритті рота розширюється глотка, піднімається зяброва кришка і збільшується зяброва порожнина. Шкірна перетинка, що тягнеться вздовж вільного краю зябрової кришки, притискається водою до зябрової щілини. Вода через рот потрапляє в зяброву порожнину. Потім рот закривається, глоткова порожнина скорочується і вода виштовхується через зяброву щілину назовні. Зяброва кришка і зяброва перетинка під час дихання діють як насоси, допомагаючи всмоктувати воду в зяброву порожнину і виштовхувати її звідти.

В окуня, як і у всіх риб, зябра розвиваються за рахунок ектодерми і є похідними шкірних утворень. З кожного боку риба має по чотири повні зябри і одній напівзябрі (у п'ятої зябрової дужки відсутні зяброві пелюстки). На зовнішньому опуклому кінці зябр розміщуються в два ряди виростки слизової оболонки - зяброві пелюстки. Ланцетоподібні зяброві пелюстки вкриті численими поперечними, дуже тоненькими складками - пелюсточками, які значно збільшують респіраторну поверхню. З внутрішнього боку кожна зяброва дуга має зяброві тичинки, які утворюють своєрідний фільтруючий апарат.

*Травна система* починається ротовою порожниною. Зуби сидять не тільки на щелепах, але й на передщелепних, піднебінних, крилоподібних і лемешевих кістках. Далі йде глотка, яка переходить у стравохід, а той - у шлунок. Останній має різну кількість пілоричних виростів. За шлунком знаходиться кишечник, слабо диференційований на дванадцятипалу, тонку і пряму кишки. Під шлунком розташовується велика печінка з жовчним міхуром, протоки якого впадають у дванадцятипалу кишку. Вздовж жовчного міхура розміщується підшлункова залоза, яка також є залозою внутрішньої секреції. Наявні у підшлунковій залозі острівці Лангерганса виділяють гормони, які беруть участь у вуглеводному обміні. У місці переходу шлунка в дванадцятипалу кишку знаходиться компактна селезінка. Над кишечником розташовується плавальний міхур - гідростатичний орган (рис.26).

*Кровоносна система* замкнена. Серце розташовується в нижній частині порожнини тіла. Воно складається з трьох відділів: венозного синуса, передсердя і шлуночка. Артеріального конуса немає, але є артеріальна луковиця аорти, від якої відходить черевна аорта, а від неї - чотири пари приносних зябрових артерій (рис.27). Збагачена киснем кров збирається у виносні зяброві артерії, що впадають у корені спинної аорти. Спинна аорта розгалужується на багаточисельні артеріальні судини, по яких тече кров до всіх внутрішніх органів. У головному відділі корені аорти утворюють артеріальне головне коло.

Венозна кров з хвостового відділу рухається по непарній хвостовій вені, яка розділяється на дві і проходить через нирки. На відміну від хрящових у костистих риб ворітна система утворюється тільки в лівій нирці. Далі кров по задніх кардинальних венах прямує вперед, на рівні серця вони зливаються з передніми, котрі несуть кров від голови. У результаті злиття утворюються парні кюв'єрові протоки, які впадають у венозну пазуху. Із кишечника кров по ворітній вені впадає в печінку, де утворює ворітну систему. Із печінки кров по печінковій вені попадає у венозну пазуху.

*Нервова система* окуня (рис.28) порівняно з нервовою системою акули характеризується меншим розміром переднього мозку, відсутністю в його покриві нервової речовини та поділу порожнини переднього мозку повздожньою перегородкою. Основна маса переднього мозку складається зі смугастого тіла. З верху проміжного мозку відходить епіфіз, на дні проміжного мозку є лійка, з якою з'єднаний гіпофіз. Середній мозок порівняно з іншими відділами більш розвинений. Мозочок великого розміру.

*Органи чуттів.* Основна роль у добуванні корму належить органу зору, який має ряд пристосувань до водного середовища: кришталик круглий, рогівка плоска, що зумовлює малий розмір передньої камери, склера хрящова. Судинна оболонка має серпоподібний виріст, що являє собою сполучнотканинну складку, яка прикріплюється до кришталика. Скорочуючись, виріст відтягує кришталик від рогівки, внаслідок чого відстань між ними збільшується, а між кришталиком і сітківкою зменшується (явище акомодатції). Гострота зору в окуня невелика (кілька метрів), що пов'язано з поганою світлопроникністю води.

Орган слуху представлений внутрішнім вухом, або перетинчастим лабіринтом, розташованим у кістковій капсулі. Порожнина перетинчастого лабіринту, як і в акули, заповнена рідиною - ендолімфою. У ній, крім дрібних отолітів, є три великі отоліти. Вивчення концентричних шарів на зрізах отолітів дає уявлення про вік риби.

Орган нюху за будовою подібний до органа нюху хрящових риб.

Орган смаку являє собою мікроскопічні смакові рецептори, розташовані в ротовій порожнині.

*Органи виділення* представлені парними стрічкоподібними утворами - мезонефричними нирками. Вони щільно прилягають до хребта. На внутрішній частині нирок проходять сечоводи, що є гомологами *вольфових каналів*. Сечоводи, вийшовши з нирок, зливаються у непарний канал, який закінчується на сечостатевому сосочку самостійним отвором. Передня частина нирок в окуня перетворена на лімфоїдний орган.

*Органи розмноження* окуня мають ряд особливостей. Статеві органи представлені у самців парними сім'яниками, не зв'язаними з нирками, у самок - непарним яєчником. Статеві залози всередині порожнисті і за допомогою каналів відкриваються на сечостатевому сосочку самостійним отвором. Запліднення зовнішнє.

*Скелет* окуня складається з хрящових і покривних кісток. Осьовий скелет утворений скостенілими хребцями, він поділений на два відділи: тулубовий і хвостовий (рис.29). Хребці амфіцельні, тобто їх тіла двояковгнуті. Між тілами

хребців збереглися залишки хорди. Ребра обмежують порожнину тіла зверху, по боках і частково знизу.

*Череп* переважно кістковий, утворений з покривних хондральних кісток. Хондральні скостеніння утворюють задню частину мозкового черепа, його боки і частково дно; покривні кістки утворюють первинну черепну коробку.

Мозковий череп складається з кількох відділів: потиличного, слухового, очноямкового-скроневого, і нюхового. Потиличний утворений чотирма кістками: основною потиличною (*basioscapitale*), що розміщена внизу під потиличним отвором, двома боковими (*occipitale laterale*) і верхньою потиличною (*supraoccipitale*). Слуховий відділ утворений п'ятьма слуховими кістками (*prooticum, opisthoticum, epioticum, pteroticum, sphenoticum*). Очноямково-скроневиий відділ складається з основної клиноподібної (*basisphenoideum*) та парних бокових клиноподібних (*laterosphenoideum*) кісток. Нюховий утворено непарною нюховою (*mesethmoideum*) та парними боковими нюховими кістками (*ectoethmoideum*). Покрівлю, частково боки і дно черепа складають покривні кістки - парні носові (*nasale*), лобові (*frontale*), тім'яні (*parietale*)(рис.30, 31).

Дно черепа утворене парасфеноїдом (*parasphenoideum*) і лемешем (*vomer*).

*Вісцеральний череп* складається з щелепної, під'язикової кісток і зябрових дуг. Наявна зяброва кришка (*operculum*). Вісцеральний скелет окуня є єдиною рухомою частиною черепа. Він виконує складний комплекс рухів (захоплюючі рухи щелепного апарату при живленні, ковтальні рухи при прийманні їжі, ритмічні рухи зябрового апарату і зябрових кришок при диханні). До черепа вісцеральний скелет прикріплюється за допомогою підвіска (*hyomandibulare*).

Роль первинного щелепного апарату в захопленні їжі в костистих виконують вторинні щелепи, утворені накладними кістками. Верхня частина вісцерального апарату гомологічна піднебінноквадратному хрящу. У передній частині вона замкнена піднебінною кісткою (*palatinum*) змішаного походження, у середній - трьома крилоподібними (*pterygoideum*), з яких одна хондрального і дві шкірного походження, у задній - квадратною кісткою (*quadratum*) хондрального походження. Ці кістки формують череп. Функцію верхньої щелепи виконують парні верхньощелепні (*maxillare*) та міжщелепні (*intermaxillare*) кістки шкірного походження, функцію нижньої щелепи - зубна (*dentale*), кутова (*angulare*) і зчленівна (*articulare*) кістки, з яких перші дві - шкірного, а третя - хондрального походження.

Під'язикова і зяброві дуги утворені хрящовими кістками. Верхня частина під'язикової дуги складається з гіомандибуляре, до верхнього кінця якого прикріплюється симплектикум (*symplecticum*), з'єднаний з квадратною кісткою, а до нижнього - елементи нижньої частини під'язикової дуги (*hyoideum*), який закінчується непарною копулою. Між гіомандибуляре та гіоїдом знаходиться невелика кістка *interhyale*. Симплектикум характерний лише для кісткових риб. Зябрових дуг 5 пар. Кожна з них складається з чотирьох елементів, але остання зяброва дуга помітно редукована. Зяброва кришка приєднується до гіомандибуляре. Вона утворена міжзябровою перегородкою під'язикової дуги, яка складається з плоских покривних кісток: кришки, передкришки, підкришки і міжкришки. До нижньої частини під'язикової дуги прикріплюється ряд кісткових

(у вигляді паличок) променів зябрової перетинки, властивих лише променеперим риbam.

*Скелет кінцівок* (внутрішній і зовнішній) (рис.32) складається лише з радіалій і кісткових променів. Первинний плечовий пояс сильно редукований, має дві невеликі кістки хондрального походження: лопатку (scapula) і коракоїд (coracodіeum). Добре розвинений вторинний пояс з'єднаний з первинним. Він представлений кількома кісточками, з яких найбільшою є клейтрум (cleithrum). Тазовий пояс значно змінений. Він утворюється парними зрослими пластинками, до яких причленовуються кісткові промені плавців. Внутрішній скелет парних кінцівок окуня простіший, ніж в акул, оскільки передні кінцівки не мають базалій, задні - базалій і радіалій.

Непарні кінцівки представлені спинним, підхвостовим (анальним) і хвостовим плавцями. Анальний і хвостовий плавці складаються з кісткових променів (лепідотріхій). Хвостовий плавець має зовнішню рівнолопатеvu будову, але на внутрішньому скелеті видно, що хвостові хребці заходять в основу тільки верхньої лопаті. Такий тип будови хвостового плавця, симетричного зовнішньо, але асиметричного щодо розташування внутрішнього скелета, носить назву *гомоцеркального*.

## Підклас ЛОПАТЕПЕРІ - SARCOPTERYGII

### *Загальна характеристика*

Лопатепері (SARCOPTERYGII) є перехідною групою хребетних тварин від водного до наземного способу життя. Зміна середовища проживання відобразилася як на будові парних кінцівок, так і на будові органів дихання і кровоносної системи. Представники цього підкласу мають парні плавці бісеріального типу (з переміщенням базальних елементів у китичноперих). У девонських китичноперих та теперішніх дводішних утворився апарат подвійного дихання. Хорда залишається основою осьового скелета, хребці - ацельного типу.

Загальними ознаками організації підкласу Лопатеперих є:

- дві рухомо з'єднані частини черепа - нюхова і мозкова;
- череп амфістилїчного типу має покривні кістки;
- розвинені вторинні щелепи;
- хребці мають вигляд кілець або півкілець;
- вкорочена центральна вісь бісеріальних плавців із зміщеними базальними елементами;
- особлива космоїдна луска;
- дифіцеркальний хвостовий плавець з додатковим плавцем;
- викопні види мали хоани і легені. Сучасний представник - латимерія (рис. 33) - у зв'язку з переходом до суто водного способу життя позбулася їх.

*Будова парних плавців Китичноперих.* Парні плавці в життєдіяльності Китичноперих мають особливе значення. За загальною будовою плавці бісеріального типу зазнали значних змін. Базальні елементи значно скоротилися і перемістилися. До першого базального елемента, який зберіг зв'язок з тазовим поясом, з дистального кінця приєдналися два останні елементи, які розташовані

паралельно. Над ними розмістилися радіальні елементи (рис.34). Такий плавець є перехідним від типового унісеріального до бісеріального плавця. Але такий примітивний за будовою плавець став прототипом майбутньої рукопалої кінцівки. Якщо ми порівняємо кінцівки викопних китичноперих риб та амфібій (рис.34), то переконаємося, що плавці перших із зміщеними базальними елементами дуже нагадують плечові та передплечові кістки передньої кінцівки наземних тварин. Перший базальний елемент відповідає плечовій кістці, другий та третій елементи, розташовані паралельно, - променевої (3-3') та ліктьовій (2-2') кісткам. Таким чином, парні плавці риб обумовили виникнення і розвиток рукопалої кінцівки наземних тварин - *хіроптеригія*.

### Надряд ДВОДИШНІ - DIPNEUSTOMORPHA *Загальна характеристика*

Для дводишних характерне подвійне дихання (рис.35). Крім типових зябер, вони мають непарні або парні легені, які розвиваються з плавального міхура. Це обумовило появу розвинених хоан та легеневого кола кровообігу. В артеріальному конусі є спіральний клапан, який поділяє серце на дві половини. Утворюється задня (нижня) порожниста вена, характерна для наземних хребетних. Луска циклоїдна. Череп аутостіличний. Хребці - ацельні з зачатковими верхніми та нижніми дугами. У скелеті зберігається багато хрящових елементів. Міжщелепні, щелепні і зубні кістки редуковані. Зуби утворюють суцільну рогову пластинку. Дифіцеркальний хвостовий плавець з'єднується з спинним і анальним. Дводишні мають клоаку.

#### *Будова дихальної системи дводишних*

Крім зябрового у дводишних існує легеневе дихання. Легенями ці тварини дихають при недостатності кисню у воді або при пересиханні водойм. Погляди на походження легенів різні. Одні дослідники вважають, що легені є трансформованим плавальним міхуром, який набув значної пористості. Більшість же характеризують легені як самостійні утвори, не гомологічні плавальному міхуру, які виникли шляхом відокремлення переднього відділу травного тракту. Легені зв'язані з вентральною частиною стравоходу. Для забезпечення легеневого дихання ніздрі мають сполучення з ротовою порожниною, де наявні спеціальні отвори - хоани.

Легені у дводишних бувають парними (дві легені) і непарними (одна легеня). Перші наявні у представників родин Протоптерових та Лепідосиренових, другі - у Рогозубих (неоцератода) (рис. 35).

В будові серця (рис.36) починаються зміни, які ведуть до утворення у вищих хребетних чотирикамерного серця з повним поділом його на праву і ліву половину з кров'ю артеріальною і венозною. У цілому серце дводишних риб побудовано, як і в інших риб, а найбільш подібне до будови серця селакій. Тільки об'єм передсердя і венозної пазухи дещо переважає. На задній стінці передсердя і шлуночка дводишних створена серцева складка, яка пересікає ці порожнини,

трохи не доходячи до передньої стінки. Вона розподіляє серце на праву і ліву половини не повністю. Венозна пазуха (венозний синус) відкривається в передсердя не прямо позаду, а трохи праворуч від середньої лінії так, що більш широким отвором потрапляє у праве передсердя. У ліву частину передсердя відкриваються легеневі вени, які зрослися. Таким чином, у праве передсердя впадає венозна кров, а в ліве - частина венозної і частина артеріальної крові із легеневих вен. Тому кров у лівій половині передсердя трохи змішана. При скороченні серцевого м'яза перегородка притискується до передньої стінки серця, венозна та артеріальна кров розмежовується.

Довгий артеріальний конус дводишних риб має численні клапани, розміщені у 8 повздовжніх рядів. Клапани двох верхніх рядів утворюють поперечну перегородку, а шість задніх, які розміщуються на середній лінії черевної сторони, - повздовжню, спіральну складку, так званий спіральний клапан. Сам конус також спірально скручений. Тому попереду спіральний клапан із сагітального положення переходить у горизонтальне. Перегородка шлуночка і спіральна складка конуса майже торкаються. Завдяки цьому в праву і верхню частини конуса надходить переважно венозна кров, а в ліву - переважно артеріальна.

Артеріальний конус продовжується в черевну аорту (рис.37), від якої відгалужуються 5 приносних зябрових артерій. З них кров надходить у сіть капілярів зябер, звідки по виносних зябрових артеріях рухається до коренів аорти. Далі вона тече по сонній артерії в голову, а по спинній аорті - в усі внутрішні органи. У кінцівки кров надходить з коренів аорти, рухаючись по підключичним артеріям. Спинна аорта переходить у хвостову артерію, перед цим відокремивши клубові артерії. Від п'ятої виносної зябрової артерії відходять легеневі артерії, які розгалужуються в одній (у цератодових) чи двох (у протоптерусових) легенях.

При нормальному вмісті кисню у воді дихання відбувається через зябри. У цей час, коли повне насичення крові киснем проходить в зябрах, легеня не функціонує. Артеріальна кров, проходячи по легеневій вені дещо розбавляє венозну кров у лівому відділі передсердя (рис.36,а).

При недостатньому вмісті кисню у воді чи при висиханні водоймища в процес дихання включаються легені. Окиснення крові може відбуватися лише в легенях або частково в зябрах і частково в легенях, після чого кров надходить у ліве передсердя. Таким чином, кров, проходячи через праве передсердя і правий шлуночок серця, рухається по двом приносним і двом виносним зябровим артеріям, а далі - по легеневій артерії в легені, звідки надходить у ліву половину передсердя. Така система кровообігу подібна до малого кола кровообігу сухопутних хребетних. Далі кров у дводишних тече через ліве передсердя та лівий шлуночок вздовж спіральної складки в нижню частину конуса. Багатша на кисень кров надходить переважно в перші приносні зяброві артерії. Збагачуючись додатково киснем у зябрах, вона тече в корені аорти. По середнім приносним зябровим артеріям тече, як правило, змішана кров. Таким чином, більш насичена киснем кров надходить у голову і по сонним артеріям, а змішана - по спинній аорті в усі внутрішні органи.

Венозна система в задній частині тіла починається хвостовою веною. Вона розгалужується на дві ворітні вени нирок, утворюючи ворітну систему. Далі кров

тече по нирковим венам, які зливаються в нижню порожнисту вену. Остання впадає в центральну задню частину венозної пазухи. Клубові вени, частина крові з яких тече в нирки, утворюють непарну черевну вену, яка впадає в кюв'єрів проток. Ця вена вперше з'являється у дводишних. У неї надходить також венозна кров із шкіри, м'язів тощо. Непарна черевна вена являє собою перетворену із бокових вен непарну кровоносну судину. Вени, які йдуть від кишечника і селезінки, утворюють коротку ворітну вену печінки, розпадаючись на капіляри ворітної системи печінки. Потім вони з'єднуються в печінкову вену, яка самостійно впадає у венозну пазуху. З лівої нирки незначна частина венозної крові надходить у задню кардинальну вену (ліву непарну), яка впадає в лівий кюв'єрів проток. Венозна кров з головного відділу збирається в парних передніх кардинальних венах. Сюди ж тече кров з підключичної вени. З'єднуючись з черевною, парні кардинальні вени створюють правий черевний проток, який впадає в праву половину венозної пазухи. Ліва передня кардинальна вена з'єднується з залишковою лівою кардинальною веною, утворюючи лівий кюв'єрів проток, який впадає в ліву половину венозної пазухи. Отже, при легеневого диханні кровоносна система дводишних подібна до великого кола кровообігу вищих хребетних. Хоча велике і мале кола кровообігу дводишних розвинені дуже слабо, їх наявність дає цим тваринам можливість одночасно використовувати зяброве і легеневе дихання. При цьому більш насичена киснем кров надходить у голову, а змішана кров - у внутрішні органи тіла.

Таким чином, у системі кровообігу дводишних риб з'являються зміни, які нагадують особливості кровоносної системи земноводних. Можливо, що у китичноперих риб (предків земноводних), які мали легені, кровоносна система нагадує дводишних. Тому вивчення становлення і функціонування кровоносної системи дводишних відкриває можливі шляхи морфологічних перебудов, які супроводжуються виділенням першого класу наземних хребетних - земноводних - від рибоподібних предків.

### **Надклас ЧЕТВЕРОНОГІ – TETRAPODA**

Надклас Четвероногі об'єднує виниклих від китичноперих риб хребетних, які частково або повністю перейшли до життя на суші, де стикнулися з абсолютно іншим екологічним середовищем: атмосферним повітрям, твердим ґрунтом і силами гравітації. Все це обумовило корінну перебудову організації наземних хребетних - четвероногих, більшість з яких перейшли на дихання атмосферним повітрям. Надбанням представників даного надкласу є: легені, два кола кровообігу - легеневий і тулубовий, - збільшені розміри головного мозку, пристосовані до роботи в повітряному середовищі органи чуттів, відособлені нюховий і респіраторний відділи носової порожнини, середнє і зовнішнє вухо, повіка, змінена форма кришталика. Органи бічної лінії зникають (зберігаються тільки в личинок і деяких водних земноводних). Подолання гравітації досягається придбанням цілого комплексу пристосувань, що веде до збільшення рівня метаболізму. Характерне зміцнення всього скелета, його полегшення шляхом утворення трубчастих кісток. Розвилися дві пари важільних кінцівок з

шарнірними з'єднаннями. Утворилася система скоротних м'язів, які складаються з м'язів-згиначів та м'язів-розгиначів, що приводять у рух важільну систему кінцівок .

Вирішальна роль у компенсації енергетичних затрат належить накопиченню в організмі гемоглобіну і розвитку апарату його синтезу. Якщо в риб на 1 кг ваги тіла припадає 0,7 - 1,65 г гемоглобіну, то вже в амфібій - 3,6 - 4,6 г; у рептилій - 7,1 - 8,2 г; у птахів - 9,8 - 10,2 г; у ссавців - 11,3 - 12,1 г. Основним кровоутворюючим органом стає кістковий мозок ( у риб - нирки й селезінка). Морфологічна й екологічна різноманітність четвероногих виникла в ході еволюції суші, ґрунту, повітря і води. Утворилися четвероногі від китичноперих риб.

## **Клас ЗЕМНОВОДНІ - АМФІБІА**

### *Загальна характеристика*

Земноводні, або амфібії, це перші примітивні наземні хребетні тварини, які належать до групи ананій. Для їх індивідуального розвитку характерна зміна середовища проживання: початкові фази розвитку відбуваються у воді, а дорослі тварини пристосовані до життя на суші. У зв'язку з цим земноводні ведуть водно-наземний спосіб життя. Земноводні характеризуються як примітивними ознаками, що наближають їх до риб, так і складними, які властиві лише наземним тваринам.

Схожість амфібій з водними тваринами:

- тотожний розвиток яєць;
- відсутність зародкових оболонок;
- наявність личинки;
- тотожне дихання личинок і багатьох водних амфібій, що відбувається за допомогою зябер;
- подібна будова кровоносних систем личинок амфібій і риб;
- наявність артеріального конуса і артеріальних дуг;
- тотожна будова видільної системи: у личинок - протонефрична, у імаго - мезонефрична;
- пойкилотермія;
- шкіра слизиста і водопроникна;
- однакова кількість головних нервів (10 пар).

У зв'язку з частковим переходом амфібій до наземного життя вони мають такі ознаки:

- втрата зовнішнього скелета;
- череп платибазальний, аутостилчний (піднебінноквадратний елемент зростається з черепною коробкою і рухомо з'єднується з хребтом двома потиличними відростками), значно полегшується;
- трубчаста будова важільних кінцівок;
- кістковий мозок, який виробляє значну кількість гемоглобіну;
- система м'язів-згиначів і м'язів-розгиначів;
- середнє вухо з однією кісточкою;
- шкіряно-легеневий тип дихання;



- рухомі повіки очей;
- змішана кровоносна система з двома нерозділеними колами кровообігу;
- трикамерне серце - два передсердя і один шлуночок, з артеріальним конусом;
- дві півкулі переднього мозку;
- мозкове склепіння - архіпаліум.

### *Систематика класу*

Клас Земноводних найменш численний серед щелепноротих хребетних. Він налічує трохи більше 3400 видів, які об'єднуються в три ряди, а ті, у свою чергу – у два підкласи:

Клас ЗЕМНОВОДНІ - AMPHIBIA

Підклас ТОНКОХРЕБЦЕВІ - LEPOSPONDYLI

Ряд БЕЗНОГІ - APODA

Ряд ХВОСТАТІ - URODELA, seu CAUDATA

Підклас ДУГОХРЕБЦЕВІ – APSIDOSPONDYLI

Ряд БЕЗХВОСТІ - ANURA, seu ECAUDATA

### *Будова земноводних на прикладі жаби озерної*

Найбільш поширеним представником фауни земноводних в Україні є жаба озерна (*Rana ridibunda*) з родини ЗВИЧАЙНИХ ЖАБ (RANIDAE), підряду ДИПЛАЗІОЦІЛЬНОПОДІБНИХ, або ЖАБОПОДІБНИХ (DIPLASIOCOELA), ряду БЕЗХВОСТИХ (ANURA), підкласу ДУГОХРЕБЦЕВИХ (APSIDOSPONDYLI), класу ЗЕМНОВОДНИХ (AMPHIBIA), надкласу ЧОТИРИНОГИХ (TETRAPODA), розділу ЩЕЛЕПНОРОТИХ (GNATHOSTOMATA), підтипу ХРЕБЕТНИХ (VERTEBRATA), типу ХОРДОВИХ (CHORDATA).

Жаба має короткий і широкий тулуб, велику сплюснуту голову. На голові розташовуються ніздрі, які при необхідності закриваються клапанами, за ними з боків знаходяться великого розміру очі з верхніми і нижніми повіками. Під нижньою повікою розташовується тонка миготлива перетинка, або третя повіка, властива більшості наземних хребетних. За очима містяться округлі слухові отвори, зтягнуті тонкою барабанною перетинкою. Голова в жаби подібно до всіх амфібій і риб безпосередньо переходить у тулуб. На передньому кінці тіла розташовується широкий рот, на задній - вивідний отвір (клоака). Жаба має дві пари кінцівок: передні - короткі, чотирипалі; задні - довгі, п'ятипалі. Пальці з'єднані плавальними перетинками. Кігті і хвіст у жаби відсутні.

Шкірні покриви м'які й завжди вологі. Шкіра гола, позбавлена зовнішнього покриву з кісткових або рогових лусок.

М'якість та вологість шкіри жаби пов'язана з недосконалістю органів дихання. Маючи густу сітку кровоносних судин, шкіра є додатковим органом газообміну. Покриви тіла складаються з епідермісу, який являє собою багатошаровий плоский епітелій, та власне шкіри, або коріума. Епідерміс містить залози, утворені багатьма клітинами, які захищають шкіру від пересихання та шкідливих впливів зовнішнього середовища.

*Органи дихання* представлені легенями, які являють собою парні, комірчасті міхури. Через коротку трахейно-гортанну камеру повітря переходить у легені (рис.38).

Жабам властиві чотири способи дихання, які доповнюють один одного: *легеневе дихання, шкірне, зяброве і ротоглоткове*. Легенево-шкірне дихання властиве для безногих та вищих хвостатих (саламандрових). Родина амфіумових крім легень має внутрішні й зовнішні зябри. Зябрами дихають тільки личинки жаб. Кількість зябрових щілин не перевищує чотирьох, хоч у процесі розвитку їх закладається п'ять.

Легені жаби мають слабку альвеолярну структуру. Через відсутність грудної клітки вона не може, на відміну від інших наземних хребетних, втягувати повітря в легені за допомогою розширення грудної порожнини. Жаби, наприклад, нагнітають повітря за допомогою ніздрів і горла. При цьому ніздрі відкриваються, опускається горловий мішок, повітря втягується в неї. Потім ніздрі закриваються клапанами, відкривається гортанна щілина, ротове дно піднімається і штовхає повітря в легені. Поверхня легень у жаби дуже мала (співвідношення поверхні легень до поверхні шкіри становить приблизно 2:3). Шкірне дихання в жаби доповнюється диханням через капіляри піднебіння.

*Кровоносна система* замкнена. Серце трикамерне: складається з двох передсердь і одного шлуночка (рис.39). Передсердя розмежовуються суцільною перегородкою і сполучаються з шлуночком єдиним спільним отвором. У правому передсерді є отвір у венозну пазуху, яка з'єднується з артеріальним конусом. Від артеріального конуса (рис.40) бере початок черевна аорта, яка розгалужується на три пари артеріальних дуг. Перша пара сонних артерій, яка є гомологом першої пари зябрових артерій риб, несе артеріальну кров до голови. Друга пара - системна дуга аорти, від неї відходять підключичні артерії, які несуть змішану кров до плечового пояса і передніх кінцівок. Змішана кров до внутрішніх органів тече по спинній аорті, утвореній внаслідок з'єднання правої та лівої системних дуг. Третьою парою артеріальних дуг є парні легеневі артерії, що несуть венозну кров до легень. Від кожної легеневої артерії відходить велика гілка, по якій надходить венозна кров у шкіру, де відбувається її окиснення. Отже, венозна кров у жаб збагачується киснем не лише у легенях, а й у шкірі.

Венозна кров від голови рухається по зовнішній та внутрішній яремних венах (рис.41), які з'єднуються з шкірними та підключичними венами, утворюють праву і ліву передні порожнисті вени. Останні несуть змішану кров і впадають у венозний синус.

Із задніх кінцівок і тазової області венозна кров тече по декількох венах. Найбільші з них - стегнові та сідничні, які з'єднуються попарно і утворюють дві клубові вени. Ці вени проходять через нирки, де утворюють сітку капілярів. Далі кров рухається по виносних ниркових венах, які утворюють непарну задню порожнисту вену. Сюди ж надходить і кров із статевих органів. Задня порожниста вена пронизує печінку, з'єднуючись за її межами з двома короткими печінковими венами, і впадає у венозний синус.

Кров із кишечника збирається в підкишковій та черевній венах, які після злиття утворюють ворітну вену печінки.

Артеріальна кров із легень тече по легеневих венах, які впадають у ліве передсердя.

У жаби два кола кровообігу: малий і великий. Однак ці кола повністю не розділяються, оскільки в серці жаби лише один шлуночок, де артеріальна і венозна кров змішується. Таким чином, у всі органи (крім головного мозку) і тканини надходить змішана кров.

*Система травлення* проста. Ротовий отвір веде в широку ротоглоткову порожнину, куди відкриваються хоани, євстахієві труби, гортанна щілина і протоки слинних залоз. Секрет слинних залоз, який вперше виник в амфібій, змочує їжу і ротову порожнину, але не бере участі в травленні їжі. У ротовій порожнині знаходиться велика кількість дрібних конічних, злегка вигнутих зубів. Зуби беруть участь лише у затримуванні поживи: їжа заковтується цілою не подрібнюючись. На дні ротоглоткової порожнини в більшості амфібій розташований язик, який має власну мускулатуру. У жаби він прикріплений переднім кінцем до дна ротової порожнини, а задній залишається вільним, що дає змогу викидатись язикові назовні. Язик амфібій виділяє клейку речовину, необхідну для добування дрібних тварин. Ротоглоткова порожнина переходить у короткий стравохід, який продовжується слабо відмежованим шлунком, а той, у свою чергу, - кишечником. Останній поділяється на відділи: передній, середній і задній. Диференціація товстого і тонкого відділів кишечника виявлена слабо. Кишечник жаби довший, ніж у риб. У кишечнику безхвостих амфібій лежить підшлункова залоза. Печінка велика, має жовчний міхур. У жовчну протоку ведуть протоки підшлункової залози. Протока печінки впадає в дванадцятипалу кишку.

Своєрідну функцію в ковтанні їжі виконують очі. Коли до рота жаби потрапляє здобич, спеціальні мускули втягують очні яблука всередину, які при цьому прощтовхують корм у глотку.

Травна система жаби, за винятком появи язика і слинних залоз, не набула значного удосконалення, а деякі цінні надбання риб втратила.

*Нервова система.* Головний мозок видовжений і не має вигинів: його відділи лежать в одній площині (рис.42). Передній мозок має більші розміри, ніж у риб, він повністю розділяється на ліву і праву півкулі. Отже, в амфібій є мозкове склепіння - архіпаліум, властивий двоцилиним риbam. З нього розвивається кора великих півкуль вищих хребетних. Середній мозок порівняно менший, ніж у риб, у ньому добре розвинені зорові частки - округлі підвищення, які є центром локалізації важливих рефлексів: руху кінцівок, очних м'язів, дотику тощо. Проміжний мозок злегка прикритий спереду півкулями, ззаду - середнім мозком. Мозочок малий, розташований позаду середнього мозку, слабкий розвиток його, очевидно, пов'язаний із загальною малою рухливістю жаби і порівняно простими рухами тварини. Довгастиий мозок переходить у спинний. Зверху на ньому є ромбоподібна ямка - четвертий мозковий шлуночок. Від головного мозку відходять десять пар головних нервів, одинадцята пара не розвинена, а дванадцята знаходиться за межами черепа. Удосконалення будови кінцевого переднього мозку пов'язане зі зміною його функції.

*Органи чуттів* у жаби розвинені краще, ніж у риб, але ще недосконалі. У зв'язку з переходом до часткового життя на суші органи зору зазнали змін. Вони мають будову, подібну до органів зору наземних хребетних. Рогівка стала більш опуклою, ніж у риб; кришталик набув форми двоопуклої лінзи, що дозволяє тварині бачити на велику віддаль; функцію прийняття світла виконує сітківка. У процесі еволюції виникли пристосування, які захищають око від забруднення і пересихання, це - повіки (верхні, нижні та миготлива перетинка) і слізні залози. Акомодація, як і в риб, досягається скороченням в'язкого мускула, характерного для наземних хребетних. При цьому кришталик трохи висувається вперед, у риб - назад.

Світло для жаби - основне джерело інформації. Оскільки прозорість води часто недостатня для неї, у тварини розвинулася далекозорість (на відміну від риб). Жаби не сприймають нерухомих об'єктів. Це зумовило живлення лише рухомими, живими тваринами.

Очі розташовані так, що кожен з них сприймає окремий предмет.

*Органи слуху* мають складнішу будову, ніж у риб, вони пристосовані до сприймання звукових коливань. У зв'язку з цим зачаткова зяброва щілина (бризкальце), яка в риб розміщена між щелепною і під'язиковою дугами, перетворилася на новий відділ вуха, представлений порожниною, один кінець якої відкривається в євстахієву трубу, інший - відкривається назовні, де закривається тонкою барабанною перетинкою. У порожнині знаходиться кісточка - стремінце, вона одним кінцем дотикається до барабанної перетинки, другим - до зтягнутого перетинчастою перегородкою овального вікна. Останнє призначене для передачі коливань барабанної перетинки внутрішньому вуху. По євстахієвій трубі в середнє вуха ззовні надходить повітря, яке урівноважує внутрішній і зовнішній тиск на барабанну перетинку. Порожнина середнього вуха утворює вигин, вершина якого підходить до перетинчастого лабіринту внутрішнього вуха. Звукова хвиля, потрапляючи на барабанну перетинку, зумовлює її вібрацію. Ця вібрація через стремінце передається до перетинчастого лабіринту внутрішнього вуха.

Амфібії - перші з наземних тварин, у яких виник голосовий апарат. Він представлений голосовими зв'язками, що являють собою слизові оболонки, натягнуті на парні черпакуваті хрящі, які оточують гортанну щілину. При проходженні повітря голосові зв'язки напружуються і вібрують, утворюючи звук. Резонуючі мішки, що роздуваються на горлі самців, підсилюють звук.

*Органи нюху* в жаби більш досконалі, ніж у риб. Вони мають крім зовнішніх внутрішні ніздрі - хоани. Складність будови органів нюху виявляється і в зміні форми складок слизової оболонки. У риб і пуголовків жаб ці складки невеликі і розташовуються радіально, у дорослих жаб вони мають вигляд значно крупніших закручених горизонтальних виростів. Це збільшує чутливу поверхню органа. У земноводних відокремлюється частина нюхового мішка - самостійного органа нюху, характерного лише для наземних хребетних. Це *якобсонів орган*, очевидно, призначений для посилення нюху. У стінках органа нюху розміщені численні залози, які звожують слизову оболонку. Крім того, орган нюху набуває нової функції - дихання.

*Органи бічної лінії* являють собою три ряди маленьких сосочків епідермісу.

*Органи виділення* представлені парними нирками у вигляді плоских тіл червонуватого кольору, розташованих по боках хребта. Від них відходять сечоводи. Вони разом із сечовим міхуром відкриваються в клоаку. Сеча по сечоводах потрапляє в клоаку, далі - в сечовий міхур. Після наповнення останнього сеча виходить у клоаку і викидається назовні. Клубочки нирок, у яких відбувається виділення (дифузія) рідкої частини крові, порівняно великі і розраховані на виведення значної кількості рідини, а канальці, у яких відбувається повторне поглинання низькомолекулярних сполучень, іонів натрію і води (реабсорбція), малі. З кожного з 2000 клубочків нирки протягом години виділяється по  $0,0035 \text{ см}^3$  рідини, тобто продуктивність нирки -  $7 \text{ см}^3$  за годину. Після проходження через ниркові канальці кількість рідини значно зменшується (приблизно у 70 разів), її залишається всього  $0,1 \text{ см}^3$ .

У запасанні водою важливе значення мають підшкірні лімфатичні мішки і сечовий міхур. Отже, видільна система жаб ще недосконала. З черевного боку нирки розташовуються наднирники, які є залозами внутрішньої секреції.

*Статеві органи* в самців жаби представлені парними овальними сім'яниками, розташованими в нирках. Над кожним сім'яником розміщується жирове тіло, призначене для живлення сім'яників і розвитку в них сперматозоїдів. Восени жирові тіла великі, весною у зв'язку зі збільшенням сім'яників вони зменшуються. Копулятивних органів жаба, як і більшість амфібій, не має. Яєчники парні, дозрілі яйця потрапляють у порожнину тіла, а звідти - у лійкоподібні розширення парних яйцепроводів - мюллерові канали. Яйцепроводи відкриваються в клоаку. Отже, органи розмноження у жаб майже не зазнали перебудови, на відміну від інших систем органів.

Жаби – різностатеві тварини. Статевий диморфізм виявляється в розмірах тіла, барабанної перетинки, наявності резонаторів, забарвленні, розмірі п'яtkового бугра (мозолі).

У самців безхвостих амфібій внутрішній палець передніх кінцівок в основі має потовщення - мозоль, яка в період розмноження допомагає самцям утримувати самок під час запліднення. Більшість самців жаб мають голосові мішки - резонатори, які розташовуються по боках голови і відкриваються в роту порожнину біля кутів рота. У самців жаби резонатори при кваканні випинаються з боків, набуваючи вигляду кулеподібних міхурів.

*Скелет* жаб складається з черепа (рис.43), хребта (рис.44), поясів кінцівок (рис.45) і вільних кінцівок (рис.46).

Череп жаби складається з меншої кількості кісток, ніж череп риби, і, відповідно, значно менше важить (пристосування до наземного способу життя). У черепі земноводних розрізняють два відділи: осьовий, або невральний, та вісцеральний.

Вісцеральний череп набуває нових ознак.

Верхній відділ щелепової дуги приростає до осьового черепа (аутостилія). Верхній відділ під'язикової дуги (підвісок) перетворюється в слухову кісточку (стовпчик), один кінець якої дотикається до овального вікна слухової капсули,

другий - до барабанної перетинки. Нижній відділ під'язикової дуги разом із зябровими дугами утворює під'язиковий апарат.

Осьовий череп жаби платибазальний, тобто має широку основу. Він складається: з потиличного відділу, у якому залишилися лише бічні потиличні кістки (*occipitale laterale*) з двома суглобовими поверхнями; слухового відділу, де збереглася лише передньослухова кістка (*prooticum*); очного та нюхового відділів, кістки яких зрослися, утворюючи кільцеподібну кістку, - клиноподібно-нюхову (*sphenoethmoideum*). Зазнають помітних змін і покривні кістки черепа жаби, а саме: лобні кістки зростаються з тім'яними, утворюючи одну кістку лобно-тім'яну (*frontoparietale*); з'являється луската кістка (*squamosum*); до квадратної кістки приростає покривна, утворюючи квадратновеличну кістку (*quadratojugale*). Леміш у земноводних парний. Крім того, є носова (*nasale*) та клиноподібна (*parasphenoid*) кістки.

Значна частина мозкової коробки жаб хрящова. У первинній мозковій коробці розвиваються такі хондральні кістки: у потиличній ділянці - бічні потиличні кістки (*occipitale laterale*), що відповідають основній і верхній потиличним кісткам риб. У ділянці слухової капсули розвивається передньовушна кістка (*prooticum*), більша частина капсули залишається хрящовою; у передній частині очної ямки в безхвостих амфібій розвивається клиноподібно-нюхова кістка (*sphenoethmoideum*). Нюхова капсула зберігає хрящовий характер; покривних кісток небагато: тім'яні (*parietale*) і лобні (*frontale*), які зрослися в лобно-тім'яні. По боках задньої частини черепа розміщуються лускаті кістки (*squamosum*). Дно черепа вистилає парасфеноїд (*parasphenoideum*). Спереду від нього знаходяться парні лемішеві кістки (*vomer*). Дно черепа складається з кісток вісцерального скелета: піднебінних (*palatinum*) та крилоподібних (*pterygoideum*). Верхні щелепи утворені кістковою дугою, яка складається з передщелепних, або міжщелепних (*intermaxillare*), та верхньощелепних кісток (*maximallare*). Нижня щелепа представлена меккелевим хрящем, прикритим зубною (*dentale*) та кутовою (*angulare*) кістками. Череп з'єднаний з хребтом нерухомо за допомогою двох потиличних відростків.

У зв'язку із зникненням зябрової кришки і появою аутостилії під'язиково-щелепна кістка втратила роль щелепного підвіска і опори зябрової кришки, зменшилась у розмірах і перетворилася на слухову кісточку - стремінце (*stapes*).

Новий механізм дихання обумовлює певне розсування квадратних кісток, до яких прикріплюється нижня щелепа, що привело до утворення широкого плоского черепа і великого рота. Отже, череп жаби відрізняється від черепа риб слабким розвитком хондральних скостенінь і шкірних кісток, наявністю аутостилії, видозміною під'язикової дуги та зябрових дуг, перетворених частково на слуховий, частково на під'язиковий апарати, та редукцією зябрової кришки. Слабке скостеніння черепа свідчить про зближення земноводних з примітивними кістковими рибами.

Хребет у жаби, як і в інших земноводних, розчленований більше, ніж у риб, що пов'язано в першу чергу з напівводним - напівназемним способом життя. Він складається з кількох відділів: шийного, тулубового, крижового та хвостового, два з яких є новоутвореними (шийний, крижовий). Шийний відділ має один

хребець, на його невеликому тілі розташовуються дві зчленівні ямки, за допомогою яких хребець з'єднується з черепом. Наявність шийного відділу обумовлює рухливість голови, що важливо для тварин, оскільки на ній розташовуються органи чуттів. Підняття голови, крім того, обумовлює і дихальні рухи та відкриття рота. Кількість тулубових хребців – 7. Єдиний крижовий хребець має поперекові відростки, до яких причленовуються клубові кістки таза, утворюючи опору для тазових кісток. Хвостовий відділ представлений однією кісточкою - *уростилем* (*urostil*), яка ембріонально закладається у вигляді кількох хребців. Хребці процельні. Усі хребці, крім першого (шийного), мають поперечні відростки. Ребра переважно редуковані. Груднина має вигляд хрящової пластинки і з'єднана з поясом передніх кінцівок.

Пояси кінцівок у зв'язку з великим навантаженням на кінцівки жаби досягають значного розвитку. Плечовий пояс має вигляд дуги, кожна половина якої складається з таких елементів: верхня спинна частина представлена лопаткою (*scapula*) з широким надлопатковим хрящем, нижня складається з коракоїда (*coracoideum*) і розташованого перед ним прокоракоїда (*procoracoideum*). Ці елементи плечового пояса з'єднуються в точці прикріплення плечової кістки і утворюють зчленівну ямку. Попереду від місця з'єднання лівого і правого коракоїдів міститься передгруднина (*episternum*), позаду - груднина (*sternum*). Між передгрудниною і лопаткою в безхвостих розташована тонка паличкоподібна ключиця (*clavicula*). Плечовий пояс оточений зусіх боків м'язами. Грудної клітки у зв'язку з недорозвитком ребер немає.

Тазовий пояс характеризується значним розвитком спинного відділу, відсутнього в риб. Цей пояс утворений трьома парними елементами: клубовими, лобковими, сідничними кістками. Ці елементи утворюють вертлюжну ямку, де кріпиться голівка стегнової кістки. Міцність тазового пояса збільшується внаслідок появи крижового хребця.

Скелет вільних кінцівок жаби істотно відрізняється від скелета плавців риб видовженістю кісток, почленованістю на окремі відділи, які рухомо з'єднані між собою. Кінцівки земноводних п'ятипалі з кулеподібними суглобами, побудовані за принципом складних тричленистих важелів. Така будова кінцівок забезпечує утримання тіла над твердим субстратом під час руху тварин. Кінцівки риб нагадують прості одночленисті важелі, що переміщуються лише відносно корпусу тіла. П'ятипала кінцівка земноводних складається з трьох відділів. У передній кінцівці розрізняють плечову кістку (*humerus*), передплечову (*antebrachii*) що утворилися внаслідок злиття ліктьової (*ulna*) і променевої (*radius*), та кістки кисті, куди входить зап'ястя (*carpus*), п'ястя (*metacarpus*), та фаланги пальців (*falanges digitorum*). Задня кінцівка складається також з трьох відділів: стегно (*femur*), гомілкорова кістка (*cruris*), яка утворилася внаслідок злиття малої (*fibula*) та великої (*tibia*) гомілкових кісток, і стопи, куди входять заплесна (*tarsus*), плесна (*metatarsus*) та фаланги пальців (*falanges digitorum*). Парні кінцівки в амфібій, як і в інших наземних, гомологічні парним плавцям їхніх предків. Важливою особливістю скелета амфібій є те, що кістки в них трубчасті, полегшені, заповнені кістковим мозком, де відбувається кровотворення.

### *Відмінні ознаки будови тонкохребцевих земноводних*

У групу тонкохребцевих земноводних об'єднуються тварини на основі типу будови хребців, які утворилися за рахунок гіпоцентру і плевроцентрів. У черепі відсутня міжскронева кістка. Надскронева кістка не торкається задньолобної. Ці тварини втратили верхню й нижню потиличні кістки, а також клиноподібну кістку.

### *Відмінні ознаки будови безногих земноводних*

Парні кінцівки і пояси кінцівок відсутні. Немає хвоста. Втрачено барабанну перетинку і середнє вухо. Очі приховані під шкірою або, навіть, під кістками. Дуже розвинені органи дотику та нюху. На голові розміщені невеличкі щупальця. Під шкірою в багатьох видів збереглася кісткова луска. Добре розвинені покривні кістки і нижні ребра. Хребці амфіцельного типу. У серці між передсердями неповна перегородка.

### *Відмінні ознаки будови хвостатих земноводних*

Хвостаті мають подовжений тулуб, добре розвинений хвіст. Хребці амфіцельного або опістоцельного типу. Справжніх ребер немає, але утворюються короткі верхні ребра. Плечовий пояс у більшості хрящовий. Ключиця відсутня. Ліктьові, променеві, а також великі і малі гомілкові кістки не зростаються між собою, квадратно-скулова кістка відсутня. Лобні і тім'яні кістки не з'єднані. Барабанна порожнина і барабанна перетинка вторинно втрачені. Багато видів поряд із нижньою порожнистою веною зберігають задню кардинальну вену. У нижчих хвостатих перегородка між передсердями неповна.

## **Клас ПЛАЗУНИ - РЕПТИЛІА**

### *Загальна характеристика.*

Плазуни, або рептилії, - перші справжні наземні хребетні тварини. Суха шкіра майже не має залоз. Зовнішні шари епідермісу роговіють, тобто на шкірі з'являються рогові лусочки, щитки, які надійно захищають тіло від висихання. У деяких видів під лусочками залягають кісткові бляшки, що розвиваються як шкірні окостеніння в кутисі. Найпростішою формою луски є горбочки або горбкувата луска (гатерія, гекон, хамелеон). Дихання тільки легенева. Процес дихання обумовлюється рухами грудної клітки.

Серце трикамерне, має два передсердя та один шлуночок, у якому розвинена неповна перетинка. У крокодилів серце чотирикамерне, як у птахів, ссавців. Від серця відходять три самостійні судини: права й ліва дуги аорти та загальна легенева артерія. Метанефричні нирки забезпечують виділення та водний обмін. У порівнянні з амфібіями збільшуються півкулі та мозок. Утворюється нова мозкова кора великих півкуль - неопаліум, але вона



представлена дуже тонким прошарком. Від мозку відходять 11 пар головних нервів і починає відокремлюватись 12-та пара, яка знаходиться в межах головного мозку.

Скелет повністю костеніє. Осьовий скелет плазунів поділяється на 5 відділів: шийний, поперековий, грудний, крижовий та хвостовий. Видовження шиї й два спеціалізовані шийні хребці забезпечують високу рухомість голови. У багатьох представників розвивається стрептостилія. Ребра добре розвинені, з'єднані з грудниною. Кінцівки п'ятипалого типу з інтеркарпальним й інтертарзальним зчленуваннями.

Череп має міцний покрив з накладних кісток, які утворюють виличні дуги, характерні для вищих хребетних, та один потиличний виріст. З'явилися нові кістки черепа: поперечна (з'єднує крилоподібну й верхньощелепну) і стовпчаста (з'єднує крилоподібну й тім'яну). Череп тропі базальний, аутостилічний.

До примітивних особливостей плазунів як наземних хребетних слід віднести дві дуги аорти, змішану кров у артеріях тулубового відділу, низький рівень обміну речовин і непостійну температуру тіла. Порівняно з амфібіями загальний рівень життєдіяльності рептилій більш високий. Населяють різноманітні місця в теплих та помірних широтах. Частина видів повторно перейшла до водного способу життя. Зберігається пойкилотермія. Пристосувальні особливості рептилій до життя на суші проявляються в зовнішній та внутрішній будові й характері ембріонального розвитку. Будова яйця зазнала зміни: з'явилась яйцева оболонка. На відміну від яєць амфібій, де основним джерелом енергії є білки, у яйцях рептилій цю функцію виконують жири, які, розпадаючись, утворюють вуглекислий газ і воду.

### *Систематика класу*

Клас ПЛАЗУНИ, або РЕПТИЛІЇ - REPTILIA

Підклас АНАПСИДИ - ANAPSIDA

Ряд ЧЕРЕПАХИ - TESTUDINES

Підклас ЛЕПІДОЗАВРИ - LEPIDOSAURIA

Ряд ДЗЬОБОГОЛОВІ - RHYNCHOSERPHALIA

Ряд ЛУСКАТИ - SGUAMATA

Підряд ХАМЕЛЕОНИ - CHAMAELAELEONTES

Підряд ЯЩІРКИ - SAURIA

Підряд АМФІСБЕНИ - AMPHISBAENIA

Підряд ЗМІЇ - OPHIDIA (SERPENTES)

Підклас АРХОЗАВРИ - ARCHOSAURIA

Ряд КРОКОДИЛИ - CROCODILIA

### *Будова плазунів на прикладі ящірки звичайної, або прудкої*

Ящірка звичайна, або прудка (*Lacerta agilis*), є представником родини СПРАВЖНІХ ЯЩІРОК (LACERTIDAE), підряду ЯЩІРОК (LACERTILIA, SAURIA), ряду ЛУСКАТИХ (SGUAMATA), підкласу ЛЕПІДОЗАВРИВ (LEPIDOSAURIA), класу

ПЛАЗУНІВ (REPTILIA), надкласу ЧЕТВЕРОНОГИХ (TETRAPODA), розділу ЩЕЛЕПНОРОТИХ (GNATHOSTOMATA), підтипу ХРЕБЕТНИХ (VERTEBRATA), типу ХОРДОВИХ (CHORDATA) (рис. 47).

Тіло ящірки поділяється на голову, шию та тулуб, що переходить у довгий хвіст. Передні й задні кінцівки закінчуються п'ятьма пальцями, кожний з яких має короткий роговий кігтик. На передній частині голови розташований порівняно великий рот, трохи вище - парні ніздрі, а ще вище - очі, які мають верхні й нижні повіки та мигальну перетинку. На боках голови є заглиблення, затягнуті барабанною перетинкою, що являє собою складову середнього вуха. На межі між тулубом і хвостом розташована клоака у вигляді поперечної щілини. В основі хвоста під шкірою містяться своєрідні мішки, пронизані кровоносними судинами, - копулятивні органи, які можуть випинатися через клоакальний отвір.

*Шкірні покриви* тіла ящірки, як і інших рептилій, складаються з епідермісу й власне шкіри (рис. 48). За рахунок епідермісу утворюються рогові лусочки, щитки, пластинки. У більшості ящірок (як і змій) луска має вигляд невеличких пластинок, розташованих правильними рядами так, що передні лусочки своїми задніми кінцями накладаються на наступні. На нерухомих ділянках тіла (голові, спині тощо) у багатьох ящірок розвиваються великі рогові пластинки - щитки.

Отже, у зв'язку з переходом рептилій до наземного способу життя відбулось зроговіння шкіри, яке привело до того, що теплорегуляція організму за допомогою випаровування вологи з поверхні тіла, як і участь шкіри в диханні, стали неможливими. Зроговіння шкіри й втрата її дихальної функції тісно пов'язані з досконалішим порівняно з амфібіями розвитком легеневого дихання.

*М'язова система* ящірки (рис.49) у зв'язку з наземним способом життя зазнає дальшої диференціації. М'язи тулуба поділяються на три групи. Вздовж хребта розміщуються короткі міжхребцеві, так звані поперечноостисті м'язи. Зовні від них - довгі м'язи, а вздовж ребер - сакроспінальна система, або клубовореберні м'язи. У зв'язку з появою грудної клітки розвивається реберна мускулатура, яка складається з чотирьох шарів м'язів: двох зовнішніх та двох міжреберних. На череві є прямі та черевні м'язи, які зберігають сегментацію (рис.49).

*Органи дихання.* Під час ембріонального розвитку зябровий апарат не формується й газообмін у зародка, який знаходиться в яйці, здійснюється за допомогою судин алантоїса та жовткового мішка. У дорослих ящірок дихання легеневе. Шкірного дихання у зв'язку з появою рогового покриву немає.

Форма легень мішкоподібна, внутрішня поверхня їх збільшується за рахунок складної сітки перегородок, яка поділяє порожнину легень на велику кількість дрібних комірок (рис.50). За рахунок такої структури легень у ящірок удосконалюється процес газообміну. Гортанна щілина веде до гортанної камери, яка підтримується двома хрящами: непарним перснеподібним і парним черпакуватим. Від гортані відходить довга трахея, яка поділяється на бронхи. На відміну від амфібій ящірки не заковтують повітря ротом, а втягують у легені й виштовхують назад за допомогою грудної клітки, дихальні рухи якої зумовлені рухом ребер та діяльністю м'язів. Подібний тип дихання властивий вищим

хребетним. Отже, легені рептилій мають більш складну будову, ніж легені амфібій, механізм їх вентиляції також досконаліший, оскільки в ньому бере участь грудна клітка, об'єм якої в процесі дихання змінюється.

*Кровоносна система* ящірки має ряд прогресивних рис порівняно з кровоносною системою амфібій. Це пов'язано, у першу чергу, з наземним способом життя. Серце у ящірки (див. рис. 51) трикамерне, проте в ньому значно краще розмежовується венозна й артеріальна кров. Крім повної перегородки між передсердями, є неповна перегородка в шлуночку, яка при систолі може розділяти його надвое. Артеріального конуса й венозного синуса в ящірок немає (див. рис. 52). Артеріальна система має ряд особливостей. Найважливіша з них полягає в тому, що артеріальний стовбур поділений на три самостійні судини, які відходять від різних частин шлуночка. Із правої частини, що містить венозну кров, виходить легенева судина, яка ділиться потім на праву й ліву легеневі артерії. Від лівої частини, що містить артеріальну кров, - права дуга аорти, від якої, у свою чергу, відгалужуються сонні та підключичні артерії. Від середини шлуночка відходить ліва дуга аорти, яка, обійшовши серце, з'єднується з правою дугою аорти й утворює спинну аорту. У зв'язку з таким диференціюванням артеріальних судин у легеневі артерії надходить тільки венозна кров, а в праву дугу аорти - артеріальна кров. У лівій дузі аорти й спинній аорті збирається змішана кров. Отже, голова й передні кінцівки тіла одержують більш окиснену кров, а внутрішні органи і задня частина тіла, внаслідок вливання змішаної крові, - менш окиснену.

Венозна система характеризується початком редукції ворітної системи кровообігу нирок і редукцією задніх кардинальних вен. З хвостового відділу кров тече у хвостову вену, яка на ділянці клоаки поділяється на дві тазові вени. Дві окремі ворітні вени нирок об'єднуються в черевну вену, яка впадає в печінку, де створює ворітну систему судин. Вени, що виносять кров з нирок, утворюють основну венозну судину тулуба - задню порожнисту вену. Вона тягнеться під хребтом і впадає в праве передсердя. До задньої порожнистої вени приєднується печінкова вена. Від голови кров надходить у парні яремні вени, які, з'єднавшись з парними підключичними венами, утворюють ліву й праву передні порожнисті вени, що впадають у праве передсердя. У ліве передсердя несуть кров легеневі вени. У деяких видів плазунів вони перед впаданням у серце об'єднуються в одну судину.

У плазунів будова *органів травлення* складніша, ніж у земноводних. Ротова порожнина в ящірок більш помітно відмежована від глотки. На дні ротової порожнини прикріплений рухомий мускулистий язик, здатний легко викидатись. Ротові залози розвинені краще, ніж у амфібій. Розширення кормової бази зумовило незначну диференціацію зубного апарату. Зуби розташовуються на верхньощелепних, міжщелепних, крилоподібних і нижньощелепних кістках. У ящірки зуби дрібні, пристосовані до захоплення й подрібнення різних безхребетних. Від ротової порожнини починається вузька глотка, яка переходить у більш-менш подовжений стравохід. Шлунок характеризується наявністю добре розвинутої мускулатури. Зачаткова сліпа кишка знаходиться між товстим і тонким відділом кишечника. Підшлункова залоза розташовується в першій петлі кишечника. Дволопатева печінка має жовчний міхур, жовчна протока печінки

впадає в кишечник приблизно в тому самому місці, де й протока підшлункової залози. Кишковий канал відкривається в клоаку. Отже, травний тракт, залишаючись досить примітивним, у рептилій все-таки більш диференційований, ніж у земноводних, що дає можливість краще засвоювати їжу.

*Нервова система* ящірки внаслідок непростих умов існування й рухливого способу життя характеризується більшою складністю (рис.53). Високого рівня розвитку досягає головний мозок, особливо його великі півкулі. Вони вкриті шаром сірої мозкової речовини - корою, якої немає в нижчих тварин. Кора ще слаба й більша частина переднього мозку складається із смугастих тіл. Значно розвинуті первинне мозкове склепіння - архіпаліум, епіфіз і тім'яний орган. Крім того, закладається вторинне мозкове склепіння - неопаліум. Проміжний мозок розвинений слабо. Його бічні стінки потовщені. Вони утворюють так звані зорові горби. Середній мозок розвинений добре. Зовні він має вигляд двох здорових часточок - двогорбкового тіла. Мозочок більший, ніж у земноводних, краще розвинена його кора. Довгастий мозок має характерний для всіх вищих хребетних вигин у вертикальній площині. Черепних нервів - 12 пар. Кращий розвиток нервової системи рептилій зумовлений сухопутним способом життя.

*Органи чуттів.* Механічні подразнення ящірка сприймає за допомогою особливих дотикових плям, які являють собою групи окремих дотикових клітин, що розміщені під епідермісом. Органів бічної лінії ця тварина не має. У багатьох ящірок на лусці голови й тулуба є так звані дотикові волоски, утворені видозміненими зроговілими клітинами епідермісу. Ящірки обмацують різні предмети за допомогою висунутого язика. Органи смаку в плазунів розвинені дуже слабо. Вони представлені смаковими бруньками, розташованими в різних місцях ротової порожнини. У будові органів нюху (рис.54) спостерігається диференціювання середньої частини нюхового ходу на нижній (дихальний) і верхній (власне нюховий) відділи. На початку нюхового ходу виявлене відокремлене розширення - яacobсонів орган. Це звивиста і сліпо закінчена порожнина, яка відходить від покрівлі рота. Вона призначена для сприймання запахів їжі, що знаходиться в роті. Нижній відділ, що відкривається в глотку, являє собою носоглотковий хід.

Орган слуху складається з внутрішнього й середнього вуха. Середнє вухо має лише одну слухову кістку - стремінце. Перетинчастий лабіринт диференційований, у ньому вже спостерігається відокремлення завитків.

З усіх органів чуттів у ящірки органи зору є найбільш розвиненими. Очі побудовані за загальним для хребетних тварин принципом; їм властива здатність до подвійної акомодациї, яка є вже більш досконалою. При акомодациї війковий м'яз, що має поперечносмугасту мускулатуру, не лише переміщує кришталик, але й змінює його форму. В умовах наземного середовища це має велике значення, адже око пристосовується до розглядання предметів, що знаходяться на різній віддалі. Очі закриваються рухомими повіками. Нижня повіка досить велика й рухлива. Вона покриває все очне яблуко. Верхня повіка найчастіше являє собою лише малорухливу шкірну складку. У більшості ящірок є також і третя повіка, так звана мигальна перетинка.

*Органи розмноження.* Статеві залози мають вигляд парних отворів, які розташовані в порожнині тіла по боках хребта. Сім'яники округлі, до них прилягають великі придатки. Сім'япроводи з'єднуються з сечоводами поблизу місця впадання їх у клоаку. Канальці сім'яних придатків впадають у вольфів канал, який виконує роль сім'япроводу. Усі рептилії, крім гатерії, мають парувальні органи. У ящірок вони являють собою парні вирости на задній стінці клоаки, які в період збудження вивертаються назовні. У самок як яйцепровід функціонує мюллерів канал. Це парна тонкостінна трубка, яка одним кінцем - лійкою - відкривається в порожнину тіла, а другим - у клоаку. Запліднення в ящірки внутрішнє.

Отже, наземний спосіб життя значно вплинув на внутрішню будову ящірки. У процесі еволюції в рептилій з'явився ряд особливостей: виникли копулятивні органи, які обумовили внутрішнє запліднення, розвинулись залози в нижній частині яйцепроводів, що формують шкірясті або шкаралупові оболонки яйця. Перехід до повного легеневого дихання ускладнив будову кровоносної системи. Ці та інші ознаки тісно пов'язані з удосконаленою будовою головного мозку й складнішою поведінкою рептилій порівняно з амфібіями.

*Органи виділення* представлені досить складно побудованими метанефричними нирками. Вони являють собою відносно невеликі компактні тіла, розташовані в тазовій ділянці; складаються із значної кількості видільних каналців, що починаються овальними капсулами, оточеними густою сіткою кровоносних судин. У цих капсулах відбувається фільтрація крові (з неї виділяються продукти обміну). Тулубові нирки, характерні для амфібій, розвиваються лише в ембріоні ящірки, а далі атрофуються й замінюються на тазові. У самок атрофія тулубових нирок повна, у самців зберігається їх передня частина, через яку проходять сім'яносні канали сім'яників. Ця частина нирки утворює придаток сім'яника. Сечоводи відкриваються в клоаку, звідки сеча потрапляє в сечовий міхур, розміщений на черевному боці тіла ящірки. Сеча в рептилій має кашоподібну консистенцію. Основним продуктом білкового обміну є сечова кислота, яка погано розчиняється у воді.

*Будова скелета ящірки.* Скелет ящірки складається з осьового скелета, черепа, поясів кінцівок та вільних кінцівок.

До *осьового скелета* входять такі відділи: шийний, тулубовий (в т. ч. грудний, крижовий), поперековий та хвостовий. Тіла хребців спереду угнуті, а позаду - опуклі (процельні). Шийний відділ має різну кількість хребців (8 і більше). Перший шийний хребець називається атласом, або атлантом. Він має два отвори. Верхній отвір призначений для з'єднання головного мозку із спинним, у нижній заходить зубоподібний відросток другого шийного хребця - епістрофея. Атлас обертається навколо цього відростка, що й забезпечує високу рухомість голови. Число хребців у тулубі різне для різних видів. У ящірки їх 22. До хребців грудного відділу прикріплюються ребра, перші п'ять з них з'єднані з грудниною. Так утворюється грудна клітка, властива всім плазунам, крім змій. Вона захищає легені, серце й разом із міжреберними м'язами відіграє важливу роль у диханні. Поперековий відділ не має вільних ребер. Він характеризується значним розвитком поперечних відростків, до яких прирастають рудиментарні ребра.

Крижовий відділ складається з двох хребців, до поперечних відростків яких причленовується таз. У хвостовому відділі налічується кілька десятків хребців. Передні мають остисті та поперечні відростки й рудиментарні ребра. Кінцеві хвостові хребці втрачають відростки й набувають паличкоподібної форми.

*Плечовий пояс* ящірки (рис.55) має ті самі елементи, що й плечовий пояс амфібій. Черевна частина представлена коракоїдами із зчленівними ямками для плечових кісток. Спинна частина пояса складається з лопатки й надлопаткового хряща. Коракоїд з'єднаний з грудниною, попереду нього знаходиться ключиця. Груднину з ключицею зв'язує хрящеподібний надгруднинник - тонка накладна кістка, яка має форму хреста. Плечовий пояс у рептилій значно міцніший, ніж в амфібій, що обумовлюється зростанням ребер з хрящовою грудниною, і більше пристосований до пересування по суші.

*Тазовий пояс* складається з трьох парних кісток: клубової, сідничної та лобкової, зчленованих між собою (рис.56). У місці зчленування утворюється вертлюжна западина, призначена для прикріплення головки стегна. Клубова кістка кожним боком причленовується до поперечних відростків крижових хребців. Тазовий пояс у рептилій міцніший, ніж в амфібій, оскільки його елементи зрослися не з одним, а з двома крижовими хребцями.

*Скелет вільних кінцівок* ящірки ( див. рис.57) подібний до скелета кінцівок п'ятипалого типу, характерних для амфібій. Відрізняється від нього лише відносно видовженими елементами плеча, передпліччя, стегна, гомілки й меншими за площею кінцевими відділами (ступнею та кистю). Крім того, змінюється положення деяких частин кінцівки відносно всього тіла або окремих його елементів. Якщо в нижчих наземних спостерігається відмінність у розташуванні передпліччя й гомілки, то у вищих - у розміщенні частин плечового й стегнового відділів.

*Череп* ящірки (див. рис. 58) повністю складається з кісток і лише в ділянках слухового та нюхового відділів збереглися залишки хряща. Велика кількість шкірних кісток формують покрівлю мозку, боки та дно черепа. Потилична ділянка черепа утворена чотирма кістками хондрального походження: верхньопотиличною, основною потиличною й двома бічними потиличними. Усі ці кістки оточують потиличний отвір, під яким розміщується непарний потиличний виріст. Попереду основної потиличної лежить основна клиноподібна кістка, яка бере участь в утворенні дна черепа. Парасфеноїд як основна кістка розташовується біля переднього кінця основної клиноподібної кістки. У ділянці слухових капсул є три пари кісток. Одна з них - передньовушна - залишається вільною, а дві інші зростаються з сусідніми кістками: завушна - з боковою потиличною, верхньовушна - з верхньопотиличною. Із покривних кісток дна черепної коробки добре виражені леміші. Покрівля черепа утворена такими парними накладними кістками: носовими, передлобовими, лобовими, задньолобовими, тім'яними та непарною тім'яною, що має отвір для тім'яного органа. Боки черепа складаються з численних накладних кісток: непарної міжщелепної, парних верхньощелепних, надочних, виличних, лускатих.

Піднебінноквадратний хрящ зазнає певних перетворень. У його задньому відділі розвивається хондральне окостеніння, що приводить до утворення

квадратної кістки. Верхнім кінцем квадратна кістка зв'язана з черепною коробкою, знизу до неї причленовується нижня щелепа. Із шкірних кісток піднебінноквадратного хряща наявні такі парні кістки: піднебінні, крилоподібні, стовпчасті та поперечні. Останні характерні лише для плазунів. Нижня щелепа, гомологічна меккелівому хрящу, складається із зчленівної кістки, яка приєднується до квадратної, і кількох накладних кісток, які охоплюють меккелів хрящ: зубної, кутової, надкутової, вінцевої та пластинчастої. У верхньому відділі під'язикової дуги наявна, як і в земноводних, слухова кісточка - стремінце. Остання частина вісцерального скелета представлена під'язиковим апаратом, який складається з непарної хрящової пластинки й трьох пар рижків.

### *Особливості будови скелета інших плазунів.*

*Загальна характеристика черепа плазунів.* Існують деякі структурні особливості черепа рептилій, типові для певних груп. Однією з них є будова виличної області. У давніх плазунів зовнішня бокова покрівля черепа у виличній області мала вигляд суцільного панцира, у якому зверху були отвори для ніздрів, очей і тім'яного органа (стегальний череп). У всіх морських черепахах (р. *Chelone*) та деяких сухопутних дуги не утворюються, виличні, тім'яні та заочноямкові кістки з'єднані. Тип черепа, у якому немає справжніх виличних ям і обмежуючих їх дуг, називається анапсидним. Рептилії, які мають такий череп, складають групу анапсид (викопні котилозаври та їх безпосередні потомки - черепахи).

У процесі подальшої еволюції (рис. 59) череп плазунів усе більше полегшувався, зокрема шляхом утворення виличних отворів, названих виличними западинами або виличними ямами. У одних рептилій виникли два отвори в скроневої області: бокова скронева яма й верхня скронева яма. У результаті утворилися 2 кісткові містки: нижня вилична дуга, розташована під нижньою скроневою ямою, і верхня вилична дуга, що розділяє нижню й верхню скроневи ями.

Нижню виличну дугу утворюють вилична (*jugale*) і квадратно-вилична (*quadrato-jugale*) кістки, а верхню - очноюямова (*postfrontale*) і луската (*squamosum*) кістки.

Плазуни, які мають обидві виличні дуги, складають групу діапсид. Із сучасних форм до неї належать гатерія й крокодили, із вимерлих - динозаври та птерозаври. У ящірок залишилася тільки верхня вилична дуга, а нижня редукувалася. У змії редукувалися обидві дуги.

У деяких плазунів (вимерлих) є одна вилична яма й одна дуга, яка складається із елементів нижньої (виличної кістки) і верхньої (лускатої кістки) дуг. Така дуга називається змішаною, а тварини, у яких вона є, належать до групи синапсида. Із сучасних черепахах роду *Еміс*, наприклад болотяна черепаха (*Emys orbicularis*) має одну виличну западину й одну дугу, яка утворена позаду виличною кісткою, у середній частині - квадратно-виличними кістками, попереду - заочноямковою кісткою. Таким чином, це дуга змішаного типу (*Synapsida*). Така ж дуга наявна в м'якошкірястих черепахах.

Заочноямкові кістки не беруть участі в утворенні дуги, яка складається попереду із виличних і квадратно-виличних кісток, а в задній частині - із виличної кістки.

Таким чином, залежно від наявності та кількості скроневих дуг розрізняють декілька типів черепів:

- а) анапсидний (котилозаври, іхтіозаври, шкірясті, морські та наземні черепахи);
- б) синапсидний (плезіозаври, пелікозаври, тероморфи);
- в) несправжній синапсидний - наявність несправжньої виличної потиличної ями та змішаної скроневої дуги (болотяні та м'якошкірясті черепахи);
- г) діапсидний - відсутність редукції (динозаври, птерозаври, крокодили, гатерія);
- д) діапсидний монозігальний - відсутність верхньої та нижньої скроневих дуг внаслідок редукції (сучасні ящірки, амфісбени);
- е) діапсидний азигальний - відсутність верхньої або нижньої скроневої дуги внаслідок редукції (змії).

Скелет *черепахи* (рис. 60), на перший погляд, різко відрізняється від скелета інших плазунів. Найхарактернішою ознакою цих тварин є кістковий панцир, який складається з двох щитів. Верхній, спинний щит опуклий, а нижній, черевний - плоский. Перший називається карапаксом (carapax), другий - пластроном (plastron). Ці щити з'єднані між собою, але мають отвори для голови, кінцівок і хвоста. Спинний щит складається з ряду невеликих пластинок, що зрослися з хребцями. По обидва боки від них розміщуються великі реберні, або костальні, пластинки, які прирастають до ребер, а по краю щита розташовуються крайові, або маргінальні, пластинки. Передня непарна крайова пластинка, яка є продовженням невральних пластинок, називається шийною (nuchale), а задня непарна крайова пластинка - хвостовою (rudale).

Черевний щит, утворений великою непарною кісткою (endoplastron), гомологічний надгруднині (episternum). Парні передні пластинки (epiplastron) відповідають ключицям, а розташовані за ними парні пластинки - черевним ребрам (hyoplastron, hypoplastron, хуphiplastron). Карапакс і пластрон покриті роговими щитками (за виключенням м'якошкірястих), межі яких не відповідають межам кісткових пластинок, що забезпечує закріплення панцира.

Череп цих тварин характеризується відсутністю справжніх виличних ям (група анапсиди). У боковій стінці покрівлі черепа є велика порожнина - несправжня вилична яма, що обмежена змішаною вилицеподібною дугою, до складу якої входять задньолобова (postfrontale), квадратно-вилична (quadratojugale) і луската (squamosum) кістки. У потиличному відділі є всі 4 потиличні кістки - верхня (supraoccipitale), парні бокові (occipitale laterale) і основна потилична (basioccipitale). Характерний непарний потиличний виріст (condylus occipitalis). Покрівлю черепа утворюють тім'яні (parietale), лобові (frontale), передлобові (frontale) і задньолобові (postfrontale) кістки. Збоку черепа розташовуються передщелепні (praemaxillare), верхньощелепні (maxillare), виличні (jugale), квадратно-виличні (quadratojugale), квадратні (quadratum) і лускаті (squamosum) кістки. Дно черепа утворено основною клиноподібною



(basisphenoideum), парною крилоподібною (pterygoideum), парними піднебінними (palatinum) кістками і непарним лемішем (vomer). Нижня щелепа складається із зубної (dentale), зчленівної (articulare), кутової (angulare), надкутової (supraangulare) і вінцевої (coronare) кісток.

Характерною особливістю будови черепа черепахи є відсутність зубів, які заміщені роговими пластинками з гострими краями. Квадратна кістка з'єднана з черепом нерухомо (леонімостилія).

Плечовий пояс черепахи утворений тільки двома кістками - лопаткою (scapula) і коракоїдом (coracoideum). Лопатка своїм дорзальним кінцем з'єднується за допомогою зв'язки з внутрішньою поверхнею карапакса. Вона забезпечена великим черевним акроміальним відростком, який як і коракоїд, закінчується вільно.

Тазовий пояс складається з двох симетричних половин, з'єднаних посередині хрящем. Кожна частина утворена трьома кістками: клубовою (ilium), сідничною (ischium) і лобковою (pubis). Кінцівки черепахи мають типову для наземних хребетних будову.

Скелет *крокодила* за своєю організацією нагадує скелет вимерлих рептилій і в деякій мірі скелет сучасних птахів. Це найбільш високоорганізована група сучасних плазунів, які мають багато пристосувань до напівводного способу життя. Будова черепа цієї тварини (рис. 61) характеризується подовженими передщелепними (praemaxillare), довгими щелепними (maxillare) і носовими (nasale) кістками. Лобові кістки злилися в одну непарну, так як і тім'яні. Перед лобовою кісткою розташовуються парні передлобові (praefrontale) кістки. Попереду очних ямок знаходяться парні слізні (lacrimale) кістки. У потиличному відділі є чотири потиличні кістки та один потиличний виріст.

Характерною особливістю вісцерального черепа крокодила є утворення вторинного кісткового піднебіння за рахунок розростання піднебінних відростків міжщелепних, верхньощелепних, а також піднебінних кісток. Воно поділяє порожнину рота на верхній відділ, або носоглотковий хід, і нижній відділ - власне ротову порожнину. Внутрішні отвори ніздрів відкриваються не безпосередньо в ротову порожнину, а в носоглотковий хід, який з'єднується з глоткою. Вторинні хоани віднесені назад і розташовані в крилоподібних кістках поверх гортані. Утворення вторинного твердого піднебіння пов'язано із способом життя крокодила: пряме сполучення гортані з хоанами дає можливість дихати в процесі приймання їжі, а також у той час, коли ротова порожнина заповнена водою (останнє відбувається тоді, коли тварина відпочиває на мілководді, виставивши з води ніздрі, які знаходяться на підвищеннях).

Череп у крокодила діапсидного типу (наявні дві виличні дуги). Він характеризується нерухомістю квадратних кісток. Зуби розташовуються в спеціальних заглибинах - альвеолах (текодонтний тип) - лише на міжщелепних, верхньощелепних і зубних кістках.

Більш чітко, ніж у інших плазунів, виявлений поділ хребта на відділи. Шийний відділ має 9 хребців, тулубовий - 15-18, крижовий - 2-3, хвостовий - до 40. Всі хребці процельні. Плечовий пояс складається лише з лопатки й коракоїда (ключиця відсутня).

Скелет *змій* також має специфічні особливості. Хребет складається з великої кількості однакових хребців (141-435 штук). Він дуже гнучкий і рухливий, що дозволяє зміям плазувати за допомогою вигинання тіла. Хребет поділяється лише на 2 відділи: тулубовий і хвостовий. Усі тулубові хребці мають рухомі ребра, які з'єднуються з черевними щитками. Кінцівки, як правило, відсутні. Тільки в сліпців (*Typhlopidae*) наявні залишки таза (по одній маленькій кісточці з кожної сторони тулуба), а в удава залишки задніх кінцівок (по дві кісточки з кожного боку тулуба, основну з яких вважають стегном, а дистальну - гомілкою). Крім цього, в удавів наявні рудименти сідничних кісток таза.

Привертає увагу своєрідна структура черепа змії (рис. 62). Перша особливість його будови - відсутність виличних дуг (азігальний тип черепа). Череп має полегшену ажурну конструкцію. Другою дуже характерною рисою є специфічна структура щелепного апарату (рухомими є квадратні, піднебінні, поперечні кістки), яка дає можливість широко відкривати рот. Це дозволяє змії ковтати велику здобич (значно більшу, ніж розмір її голови). Потиличний відділ складається з 4 потиличних кісток і одного потиличного вироста. У вушному відділі є передньовушна кістка. Луската й квадратна кістки мають вигляд рухомих стовпчиків. Із задньою нижньою частиною квадратної кістки зчленовуються довга крилоподібна та піднебінна кістки. Поперечна кістка (*transversum*) є зв'язуючою ланкою між крилоподібною та щелеповою. Нижня щелепа представлена зубною, кутовою і зчленівною кістками.

Череп неядовитої змії різко відрізняється від черепа ядовитої. В останньої піднебінно-крилоподібна дуга за допомогою короткої поперечної кістки зчленовується з довгими щелеповими кістками, які містять зуби. З останніми з'єднується фіброзна тканиною коротка непарна передньощелепна кістка. Таким чином, виличні та кутові кістки утворюють колінчастий важіль, який дозволяє нижній щелепі відходити від черепа. Завдяки розтягненню еластичних зв'язок між окремими частинами щелепного апарату, рот відкривається дуже широко. У черепі ядовитої змії є укорочені порожнисті щелепові кістки, які ніби шарніром зв'язані з передньоочними кістками. Передньощелепна кісточка утворює одиничний виступ. Задня поверхня кожної щелепної кістки рухомо з'єднана з дуже витягнутою поперечною кісткою, яка, у свою чергу, зчленовується з піднебінно-крилоподібною дугою, що прикріплюється до дистального відділу кутової кістки.

Загнуті назад гострі зуби мають однотипну будову. Вони служать для затримання захваченої здобичі. Ядовиті зуби змії розташовуються на щелепових кістках. У ядовитих видів диференціюються відносно великі ядовиті зуби. Вони тверді, надзвичайно гострі й тому з легкістю голки пробивають м'які предмети. З твердих об'єктів вони зісковзають. Зуби часто ламаються, якщо удар, нанесений при укусі, був сильним. Якщо ядовитий зуб втрачається, на його місці з'являється новий, який до того часу був схований у десні. Утворення та розвиток нових зубів відбувається дуже швидко. Розрізняють два типи зубів - борозенчасті та трубчасті. У борозенчастих зубах яд стікає по бороздці, яка проходить по фронтальному краю зуба. У деяких змії (кошачих, піщаних) борозенчасті зуби сидять у верхній щелепі в задньому ряду, а попереду розташовуються більш мілкі

зуби, що не мають борізнок для стікання яду. Ця група змій називається задньобороженчасті (Opistoglypha). До передньобороженчастих (Proteroglypha) належать змії, у яких великі бороженчасті зуби містяться в передній частині верхньої щелепи, перед іншими більш мілкими зубами (аспіди, очкові змії). У змій з трубчастими зубами ядовиті зуби забезпечені внутрішнім каналом для стікання яду (наприклад, у гадюк), причому отвір отрутопровідного каналу знаходиться на передній стороні зуба, але не на самому його кінці. Коли змія упинається в здобич, та, щоб звільнитися, рветься вперед. Внаслідок цього між враженим м'язом і ядовитим зубом, який тягне назад, утворюється невеликий отвір для стікання яду.

## КЛАС ПТАХИ - AVES

### *Загальна характеристика*

Птахи - це різко відокремлена, високоспеціалізована група вищих хребетних тварин. За анатомічною будовою та характером ембріонального розвитку вони подібні до плазунів (являють собою прогресивну гілку останніх). Однак у їх організації виділяють ряд специфічних особливостей, які пов'язані з пристосуванням до польоту та наявністю постійної температури тіла (гомойотермія). На подібність до плазунів вказують такі ознаки: мала кількість шкірних залоз; наявність одного потиличного відростка в черепі; діапсидний монозигальний череп з редукованою верхньою скроневою дугою; протікання артеріальної крові в правій дузі аорти; тотожний розвиток зародка; зчленування кінцівок інтартарзального й інткарпального типу; наявність рогових лусок на пальцях, цівці та роговому покриві дзьоба; наявність гачкоподібних відростків на ребрах; метанефричні нирки; наявність клоаки.

Специфічні ознаки організації птахів пов'язані з їх пристосуванням до польоту. До них належать:

- обтічна форма тіла;
- перетворення передніх кінцівок у крила;
- наявність кіля і складного крижа;
- перетворення лускового покриву в складно диференційований пір'яний покрив;
- наявність потужних грудних і підключичних м'язів;
- наявність полегшених пневматичних кісток;
- наявність пов'язаних з легеньми повітряних міхурів, які пронизують усе тіло;
- редукція зубної системи й заміна масивних щелеп легким роговим дзьобом;
- наявність м'язового шлунку;
- відсутність задньої кишки та сечового міхура.

Завдяки багатьом незначним перетворенням, які торкнулися всіх систем органів, забезпечивши значну інтенсивність фізіологічних процесів, рівень життєдіяльності птахів істотно підвищився.

Птахи мають чотирикамерне серце, повне розділення артеріальної і венозної крові, що є наслідком посилення обмінних терморегуляційних процесів. Кора великих півкуль головного мозку значно розвинена. Головних нервів – 12 пар.

Акомодація ока подвійна. Хребет складається з гетероцельних хребців. Можна спостерігати складні біологічні явища - гніздування, насидження яєць, вигодовування пташенят тощо.

### *Систематика класу*

Птахи – найбільш численний серед наземних тварин клас, який нараховує більше 8600 видів. Нижче наведено найбільш розповсюджену систематику класу:

Клас ПТАХИ – AVES

+Підклас ЯЩЕРОХВОСТІ – SAURURAE

+Ряд АРХІОПТЕРИКСОПОДІБНІ – ARCHAEOPTERYGIFORMES

Підклас ВІЯЛОХВОСТІ, або СПРАВЖНІ ПТАХИ – ORNITURAE, S. NEORNITES

+Надряд ЗУБАТІ ПТАХИ – ODONTOGNATHAE

+Ряд ГЕСПЕРОРНІСИ – HESPERORNITHIFORMES

+Ряд ІХТІОРНІСИ – ICHTHYORNITHIFORMES

Надряд ПЛАВАЮЧІ – NATANTES

Ряд ПІНГВІНОПОДІБНІ – SPHENISCIFORMES

Надряд БІГАЮЧІ, АБО БЕЗКІЛЬОВІ – GRADIENTHES, S. RATITAE

Ряд АФРИКАНСЬКІ СТРАУСИ – STRUTHIONIFORMES

Ряд АВСТРАЛІЙСЬКІ СТРАУСИ – DROMAEIFORMES

Ряд АМЕРИКАНСЬКІ СТРАУСИ – RHEIFORMES

Ряд БЕЗКИЛЬОВІ – APTEGYGIFORMES

Надряд ЛІТАЮЧІ, АБО КІЛЬОВІ – VOLANTES, S. CARINATAE

Ряд ТІНАМУ – TINAMIFORMES

Ряд НОРЦІ – COLYMBIFORMES

Ряд ГАГАРИ – GAVIIFORMES

Ряд ТРУБКОНОСИ – PROCELLARIIFORMES

Ряд ВЕСЛОНОГІ – STEGANOPODIFORMES

Ряд ГОЛІНАСТІ – GRESSORIFORMES

Ряд ФЛАМІНГО – PHOENICOPTERIFORMES

Ряд ГУСИ – ANSERIFORMES

Ряд ХИЖІ ПТАХИ – FALCONIFORMES

Ряд КУРИНИ – GALLIFORMES

Ряд ЖУРАВЛІ – GRUIFORMES

Ряд ПАСТУШКИ – RALLIFORMES

Ряд ДРОФИ – OTIDIFORMES

Ряд КУЛИКИ – CHARADRIIFORMES

Ряд МАРТИНИ – LARIFORMES

Ряд ЧИСТИКИ – ALCIFORMES

Ряд РЯБКИ – PTEROCLETIFORMES

Ряд ГОЛУБИ – COLUMBIFORMES

Ряд ПАПУГИ – PSITTACIFORMES

Ряд ЗОЗУЛІ – CUCULIFORMES

Ряд СОВИ – STRIGIFORMES

Ряд ДОВГОКРИЛІ – MACROCHIRIFORMES

Ряд ДРІМЛЮГИ – CAPRIMULCIFORMES

Ряд ПТАХИ – МИШІ – COLIIFORMES

Ряд ТРОГОНИ – TROGONIFORMES

Ряд СИВОРАКШІ – CORACIIFORMES

Ряд ОДУДИ – URUPIIFORMES

Ряд ДЯТЛИ – PICIFORMES

Ряд ГОРОБИНІ – PASSERIFORMES

## *Особливості будови птахів*

### *Зовнішня будова.*

Тіло птахів, вкрите пір'ям і поділяється на голову, шию, тулуб, кінцівки - передні та задні (рис.63). Відносно невелика, округла голова закінчується дзьобом. Біля основи наддзьобка розташовані ніздрі, вкриті іноді м'якою здутою шкірою - восковицею. Очі розміщені по боках голови. Шия видовжена, досить рухлива, що дає можливість птаху охоплювати поглядом порівняно велике поле зору.

Тулуб компактний, має яйцеподібну форму. Це пристосувальна особливість, яка полегшує політ птаха. Хвостовий відділ короткий, зведений до невеликого м'ясистого бугра, на якому розташоване довге широке пір'я, що розправляється віялом.

Передні кінцівки, які перетворились на крила, мають форму латинської букви Z, оскільки три основні їх відділи розташовані під більшим чи меншим кутом один до одного. Їх випрямленню перешкоджають пружні перетинки, з яких одна з'єднує бік грудей з плечем, друга - плече з передпліччям.

Від рептилій птахи успадкували суху шкіру зі слабо розвиненим епідермісом. Верхня й нижня щелепи в тій чи іншій мірі покриті роговим покривом. Рогові утворення знаходяться також на нижній частині кінцівок, на цівках і пальцях, а в деяких птахів і на гомілках у вигляді кігтів. Вони похідні від епідермісу та гомологічні роговим утворенням рептилій. Оперення - одна з найхарактерніших рис птахів, що відрізняє їх від інших тварин. Функціональне значення пір'я різне: воно захищає тіло птаха від охолодження, намокання та механічних впливів, утворює несучу поверхню крила, а також надає птаху необхідної для польоту обтічної форми. Оскільки пір'я прикріплене до підшкірної мускулатури, воно рухливе. Тож, регулюючи кількість повітря в оперенні, птах може змінювати форму та розміри тіла. Це має важливе значення для підтримання нормальної температури тіла, а у водоплавних птахів також і для довільної зміни питомої ваги.

Пір'я розміщується на певних ділянках поверхні тіла, так званих *птериліях* (рис.64). Між ними розташовані голі (позбавлені пір'я) ділянки - *аптерії*. Таке розташування характерне для літаючих птахів. Воно має пристосувальне значення, оскільки полегшує скорочення м'язів під час польоту, забезпечує рухомість шкіри і пір'я на тулубі. У птахів, які не літають, аптерій немає і пір'я рівномірно покриває все тіло (страуси, пінгвіни).

Перо є похідним від епідермісу; воно утворене роговою речовиною - кератином. Будова пера залежить від його функції. У типовому випадку основою пера (рис.65, 66) є пружний стовбур. Його нижня частина, що заглиблюється в шкіру, називається очинком, або пеньком (у центрі його наявний отвір). У порожнині очина міститься дужка; вона складається з ряду ніжних ковпачків, які вставлені один в один так, що нагадують ланцюжок. Дужка пера представлена змертвілим сосочком, що живить кров'ю молоде перо під час росту (рис.67). Верхня частина стовбура, усередині пориста, називається стрижнем, до нього прилягає опахало.

За характером будови розрізняють контурне й пухове пір'я. Останнє поділяється на пух, ниткоподібне перо та щетину (рис.68). Контурне пір'я становить велику частину оперення дорослого птаха та визначає форму його тіла.

Опахало контурного пір'я складається з тонких ніжних рогових променів, або борідок першого і другого порядку; кількість їх досить велика. Борідки другого порядку зчеплюються за допомогою мікроскопічних гаччків. Така будова пера надає йому легкості, пружності та міцності. Залежно від розташування контурне пір'я ділять на такі групи: 1) махові пера 1-го порядку, або великі махові пера, що прикріплюються до кисті; 2) махові пера 2-го порядку, або малі махові пера, які розташовуються на передпліччі; 3) рульові пера, що розміщуються у хвостовому відділі; 4) численні покривні пера, що вкривають різні частини тіла птаха (рис. 69).

Внаслідок редукції деякі контурні пера в процесі історичного розвитку видозмінилися на пухові (рис.68). Пухове перо відрізняється від контурного тонким стрижнем та незамкненим (за рахунок редукції гачків, а інколи й борідок) опахалом. Воно розташовується під контурним. Пух являє собою пухове перо з вкороченим стрижнем, у якого борідки відходять усі разом, утворюючи китицю. Як пухове пір'я, так і пух найбільш розвинені у водоплавних птахів. Ці види пір'я виконують в основному термоізоляційну функцію.

Ниткоподібні та щетинкоподібні пера являють собою видозмінене пухове перо, у якому наявний стрижень, але відсутнє опахало. Таке пір'я розташовується переважно в кутах рота, збільшуючи ловильну поверхню рота птаха (дрімлюга, стриж), а іноді і на інших частинах тіла (наприклад, різні "прикрашальні" утворення).

Загальна кількість пір'я на тілі птахів змінюється залежно від їх розміру, віку й способу життя. Найбільшу кількість пір'я мають пінгвіни та інші великі водоплавні птахи. У лебедя їх близько 25000, у крижня до 12000, а в королька лише 1200-1300. Молодий птах має менше пір'я, ніж дорослий. Кількість пір'я в зимовий період збільшується.

Із шкірних залоз у птахів розвивається лише куприкова залоза, розміщена біля основи хвоста. На відміну від багатьох інших птахів вона рудиментарна. Регулярне змащування пір'я секретом куприкової залози надає йому постійної форми та захищає від намокання. Найкраще вона розвинена у водоплавних птахів, гірше у наземних, а в деяких з останніх (страусів, дрохв, папуг) вона зовсім відсутня. У цих птахів функцію куприкової залози виконує оперення: пухова

частина покривного пір'я, або спеціальний "порошковий" пух, продукує дрібну пудру, що має гігроскопічні властивості.

### *Внутрішня будова*

*М'язова система.* Ступінь розвитку мускулатури і характер її розташування на тілі голуба визначаються перш за все пристосуванням їх до польоту. Велика робота, яку виконують крила, привела до вдосконалення грудної мускулатури. Вона являє собою цілу систему м'язів, з яких найбільш розвиненими є великі грудні. Саме вони під час польоту опускають і одночасно повертають усередину плечову кістку і, відповідно, усе крило. Вага великих грудних м'язів дорівнює загальній вазі всіх інших м'язів.

Під великими грудними м'язами розташовуються малі грудні, або підключичні, м'язи, що піднімають плечовий відділ крила й вивертають його назовні. Малі грудні м'язи значно менші за великі, оскільки для підняття крила потрібні менші зусилля, ніж для опускання. Лише в пінгвінів, які лапами здійснюють під час пірнання гвинтоподібні рухи, що потребують однакових зусиль як при піднятті, так і при опусканні, малі грудні м'язи досягають значного розвитку.

У зв'язку із складними рухами задніх кінцівок, шиї та хвоста мускулатура цих частин тіла теж значно розвинена. Наприклад рухливість хвоста забезпечується цілою системою м'язів, які його піднімають, опускають, відводять у бік, обертають, а також складають і розгортають.

Дуже диференційовані в птахів м'язи задньої кінцівки, яких більше 30. Вони керують різноманітними рухами стегна, гомілки, цівки, пальців. Особливої уваги заслуговує глибокий згинач пальців (*musculus flexor oligatorum perforans*). Його сухожилля тягнуться до кінців пальців і рухаються в піхвах з поперечними ребрами на внутрішній поверхні. Коли птах сідає на гілку й згинає пальці, шорстка поверхня сухожилля під вагою тіла притискається до стінки піхви і закріплюється на реберцях. Наявність глибокого згинача пальців і обхідного м'яза, який, починаючись у тазовій області й тягнучись вздовж стегна, з'єднується з першим, має важливе біологічне значення: пальці обхоплюють гілку автоматично, без напруження м'язів, завдяки чому птах міцно тримається на ній навіть під час сну.

Добре розвинені підшкірні м'язи, що піднімають пір'я, коли птах прибирає різні пози. Характерними рисами м'язової системи птахів порівняно з вищеописаними тваринами є сильніша диференціація її та розташування найбільших м'язів на тулубі, зокрема на грудях.

М'язи птахів складаються з тонких, відносно щільних волокон, для яких характерний підвищений обмін речовин. Ці особливості м'язової тканини зумовлюють дуже швидкі та різноманітні рухи в більшості птахів, а також забезпечують довготривалу напруженість під час перельотів.

*Органи травлення* (рис.70). Майже всі птахи мають невелику ротову порожнину, якою й починається травний тракт. На верхній частині ротової порожнини розташовані хоани. Функцію зубів як органа захоплення й

утримування їжі виконують рогові чохла, які покривають верхню та нижню щелепи (дзьоб). До дна ротової порожнини прикріплений дуже рухливий язик, кінець якого загострений і зроговілий. Слинні залози в голуба добре розвинені. Вони призначені для змочування харчової маси, у результаті чого вона легко просувається по стравоходу.

Довгий стравохід у голуба, хижих, курячих і деяких інших птахів утворює значне розширення - воло. Воно розташовується біля основи шиї й призначається як для тимчасового перебування, так і для початкового травлення проковтнутої їжі. У голуба стінки вола під час розмноження мають здатність виділяти особливу сироваткоподібну речовину - "молочко", якою птах вигодовує своїх пташенят.

Стравохід веде в шлунок, який у зв'язку з грубою їжею, яку споживають птахи, і значною кількістю її, є досить великим. Лише в деяких тропічних птахів, що живляться соковитими плодами або нектаром, спостерігається значне зменшення, а інколи й повна редукція цього органу. Шлунок у птахів складається з двох відділів: переднього тонкостінного залозистого шлунка, де їжа зазнає хімічного впливу секрету травних залоз, і заднього товстостінного м'язового шлунка, де їжа подрібнюється механічно. Зсередини він вкритий досить щільною оболонкою. Внутрішні стінки м'язового шлунка виділяють речовину, яка, тверднучи, утворює рогову плівку. М'язовий шлунок містить так звані гастроліти - спеціально проковтнуті камінці та інші тверді предмети, що полегшують перетирання рослинного корму. Від м'язового шлунка поряд з отвором залозистого відходить дванадцятипалій відділ кишечника, що утворює характерну петлю навколо щільної підшлункової залози. Відносно довга тонка кишка, випинаючись спіралью, переходить у короткий задній відділ. Він складається із прямої кишки і відкривається в клоаку. Весь кишечник відносно короткий: не перевищує довжини тіла більше ніж у 4 рази. На межі тонкої і товстої кишки в голуба, як і в багатьох інших птахів, розташовується два невеликих порожнистих відростки - сліпі відростки. Від верхньої стінки клоаки відходить сліпий виріст - фабрицієва сумка, що відіграє роль залози внутрішньої секреції. Цей характерний лише для птахів орган продукує лімфатичні клітини.

Біля шлунка розташована печінка (дволопатева). У ній нагромаджується й зберігається особливий вуглевод - глікоген, який є запасним харчовим продуктом. У більшості птахів наявний жовчний міхур. Жовчна протока печінки відкривається в дванадцятипалу кишку.

*Голосовий апарат* у птахів на відміну від інших наземних тварин як голосовий апарат функціонує не верхня гортань, а нижня, розташована в місці поділу трахеї на бронхи. За будовою нижня гортань нагадує верхню: розширені стінки її підтримуються потоншеними кістковими кільцями (рис.71), які є видозміненими хрящовими кільцями трахеї та бронхів. Вони рухомо з'єднані дуже тонкою перетинкою, яка в деяких місцях входить в середину трахеї, утворюючи голосові перетинки, що змінюють свою форму й положення під впливом особливих голосових, або "співочих" м'язів. Перетинки при проходженні повітря вібрують і створюються різноманітні звуки.



Голосовий апарат розвинений у птахів неоднаково. Найскладніша будова нижньої гортані у співочих горобиних птахів. Грифи, окремі види лелек голосового апарату по суті не мають, але їхні пташенята все ж подають голос. Отже, відсутність голосу в птахів - явище вторинне. У деяких птахів, наприклад у качок, у нижній частині трахеї за рахунок зближення кісткових кілець утворюється здутий кістковий барабан, який посилює звук.

*Органи дихання* (рис.72) мають ряд пристосувань до повітряного способу життя птахів. Гортанна щілина, розташована одразу за язиком, веде до гортані. Остання підтримується непарним перснеподібним і парними черпакуватими хрящами. Від гортані відходить трахея, яка біля входу в легені ділиться на два бронхи. Останні, проникаючи в легені, неодноразово розгалужуються, і гілки їх з'єднуються тонкими каналцями - парабронхами. Частина розгалужень представлена тонкими сліпими каналцями – бронхіолами. Навколо них містяться капіляри, у яких відбувається газообмін. Легені птахів – це не прості мішки, як у амфібій і частини рептилій, а щільні губчасті тіла, які міцно прилягають до спинної частини грудної клітки.

Розгалуження бронхів виходять за межі легень і розширюються, утворюючи повітряні міхури (рис.73). Їх у більшості птахів 5: 4 парних і 1 непарний. Парними є шийні, передньогрудні, задньогрудні, великі черевні, непарний - міжключичний. Повітряні мішки розташовуються під внутрішніми органами, і їх численні відростки проникають між м'язи, під шкіру і в порожнини кісток. Значення цих утворень різноманітне. Крім здійснення автоматичної вентиляції легень, вони виконують термоізоляційну функцію, випаровуючи зі своєї поверхні вологу; визначають механізм дихання під час польоту, забезпечуючи подвійне дихання; полегшують вагу тіла, утворюючи повітряний шар між органами; захищають тіло від втрати тепла, а під час довготривалого польоту - від перегрівання. Об'єм повітряних мішків дуже великий, він перевищує об'єм легень приблизно в 10 разів.

Акт дихання в стані спокою (коли птах сидить) здійснюється, як у всіх амніот, шляхом розширення й звуження грудної клітки. Розширення досягається наближенням та віддаленням груднини від хребта. При ходінні чи лазінні діють, крім цього, ще й черевні повітряні мішки, на які тиснуть верхні відділи задніх кінцівок. Під час польоту такий вид дихання неможливий. Тому при піднятті крил повітряні мішки розтягаються й наповнюються через легені повітрям, при опусканні крил легені стискаються й повітря з них виходить назовні (рис.74). Отже, легені відіграють роль насоса. У повітряних мішках окисація крові не відбувається. Оскільки об'єм повітряних мішків у кілька разів більший, ніж об'єм легень, лише частина кисню повітря, яке потрапляє в мішки, використовується легеньми, і при виході ще багате на кисень повітря знову окисує кров у легнях. Таке дихання дістало назву подвійного. Воно забезпечує більш інтенсивний газообмін, необхідний птахам у зв'язку з посиленою роботою при польоті. Чим сильніше птах змахує крильми, тим дихання проходить активніше. Поглинання кисню тканинами також дуже інтенсивне; з ним пов'язаний енергетичний обмін речовин та висока температура тіла. Підтримання постійної високої температури тіла можливе лише при компенсації витраченого поверхнею тіла тепла, що

здійснюється за рахунок теплотворних процесів. При підвищенні температури зовнішнього середовища дихання птахів прискорюється й стає дуже поверховим. У цей час відбувається розширення кровоносних судин у порожнині рота та в глотці. Це приводить до посиленої віддачі тепла з тіла птаха. Отже, верхні дихальні шляхи відіграють певну роль у терморегуляції. Теплотворні процеси знаходяться в тісному взаємозв'язку з кількістю дихальних рухів. Число дихальних рухів за хвилину в спокійному стані в голуба - 15-70, у горобиних - 90-100. У дихальній системі птахів вражає надзвичайна ефективність роботи легень при відносно малих їх розмірах.

*Кровоносна система.* Напружена робота, яка виконується птахами під час польоту, потребує досконалої будови кровоносної системи (рис.75). Слід звернути увагу також на великий розмір чотирикамерного серця та на повний розподіл артеріальної й венозної систем, що підвищує інтенсивність забезпечення киснем тканин і органів. Частота скорочень серця в дрібних птахів досягає кількох сот за хвилину й подвоюється під час польоту. Великий об'єм серця в і велика частота скорочень зумовлюють і високий порівняно із ссавцями кров'яний тиск. Кровотворним органом у птахів є селезінка, яка має вигляд овального червоного тільця, що прикріплюється з правого боку залозистого шлунка.

Робота лівого шлуночка пов'язана з рухом крові по всьому тілу; правого шлуночка - з рухом крові від серця до легень і навпаки. Окиснена в легенях кров через легеневі вени потрапляє в ліве передсердя, а потім - у лівий шлуночок. З останнього кров тече в праву дугу аорти, яка, відділивши парні безіменні артерії, тягнеться вздовж хребта до хвостового відділу у вигляді спинної аорти. У хвостовому відділі вона переходить у хвостову артерію. Від спинної аорти відгалужуються кишкова, брижова та ниркова артерії. У ділянці таза спинна аорта відділяє великі стегові та сідничні артерії. Безіменні артерії поділяються на сонні (підходять до голови), підключичні (до передніх кінцівок) та грудні (до м'язів груднини). З правого шлуночка відходить спільний стовбур парних легневих артерій. Лівої дуги аорти у птахів немає.

Кров з невеликих хвостових вен тече двома ворітними венами до нирок. Але частина крові не потрапляє в капілярну сітку ворітної системи, а проходить через нирки по спеціальних судинах. Ці судини, вийшовши з нирок, з'єднуються в парні клубові вени. Останні, зливаючись, утворюють основний венозний стовбур тулубової ділянки - задню порожнисту вену. Від внутрішніх органів кров збирається в куприкову-брижову вену, а від черевної стінки тіла - у надкишкову вену. Ці вени з'єднуються у ворітну вену печінки. З печінки кров по печінкових венах тече в задню порожнисту вену. Сюди ж збирається кров і з більшої частини тулубової ділянки. Кров із задньої порожнистої вени надходить у праве передсердя. Яремні вени зливаються з підключичними в парні передні порожнисті вени, які також впадають у праве передсердя.

Отже, у птахів на відміну від рептилій з серця виходить лише два артеріальних стовбури - права і ліва дуга аорти і стовбур легневих артерій. У результаті незмішування крові всі органи тіла птахів забезпечуються лише артеріальною кров'ю, а це, у свою чергу, веде до підвищеного обміну речовин.

Останній залежить і від великої кількості червоних кров'яних тілець – еритроцитів (у птахів їх набагато більше, ніж у ссавців).

*Нервова система.* Центральна нервова система у птахів досконаліша, ніж у плазунів. Це пов'язано з більш високою їх організацією та відмінним способом життя. Головний мозок птахів (рис.76) відрізняється від мозку рептилій великим розміром, значним розвитком півкуль переднього мозку й зорових бугрів, дуже великим мозочком і малими нюховими частками. Великі розміри півкуль переднього мозку вказують на порівняно високу психічну організацію птахів. Вона виявляється, перш за все, у властивості швидко виробляти умовні рефлекси, завдяки яким птахи швидко пристосовуються до змін навколишнього середовища. Великі розміри мозочка обумовлені здатністю птахів до польоту, яка вимагає дуже точної й швидкої координації рухів. Мозочок з'єднується з півкулями, а ззаду прикриває значну ділянку довгастого мозку. Основна його частина - черв'ячок, укритий поперечними борознами. Мозгові згини виявлені різко. Як і в рептилій, значна частина переднього мозку утворена його дном - смугастими тілами, а покрівля представлена переважно первинним склепінням. Остання, як і проміжний мозок, розвинена слабо. На дні проміжного мозку, як і в інших хребетних, розташований нижній мозковий придаток, або гіпофіз. Епіфіз виявлений недостатньо. Головних нервів 12 пар, 11-та пара ще не повністю диференційована. Багато функцій, які виконуються в ссавців на рівні кори, у птахів локалізуються в зорових буграх середнього мозку. Спинний мозок, як і в рептилій, має потовщення в ділянках нервів плечового й поперекового сплетінь.

У птахів розвинені такі *органи чуттів*: орган слуху, орган нюху, орган смаку, орган дотику, орган зору.

Найкраще розвинені органи зору. Це пов'язано з швидким рухом під час польоту. Разом з органами слуху це основні органи орієнтації в просторі. За своєю будовою очі птахів (рис.77) близькі до очей рептилій. Вони мають багатий на кровоносні судини виріст – гребінець, і кільце з тонких плоских кісточок, розташоване в склері. Характерною рисою очей птахів є їх здатність до подвійної акомодатії. Цей процес відбувається за допомогою зміни не лише форми кришталика під впливом війчастого м'яза, але й віддалі між кришталиком і сітківкою, що зумовлюється дією кільцевих м'язів, розташованих навколо склери. Ці м'язи змінюють саму форму очного яблука. Таким чином, птахи здійснюють подвійну акомодатію (голуби, курячі мають всього 8-12, а сови 2-4 діоптрії). Загальне поле зору птахів - 300 градусів, а в людини воно становить 50 . Більшість птахів бачить кожним оком окремо. У голубів на сітківці розташовується 2-3 чутливі плями, які є місцями найбільш гострого сприйняття (в оці людини чутлива пляма одна). Саме тут сконцентровані чутливі клітини - закінчення зорового нерва. Все це обумовлює вищу гостроту зору. Птахам властиве диференціювання предметів за формою.

Очі в різних птахів розташовані неоднаково. У птахів, які нерідко стають жертвою хижаків, очі розміщені по боках голови (курячі, гусячі, горобині тощо), що забезпечує монокулярний зір (одним оком). Такий зір мало пристосований для визначення віддалі до предмета, але розширює поле зору: птах розглядає предмети, що знаходяться не тільки попереду й позаду, але й по боках голови,

тому легко помічає небезпеку, яка наближається. У хижих нічних птахів, наприклад сов, великі за розміром очі спрямовані вперед. Цим досягається бінокулярний зір (двома очима). Своєрідна будова сітківки дає їм можливість сприймати слабке світло й бачити як вночі, так і вдень. Сиви легко визначають місце жертви в просторі. Вони сидять нерухомо і, повертаючи голову на всі боки, прислуховуються й вистежують здобич. Помітивши її, птах безшумно підлітає й точно нападає на неї. У денних хижих птахів поєднуються обидва типи зору (монокулярний і бінокулярний). Хоча очі в них розташовані з боків голови, кристалик спрямований вперед, що забезпечує широке поле зору і дає можливість безпомилково визначити напрямок руху до жертви.

Органи зору птахів є основним органом орієнтації в навколишньому середовищі. Вони допомагають при пошуку здобичі в повітрі й на землі.

Орган слуху – вухо - складається із внутрішнього, середнього та зовнішнього відділів. Внутрішнє й середнє вухо за будовою подібні до вух рептилій, однак канал завитка розвинений більше і відокремлений від мішечка перехватом. У внутрішньому відділі вуха міститься лабіринт, який є органом рівноваги. Політ може здійснюватися лише за умови досконалого зрівноваження тіла в повітрі. Євстахієві труби відкриваються в глотку одним спільним отвором. Наявна одна слухова кісточка. У птахів є зачаток зовнішнього слухового проходу - заглиблення лійкоподібної форми, на дні якого міститься барабанна перетинка. Зовнішніх вушних раковин немає, але їх функцію виконує пір'я або шкірна складка. Слух у птахів кращий, ніж у рептилій, і навіть у ссавців.

Органи нюху в птахів розвинені гірше, ніж органи слуху, сприймання запахів обмежене. Органи нюху птахів відрізняються від відповідних органів плазунів більш диференційованими носовими раковинами.

Органи смаку містяться на язиці й стінках ротової порожнини. Птахи розрізняють солоне, кисле, гірке й солодке.

Органи дотику (кільця Герберта) розташовані на оголених від пір'я ділянках тіла: на язиці, дзьобі та біля основи щетинок. Особливо багато дотикових кілець на дзьобі тих птахів, які дістають корм із ґрунту (вальдшнеп, бекас) або добувають його з води за допомогою цидильного апарату (качки).

*Сечостатева система.* Органи виділення в птахів представлені досить великими нирками (рис.78). В ембріональному стані розвивається тулубова нирка (mesonephros). Пізніше вона замінюється, як і в усіх амніот, тазовою ниркою (metanephros). Нирки являють собою парні видовжені плоскі тіла, що розділяються на три лопаті: передню, середню й задню, а в деяких птахів (лиска) - на п'ять лопатей. Ці органи розташовані вздовж хребта; вони щільно прилягають до складних крижів. Відносний розмір нирок у птахів більший, ніж у рептилій і навіть ссавців, що пов'язано з підвищеним обміном речовин. Від кожної нирки з її черевного боку відходить сечовід, який відкривається в середній відділ клоаки окремо від отвору статевих протоків. Сечового міхура в дорослих птахів немає. У зв'язку з цим кашоподібна сеча, що складається, як і в плазунів, головним чином із сечової кислоти, яка погано розчиняється у воді, дуже швидко проходить через шляхи видільної системи.

*Органи розмноження.* Статева система самців і самок побудована по-різному. У самок функціонує лише лівий яєчник та лівий яйцепровід. Правий яєчник розвинений (але не повністю), у деяких хижих птахів, гагар, папуг, пастушків, курячих. Редукція правої половини статевих органів у самок пов'язана, очевидно, з відкладанням відносно великих яєць з твердою шкаралупою і повільним рухом їх по яйцепроводу (1-2 доби). Яєчник розташований біля переднього верхнього краю лівої нирки. Яйцепровід має вигляд досить довгої трубки, яка починається широкою лійкою в порожнині тіла біля яєчника. Нижній кінець яйцепроводу відкривається в клоаку. Цей орган складається з кількох відділів. Верхній, найбільш довгий, - фаллопієва труба (*tuba Fallopii*) - усередині вкритий численними білковими залозами й складками. Стінки середньої частини яйцепроводу залозисті, тут виділяються білок та халази; залози нижнього відділу виділяють тонку білкову оболонку яйця. У матці яйце вкривається вапняною оболонкою та пігментується (рис.79). Матка переходить у піхву (*vagina*), що відкривається отвором у клоаку. Яйцеклітина, яка формується в яєчнику, нагромадивши необхідну кількість жовтка, звисає в порожнину тіла над лійкою яйцепроводу у вигляді стебельчастого фолікула. Після дозрівання яйця стінка фолікула розривається й воно через лійку потрапляє в яйцепровід, у верхній частині якого запліднюється.

Овальні бобоподібні сім'яники самців парні. Вони розміщені також біля нирок. Функціонують обидва сім'яники, хоча частіше лівий більш розвинений, ніж правий. У період розмноження їх об'єм збільшується в сотні разів. Після закінчення періоду розмноження сім'яники, змешуючись у розмірах, набувають темного забарвлення. На внутрішніх краях цих органів розміщені придатки. Від кожного придатка відходить покручений виносний канал - сім'япровід, який перед впадінням у клоаку утворює невелике розширення - сім'яний міхурець, що є резервуаром для сім'я. Отже, через клоаку в птахів виводиться назовні не лише кал і сеча, а й продукти статевих органів. Копулятивного органа в більшості птахів немає. Непарний копулятивний орган, що являє собою випинання клоаки (як у крокодилів), є у бігаючих, гусячих та інших птахів. У чорногузів, чапель, дрохв, фламінго він має рудиментарний характер. Внутрішнє запліднення здійснюється за допомогою зближення отворів клоаки самця й самки, під час якого самець викидає сперму.

### *Будова скелета птахів*

Основні властивості скелета птаха визначаються його здатністю до польоту. Вони виявляються перш за все в легкості й міцності скелета. Легкість обумовлена тонкістю та пневматичністю кісток (включаючи кістки черепа). Внаслідок редукції кісткового мозку більшість кісток трубчасті, заповнені повітрям, яке проникає з повітряних мішків. У птахів відносна вага скелета менша, ніж у ссавців. Вона становить у середньому 7,1 - 11,7% ваги тіла. Міцність скелета зумовлюється зростанням окремих кісток, їхньою структурою й наявністю в їх складі значної кількості неорганічних солей. Пристосування до польоту привело

до зменшення загальної кількості кісток внаслідок зростання (на ранніх стадіях розвитку) або редукції окремих кісткових елементів.

Як і в інших вищих хребетних, скелет птаха (рис.80) складається з осьового скелета (хребта) і з'єднаних з ним грудної клітки, черепа, скелета поясів кінцівок і самих кінцівок (як передніх, так і задніх) - крила та ноги.

Міцний хребет птаха відзначається своєю масивністю. У птахів він поділяється на 5 відділів: шийний, грудний, поперековий, крижовий і хвостовий, але добре відокремлені в ньому лише два - шийний і хвостовий. Хребет малорухомий і мало пристосований до обертальних рухів, крім шийного відділу. Загальна кількість хребців не постійна, коливається в різних птахів від 39 до 63. Форма хребців, як правило, гетероцельна (сідлоподібна), за винятком першого шийного хребця, який належить до процельного типу. У деяких птахів частина хвостових хребців теж процельного типу, а грудні - епістоцельного. Хребці мають типову будову, вони складаються з тіла, дуги, двох зчленівних відростків, двох пар поперечних відростків і одного остистого відростка.

Шийних хребців в птахів налічується від 9 до 25. Вони з'єднуються один з одним сідлоподібними суглобовими поверхнями, що надає їм більшої гнучкості. Вже починаючи з третього, шийні хребці мають рудиментарні ребра, які прирастають головою до тіла хребця, а горбиком - до поперечного відростка. Таким чином, між тілом хребця, поперечним відростком і ребром утворюється з кожного боку хребта отвір, у якому проходять хребцеві артерії. Перший шийний хребець називається атласом, або атлантом. За формою він нагадує кільце; має два отвори: верхній отвір призначений для з'єднання головного мозку зі спинним, у нижній заходить зубоподібний відросток другого шийного хребця - епістрофея. Атлас обертається навколо зубоподібного відростка епістрофея, що забезпечує високу рухливість голови. Два останні шийні хребці несуть короткі ребра, які не доходять до груднини. У процесі розвитку шийний відділ набув значної довжини і великої рухливості, що обумовлюється великою кількістю хребців, з'єднанням їх сідлоподібними поверхнями та своєрідним зчленуванням голови з шийним відділом. Це забезпечує повороти голови на 130 градусів, а у пугачів на 270 градусів.

Грудний відділ містить від 3 до 10 грудних хребців, які зрослися між собою і з крижами, утворюючи суцільну кістку. До кожного грудного хребця приєднується пара ребер, які доходять до груднини, рухомо сполучаючись з нею. Кожне ребро складається з двох рухомо з'єднаних кісткових відділів - спинного і черевного. Спинний відділ ребра сполучається з хребцем подвійною головою. Від спинних відділів ребер відходять гачкові відростки, які налягають на сусідні задні ребра, що надає особливу міцність грудній клітці.

Грудна кістка в птахів досить масивна. Вона має вигляд широкої пластинки. Уздовж неї посередині розташовується високий гребінь, або кіль, до якого прикріплюються міцні м'язи, що приводять у рух крила. Грудна клітка міцна й у той же час рухлива, оскільки груднина може відповідними м'язами то наблизитися, то віддалитися від хребта. Так змінюється об'єм грудної клітки, що має пристосувальне значення для механізму дихання. Гачкоподібні відростки є надійною та вигідною з погляду економії сил опорою для деяких міжреберних

м'язів, які розширюють грудну клітку. Останній грудний хребець, який увійшов до складу крижового відділу, зберігає ребра.

Поперекові хребці ребер не мають. Вони зливаються з тазом, крижовими (їх два) і частково, хвостовими хребцями, утворюючи складний криж. Кількість таких хребців коливається від 8 до 24. Це забезпечує нерухомість тулубового відділу і утворює міцну опору для задніх кінцівок. Кількість вільних хвостових хребців 5-9. Зростаючись, вони утворюють куприкову кістку.

Череп (cranium) птахів схожий на череп плазунів, але відрізняється легкістю; об'ємистою черепною коробкою, що пов'язано з розвитком головного мозку; великими очними западинами; розташуванням потиличного отвору на дні черепа. У дорослих птахів усі кістки зростаються до повного зникнення швів і весь череп являє собою суцільну тонкостінну, але міцну коробку.

Череп птахів як і плазунів тропі базального типу, діапсидний, монозігальний. У ньому зберігається лише нижня скронева дуга, що утворюється квадратно-виглядною та виглядною кістками. Вони зчленовуються попереду з щелепною кісткою, а позаду з квадратною кістками. Квадратна кістка, як і в ящірки, вільна.

Череп з'єднується з першим шийним хребцем одним відростком. Як і в інших хребетних, він має два відділи - мозковий і вісцеральний. У мозковому черепі виділяють потиличний, тім'яний, лобний і носовий відділи. У молодого птаха (рис.81) можна відрізнити такі кістки черепної коробки: у потиличному відділі - основна потилична, парні бічні і непарна верхня. Вони розташовуються навколо потиличного отвору. Тім'яні кістки вузькі та довгі, а між верхніми їх кінцями розташовується міжтім'яна кістка. Попереду тім'яної знаходяться лобні кістки, які беруть участь у створенні очних западин. Лобні кістки переходять у носові, кожна з яких має два відростки - верхній міжщелепний і бічний щелепний, який містить носовий отвір.

Зовні від тім'яних і нижче від лобних з обох боків черепа розміщені лускові кістки. Вони прикривають очну ямку ззаду. Спереду її відділяє слізна кісточка. До задньої стінки очної ямки приєднується парна крилоподібна кісточка. Очноклиноподібна кістка лежить попереду і утворює міжочну перетинку.

У слуховій капсулі птахів розвиваються три вушні кісточки: верхньовушна, задньовушна і передньовушна. Ці кісточки зростаються між собою і з потиличними кістками. Збоку в осьовому черепі, попереду носових кісток, лежать міжщелепні й верхньощелепні кістки.

В основі черепа лежить основна клиноподібна кістка. Спереду до неї приєднується передня клиноподібна кістка, яка переходить у дзьобоподібний відросток. Вона є залишком парасфеноїду. Біля переднього кінця дзьобоподібного відростка розміщується непарний леміш. Біля нього розташовуються піднебінні кістки, а позаду - крилоподібні кістки, які зчленовуються з квадратними, а попереду з піднебінними.

Основу черепа утворює так зване кісткове (тверде) піднебіння. Воно відіграє велику роль у систематиці птахів. Виділяють чотири типи піднебіння в птахів: дромеогнатичне, шизогнатичне, десмогнатичне, егітогнатичне. Залежно

від розташування кісток, що утворюють піднебіння, розрізняють 4 типи черепів (рис.82).

1. Дромеогнатичний череп характерний для страусів, нанду, казуарів, ему, ківі й тінаму. Має широкий леміш, який у передній частині з'єднується з піднебінними відростками щелепних кісток, а ззаду - з піднебінними та крилоподібними кістками; піднебінні ж кістки зростаються з передніми кінцями крилоподібних кісток.

2. Шизогнатичний череп властивий багатьом птахам (курячі, гагари, журавлі, пастушки, дрохви, дрімлюги, колібрі). Піднебінні кістки в ньому зчленовуються ззаду з крилоподібними, а спереду - з міжщелепними та щелепними кістками; піднебінні відростки щелепних кісток спереду і зсередини прилягають до піднебінних кісток, не з'єднуючись один з одним; леміш лишається вільним, переходячи в передній частині у вістря.

3. Десмогнатичний череп зустрічається у денних хижих, гусячих, лелекових, сиворакових, папуг. Піднебінні кістки знизу з'єднуються з крилоподібними, спереду - з щелепними; леміш, якщо він є, ззаду з'єднується з основною клиноподібною та задніми кінцями піднебінних кісток, спереду - з піднебінними відростками щелепних кісток.

4. Егітогнатичний череп властивий горобиним, характеризується широкими задніми частинами піднебінних кісток, у яких виступають задні кути. Піднебінні кістки ззаду зчленовуються з крилоподібними, а спереду приростають до щелепних. Леміш спереду має широкий вільний вилкоподібний кінець.

До складу *вісцерального відділу* черепа входить щелепна дуга. Вона представлена верхньою щелепою, яка приростає до мозкового черепа, та нижньою щелепою. Первинна верхня щелепа, або піднебінно-квадратний хрящ, заміщується у птахів трьома кістками: квадратною, піднебінною та крилоподібною. Квадратна кістка розташовується у вушному відділі і рухомо з'єднується з черепом. Вона підвішує нижню щелепу. Первинна нижня щелепа, або меккелів хрящ, у птахів повністю костеніє. Вона складається з таких кісток: зубної, зчленівно і кутової. Гіомандибулярна кістка в черепі відсутня і утворює вушну кісточку – стовпчик, або стремінце.

Від рептилій птахи успадкували рухливість нижньої та верхньої щелеп. При сильному розкриванні дзьоба верхня щелепа в більшості птахів, перегинаючись, піднімається, а при закритті - опускається. Цим досягається, з одного боку, максимальне розкриття дзьоба, а з другого - збільшення сили закриття вершин його при захопленні здобичі. Щелепи, як правило, досить витягнуті. Для птахів характерний досконалий міцний хватальний апарат. Під'язиковий апарат має вигляд довгої кісткової пластинки і довгих різків, гомологічних першій парі зябрових дуг.

*Скелет передніх вільних кінцівок* у птахів в значній мірі змінився (рис.80). Він складається з усіх типових для п'ятипалої кінцівки кісток: плечової, променевої та ліктьової, кісток зап'ястя і п'ястя. До п'ястно-зап'ястної кістки прикріплюється одна фаланга першого, дві фаланги другого та одна третього пальців. На кінці першого пальця, а нерідко і на всіх трьох, у деяких птахів (качині, пастушки, страуси та ін.) знаходиться рудиментарний кігтик, який є



свідченням того, що крило птахів у процесі еволюції виникло із п'ятипалої кінцівки. Найбільшого розміру досягає другий палець. Він служить місцем прикріплення трьох, чотирьох першорядних махових пер. За допомогою руху цього пальця птах, який летить, може довільно змінювати площу крила та форму його вершини і цим самим регулювати швидкість ковзання в повітрі при планеруванні чи ширянні. Третій палець несе, як правило, чотири махових пер. До п'ястно-зап'ястної кістки кріпиться решта першорядних махових пер, до ліктьової кістки - усі другорядні махові пера, які утворюють основу несучої поверхні крила. Променева кістка може ковзати вздовж ліктьової. Це зумовлює легке, майже автоматичне складання й розправлення крил.

На передньому (верхньому) кінці плечової кістки розташовуються добре розвинені гребні, до яких прикріплюється грудна мускулатура.

Відносні розміри окремих кісток у скелеті крила птахів різні, вони залежать від розміру птаха, способу його життя, типу польоту. Так, у великих морських птахів, що користуються динамічним ширянням (буревісники, альбатроси), найбільш довгими відділами передньої кінцівки є плече й передпліччя; у стрижа й колібрі вони, навпаки, скорочені, а кисть видовжена. При розправленні крила плечова кістка й передпліччя ніколи не утворюють прямої лінії, оскільки ліктьовий суглоб не може в птахів розгинатись до кінця, як наприклад, у людини. Кут, що утворюється між плечем і передпліччям, заповнений передньою криловою літальною перетинкою, яка є складовою частиною несучої поверхні крила. Необхідний натяг між кистю й передпліччям утворює більш вузька задня крилова літальна перетинка. Вона щільно з'єднує основу першорядних і другорядних махових пер і цим самим фіксує їх у певній площині. Полегшені кістки кисті недорозвинені. Вони являють собою опору для довгих махових пер. Перетворившись на крила, передні кінцівки вже не були опорою при ходінні, стоянні та лазінні. Вони набули нової функції - переміщення тварин у повітрі.

Повністю окостенілий *пояс передніх кінцівок* (грудний пояс) відрізняється великою міцністю та гнучкістю. Він є опорою крила й має своєрідну будову (рис.83). Пояс утворений трьома парними кістками: спрямованими назад лопатками, які відрізняються від лопаток рептилій значною довжиною та шаблеподібною формою (знаходяться на ребрах); добре розвиненими воронячими кістками, або коракоїдами (причленовуються до груднини); ключицями, які зростаються знизу й утворюють пружну непарну кістку - дужку або "виделку". Остання бере на себе тиск воронячих кісток, які зближаються й віддаляються при піднятті й опусканні крил. У птахів, які втрачають здатність до польоту, ключиці редукуються або зникають. Отже, весь плечовий пояс пристосований до польоту: лопатка, вільно ковзаючи по ребрах, не стримує крило в його рухах і в той же час дає міцну опору плечу; масивні коракоїди забезпечують надійне прикріплення крила до тулуба, а тонка, пружна "виделка", перешкоджаючи зближенню коракоїдів, виконує роль прокладки.

*Задня кінцівка* птахів (рис.84) складається з ряду кісток: стегна, гомілки, цівки, фалангів пальців. Стегно - коротка й міцна кістка. На відміну від рептилій у птахів шийка стегна розташована під прямим кутом до його основної частини, що обмежує рухливість стегна, але зміцнює зчленування стегна з тазом. Гомілка

складається з двох кісток - великої гомілкової і малої гомілкової, з яких краще розвинена перша. Мала гомілкова кістка у всіх птахів, за винятком гагар і пінгвінів, рудиментарна і приросла до великої гомілкової. До дистальної частини гомілки приєднується проксимальний ряд кісточок заплесна, утворюючи складну кістку - тибіотарзус. Цівка в дорослого птаха представлена однією довгою кісткою, яка ембріонально сформувалася в результаті зростання кісток плесна й нижнього ряду кісток заплесна. Розміри цівки значною мірою змінюються залежно від способу життя птаха. У птахів, що лазять по гілках дерев (папуги), вона вкорочена, у болотних птахів - видовжена. Довга й тонка цівка полегшує відштовхування птаха при злітанні.

Гомілкоstopне зчленування в птахів, як і в плазунів, розташовується між двома рядами кісток заплесна. Це зчленування називається міжзаплесновим, або інтартарзальним. До цівки приєднуються фаланги пальців. В більшості птахів є чотири пальці: три з них спрямовані вперед, один - назад. У деяких (нанду, дрохв, куликів) пальців три, а в африканського страуса їх лише два. Зменшення кількості пальців, як правило, спостерігається в птахів, які живуть на сухих відкритих місцях. Найбільш характерним у будові задніх кінцівок птахів є зростання ряду кісткових елементів. Така будова зумовлює їх міцність і стійкість, а також полегшує підтримання рівноваги при посадці.

Оскільки передні кінцівки змінили свою функцію і весь тягар при рухах на землі, по гілках, при злітанні, посадці припадає на тазовий пояс, то ця частина скелета значно змінилась - кістки тазового поясу зрослися між собою. Ці зміни пов'язані також з необхідністю дати міцну опору заднім кінцівкам, а також з відкладанням яєць великого розміру, вкритих твердою шкаралупою. *Тазовий відділ* у птахів складається з трьох парних кісток: клубових, сідничних та лобкових. Черевні відділи їх широко розсунуті, через що таз називають відкритим (такий таз у всіх птахів, за винятком деяких безкільових). Внаслідок зростання кісток таза утворюється дуже вкорочена й нерухома тулубова частина хребта. Вона створює надійну опору під час рухів по землі, а також забезпечує більш надійне положення його при польоті. Найширший і найстійкіший таз у птахів, що ведуть наземний спосіб життя, найбільш вузький у тих, що добре пірнають.

## **Клас ССАВЦІ, або ЗВІРІ, - MAMMALIA, seu THERIA**

### *Загальна характеристика*

Ссавці - найбільш високоорганізований клас хребетних тварин. Це гомойотермні амніоти. До найбільш істотних особливостей ссавців, що визначають їх прогресивний розвиток порівняно з іншими класами, належать такі:

- максимальне удосконалення головного мозку;
- наявність на тілі волосяного покриву;
- живородіння (крім однопрохідних) та вигодовування малят молоком;
- наявність у середньому вусі трьох слухових кісточок ( ковадла, молоточка, стремінця);
- утворення зовнішнього вуха із зовнішнім слуховим проходом;

- постійна кількість шийних хребців;
- утворення хребетного стовпа з платицельних хребців;
- наявність синапсидного тропі базального черепа, двох потиличних виростів, аутостилії;
- висока диференціація зубної системи (зуби текодонтного типу);
- велика кількість в шкірі сальних і потових залоз, частина яких утворює молочні і пахучі залози;
- розділення порожнина тіла діафрагмою на грудний і черевний відділи;
- удосконалення кишкової трубки, утворення багатокамерного шлунку;
- чотирикамерне серце; наявність двох розмежованих кіл кровообігу;
- збереження тільки лівої дуги аорти;
- без'ядерні еритроцити;
- метанефричні нирки;
- поява плаценти у вищих ссавців.

Савці населяють усі екологічні середовища. У класі налічується 4500 видів.

### *Систематика класу*

Клас ССАВЦІ, або ЗВІРІ - MAMMALIA, s.THERIA

Підклас ПЕРШОЗВІРІ, або ЯЙЦЕКЛАДНІ - PROTOTERIA

Ряд ОДНОПРОХІДНІ - MONOTREMATA

Підклас ЗВІРІ - THERIA

Інфраклас НИЖЧІ ЗВІРІ (ДВОУТРОБНІ) - METATHERIA (DIDELPHIA)

Ряд СУМЧАСТІ - MARSUPIALIA

Інфраклас ВИЩІ ССАВЦІ (ПЛАЦЕНТАРНІ, ОДНОУТРОБНІ) - EUTHERIA,  
(PLACENTALIA, MONODELPHIA)

Ряд КОМАХОЇДНІ - INSEktivORA

Ряд ШЕРСТОКРИЛІ - DERMoptERA

Ряд ПРИМАТИ - PRIMATHES

Ряд НЕПОВНОЗУБІ - EDENTATA, s.XENARTHRA

Ряд ЯЩЕРИ (ПАНГОЛІНИ) - POLIDONTA

Ряд ЗАЙЦЕПОДІБНІ - LADOMORPHA

Ряд ГРИЗУНИ - RODENTIA, s.GLIRES

Ряд ХИЖІ - CARNIVORA

Ряд КИТОПОДІБНІ - CETACEA

Ряд ЛАСТОНОГІ - PINIPEDIA

Ряд ХОБОТНІ (СЛОНИ) - PROBOSCHIDEA

Ряд СИРЕНИ - SIRENIA

Ряд ДАМАНИ (ЖИРЯКИ) - HYRACOIDEA

Ряд ТРУБКОЗУБІ - TUBULIDENTATA

Ряд МОЗОЛЕНОГІ - TYLOPODA

Ряд ПАРНОКОПИТНІ - ARTIODACTYLA

Ряд НЕПАРНОКОПИТНІ - PERISSODACTYLA

## *Будова ссавців.*

### *Зовнішня будова ссавців*

Зовнішній вигляд ссавців дуже різноманітний. Це тісно пов'язано з умовами середовища й способом життя. Найбільш поширеною групою ссавців є наземні. Вони мають видовжений тулуб, під яким розташовані більш - менш довгі кінцівки, що закінчуються пальцями з кігтями, які є роговими утвореннями. Тулуб закінчується хвостом, який теж буває різним як за довжиною, так і за формою. Тіло ділиться на рухливу голову, помітну шию, тулуб, хвіст, передні й задні кінцівки. Воно вкрите волосяним покривом, який на різних ділянках неоднаковий за довжиною, структурою й кольором. Волосяний покрив - рогове утворення, яке добре захищає тварин від сильних дощів, укусів комах. Його відсутність у деяких видів - вторинне явище. Волосина складається із стовбура та кореня, що залягає у волосяному мішечку (рис.85). Видозміною волосся є вібриси, щетина та голки. Вібриси, або дотикове волосся, дуже довгі й тверді. Вони розміщуються на голові, щоках, підборідді та інших частинах тіла. Шкірні покриви в ссавців мають складнішу, ніж у інших хребетних будову. Шкіра характеризується значною товщиною і добре розвиненими залозами. Вона складається з двох чітко відокремлених шарів: тонкого верхнього - епідермісу, та більш товстого нижнього мезодермального - коріуму. Епідерміс дає різноманітні похідні: шкірні залози, волосяний покрив, кігті, нігті, копита, рогові утворення, луску тощо. На передньому кінці голови розміщуються ротовий отвір із губами (у кроля верхня губа роздвоєна) та вологий, не вкритий шерстю ніс з носовим отвором. Очі розташовані симетрично по боках голови. Добре видно очне яблуко, нижні й верхні повіки з віями. У внутрішньому кутку ока є біла перетинка, яка називається мигальною. Ближче до потилиці по боках голови розташовані вушні раковини. Будова й форма їх у ссавців різна.

### *Внутрішня будова*

*Органи травлення* (рис.86) виконують важливі життєві функції: захоплення, подріблення, перетравлення їжі, засвоєння її та виведення назовні перетравлених решток. До органів травлення належать ротоглоткова порожнина, стравохід, шлунок, кишечник і травні залози. Травний тракт починається ротовим отвором, відмежованим м'ясистими губами. Між губами й зубами міститься присінок; за ним іде ротова порожнина, яку майже повністю займає рухливий язик. У ротовій порожнині їжа подрібнюється й частково зазнає хімічного впливу. Сюди відкриваються протоки слинних залоз, розміщених у стінках ротової порожнини, (язикові, піднебінні, щічні, губні). На верхній та нижній щелепах містяться зуби. Зуб складається з коронки, покритої шаром емалі, і стрижня, утвореного дентином. Основу зуба становить кісткова тканина - цемент. Їжа з ротової порожнини потрапляє в стравохід, який за діафрагмою відкривається в шлунок. Розширений його кінець називається кардіальним відділом, а звужений -

пілоричним. Будова шлунка в ссавців різноманітна, вона залежить від типу живлення. Найбільш складний він у жуйних копитних (рис. 87).

У кишковому тракті виділяють відділи тонкої, товстої і прямої кишок. Передня частина тонкої кишки носить назву дванадцятипалої. У неї відкриваються вивідні протоки підшлункової залози й печінки. У місці переходу тонкої кишки в товсту в ссавців, що живляться рослинною їжею, утворюється довга й широка сліпа кишка. У деяких звірів вона закінчується червоподібним відростком. Товста кишка переходить у коротку пряму, яка відкривається анальним отвором назовні.

*Органи дихання.* Досконале дихання ссавців забезпечує інтенсивний газообмін. Воно є однією з передумов високої постійної температури тіла. Для цього класу характерне легеневе дихання. Легені ссавців являють собою два губчасті мішки, що вільно звисають у грудну порожнину. У легені повітря надходить через повітряні шляхи: носову порожнину й носоглоткові канали. Спочатку воно проникає в гортань, трахею та бронхи. Проходячи через них, повітря зігрівається, зволожується, очищається від пилу та знезаражується, оскільки слиз носової порожнини має бактерицидні властивості. Стінки носової порожнини підтримуються хрящами: спереду - щитоподібним, нижче - персноподібним, а з боків - двома черпакуватими. До переднього краю щитоподібного хряща прикріплюється ложкоподібний хрящ - надгортанник. Він відіграє важливу роль при складному акті ковтання, під час якого гортань піднімається, надгортанник відгинається й прикриває собою гортанну щілину так, що їжа проходить прямо в стравохід. Між щитоподібним і черпакуватим хрящами натягнуті голосові зв'язки, що приводяться в рух особливими м'язами. При вібрації цих зв'язок утворюються звуки. Гортань переходить у трахею - довгу трубку, яка тягнеться поряд з стравоходом. Вона поділяється на парні бронхи, що входять до відповідної легені. У них бронхи поділяються на бронхи 2-го, 3-го порядків і закінчуються тонкостінними бронхіолами. Кінці бронхіол здуті (мають вигляд пухирців - альвеол), обплетені густою сіткою кровоносних судин - капілярів. В альвеолах відбувається газообмін. Кількість альвеол велика: у швидко рухливих тварин, наприклад хижих, їх 300-500 млн, у малорухливих - лінивців - близько 6 млн. У зв'язку з виникненням альвеол поверхня легень за площею у 50-100 разів перевищує поверхню тіла. Стінки трахеї й бронхів не спадаються завдяки хрящовому скелету, що складається з кількох хрящових напівкілець. Процес дихання полягає в поперемінному збільшенні об'єму грудної клітки, що досягається зміною положення ребер, а також рухом діафрагми. Кількість дихальних рухів у різних ссавців неоднакова. Вона пов'язана з розміром тварини та з інтенсивністю обміну речовин у неї. Так, у коня частота дихання становить 8-16 разів за хвилину, у миші - близько 200, у щура - 100-150, у лисиці - 25-40, у землерийок - до 800. Вентиляція легень забезпечує газообмін і, крім того, має терморегуляційне значення. Підвищення температури зовнішнього середовища збільшує інтенсивність дихання ссавців.

*Кровоносна система,* що забезпечує обмін речовин між тканинами і зовнішнім середовищем, досягає в ссавців високої досконалості (рис.88). Чотирикамерне серце складається з двох передсердь і двох шлуночків, причому

лівий шлуночок має товщі стінки (він розносить кров по великому колу кровообігу), правий - тонші (гонить кров по малому колу). Від лівого шлуночка відходить, як і в птахів, одна, але не права, а ліва дуга аорти. Вона іде вгору, а потім повертає вліво і у вигляді спинної аорти тягнеться під хребтом. Від неї відгалужуються судини до внутрішніх органів і мускулатури. Від лівої аорти відходить коротка безіменна артерія, яка ділиться на праву підключичну артерію та праву і ліву сонні артерії (ліва сонна артерія іноді відходить не від безіменної артерії, а самостійно від дуги аорти). Самостійним стовбуром починається від дуги аорти ліва підключична артерія, яка несе кров до лівої передньої кінцівки. Права підключична артерія постачає кров до відповідної кінцівки, а сонні артерії до голови, де кожна з них ділиться на внутрішню й зовнішню сонні артерії.

Для венозної системи ссавців характерним є відсутність ворітної системи нирок, у них наявна лише ворітна система печінки. З передньої частини тіла венозна кров збирається в парні передні порожнисті вени (праву і ліву), які впадають у праве передсердя. Кожна з них складається з відповідної підключичної вени, що несе кров з передньої кінцівки, і яремної вени, яка збирає кров з голови. Із задньої частини тіла кров надходить у задню порожнисту вену, яка тягнеться вздовж хребта й приймає в себе ряд вен, що йдуть від стінок тіла і внутрішніх органів. Поблизу місця їх впадіння в праве передсердя до них приєднуються дві печінкові вени: від правого шлуночка венозна кров іде по загальній легеневій артерії, яка ділиться на праву й ліву. Після окиснення артеріальна кров з кожної легені збирається у дві легеневі вени. Вони через спільний отвір впадають у ліве передсердя.

Кров складається з рідкої плазми і формених елементів. Плазма містить солі, поживні речовини, білки, ферменти тощо. Формені елементи крові представлені еритроцитами, лейкоцитами, тромбоцитами. Еритроцити транспортують кисень і виконують, таким чином, дихальну функцію. Вони без'ядерні; мають сплющено -дископодібну форму. Лейкоцити переносять поживні речовини, поглинаючи мікроби (фагоцитоз), знешкоджують бактеріальні токсини, утворюють у результаті переробки білків антитіла. На відміну від еритроцитів лейкоцити мають ядра; вони здатні до амебоїдних рухів. Тромбоцити зумовлюють зсідання крові й беруть участь у виробленні імунітету до дії отрут. Формені елементи крові утворюються в кістковому мозку, лімфатичних вузлах, зубній залозі й селезінці. Селезінка, виконуючи захисні функції, являє собою кров'яне депо - регулює кровообіг залежно від зміни умов середовища.

*Нервова система.* Головний мозок характеризується великими розмірами й складається з п'яти відділів (рис.89).

Передній мозок являє собою відносно великі півкулі, збільшення яких відбувається за рахунок зростання їхньої покривлі. Півкулі нависають далеко назад, закриваючи інші відділи мозку. Такі півкулі зверху покриті сірою мозковою речовиною - мозковою корою, що складається з нервових клітин і безм'якотних нервових волокон. Вона називається мозковим сплетінням (неопаліумом). Друга складова переднього мозку - біла речовина - скупчення нервових волокон, які зв'язують між собою нервові клітини. У вищих звірів ці волокна утворюють спайку півкуль - мозолисте тіло. За допомогою нервових

волокон кора великих півкуль зв'язана з іншими відділами мозку, а через них з усіма органами й тканинами тіла. Поверхня півкуль переднього мозку в одних тварин гладенька (кролик), в інших покрита борознами. У півкулях є дві порожнини - правий і лівий бокові шлуночки, з'єднані один з одним і з третім шлуночком, розташованим далі.

За переднім мозком міститься проміжний мозок, основну частину якого становлять зорові бугри. Тут розташовані епіфіз (рудимент тім'яного органа рептилій), лійка, яка є дном третього шлуночка, і гіпофіз - важлива залоза внутрішньої секреції. За проміжним мозком іде середній мозок, поділений двома перпендикулярними борознами на чотири бугри. Передні бугри сприймають світлові, задні - слухові подразнення. Шлуночок цього відділу мозку представлений слуховим каналом - сільвієвим водопроводом.

Четвертий відділ мозку - мозочок. Він складається з середньої непарної частки - черв'яка, і двох бокових часток - півкуль мозочка. Основна функція мозочка - координація руху й м'язового тону. П'ятий відділ - довгастий мозок - регулює діяльність ряду життєво важливих нервових центрів, зокрема дихального. Шлуночок довгастого мозку (четвертий) утворює ромбоподібну ямку й переходить далі в канал спинного мозку.

Спинний мозок є продовженням довгастого. Як і в останньому, сіра речовина міститься всередині спинного мозку, а біла оточує його. Головних нервів у ссавців 12 пар.

*Органи чуттів.* Органи нюху в ссавців розвинені добре. Вони відіграють в їхньому житті важливу роль. Прогресивний розвиток органів нюху виявляється в збільшенні об'єму нюхальної капсули і її ускладненні шляхом утворення системи нюхових раковин. Власне нюхову функцію виконує частина верхнього відділу носової порожнини з лабіринтом решітчастої кістки. Звичайно носова порожнина з'єднується з порожнинами (пазухами) кісток, які оточують її.

Орган слуху (рис. 90) ссавців складається з внутрішнього й середнього вуха, зовнішнього слухового проходу та вушної раковини. Зовнішній слуховий прохід являє собою слухову трубку, оточену барабанною кісткою, один кінець якої відкритий назовні, а другий затягнутий барабанною перетинкою, за якою лежить порожнина середнього вуха. На відміну від амфібій, плазунів і птахів у ссавців не одна слухова кісточка, а три: молоточок (гомолог зчленівної кістки), ковадло (гомолог квадратної кістки) і стремінце (гомолог гіомандибулярної кістки). Вони рухомо з'єднуються й розташовуються ланцюжком так, що молоточок упирається в барабанну перетинку, до нього рухомо прикріплене ковадло, яке у свою чергу, з'єднане з стремінцем. Останнє упирається в овальне вікно перетинчастого лабіринту внутрішнього вуха. У внутрішньому вусі міститься дуже розвинений, спіралью закручений відросток - завиток, у середині якого розташовуються найтонші волокна, які подібно до струн неоднакової довжини резонують в унісон зі звуками різної висоти. Це кортіїв орган.

Органи зору мають менше значення для ссавців, ніж для птахів, і відрізняються порівняно простою будовою. Вони набули деяких прогресивних особливостей. Ссавцям властивий бінокулярний стереоскопічний зір - фокусування очей на одному предметі, що поліпшило їх орієнтацію в просторі.

Акомодація досягається лише зміною форми кришталика під впливом в'язкого м'яза. Гострота зору підвищується внаслідок розростання кришталика.

Органи дотику в ссавців представлені спеціальними тільцями та чутливими волосками - вібрисами, розташованими по всій поверхні тіла, зокрема на носі, навколо очей тощо.

*Органи виділення.* Як і в усіх амніот, процес виділення з організму ссавців кінцевих продуктів обміну речовин здійснюється парними тазовими (метанефричними) нирками (рис. 91). Тулубові (мезонефричні) нирки функціонують у всіх ссавців протягом ембріонального періоду розвитку і лише в однопрохідних і сумчастих - у молодому віці. Вони мають гладеньку чи горбкувату поверхню (кішка, корова), або складаються з більш - менш відокремлених дольок (китоподібні, свині). У нирці розрізняють зернисту кіркову (сечовидільну) речовину і серцевинну мозкову (вивідну) речовину. Остання сосочком відкривається в резервуар - ниркову миску. Звідси починається сечовід, який впадає в сечовий міхур (рис. 92). Сечовий міхур відкривається не в клоаку, а в сечостатевиий синус, куди впадають і сім'явиносні протоки. На відміну від рептилій і птахів у ссавців основним продуктом азотистого обміну є не сечова кислота, а сечовина - продукт, що добре розчиняється у воді. Назовні сеча виводиться в самок через короткий присінок піхви, а у самців - через сечостатевиий канал, що міститься на кінці копулятивного органа.

*Органи розмноження.* Статеві залози самця представлені парними сім'яниками (рис.92). В одних видів (кити, носороги, слони) сім'яники все життя розташовуються в порожнині тіла, в інших у період розмноження вони опускаються в мошонку (зайці, їжаки, кролики) і, нарешті, у більшості весь час містяться в мошонці. Безпосередньо до сім'яників прилягають їхні придатки, від яких відходять сім'япроводи. Парні сім'япроводи відкриваються в сечовидільний канал. На кінцях сім'япроводи розширюються в сім'яні пухирці.

Яєчники самки парні (рис.93). Вони завжди лежать у порожнині тіла, прикріплюючись до спинної сторони черевної порожнини брижами. Парні яйцепроводи передніми кінцями відкриваються поряд з яєчниками в порожнину тіла, утворюючи широкі лійки. Вони ловлять яйце, що виходить з яєчника. Верхній відділ яйцепроводів має назву фаллопієвих труб, за ними йдуть розширені відділи матки, які відкриваються в непарну, у більшості звірів піхву. Лише в сумчастих піхва парна. У деяких гризунів матка подвійна, у інших видів ссавців вона залежно від ступеня зростання яйцепроводів буває дворого, двороздільна й проста (рис.94). Продукти статевих залоз - яйцеклітини та сперматозоїди - невеликі, хоч розмір і будова яєць у різних ссавців неоднакові. В однопрохідних яйця порівняно великі (2,5 - 4,0 мм), багаті на жовток; вони мають білкову оболонку, а зовні ще вкриті пергаментоподібною оболонкою. У сумчастих вони дрібніші (0,2-0,4 мм), бідні на жовток, мають лише білкову оболонку. У плацентарних яйця мікроскопічно дрібні (близько 0,2 мм), практично позбавлені жовтка й білкової оболонки.

*Скелет.* Як і всі інші хребетні, ссавці мають внутрішній скелет, який виконує функцію опори тіла, субстрату для прикріплювання м'язів і захисту для



багатьох внутрішніх органів. Зовнішній кістковий скелет у вигляді панцира, який є органом пасивного захисту, мають броненосці та панголіни.

Характерним для скелета ссавців (рис.95) є слабкий розвиток хряща, який зберігається в дорослих тварин лише в місцях, що потребують великої гнучкості (у хребті, на кінцях ребер); кількість кісткових елементів, що утворюють скелет, у ссавців порівняно з рептиліями набагато менша. Менше покривних кісток шкірного походження, більше - заміщених, що утворилися з первинного хряща. Череп характеризується збільшенням мозкової коробки, зростанням ряду кісток, розвитком слухового відділу, появою нюхової раковини. У ссавців наявні два потиличних вирости. Для них характерна також постійна кількість шийних хребців.

Череп ссавців (рис. 96) поділяють на два відділи - невральний, який вміщує мозок і найважливіші органи чуттів, і вісцеральний (лицьовий), що охоплює передню частину травного тракту. Череп ссавців має ряд своєрідних особливостей. Він характеризується відносно великою черепною коробкою, що пов'язано з великими розмірами мозку. У молодих тварин черепна коробка по відношенню до лицьової частини більша, ніж у дорослих. Окремі кістки черепної коробки зростаються нерухомо (швами) лише через деякий час після народження, що дає змогу мозку протягом певного часу збільшуватися в об'ємі. Череп ссавців майже повністю кістковий. Хрящ зберігається лише в нюховій та слуховій капсулах.

У зв'язку із зростанням окремих кісток у своєрідні комплекси загальна кількість кісток у черепі ссавців порівняно з іншими тваринами менша. Основними комплексами в черепі ссавців є кам'яниста кістка, яка утворюється внаслідок раннього злиття кількох вушних кісток; вилична дуга, що формується зростанням виличних відростків, які відходять від лускатих кісток, з виличною кісткою; потилична кістка, яка закладається як чотири самостійні (верхньопотилична, бічні потиличні й основна потилична). Остання має отвір для довгастого та спинного мозку. По боках потиличного отвору симетрично розташовані потиличні відростки, з якими сполучається перший шийний хребець (атлас). Новоутворенням у черепі ссавців є барабанна кістка, що виникла з кутової. У ссавців розвинене вторинне кісткове піднебіння, утворене піднебінними відростками міжщелепних, верхньощелепних та піднебінних кісток. Це зумовило відкриття хоан не між верхньощелепними кістками, як це спостерігається у всіх наземних хребетних, за винятком черепах та крокодилів, а більш далі від піднебінних кісток. Така будова піднебіння дає можливість вільно дихати навіть тоді, коли в ротовій порожнині знаходиться їжа. В основі черепної коробки, спереду від потиличної кістки, лежить основна клиноподібна кістка, перед якою розташована передньоклиноподібна. До цих кісток приростають крилоклиноподібні та очноклиноподібні, що утворюють більшу частину тонкої міжочної перетинки. У передній частині очної ямки закладається слізна кістка. З кам'янистою кісткою тісно зв'язана покривна барабанна кістка, яка є лише в ссавців. У нюховому відділі міститься непарна решітчаста кістка. Покрівля черепа утворена парними тім'яними, лобними, носовими кістками і непарною

міжтім'яною кісткою. По боках черепної коробки розташовані лускаті кістки, які мають суглобову ямку для зчленування з нижньою щелепою.

Верхні щелепи ссавців складаються з парних міжщелепних і верхньощелепних кісток, з яких останні досягають значного розвитку. Відростки міжщелепних, верхньощелепних та піднебінних кісток утворюють вторинне піднебіння. Ззаду до піднебінних кісток приєднуються довгі, вертикально розташовані крилоподібні кістки. Разом з піднебінними вони утворюють носові ходи - хоани. Нижня щелепа складається з парних (лівої і правої) зубних кісток з добре розвиненими зчленівними відростками. Отже, з'єднання черепної коробки з нижньою щелепою відбувається безпосередньо, без будь-якого підвіска (аутостилія).

Хребет чітко поділяється на такі відділи: шийний, грудний, поперековий, крижовий і хвостовий. Хребці платицельні, тобто мають плоскі зчленівні поверхні. Перший шийний хребець - атлант - і другий - епістрофей - відрізняються своєю будовою від інших (рис.97). Ця видозміна двох перших хребців типова для амніот. Решта шийних хребців однакова.

У ссавців постійна кількість шийних хребців - 7. Виняток становлять ламантини (сиренові) - 6 хребців і деякі лінивці - 6-9 хребців. Довжина шиї в ссавців на відміну від птахів визначається не кількістю шийних хребців, а довжиною їхніх тіл. У шиї кита, як і в шиї жирафи, 7 хребців, але у кита вони сплюснені, а у жирафи кожен хребець витягнутий у довжину. У гризунів, що живуть у норах, шийний відділ короткий і рухливість голови мала. Добре розвинений шийний відділ у копитних та хижих тварин, що важливо для добування корму.

Грудний відділ складається з 9-24 (найчастіше 12-15) хребців (рис. 98). З грудними хребцями з'єднуються як справжні ребра, що прикріплюються до груднини, так і несправжні, які закінчуються вільно. Груднина являє собою сегментовану кісткову пластину, що закінчується видовженим хрящем - мечоподібним відростком. Передній розширений сегмент носить назву - рукоятки груднини. У звірів з добре розвиненими для риття передніми кінцівками й у летючих мишей груднина втрачає сегментацію й несе кіль, до якого прикріплюються грудні м'язи.

У поперековому відділі кількість хребців варіює від 2 до 9 (частіше 6-7). Крижовий відділ, як правило, складається з 4-10 хребців, що зростаються. З них лише перші два є справжніми крижовими, решта - хвостові хребці. Кількість хвостових хребців коливається від 3-4 у гібонів і до 49 у ящерів.

Плечовий пояс (рис.99) ссавців має порівняно просту будову. Його основою є лопатка, до якої приростає рудиментарний коракоїд. Лише в однопрохідних коракоїд розвинений добре і представлений самостійною кісткою. Ключиці зберігаються лише в ссавців, передні кінцівки яких пристосовані до складних рухів. Ця кістка забезпечує надійне причленування плечової кістки й робить міцнішим увесь плечовий пояс (примати, рукокрилі, кроти). У видів, передні кінцівки яких переміщуються в площині, паралельній осі тіла, ключиці рудиментарні або їх немає зовсім (копитні, деякі хижі, китоподібні, сирени). Тазовий пояс (рис.100) складається з трьох парних кісток: клубової, сідничної і

лобкової. У багатьох видів усі кістки зростаються в одну безіменну кістку. Тазові кістки, крім того, зростаються з крижами. На бічній поверхні безіменних кісток розташовані вертлюжні западини, у які входять головки стегнових кісток.

Скелет парних кінцівок зберігає основні риси наземної п'ятипалої кінцівки. Однак у зв'язку з різноманітністю умов існування і характером використання кінцівок деталі їхньої будови різні. На відміну від плазунів у ссавців кінцівки підведені під тулуб. Це забезпечує кращу рухливість тварин. У передній кінцівці дуже розвинена плечова кістка, частково редукувалися або зрослися ліктьова і променева кістки, окремі елементи зап'ястка. У задній кінцівці (рис.101) великого розвитку досягає стегнова кістка; внаслідок часткового місцевого скостеніння сухожилля, що проходить через колінний суглоб, розвивається колінна чашечка. Мала гомілкорова кістка в деяких видів редукується, приростаючи до великої гомілкової. Частина елементів заплесна зливається з утворенням великої таранної кістки. Добре розвинута п'яткова кістка. Ссавці мають гомілково-заплеснове (гомілково-стопне) і заплесно-зап'ясткове зчленування, характерне для рептилій, птахів і амфібій. У наземних форм ссавців спостерігаються видовжені проксимальні відділи кінцівок; у водяних ці відділи вкорочені, а дистальні (п'ясть, плесно, фаланги пальців) видовжені. Вони перетворилися на ласти. У ссавців, що пристосувалися до повітряного способу життя (летючі миші), перший палець передніх кінцівок розвинений нормально, інші видовжені; між ними утворилася шкірна перетинка. У звірів, які швидко бігають, зап'ясток, п'ясть, заплесно і плесно розташовуються майже вертикально і тварини ступають на пальці (собаки). У копитних кількість пальців менша, ніж у інших ссавців.

## СПИСОК РЕКОМЕНДОВАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

### ОСНОВНА

*Булахов В.Л.* Морфологія та анатомія хордових тварин: Навч. посіб. – Д.: ДДУ, 1999. – 160 с.

*Булахов В.Л., Губкин А.А., Мясоедова О.М.* Сравнительная анатомия позвоночных животных. - Д.: ДГУ, 1987. - 92 с.

*Гуртовой Н.Н., Матвеев Б.С., Дзержинский Ф.Я.* Практическая зоотомия позвоночных. - М.: Высш. шк., 1978. - 408 с.

*Токарский В.А., Есилевская Н.А.* Зоология позвоночных. - Х.: ХГУ, 1998. - 292 с.

*Шмальгаузен И.И.* Основы сравнительной анатомии позвоночных. - М.: Сов. наука, 1947. - 488 с.

### ДОДАТКОВА

*Браунер Л. А.* Сельскохозяйственная зоология. - Одесса, Вид-во ОГУ 1923. – 358 с.

*Булахов В.Л., Губкин А.А., Мясоедова О.М.* Систематика позвоночных животных: Учеб. пособ. – Д.: ДГУ, 1989. – 92 с.

*Домбровский Б.А.* Основы сравнительной морфологии животных. - Алма-Ата: КГУ, 1961. - 387 с.

*Закон України "Про тваринний світ" //Відомості ВР України.- 1993.- №18. - с. 19.*

*Лабораторний практикум з курсу "Зоологія хребетних": У 2 т/ А.А.Губкін, В. Л. Булахов, О. Є. Пахомов та ін. – Д.: ДДУ, 1996. - Т.1. - 108 с.*

*Наумов Н. П.* Экология животных. М.: Наука, 1963. - 415 с.

*Наумов Н.П., Карташев Н.И.* Зоология позвоночных: В 2 ч. - М.: Высш. шк., 1979. - Ч.1. - 334 с.; Ч.2. - 272 с.

*Огнев С.И.* Зоология позвоночных. - М.: Сов. наука, 1945. - 518 с.

*Ромер А., Парсонс Т.* Анатомия позвоночных: В 2 ч. - М.: Мир, 1992. - Ч.1. - 356с.; Ч.2. - 406 с.

*Руководство к лабораторным занятиям по зоологии позвоночных /Т.А.Адольф, В.Т. Бутьев, А.В. Михеев, В.И. Орлов. - М.: Просвещение, 1977. - 92 с.*

*Самарський С.Л.* Зоологія хребетних. - К.: Вища шк., 1976. - 456 с.

*Хадорн Э., Вернер Р.* Общая зоология. - М.: Мир, 1989. - 528 с.

*Червона книга України. - Том 2. Тваринний світ. - К.: Укр. енциклопедія, 1994. - 464 с.*

Валентин Леонтійович Булахов  
Роман Олександрович Новіцький  
Віктор Якович Гассо  
Олександр Євгенійович Пахомов

## ЗООЛОГІЯ ХОРДОВИХ

*Українською мовою*

Технічне редагування видання, комп'ютерна верстка О. В. Сухарева

Коректор В. В. Бондаренко

---

---

Підписано до друку \_\_\_\_\_.  
Формат 64x80/16. Папір друкарський. Гарнітура \_\_\_\_\_. Ум. друк. аркушів \_\_\_\_\_.  
Ум. фарбо-відб. \_\_\_\_\_. Обл.-вид. арк. \_\_\_\_\_. Наклад 400 прим.