

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
И ПРОДОВОЛЬСТВИЯ РЕСПУБЛИКИ БЕЛАРУСЬ

ГЛАВНОЕ УПРАВЛЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ,
НАУКИ И КАДРОВОЙ ПОЛИТИКИ

Учреждение образования
«БЕЛОРУССКАЯ ГОСУДАРСТВЕННАЯ
ОРДЕНОВ ОКТЯБРЬСКОЙ РЕВОЛЮЦИИ
И ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ АКАДЕМИЯ»

В. И. Лавушев, Л. А. Шамсуддин

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ И ПОЗВОНОЧНЫХ

КУРС ЛЕКЦИЙ

*Рекомендовано учебно-методическим объединением по образованию
в области сельского хозяйства в качестве учебно-методического
пособия для студентов учреждений, обеспечивающих получение
высшего образования I ступени по специальности
1-74 03 03 Промышленное рыбоводство*

Горки
БГСХА
2023

УДК 597/599(075.8)

ББК 28.693.3я73

Л13

*Одобрено методической комиссией
факультета биотехнологии и аквакультуры
29.03.2022 (протокол № 7)
и Научно-методическим советом БГСХА
31.03.2022 (протокол № 7)*

Авторы:

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент *В. И. Лавушев*;
кандидат сельскохозяйственных наук, доцент *Л. А. Шамсудин*

Рецензенты:

доктор ветеринарных наук, профессор *В. В. Малашко*;
кандидат ветеринарных наук, доцент *Н. И. Олехнович*

Лавушев, В. И.

Л13 Зоология беспозвоночных и позвоночных. Курс лекций :
учебно-методическое пособие / В. И. Лавушев, Л. А. Шамсудин. – Горки : БГСХА, 2023. – 186 с.
ISBN 978-985-882-340-5.

В издании рассмотрено многообразие животных и его классификация. Приведены морфологический и систематический обзор, хозяйственное значение каждого типа животных.

Для студентов учреждений, обеспечивающих получение высшего образования I ступени по специальности 1-74 03 03 Промышленное рыбоводство.

УДК 597/599(075.8)

ББК 28.693.3я73

ISBN 978-985-882-340-5

© УО «Белорусская государственная
сельскохозяйственная академия», 2023

ВВЕДЕНИЕ

Зоология представляет собой обширную совокупность наук, включающих в себя знания о животном мире. Соответственно этому задачи зоологии заключаются во всестороннем исследовании животного мира.

На современном этапе развития зоологии (понимая ее в широком смысле слова) детальное морфологическое и физиологическое изучение животного организма выделилось в самостоятельные научные дисциплины, такие как анатомия, гистология, физиология и т. д.

Современная зоология обладает огромным фактическим материалом по строению и систематике животных, образу жизни в разнообразных условиях существования, географическому распространению, практическому значению и т. д. Следует подчеркнуть, что усвоение фактических данных зоологии, безусловно, необходимо для понимания теоретических основ этой науки, которые касаются, с одной стороны, закономерностей индивидуального развития животного организма (особи), а с другой – исторического развития животного мира (видообразование, формирование фауны и т. д.).

Будучи тесно связанной с другими биологическими науками, зоология в то же время имеет прямое отношение к сельскохозяйственным наукам, составляя вместе с физиологией общую биологическую основу зоотехнии, ветеринарии и технологий.

Домашние животные (объект зоотехнии, ветеринарии и технологии) произошли в свое время от диких предков и до настоящего времени сохранили некоторые их черты. Это вызывает необходимость изучать систематику, биологические особенности, образ жизни диких животных в природе, их строение, экологию, физиологию и в особенности такие процессы, как питание, размножение, развитие, исходя из насущных интересов зоотехнии, ветеринарии и технологий.

С другой стороны, многие дикие животные сами по себе имеют большое хозяйственное значение, как, например, пчелы, рыбы, промысловые птицы, звери и др.

Вместе с тем большое количество видов диких животных (вредные насекомые и грызуны) наносят ущерб сельскому хозяйству, вызывая, подчас значительные потери урожая различных культур. Наконец, известно много различных инвазионных и инфекционных заболеваний домашних животных и человека, возбудителями или переносчиками

которых являются животные (простейшие, паразитические черви, кровососущие членистоногие, многие виды грызунов и т. д.).

Совершенно очевидно, что без зоологических знаний невозможно ни рациональное использование полезных животных, ни разработка эффективных мер борьбы с вредными животными.

Зоологические знания составляют также теоретические основы охраны природы и рационального использования природных богатств.

История развития зоологии

Началом накопления человеком сведений о животном мире принято считать каменный век (палеолит). Животные были объектом охоты, рыболовства и т. п. Сочинения о животных известны уже в Древнем Китае, Индии. Широко распространены изображения животных, в том числе и беспозвоночных, в которых наивная фантазия нередко сочетается с точными и живыми деталями. Однако научная зоология берет начало от великого ученого и мыслителя Древней Греции Аристотеля (IV в. до н. э.). Он разделил всех известных ему животных (их было около 500) на две группы: животные, имеющие кровь; животные без крови. К первой группе он отнес всех высших животных (зверей, птиц, гадов и рыб), ко второй – насекомых, раков, моллюсков и других низших животных. Эта первая зоологическая система просуществовала очень долго. Кроме того, в работах Аристотеля высказан ряд важных идей и обобщений, в том числе и учение о корреляциях частей организма.

Большое значение для развития зоологии на рубеже XVI–XVII вв. имело изобретение микроскопа, положившее начало познанию нового мира самых мелких живых существ, исследованию тонкого строения организмов и их эмбрионального развития (А. Левенгук в Голландии, М. Мальпиги в Италии, У. Гарвей в Англии и др.).

В конце XVII и в первой половине XVIII вв. были заложены основы системы животного мира. Большое значение в этом плане имели работы Дж. Рея (Англия) и в особенности выдающегося шведского естествоиспытателя К. Линнея, который ввел рациональную номенклатуру, сыгравшую важную роль в развитии систематической зоологии и ботаники. Его классический труд «Systema naturae» («Система природы») впервые вышел в 1735 г., а в 10-м издании его (1758) уже последовательно были разработаны принципы бинарной номенклатуры. В системе Линнея различались 4 взаимно подчиненные систематические категории-таксоны: вид, род, порядок, класс. Он установил и назвал более 300 родов живот-

ных, которые по степени сходства сгруппировал в порядки. Сходные порядки были объединены в классы, которые рассматривались как высшие систематические категории.

В первой половине XIX в. в зоологии появилась идея исторического развития животного мира. Современник и соотечественник Ж. Кювье – Э. Жоффруа Сент Илер – развивал идею изменяемости видов под прямым воздействием факторов среды. В этот же период Ж. Б. Ламарк опубликовал книгу «Философия зоологии» (1809), в которой излагалась первая научная теория эволюции органического мира. Ламарк много сделал также и для разработки системы беспозвоночных животных. Ему принадлежит термин «беспозвоночные», среди которых он различал 10 классов (у Линнея было лишь 2 класса). Против идеи неизменяемости видов в этот же период в России выступил профессор Московского университета К. Ф. Рулье. Большую роль в развитии зоологии в середине XIX в. сыграл академик Российской академии наук К. М. Бэр, автор выдающихся исследований в области эмбриологии животных, создатель учения о зародышевых листках.

Большое влияние на развитие зоологии оказала сформулированная в конце 30-х гг. XIX в. клеточная теория, созданная трудами М. Шлейдена и Т. Шванна. Эти работы убедительно показали единство микроскопической структуры животных и растений.

Новый период в развитии зоологии, как и всех биологических наук, начался во второй половине XIX в. после работ Ч. Дарвина, утвердившего в своем знаменитом труде «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» (1859) эволюционное учение и открывшего основной фактор органической эволюции – естественный отбор. На основе эволюционного учения зоология стала быстро развиваться, и возникли новые, ранее не существовавшие зоологические дисциплины.

История развития зоологии тесно связана с историей формирования основных принципов систематики животных. И действительно, разобратся во всем многообразии фауны Земли было бы невозможно, если бы ученые не имели в руках универсального аппарата, позволяющего им точно фиксировать положение изучаемых и описываемых организмов на филогенетическом древе животного царства.

Таким аппаратом является современная систематика, возникшая в результате кропотливой работы многих зоологов на протяжении всей истории развития науки. На смену часто весьма формальным построениям прошлого пришла естественная система, в которой ученые стремятся отразить реальные пути эволюции животного мира.

Раздел 1. ПРОСТЕЙШИЕ (Protozoa)

К простейшим относятся животные, тело которых морфологически соответствует одной клетке, будучи вместе с тем самостоятельным организмом со всеми присущими организму функциями.

Простейшие – это организмы на клеточном уровне организации.

В морфологическом отношении тело их равноценно клетке, но в физиологическом представляет целый самостоятельный организм. Подавляющее большинство их микроскопически малых размеров. Общее число известных видов превышает 30 000.

Строение простейших чрезвычайно разнообразно, но все они обладают чертами, характерными для организации и функции клетки. Два основных компонента тела простейших – цитоплазма и ядро. Цитоплазма ограничена наружной мембраной, которая, как показывает электронный микроскоп, имеет толщину около 7,5 нм и состоит из трех слоев, примерно по 2,5 нм каждый. Эта основная мембрана, состоящая из белков и липоидов и регулирующая поступление веществ в клетку, у многих простейших усложняется дополнительными структурами, увеличивающими толщину и механическую прочность наружного слоя цитоплазмы.

Таким образом, возникают образования типа пелликулы и оболочки, которые будут рассмотрены ниже при описании отдельных типов и классов простейших.

Цитоплазма простейших обычно распадается на два слоя – наружный, более светлый и плотный, – эктоплазму и внутренний, снабженный многочисленными включениями, – эндоплазму. В цитоплазме локализируются общеклеточные органоиды: митохондрии, эндоплазматическая сеть, рибосомы, элементы аппарата Гольджи.

Кроме того, в цитоплазме многих простейших могут присутствовать разнообразные специальные органеллы. Особенно широко распространены различные фибриллярные образования – опорные и сократимые волокна, сократительные вакуоли, пищеварительные вакуоли и др.

Простейшие обладают типичным клеточным ядром, одним или несколькими. Прежние представления о примитивности структуры и формах деления ядра простейших в свете современных данных не соответствуют действительности. Ядро Protozoa обладает типичной двухслойной ядерной оболочкой, пронизанной многочисленными порами.

Содержимое ядра состоит из ядерного сока (кариоплазмы), в котором распределен хроматиновый материал и ядрышки.

Важная биологическая особенность многих простейших – способность к инцистированию. При этом животные округляются, сбрасывают или втягивают органеллы движения, выделяют на своей поверхности плотную оболочку и переходят от активной жизни в состояние покоя.

В инцистированном состоянии простейшие, могут переносить резкие изменения окружающей среды (подсушивание, охлаждение и т. п.), сохраняя жизнеспособность.

При возвращении благоприятных для жизни условий цисты раскрываются, и простейшие выходят из них в виде активных, подвижных особей.

Простейшие обладают широким всесветным распространением. Множество их живет в море. Некоторые входят в состав бентоса на различных глубинах – от литорали до абиссали (фораминиферы, инфузории, жгутиконосцы). Многочисленные виды радиолярий, жгутиконосцев и инфузорий являются компонентами морского планктона.

Многие простейшие (жгутиконосцы, инфузории, корненожки) входят в состав пресноводного бентоса и планктона. Существуют некоторые виды, живущие во влажной почве. Наконец, широкое распространение среди всех классов простейших получил паразитизм. Многие виды паразитических простейших вызывают тяжелые заболевания человека, домашних и промысловых животных. Некоторые виды паразитируют в растениях.

Таким образом, простейшие имеют важное практическое значение для медицины, ветеринарии, сельского хозяйства.

1.1. Тип Саркомастигофоры (Sarcomastigophora)

Подтип Саркодовые (Sarcodina)

Класс Саркодовые

Снаружи тело саркодовых покрыто тонкой цитоплазматической мембраной (7,5 нм), за которой идет слой прозрачной довольно плотной эктоплазмы. Далее располагается зернистая полужидкая эндоплазма, составляющая основную массу тела животного.

Передвигаясь, типичные представители – амёбы наталкиваются на различные мелкие объекты: одноклеточные водоросли, клетки бактерий, частицы органического детрита, мелких простейших и т. п. Если объект достаточно мал, амёба обтекает его со всех сторон, и он вместе с

небольшим количеством жидкости оказывается внутри цитоплазмы простейшего. Таким образом, в эндоплазме образуются пищеварительные вакуоли. Внутрь последних из эндоплазмы поступают пищеварительные ферменты, и происходит внутриклеточное пищеварение. Жидкие продукты переваривания поступают в эндоплазму, вакуоль с переваренными остатками пищи подходит к поверхности тела и выбрасывается наружу. Описанный способ заглатывания оформленной пищи при посредстве псевдоподий называется фагоцитозом. Кроме пищеварительных вакуолей в теле амёб находится еще одна так называемая сократительная, или пульсирующая, вакуоль. Это пузырек водянистой жидкости, который периодически нарастает, а затем, достигнув определенного объема, лопается, опорожняя свое содержимое наружу. Основная функция сократительной вакуоли – регуляция осмотического давления внутри тела простейшего. Вода из окружающей среды проникает в тело амёбы через наружную мембрану осмотически. Концентрация различных растворенных веществ в теле амёбы выше, чем в пресной воде, благодаря чему создается разность осмотического давления внутри и вне тела простейшего. Однако в организме простейшего есть своего рода откачивающий аппарат, периодически выводящий избыток воды из тела, – сократительная вакуоль.

Сократительная вакуоль кроме осморегуляторной функции частично выполняет и выделительную функцию, выводя вместе с водой в окружающую среду продукты обмена веществ. Однако основная функция выделения осуществляется непосредственно через наружную мембрану. Многие виды свободноживущих амёб (особенно те, которые живут в почве) способны при наступлении неблагоприятных условий (например, подсыхании) инцистироваться. При этом амёба втягивает псевдоподии, округляется и выделяет вокруг себя прочную двойную оболочку белковой природы. В таком неактивном состоянии амёбы могут сохраняться долгое время (месяцами), а затем вновь переходить к активной жизни.

Амёбам свойственно бесполое размножение, осуществляемое путем деления надвое. Этот процесс начинается с митотического деления ядра. На теле появляется легкий перехват, постепенно врезающийся в тело простейшего и перешнуровывающий ее на две дочерние особи. В период деления прием пищи обычно прекращается.

В кишечнике человека и ряда позвоночных обитает большое количество видов паразитических амёб, которые питаются содержимым кишечника, бактериями и большей частью не причиняют никакого вреда хозяину. Примером может служить кишечная амёба человека – *Entamoeba coli*.

Однако среди обитающих в кишечнике человека амёб имеется один вид – дизентерийная амёба – *Entamoeba histolytica*, который может быть возбудителем тяжелой формы кишечного колита – амёбиоза. Живет она в толстых кишках человека и обычно питается бактериями, не нанося никакого вреда. Но в ряде случаев дизентерийная амёба начинает вести себя иначе: проникает под слизистую оболочку кишки, начинает там питаться и усиленно размножаться. Слизистая кишечника изъязвляется, результатом чего бывает тяжелый кровавый понос (колит).

Подкласс Раковинные амёбы (Testacealobosea). Представители этого отряда отличаются от амёб защитной раковинкой, одевающей тело. Раковина обычно имеет вид округлого или овального мешочка с отверстием (устьем), из которого выдаются псевдоподии, имеющие у разных видов неодинаковую форму и длину. Раковина у одних форм представляет собой тонкий слой плотного органического вещества, у других она обрывается посторонними частицами (песчинки и т. п.), склеенными выделениями цитоплазмы.

Раковинные корненожки распространены в пресных водах, встречаются преимущественно среди прибрежной растительности, на дне вблизи берега. Значительное число видов класса Testacea живет в торфяных болотах.

Подтип Жгутиконосцы (Mastigophora)

Класс Жгутиковые (Flagellata)

Подтип жгутиконосцев характеризуется наличием жгутов, служащих органоидами движения. Их может быть один, два или множество.

Жгутиконосцы представляют большой интерес в том отношении, что в пределах этого класса проходит как бы граница между растительным и животным миром. Представители ряда групп жгутиконосцев обладают хроматофорами, содержащими хлорофилл. Эти формы, как настоящие зеленые растения, способны на свету осуществлять фотосинтез. Другим жгутиковым свойствен гетеротрофный обмен – как все животные, они используют в качестве пищи готовые органические вещества. Размеры и форма тела жгутиконосцев довольно разнообразны: оно часто бывает яйцевидным, цилиндрическим, шаровидным, бутылковидным и т. п. Цитоплазма делится на экто- и эндоплазму. У других наружный слой эктоплазмы уплотняется и образует пелликулу, в результате чего тело простейшего теряет способность к изменению формы. От пе-

реднего полюса тела берут начало жгутики (1, 2, 4, 8 и более – до нескольких тысяч).

Жгутики служат не только для движения, но и способствуют захвату пищи. Движением жгутика в окружающей воде вызывается водоворот, благодаря которому мелкие взвешенные в воде частички (в том числе бактерии и т. п.) увлекаются к основанию жгутика. Здесь у некоторых жгутиконосцев, питающихся твердой пищей, имеется небольшое отверстие в пелликуле – клеточный рот, ведущий в довольно глубокий канал – глотку, вдающийся внутрь тела. Пища попадает в рот и глотку и далее в эндоплазме образуется пищеварительная вакуоль.

Обширные группы жгутиконосцев, а именно растительные жгутиконосцы, способны к фотосинтезу. Зеленый пигмент хлорофилл локализуется внутри особых тел – хроматофоров, имеющих такое же ультрамикроскопическое строение, как и хлоропласты высших зеленых растений. У одних видов хроматофоров в клетке может быть много, и они имеют форму зерен, у других видов хроматофоров 1–2 и они представляют собой большие изрезанные по краю пластинки. Осморегуляторная и отчасти выделительная функции выполняются у жгутиконосцев, как и у саркодовых, сократительными вакуолями, которые имеются у свободноживущих пресноводных форм и отсутствуют у большинства морских и у всех паразитических видов.

Для большинства жгутиконосцев известен только бесполой способ размножения делением надвое.

Деление всегда происходит в продольном направлении, т. е. плоскость деления совпадает с продольной осью тела. Часто деление совершается в свободноподвижном состоянии. Процесс последовательных делений без стадий роста и увеличения объема получающихся клеток (процесс напоминает дробление яйца многоклеточных животных) называется палинтомией.

Растительные жгутиконосцы

К этому классу относятся жгутиконосцы растительной природы, обладающие аутоτροφным или миксотрофным способом питания и, соответственно, несущие зеленый пигмент хлорофилл, с наличием которого связан процесс фотосинтеза. Продуктом ассимиляции чаще всего служит крахмал или близкие к нему полисахариды. В редких случаях хлорофилл может быть утерян и организмы переходят к сапрофитному питанию в богатых растворенными органическими веществами средах.

Животные жгутиконосцы

К данному классу относятся гетеротрофные жгутиконосцы, ведущие свободноживущий или паразитический образ жизни и обладающие анимальным или сапрофитным способом питания.

Среди паразитических Kinetoplastida особое внимание заслуживают кровяные паразиты многих позвоночных – трипанозомы (род *Trypanosoma*). Это относительно небольшие жгутиконосцы длиной 20–70 мкм с лентовидным сплюсненным телом, заостренным на обоих концах, одним жгутом с ундулирующей мембраной. Трипанозомы живут в крови позвоночных, причем передатчиком их служат различные кровососущие беспозвоночные.

Trypanosoma rhodesiense вызывает в тропической Африке «сонную болезнь» человека. Из западной Африки она постепенно распространилась на восток, на всю экваториальную Африку, погубив за первые три десятилетия XX в. свыше миллиона человек. Начинаясь мало заметной лихорадкой, сонная болезнь постепенно приводит к глубокому истощению и сопровождается сонливостью. При отсутствии лечения она всегда оканчивается смертью. Другой вид лейшманий – *Leishmania tropica* вызывает местные заболевания кожи, называемые восточной язвой, или пендинкой.

Имеются многочисленные виды инфузорий, паразитирующие на рыбах. Среди них особенно большое значение имеет равноресничная инфузория *Ichthyophthirius*. Она внедряется в толщу кожи рыб, образуя многочисленные язвочки; возникающее в результате тяжелое заболевание может вызвать массовую гибель рыб, что и наблюдается нередко в прудовых хозяйствах.

Особенно подвержена заболеванию молодь карпа. На жабрах и коже рыб часто паразитируют представители отряда кругоресничных инфузорий из рода *Trichodina*, имеющие форму дисков и активно двигающиеся по коже и жабрам рыбы. При массовом развитии они также причиняют молоди рыб значительный вред.

Имеются многочисленные виды инфузорий, паразитирующие в разных группах беспозвоночных животных. Отметим, что несколько десятков видов безротых инфузорий (*Astomata*) живут в кишечнике кольчатых червей, питаясь осмотически.

1.2. Тип Апикомплекса (Apicomplexa)

Класс Споровики (Sporozoa)

Класс споровиков (Sporozoea) включает простейших, ведущих исключительно паразитический образ жизни. В их жизненном цикле наблюдается чередование бесполого размножения (у некоторых споровиков это звено цикла может отсутствовать), полового процесса и спорогонии. Бесполое размножение осуществляется путем множественного деления – шизогонии или же у некоторых споровиков путем деления надвое.

Половой процесс протекает в форме копуляции гамет, которая может быть как изогамной, так и анизогамной.

Зигота обычно выделяет оболочку и в таком виде называется ооцистой. Внутри нее в процессе спорогонии формируются спорозоиты – стадии, служащие для распространения вида. Они могут свободно лежать в ооцисте или же находиться внутри спор, представляющих отдельности, покрытые собственной оболочкой. Образование спорозоитов завершает жизненный цикл споровиков. Первое деление зиготы есть мейоз. Таким образом, споровики, так же как и жгутиконосцы, – организмы с зиготической редукцией.

Подтип делится на классы – Gregarinomorpha (грегарины), Coccidiomorpha (кокцидии).

Отряд Кокцидии (Coccidiomorpha)

В отличие от грегарин кокцидии на большей части своего жизненного цикла – внутриклеточные паразиты. У большинства бывает чередование полового и бесполого размножения (последнее в редких случаях может отсутствовать).

Кокцидии – внутриклеточные паразиты, имеют вид округлых или овальных клеток (без эпимерита и деления на протомерит и дейтомерит), паразитирующих в эпителиальных и других клетках кишечника, печени, почек и некоторых других органах позвоночных и беспозвоночных животных. Для них характерны два способа размножения – половое и бесполое, которые правильно чередуются. Бесполое размножение осуществляется в форме множественного деления (шизогония) или особой формой деления надвое, получившего название эндодиогонии. Особенности этой формы бесполого размножения будут рассмотрены ниже.

У большинства кокцидий лишь один хозяин и спорогония частично или полностью протекает во внешней среде. У других наблюдается смена хозяев. При этом бесполое размножение протекает обычно в одном хозяине, а половой процесс и спорогония – в другом.

Рассмотрим жизненный цикл однохозяинной кокцидии из рода *Eimeria*.

Попавшие в хозяина вместе с ооцистой спорозоиты проникают в клетки кишечника и начинают расти и размножаться бесполом путем посредством шизогонии (множественное деление: ядро кокцидий многократно делится, а цитоплазма увеличивается в объеме). Особь, называемая на этой стадии шизонтом, становится многоядерной. Затем тело шизонта распадается на группу (по числу ядер) мелких одноядерных червеобразных клеток-мерозоитов; последние располагаются по отношению друг к другу как дольки мандарина. Мерозоиты выходят в просвет кишечника (или другого органа). Они активно проникают в соседние клетки и там вновь превращаются в шизонтов и претерпевают шизогонию. Процесс этот повторяется несколько раз и приводит к многократному увеличению числа паразитов в данной особи хозяина. После нескольких бесполой поколений наступает половой процесс. При этом мерозоиты, внедрившиеся в клетки хозяина, дают начало гамонтам – стадиям, из которых образуются гаметы. Они претерпевают двоякого рода развитие. Часть их (макрогамонты), не делясь, растут, обогащаясь резервными питательными веществами, и превращаются в макрогаметы (яйца). Другие (микрогамонты) тоже энергично растут, но в отличие от макрогамет ядро в них многократно делится. Число образующихся ядер при этом оказывается во много раз большим, чем при шизогонии. За счет многочисленных ядер и цитоплазмы микрогамонта формируются мужские гаметы (сперматозоиды), сильно вытянутые в длину и снабженные каждый двумя жгутиками. Они активно подвижны. Одна из микрогамет проникает в макрогамету – происходит копуляция. Зигота при этом немедленно выделяет прочную двухслойную оболочку и превращается таким путем в ооцисту. На этой стадии ооцисты обычно выводятся с испражнениями наружу. Их дальнейшее развитие (спорогония) происходит вне тела хозяина. Внутри ооцисты ядро делится (у видов рода *Eimeria* 2 раза). Вокруг ядер обособляется цитоплазма. Таким образом формируются 4 споробласта, вокруг которых выделяются оболочки, и они превращаются в споры – спороцисты (у *Eimeria* 4 споры). Внутри каждой из спор после деления ядра образуется по 2 спорозоиота. Достигнув этой стадии, ооциста становится инвазионной.

Снаружи тело кокцидий покрыто трехмембранной оболочкой – пелликулой. Под ней расположена система трубчатых фибрилл, называемая субпелликулярными микротрубочками. Вместе с пелликулой они образуют наружный скелет зоита (его каркас).

Кроме рассмотренных органоидов, свойственных зоитам кокцидии, в цитоплазме последних присутствуют и общеклеточные органоиды – митохондрии и аппарат Гольджи, эндоплазматическая сеть с рибосомами, а также различные включения: зерна углеводов, липидов, белков – резервных энергетических материалов.

Некоторые из кокцидий принадлежат к числу возбудителей серьезных заболеваний домашних животных. Эти заболевания называются кокцидиозами. Особое значение имеют кокцидии рода *Eimeria*. *E. magna*, *E. intestinalis* и некоторые другие виды вызывают кокцидиоз кроликов, протекающий очень тяжело, особенно у молодняка, и часто являющийся причиной массового падежа животных. Еще более опасны кокцидии цыплят (*E. tenella*), приводящие их к гибели.

1.3. Тип Инфузории (Ciliophora)

Простейшие этого многочисленного типа (свыше 7 тыс. видов) широко распространены в природе. Они приспособились к обитанию в морской и пресной воде, влажной почве. Немалое количество видов инфузорий ведет паразитический образ жизни.

По сравнению с другим группами простейших инфузории имеют наиболее сложное строение, что связано с разнообразием и сложностью их функций.

К типу Инфузории (*Ciliophora*) относятся простейшие, снабженные многочисленными ресничками. Реснички короче и тоньше жгутиков.

По данным электронной микроскопии структура ресничек очень сходна со строением жгутиков. Реснички могут склеиваться в пучки – цирры, в пластинки – мембранеллы или мембраны. Особо сложный ресничный аппарат около рта. В зависимости от образа жизни инфузорий их форма тела и адаптации ресничного аппарата сильно варьируют. Инфузории имеют постоянную форму тела благодаря наличию плотной пелликулы и скелетных элементов, образующих кортекс. Организация инфузорий достигает наибольшей сложности среди простейших, так как у них имеются скелетные элементы, сложный передротовой аппарат (перистом) и дифференцированные органоиды передвижения (реснички, мембранеллы, щетинки и др.). Ядерный аппарат представлен ядрами

двух типов: большим ядром (макронуклеусом) и малым ядром (микронуклеусом). Микронуклеус служит половым, или генеративным, ядром, играющим основную роль в половом процессе. Макронуклеус – соматическое, или вегетативное, ядро, регулирующее все жизненные процессы инфузорий, кроме полового процесса. Бесполое размножение у инфузорий сменяется сложным половым процессом – конъюгацией. Среди инфузорий встречаются как свободноживущие, так и паразитические виды. Инфузории разделяют на два класса: Ресничные инфузории (Ciliata); Сосущие инфузории (Suctoria). Представители ресничных инфузорий обладают ресничками на протяжении всех фаз развития, а сосущие – лишены ресничек на большей части жизненного цикла, и только на ранних фазах развития дочерняя клетка – «бродяжка» снабжена ресничками.

Класс Ресничные инфузории (Ciliata)

Тело равноресничных (Holotricha) равномерно покрыто ресничками равной длины. Около рта, как правило, мембранелл нет. В качестве классического примера морфологии инфузорий рассмотрим строение инфузории-туфельки (*Paramecium caudatum*).

Свое название это животное получило в связи со сходством своей формы с дамской туфелькой. Длина парамеций составляет около 0,2 мм. Снаружи тело туфельки покрыто эластичной двойной мембраной – пелликулой. Цитоплазма делится на два слоя: наружный – эктоплазму и внутренний – эндоплазму. В состав эктоплазмы входит сложная сеть скелетных элементов, получивших название кортекса. В нем закрепляются органоиды передвижения инфузорий – реснички. В эктоплазме заметны небольшие палочковидные образования, расположенные перпендикулярно к поверхности пелликулы. Эти образования называются трихоцистами и выполняют функции защиты и нападения. При раздражении трихоцисты выбрасываются через особые каналцы наружу в виде тончайшей струйки жидкости, застывающей в воде тонкой упругой нитью, поражающей нападающего на инфузорию хищника. Выстреливание множеством трихоцист способно поразить врага из микромира, оказывая парализующее действие. Трихоцисты могут также реагировать на изменение химических и физических свойств среды обитания (повышение температуры, солености и т. д.). Количество трихоцист примерно такое же, как и число ресничек. Трихоцисты представляют собой мощную защиту. Они располагаются между ресничками так, что число

трихоцист приблизительно соответствует числу ресничек. В передней и задней частях клетки располагается по одной сократительной вакуоли. Каждая вакуоль имеет центральный резервуар и систему круговых приводящих каналов (5–7). Вначале продукты диссимилиации поступают в приводящие каналы, а оттуда – в центральный резервуар. По мере наполнения он изливает свое содержимое во внешнюю среду. За 30–45 мин у туфельки через сократительные вакуоли выводится объем жидкости, равный объему тела инфузории.

У инфузории-туфельки имеется один макронуклеус и один микро-нуклеус. У других инфузорий может быть по несколько макро- и микро-нуклеусов.

Пищей для инфузории-туфельки являются бактерии и взвешенные в воде органические частицы. Перистомальные реснички создают непрерывный ток воды в направлении ротового отверстия, расположенного в глубине перистома. При помощи ресничек пища загоняется в рот (цитостом), ротовое отверстие инфузории, которое всегда открыто. Пищевые частицы далее заносятся в трубкообразную глотку, или цитофаринкс, и скапливаются у ее основания. Вместе с небольшим количеством воды пищевые частицы втягиваются в цитоплазму, формируя пищеварительную вакуоль. Инфузория-туфелька – одно из самых прожорливых животных: она непрерывно питается. Этот процесс прерывается только в определенные моменты жизни, связанные с размножением и половым процессом. Пищеварительная вакуоль не остается на месте своего образования, а, попадая в токи эндоплазмы, проделывает в теле туфельки определенный путь, называемый циклозом пищеварительной вакуоли. Из окружающей пищеварительную вакуоль эндоплазмы в нее поступают пищеварительные ферменты, которые воздействуют на пищевые частицы. Продукты переваривания пищи всасываются через стенку пищеварительной вакуоли в эндоплазму. Путь пищеварительной вакуоли заканчивается на брюшной стороне тела между перистомом и задней частью клетки. Здесь пищеварительная вакуоль приближается к специальному органоиду – порошице (цитопрокт), через отверстие которой и происходит выброс непереваренных частиц. Некоторые хищные инфузории обладают ротовым хоботком, прокалывающим покровы одноклеточной жертвы (*Didinium*).

Инфузории – отличные пловцы. Скорость передвижения инфузории-туфельки составляет 2–2,5 мм/с. Она движется передним концом вперед, вращаясь вдоль продольной оси тела вправо. За 1 с каждая ресничка совершает до 30 биений. Во время движения назад ресничка выпрям-

ляется, а при движении вперед – описывает полукруг. Согласованные движения групп ресничек вызывают волнообразные колебания всех ресничек инфузории.

Большинству инфузорий свойственно бесполое размножение и половой процесс – конъюгация.

Бесполое размножение у парамеции происходит путем поперечного деления. Вначале митотическое деление наступает у микронуклеуса, а затем делится макронуклеус. К полюсам клетки расходятся по одному макро- и микронуклеусу, еще сохраняя связь с одноименными ядрами противоположного полюса. Затем клетка инфузории поперечной перегородкой по экватору разделяется на две самостоятельные дочерние особи. При этом органоиды (перистом, глотка, клеточный рот, сократительные вакуоли) также делятся, а недостающие органоиды образуются заново. Весь процесс деления занимает при комнатной температуре около часа. Инфузории в процессе бесполого размножения делятся всегда поперек, тогда как у жгутиконосцев плоскость деления параллельна продольной оси тела.

Периодически у инфузорий наблюдается половой процесс – *конъюгация*. Две инфузории сближаются и тесно соприкасаются своими брюшными сторонами в области перистома с образованием цитоплазматических мостиков. У обеих особей растворяется содержимое макронуклеусов, а микронуклеусы дважды делятся путем мейоза. В результате этого деления в каждом партнере образуются 4 гаплоидных ядра, из которых 3 разрушаются, а одно делится митозом еще раз. В каждом конъюганте возникает по 2 ядра с гаплоидным набором хромосом. Одно из них – стационарное – неподвижно, а второе – мигрирующее – перемещается по цитоплазматическому мостику в соседнего конъюганта, где сливается со стационарным ядром. Образуется единое ядро – синкарион с диплоидным набором хромосом. После этого конъюганты расходятся, синкарион делится, и вновь образуются макро- и микронуклеус. Обмен мигрирующими ядрами при конъюгации позволяет инфузориям обновлять генетическую информацию, что повышает их наследственную изменчивость, а как следствие этого, выживаемость популяций. Конъюгацию нельзя назвать половым размножением, так как увеличения числа особей при этом не происходит.

При невозможности конъюгации в культуре инфузорий периодически обязательно происходит (через 25–30 бесполовых поколений) перестройка ядерного аппарата, в основном аналогичная той, которая наблюдается при конъюгации. Это явление получило название аутогамии, и заключается оно в следующем.

Реснички у представителей подкласса кругоресничных (Peritricha) располагаются только вокруг ротовой воронки, образуя левозакрученную спираль. Сувойка (*Vorticella sp.*) по форме клетки напоминает колокольчик на длинной ножке. Размеры некоторых видов вортицелл могут достигать 150–200 мкм. Перистом в виде круглого диска образует валик, по краю которого тянутся три мерцательные мембраны, образующие полный оборот спирали. Реснички мембран создают ток воды, направляющийся в воронку перистома к ротовому отверстию, которое открывается в короткую глотку. Недалеко от ротового отверстия располагается единственная сократительная вакуоль. Макронуклеус ленточной формы, микронуклеус небольшой. Сувойка имеет стебелек, который, сокращаясь, закручивается штопором. При этом перистомальный диск с мембранеллами втягивается внутрь. Питается сувойка, как и тифелька, бактериями.

Среди инфузорий встречаются и паразитические виды. Из подкласса равноресничных отметим балантидиума, ихтиофтириуса и хилодонеллу.

У рыб паразитирует другой представитель равноресничных инфузорий – ихтиофтириус (*Ichthyophthirius multifiliis*), интересный тем, что часть жизненного цикла проводит в свободноживущем, а часть – в паразитическом состоянии. Заболевание, вызываемое этой инфузорией, носит название ихтиофтириоза. Паразитирует ихтиофтириус в коже, на плавниках и жабрах рыб. Рыба заражается мелкими, свободноплавающими «бродяжками» (20–30 мкм), которые прикрепляются к ее покровам и внедряются в ткани, где питаются клетками и их содержимым. Взрослые инфузории достигают размеров до 1 мм. Больная рыба имеет вид как бы обсыпанной манной крупой. Затем инфузории выходят в воду, оседают на дно и образуют цисты. В инцистированном состоянии ихтиофтириусы многократно делятся до 10–11 раз. Внутри одной покоящейся цисты формируется до 2000 «бродяжек», которые весной выходят в воду и вновь заражают рыб. Особый вред ихтиофтириус наносит малькам и сеголеткам карповых и лососевых рыб.

Инфузория хилодонелла (*Chilodonella cyprini*) вызывает у карповых рыб хилодонеллез. Длина паразита достигает 70 мкм, тело сердцевидной формы с выемкой на задней части. На переднем конце располагается ротовое отверстие, ведущее в короткую глотку, снабженную хитинизированными палочками. Реснички имеются только на брюшной стороне. Макронуклеус находится в средней части клетки. Сократительные вакуоли расположены наискось ближе к полюсам клетки. Питается хилодонелла слизью кожи рыб и содержимым эпителиальных клеток, которые она разрушает с помощью палочек глотки.

Триходины (*Trichodina*) являются эктопаразитами рыб (т. е. паразитируют на поверхности тела) и вызывают заболевание – триходиноз. Место локализации триходин – кожные покровы, плавники, очень часто жабры рыб. Они встречаются на морских и пресноводных рыбах. Количество видов триходин измеряется несколькими десятками. Триходины активно передвигаются по поверхности своих хозяев. Вне организма хозяина, в воде они долго жить не могут и, будучи отделены от рыбы, быстро погибают.

Раздел 2. МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ (Metazoa)

Многоклеточные характеризуются тем, что тело их складывается из множества клеток и их производных. Однако этот признак сам по себе не определяет еще принадлежности к Metazoa. Из большого числа клеток могут слепиться колонии простейших, например *Eudorina*, *Volvox* и др. В теле Metazoa клетки всегда дифференцированы как по строению, так и по функции в различных направлениях и, будучи лишь частями сложного организма, утратили свою самостоятельность. Напротив, клетки, составляющие колонию простейших (за исключением половых клеток), все более или менее одинаковы.

Характерная особенность Metazoa – наличие в их жизненном цикле сложного индивидуального развития (онтогенеза), в процессе которого из оплодотворенного яйца (а иногда при партеногенезе из неоплодотворенного) образуется взрослый организм. Онтогенез многоклеточных включает дробление яйца на множество клеток (бластомеров) и последующую дифференциацию их на зародышевые листки и зачатки органов. У простейших онтогенез осуществляется в пределах клеточной организации, проявляясь, например, в развитии ресничного аппарата, оргanelл захвата пищи, двигательных оргanelл и т. п.

2.1. Тип Губки (Spondia)

Губки – многоклеточные водные, главным образом морские, неподвижно прикрепленные ко дну и подводным предметам животные. Симметрия отсутствует или имеет место неотчетливая радиальная симметрия. Органы и ткани не выражены, хотя тело построено из разнообразных клеток, выполняющих многие функции, и межклеточного вещества. Внутренние полости выстланы хоаноцитами – особыми жгутиковыми воротничковыми клетками. Нервная система отсутствует. Тело

пронизано многочисленными порами и идущими от них каналами, общающимися с полостями, выстланными хоаноцитами. Через тело губки осуществляется непрерывный ток воды. Почти все обладают сложным минеральным (CaCO_3 , SiO_2) или органическим скелетом.

В современной фауне насчитывается около 5000 видов губок.

Губки имеют форму мешка или глубокого бокала, который основанием прикреплен к субстрату, а отверстием, или устьем (*osculum*), обращен кверху. Помимо этого отверстия стенки губки пронизаны тончайшими порами, ведущими извне во внутреннюю, парагастральную полость.

Тело состоит из двух слоев клеток: наружного – дермального (эктодерма) и внутреннего, выстилающего внутреннюю полость, – гастрального (энтодерма). Между ними выделяется мезоглея – слой особого бесструктурного вещества с отдельными разбросанными в нем клетками. У большинства губок мезоглея сильно утолщается. В мезоглее формируется также скелет. Наружный слой клеток губок в виде плоского эпителия. Мельчайшие поровые каналы, проходящие через стенки тела губки, открываются наружу, пронизывая отдельные клетки наружного слоя (пороциты). Гастральный слой слагается из особых воротничковых клеток (хоаноцитов). Они имеют цилиндрическую форму, а из центра свободного, торчащего в парагастральную полость конца клетки выдается длинный жгутик, основание которого окружено цитоплазматическим воротничком. Губки, неподвижны и почти неспособны к каким бы то ни было изменениям формы тела. Только поверхностные поры могут медленно замыкаться при сокращении цитоплазмы пороцитов. Очень медленно может сокращаться оскулярная часть тела некоторых губок. Это происходит при сокращении особых, вытянутых в длину клеток – миоцитов.

Раздражимость у губок почти ничем не обнаруживается: можно действовать на губку различными раздражителями (механическими, термическими и т. д.) – никакого внешнего эффекта не получится; это свидетельствует об отсутствии у губок нервной системы.

Только у немногих губок тело остается совершенно мягким, у большинства скелет твердый и служит для опоры тела и стенок канальной системы.

Скелет состоит либо из минерального вещества: углекислой извести или кремнезема, либо из органического вещества спонгина, напоминающего своими свойствами рог, либо из сочетания кремнезема и спонгина. Помещается скелет всегда в мезоглее.

Минеральный скелет состоит из микроскопических телец, игл (спикул), формирующихся внутри особых клеток – скелетообразовательниц, или склеробластов. В цитоплазме склеробласта появляется маленькое зернышко, которое увеличивается, разрастается и образует правильной формы скелетную иглу. Во время роста игла окружена цитоплазмой склеробласта, которая одевает иглу тончайшим слоем. Рост происходит путем отложения на поверхности иглы новых слоев минерального вещества. Когда игла достигает предельных размеров, рост ее прекращается, склеробласт отмирает и игла остается свободно лежать в мезоглее.

Наконец, имеются губки, совершенно лишенные скелета. Бесскелетные губки очень мелкие, что является свидетельством опорного значения скелета, без которого губки не могут разрастаться.

Губки размножаются бесполом и половым способами. Бесполое размножение носит характер почкования. На поверхности губки появляется бугор, в который продолжают все слои тела и парагастральная полость. Этот бугор постепенно растет, на конце его прорывается новый оскулум.

Полное отделение почки происходит сравнительно редко, обычно дочерние особи сохраняют связь с материнской – возникает колония. Границы между отдельными особями могут сглаживаться, так что вся колония сливается в общую массу. В таких колониях о числе слившихся особей можно судить по числу оскулумов.

Особый способ внутреннего почкования существует у пресноводной губки бадяги. Летом бадяга размножается обыкновенным почкованием, и половым путем. Но к осени в мезоглее бадяги наблюдается образование амeboидными клетками особых шаровидных скоплений – геммул. Геммула, или внутренняя почка, представляет многоклеточную массу, окруженную оболочкой из двух роговых слоев, между которыми имеется прослойка воздуха с мелкими кремнеземными иглами, поставленными перпендикулярно к поверхности геммулы. Зимой тело бадяги умирает и распадается, а геммулы падают на дно и, защищенные своей оболочкой, сохраняются до следующей весны. Тогда содержащаяся внутри геммулы клеточная масса выползает наружу, прикрепляется ко дну и развивается в новую губку.

Большая часть губок (в том числе все известковые губки) гермафродиты, часть видов раздельнополы. Половые клетки их происходят из амeboидных клеток (археоцитов), ползающих в мезоглее. Они залегают в мезоглее под энтодермой жгутиковых камер. Живчики выходят в полость канальной системы, выводятся через оскулум, проникают в дру-

гие особи губок, имеющие зрелые яйца, и оплодотворяют последние. Начальные стадии развития яйца протекают внутри материнского организма. У части известковых губок развитие протекает следующим образом. Яйцо большей частью испытывает полное и сначала равномерное дробление, давая последовательно начало 8 бластомерам, лежащим венчиком в одной плоскости. Далее экваториальной бороздой зародыш делится на 8 мелких верхних и 8 более крупных нижних клеток.

Наибольшего видового разнообразия губки достигают в тропических и субтропических зонах Мирового океана, хотя и в арктических, и субарктических водах их встречается немало. Большинство губок – обитатели небольших глубин (до 500 м). Число глубоководных губок невелико, хотя их находили на дне самых глубоких абиссальных впадин. Губки поселяются преимущественно на каменистых грунтах, что связано со способом их питания.

Практическое значение губок невелико. В некоторых южных странах имеется промысел обладающих роговым скелетом туалетных губок, используемых для мытья и различных технических целей. Классификация типа губок базируется на составе и строении скелета. Различают три класса.

Класс Известковые губки (Calcarea, или Calcispongia)

Скелет слагается из игл углекислой извести, которые могут быть четырехосными, трехосными или одноосными. Исключительно морские, преимущественно мелководные небольшие губки. Они могут быть построены по асконоидному, сиконоидному или лейконоидному типу.

Класс Стекланные губки (Hyalospongia)

Морские преимущественно глубоководные губки высотой до 50 см. Тело трубчатое, мешковидное, иногда в виде бокала. Почти исключительно одиночные формы сиконоидного типа. Кремневые иглы, слагающие скелет, крайне разнообразны, в основе трехосные. Часто спаиваются концами, образуя решетки разной сложности. Характерная черта стекланных губок – слабое развитие мезоглеи и слияние клеточных элементов в синцитиальные структуры. У некоторых видов этого рода тело цилиндрическое, до 1 м в высоту.

2.2. Тип Кишечнополостные (Cnidaria)

Класс Сцифоидные (Scyphozoa)

К этому сравнительно небольшому классу (200 видов) относятся медузы, обитающие только в морях. Они значительно крупнее гидромедуз. Кроме того, они легко отличимы от последних по отсутствию паруса.

В остальном у сцифомедуз типично медузоидное строение.

Тело в виде круглого зонтика или, при вытягивании его по главной оси, высокого колокола. Посреди нижней вогнутой стороны зонтика на конце ротового стебелька помещается четырехугольный рот. Углы рта вытягиваются в 4 желобовидных выроста – ротовые лопасти, служащие для захвата пищи; у некоторых так называемых корнеротых сцифомедуз (Rhizostomida) ротовые лопасти становятся складчатыми и срстаются так, что от ротового отверстия остаются лишь многочисленные мелкие поры, через которые проходит в кишечник пища – мелкие планктонные организмы.

Рот ведет в энтодермальный желудок, занимающий центр зонтика и образующий четыре неглубоких карманообразных выпячивания. В желудок вдаются с краев четыре валика с гастральными нитями, которые служат для увеличения всасывающей поверхности энтодермы.

От желудка расходится к краям тела система радиальных каналов.

В простейшем случае их всего четыре, у других видов – восемь, у ряда сцифомедуз гастроваскулярная система еще сложнее – состоит из четырех сильно ветвящихся каналов первого порядка, четырех ветвистых каналов второго порядка и восьми неразветвленных каналов третьего порядка. Каналы правильно чередуются в расположении, а своими наружными концами впадают в кольцевой канал, окаймляющий край зонтика.

Край зонтика несет различное число щупалец. Некоторые из щупалец, расположенные у концов главных каналов первого и второго порядков, видоизменяются и превращаются в краевые тельца, или ропалии. При этом щупальца укорачиваются и утолщаются, а внутри них развиваются органы зрения и органы равновесия. Каждый ропалий чаще содержит одинстатоцист и несколько глазков разной степени сложности строения; наряду с глазками, напоминающими таковые гидроидных медуз, здесь имеются и более сложные глаза типа глазного пузыря. Такой глаз получается посредством погружения глазной ямки под эпителий и отшнуровывания ее от поверхности тела, причем ямка замыкается

под кожей в глазной пузырь. Кожный эпителий над пузырем остается тонким и прозрачным и называется роговицей. Дно и боковые стенки пузыря состоят, как и у гидромедуз, из пигментных и чувствительных клеток. Часть стенки пузыря, лежащая непосредственно под роговицей, сильно утолщается и образует двояковыпуклый хрусталик. Внутренность пузыря заполнена бесструктурным стекловидным телом, которое выделяется стенками пузыря. Несмотря на сложность строения, глаза, по мнению большинства авторов, служат лишь для различения света и тьмы. В связи с сильным развитием органов чувств центральная нервная система сцифомедуз также испытывает усложнение. На протяжении краевого нервного кольца (соответственно восьми ропалиям) возникают восемь скоплений нервных клеток, или ганглиев, – первый пример образования значительных нервных узлов.

Медузы раздельнополы. Половые железы образуются из энтодермы нижней поверхности карманов желудка. Созревшие половые клетки выводятся наружу через рот медузы.

После полного и равномерного дробления яйца образуется бластула, а затем типичная мерцательная планула. Она сначала плавает, позднее же прикрепляется передним полюсом к морскому дну. На прежнем заднем, а теперь верхнем полюсе прорывается рот, который ведет внутрь образующейся к этому времени гастральной полости. Вокруг рта развивается венчик щупалец, число которых кратно четырем. Энтодерма гастральной полости дает четыре продольных желудочных валика. В результате этих изменений планула превращается в маленького одиночного полипа – сцифистому, немного похожего на гидру, но устроенного сложнее. Этот полип может путем почкования давать начало другим сцифистомам.

Тело большинства медуз прозрачно, что зависит от большого количества содержащейся в тканях воды (особенно в мезоглее). У многих медуз вода составляет 97,5 % общей массы тела.

Медузы – хищники. Они питаются различными планктонными беспозвоночными, а иногда и молодью рыб.

Класс Коралловые полипы (Anthozoa)

Коралловые полипы бывают только полипоидной формы. Они совершенно не обнаруживают чередования поколений. Это морские животные, иногда одиночные, большей частью колониальные, причем ко-

лонии могут достигать значительной величины. Это наиболее крупный класс кишечнополостных, охватывающий 6000 видов.

Коралловые полипы напоминают гидроидных, но устроены значительно сложнее. Тело отдельной особи имеет форму цилиндра. Нижний конец одиночных полипов уплощен в подошву, служащую для прикрепления к субстрату, у колониальных форм он соединен со стволом или ветвью колонии. Ротовое отверстие помещается в центре противоположного конца тела. Рот ведет сначала в длинную трубку – глотку, которая свешивается в гастральную полость. Глотка образуется впячиванием стенки ротового диска, вследствие чего выстлана внутри эктодермальным эпителием. Глоточная трубка сплющена в одном направлении так, что просвет глотки получает вид более или менее широкой щели. На одном или обоих концах этой щели расположены ротовые желобки – сифоноглифы, которые несут клетки с очень длинными ресничками. Находясь в непрерывном движении, реснички гонят воду внутрь гастральной полости полипа, тогда как на остальном участке глотки вода выводится из гастральной полости обратно наружу.

Таким путем обеспечивается постоянная смена воды, имеющая важное значение для жизни полипа. В кишечную полость поступает свежая, богатая кислородом вода, а у полипов, питающихся мелкими планктонными организмами, и пища. Вода, отдавшая кислород тканям полипа и насыщенная углекислотой, выносится наружу вместе с неперевавшими пищевыми остатками.

Одиночные коралловые полипы, да и то не все, лишены скелетных образований. Напротив, у колониальных кораллов есть скелет, чаще всего состоящий из углекислой извести, реже из рогоподобного вещества. У восьмилучевых кораллов известковый скелет залегает внутри мезоглеи и в простейшем случае состоит из разбросанных микроскопических известковых игл.

Последние, как и у губок, формируются внутри особых клеток – склеробластов. У благородного коралла известковых игл (спикул) так много, что большинство их сливается в плотную массу, образуя твердый скелет. У шестилучевых кораллов известковый скелет устроен иначе. У молодой особи сначала клетками эктодермы выделяется снаружки подошвенная пластинка, а затем кругом тела полипа скелетная чашечка, или тека.

Коралловые полипы размножаются бесполом и половым путем. Одиночные мягкие актинии иногда размножаются делением, у колони-

альных форм наблюдается почкование. Коралловые полипы, как правило, раздельнополы.

Половые железы формируются в перегородках, между их энтодермой и мезоглеей. При половом размножении сперматозоиды прорывают эпителий септы мужских особей, выходят через рот наружу и через рот же проникают в женские особи, где и происходит оплодотворение яйца. Начальные стадии развития проходят в мезоглее септ.

У многих актиний все развитие вплоть до образования полипа происходит в гастральной полости материнского организма. У некоторых Anthozoa оплодотворение наружное.

Развитие коралловых полипов идет сравнительно просто. Яйца испытывают полное равномерное дробление; сначала формируется бластула, потом мерцательная планула, которая плавает, а затем оседает передним концом на дно и, подобно плануле гидростей, превращается в молодого полипа.

2.3. Тип Плоские черви (Plathelminthes)

Тип плоских червей представлен двусторонне-симметричными (билатеральными) животными, через тело которых можно провести только одну плоскость симметрии. Двусторонняя симметрия впервые появляется именно в этой группе беспозвоночных.

Плоские черви трехслойны. В процессе онтогенеза у них формируются не два, как у кишечнополостных, а три зародышевых листка. Между эктодермой, образующей покровы, и энтодермой, из которой построен кишечник, у них имеется еще и промежуточный зародышевый листок – мезодерма. Тело их в большинстве случаев вытянуто в длину и сплющено в спинно-брюшном направлении (принимает вид листа, пластинки, ленты).

Важная особенность строения плоских червей – наличие у них кожно-мускульного мешка. Так называется совокупность эпителия и расположенной непосредственно под ним сложной системы мышечных волокон. Эти волокна, нередко распадающиеся на несколько слоев (кольцевые, продольные), одевают под эпителием все тело животного в виде сплошного мешка, а не разбиваются на отдельные мускульные пучки более специального назначения, как у высших билатеральных животных (членистоногих, моллюсков). Сокращением мышечных элементов кожно-мускульного мешка обуславливаются характерные червеобразные движения Plathelminthes.

Тело плоских червей не имеет полости – это бесполостные, или паренхиматозные, животные: пространство между внутренними органами заполнено соединительной тканью мезодермального происхождения или паренхимой, содержащей многочисленные клетки. Паренхима занимает все промежутки между органами, и ее роль многообразна. Она имеет опорное значение, служит местом накопления запасных питательных веществ, играет важную роль в процессах обмена и т. д.

Пищеварительный канал имеет примитивное устройство, состоя лишь из эктодермальной передней кишки, или глотки, и энтодермальной средней кишки, замкнутой слепо. Задней кишки и заднепроходного отверстия нет. У паразитических форм пищеварительная система может полностью редуцироваться.

Нервная система состоит из парного мозгового ганглия и идущих от него кзади нервных стволов, соединенных кольцевыми перемычками. Особого развития достигают два продольных ствола (боковые или брюшные). У плоских червей формируется центральный регулирующий аппарат нервной системы.

Кровеносная и дыхательная системы отсутствуют.

Впервые появляются специальные органы выделения, построенные по типу так называемых протонефридиев. Они представлены системой разветвленных канальцев, оканчивающихся в паренхиме особой звездчатой клеткой с пучком ресничек. С внешней средой протонефридии сообщаются при помощи специальных экскреторных (выделительных) отверстий.

Половая система плоских червей гермафродитна; как правило, формируется сложная система протоков, служащих для выведения половых продуктов, и появляются органы, обеспечивающие возможность внутреннего оплодотворения.

К типу плоских червей относят 5 классов: ресничные черви (*Turbellaria*), сосальщики, или трематоды (*Trematoda*), моногенеи (*Monogenoidea*), ленточные черви (*Cestoda*) и цестодообразные (*Cestodaria*). Последние 4 класса представлены исключительно паразитическими формами.

Класс Ресничные черви (*Turbellaria*)

Представителями этого класса являются свободноживущие морские или пресноводные, редко наземные, черви, все тело которых покрыто мерцательным эпителием. Число видов турбеллярий достигает 3000.

Тело вытянуто в длину, листовидно и обыкновенно лишено каких бы то ни было придатков. Лишь у немногих турбеллярий на переднем конце тела имеются небольшие щупальцевидные выросты. Величина турбеллярий незначительна и варьирует от миллиметра до нескольких сантиметров. Тело лишь в редких случаях бесцветно или сплошного белого цвета; обычно животное окрашено в разные, иногда очень яркие цвета зернами залегающего в коже пигмента.

Тело покрыто однослойным мерцательным эпителием, который имеет вид высоких цилиндрических клеток, несущих по свободному краю реснички. У некоторых турбеллярий границы между отдельными клетками исчезают. В таких случаях участки цитоплазмы, несущей ядра, иногда довольно глубоко погружаются в толщу тканей, приобретая вид колбочек, которые суженной частью соединены с наружным слоем. Последний и представляет собой неразделенную цитоплазматическую пластинку с ресничками по свободному краю. Такой тип строения покровов называется погруженным эпителием.

С покровами турбеллярий связаны многочисленные кожные железы. Обычно это бокаловидной или грушевидной формы железистые клетки, разбросанные по всей поверхности тела или собранные в комплексы. Они могут залегать как в самом эпителии, так и погружаться в глубь тела. Одной из разновидностей кожных желез являются рабдитные клетки, содержащие блестящие, сильно преломляющие свет палочки – рабдиты. Последние лежат перпендикулярно к поверхности тела. При раздражении животного они легко выбрасываются из эпителия наружу и, сильно разбухая в воде, образуют на поверхности тела червя сгустки слизи, возможно, играющей защитную роль. Под эпителием находится эластичная основная, или базальная, мембрана – продукт выделения эпителиальных клеток. Она служит для придания телу определенной формы и для прикрепления мышц. Под базальной мембраной помещается сложная мышечная система, состоящая из нескольких слоев гладких мышечных волокон. Наиболее поверхностно располагается слой кольцевых мышц, несколько глубже – продольных и, наконец, диагональных мышечных волокон, идущих в двух направлениях и перекрещивающихся между собой под углом. Совокупность мышц вместе с эпителием образует кожно-мышечный мешок. Кроме того, у всех турбеллярий имеются характерные для них дорзовентральные, или спинно-брюшные, мышцы. Это пучки волокон, идущих от спинной стороны тела к брюшной и прикрепляющихся к базальной мембране обеих плоских сторон тела; таким образом, животное может сплющивать тело в спинно-

брюшном направлении. Движение турбеллярий, с одной стороны, является результатом биения ресничек наружного эпителия, с другой – обусловливается сокращением кожно-мышечного мешка. Turbellaria и ползают, и плавают. Мелкие формы главным образом плавают при помощи ресничек. Более крупные представители ползают, вытягивая, сокращая и изгибая тело.

Внутри кожно-мышечного мешка все промежутки между органами заполнены рыхлым скоплением соединительнотканых клеток, соединяющихся друг с другом своими отростками.

Пищеварительная система состоит из передней и средней кишки, замыкающейся слепо. Рот служит не только для проглатывания пищи, но и для выбрасывания непереваренных твердых остатков. Большинство турбеллярий – хищники, питающиеся различными мелкими животными.

Рот помещается обычно на брюшной стороне тела: на небольшом расстоянии от переднего конца тела, посередине брюшной стороны, или ближе к заднему полюсу. Рот ведет в эктодермальную глотку, которая переходит в среднюю кишку. Она имеет вид трубки, которая может сильно вытягиваться и высовываться через рот наружу, служа для захвата добычи. У трехветвистых от глотки, находящейся вблизи середины тела, отходят сразу три главные ветви кишечника: одна идет прямо вперед, другие две загибаются и по бокам глотки направляются назад; каждая из ветвей дает побочные слепые веточки. Такое строение кишечника неслучайно. У мелких турбеллярий, размер которых не превышает нескольких миллиметров, продукты пищеварения легко распределяются по всему телу через рыхлую паренхиматозную ткань. В процессе переваривания пищи у турбеллярий, так же как у кишечнополостных, большое место занимает внутриклеточное пищеварение. Частицы пищи, предварительно подвергающиеся обработке секретом глоточных желез, поступают в кишечник и захватываются клетками кишечного эпителия, в которых формируются многочисленные пищеварительные вакуоли. У отряда бескишечных турбеллярий выраженная средняя кишка вообще отсутствует. Глотка у них вдается в несколько обособленный участок паренхимы (пищеварительная паренхима), в которой происходит внутриклеточное переваривание пищи.

Нервная система турбеллярий слагается из мозгового ганглия и отходящих от него нервных стволов.

Органы чувств у турбеллярий развиты сравнительно богато. Для осязания служит вся кожа, а у некоторых видов, кроме того, небольшие парные щупальца переднего конца тела. Глаза имеются почти всегда.

Глаз может быть одна пара, и они лежат непосредственно над мозгом; или же их больше (несколько десятков), причем они могут окаймлять края всей передней половины тела. Глаз обычно состоит из пигментного бокала, образованного одной или несколькими пигментными клетками.

Органов дыхания у турбеллярий нет. Кислород, растворенный в воде, поступает в тело червя путем диффузии через всю поверхность. В этом отношении большое значение имеет уплощенная форма тела турбеллярий.

Выделительная система как отдельная система органов представлена у ресничных червей двумя или несколькими каналами, каждый из которых одним концом открывается наружу. От этих главных каналов в глубину тела отходят многочисленные побочные ветви; последние дают начало более тонким протокам. На свободных концах капилляры замыкаются особыми довольно крупными звездчатыми клетками. От внутренней поверхности такой клетки в просвет канальца отходит пучок ресничек. Реснички все время бьют наподобие пламени свечи, колеблемого ветром, поэтому пучку и дали название мерцательного пламени. Постоянная работа ресничек препятствует застою подлежащей удалению жидкости, которая проходит дальше по тонкому выделительному канальцу в силу законов капиллярности.

Выделительные органы в виде ветвистых каналов, замкнутых на концах звездчатыми клетками, называются протонефридиями. Функция их, по-видимому, заключается не столько в удалении из организма жидких продуктов обмена веществ, сколько в регуляции осмотического давления. Этим объясняется особенно сильное развитие протонефридиев у пресноводных турбеллярий.

Половая система ресничных червей гермафродитна и нередко сложно устроена. Главным усложнением по сравнению с кишечнополостными является образование специальных выводных протоков, служащих для выведения половых клеток наружу. Для большинства турбеллярий характерно также наличие компактных половых желез, обладающих собственными оболочками. От семенников отходят семявыносящие каналы, которые с каждой стороны тела впадают в один продольный проток – семяпровод. Оба семяпровода, идущие по бокам глотки и позади нее, соединившись, образуют семяизвергательный канал, залегающий внутри мускулистого совокупительного органа, который впадает в особое впячивание на теле – половую клоаку; последняя открывается наружу отверстием, через которое совокупительный орган может высываться наружу. В половую клоаку впадают и женские половые прото-

ки. Женская половая система содержит или много очень мелких яичников, или их только два, или всего один. В процессе развития совершалась дифференцировка яичников на собственно яичник, производящий ооциты, и желточники, клетки которых – желточные клетки – гомологичны ооцитам, но утратили способность к оплодотворению и развитию. От яичников отходят два канала яйцевода, направляющиеся кзади и попутно принимающие тонкие протоки желточников. Позади глотки оба яйцевода соединяются в один канал – влагалище, который открывается в половую клоаку. Нередко в половую клоаку впадает еще небольшой мешочек, называемый копулятивной сумкой, в которую при оплодотворении поступает семя другой особи. Каждая оплодотворенная яйцеклетка окружается группой желточных клеток и вместе с ними покрывается общей скорлупой. В результате образуются сложные (т. е. состоящие из разнородных клеточных элементов) яйца. Оплодотворение внутреннее, причем совокупительный орган одной особи вводится в половую клоаку другой, функционирующей в данный момент как самка.

В большинстве случаев размножение только половое. Эмбриональное развитие в разных отрядах ресничных червей сильно различается. Обычно яйца испытывают полное, но неравномерное дробление, напоминающее спиральный тип дробления кольчатых червей. У морских турбеллярий *Polycladida* развитие сопровождается метаморфозом. Из яйца выходит так называемая мюллеровская личинка, отличающаяся от взрослой особи многими существенными признаками. Тело личинки яйцевидно, а не сплющено в спинно-брюшном направлении, кишечник неразветвленный, в виде простого мешка. Личинка ведет свободноплавающий планктонный образ жизни и, лишь превратившись постепенно в маленькую турбеллярию, опускается на дно.

Класс Дигенетические сосальщики, или Трематоды (Trematoda)

Класс сосальщиков состоит целиком из паразитов, поселяющихся во внутренних органах беспозвоночных и позвоночных животных. К сосальщикам относят около 4000 видов.

Организация сосальщиков крайне напоминает таковую турбеллярий, поэтому при описании некоторых систем органов мы ограничимся лишь краткими дополнениями. Размеры сосальщиков большей частью измеряются миллиметрами, но иногда черви бывают крупнее. Так, печеночная двуустка достигает 5 см. Наиболее велики некоторые сосальщики из

рыб, например представители Didymozoidae, длина тела которых достигает 1,5 м.

Форма тела чаще всего листовидная. Характерно наличие присосок, от которых происходит и название самого класса. Это блюдцеобразные ямки, обведенные мускульным валиком, содержащим сложную систему мышечных волокон. Действием этих мышц полость присоски может уменьшаться и увеличиваться.

Обычно имеется одна присоска на переднем конце тела (в глубине ее помещается рот) и одна присоска на брюшной стороне – соответственно ротовая и брюшная присоски. Это органы прикрепления, с помощью которых сосальщики удерживаются в теле животного хозяина. Покровы трематод представлены погруженным эпителием, но в отличие от такового турбеллярий лишены ресничек. Эта особенность, по-видимому, связана с паразитическим образом жизни трематод. Наружная часть покровов представляет безъядерную цитоплазматическую пластинку, содержащую многочисленные митохондрии и вакуоли. При помощи цитоплазматических тяжей этот слой соединяется с погруженными в паренхиму участками цитоплазмы, в которых помещаются ядра. В цитоплазматической пластинке нередко имеются кутикулярные шипики – дополнительные органы прикрепления паразитов. Этот слой подостлан базальной мембраной, за которой следуют кольцевые и продольные мышцы. Мускулатура и паренхима устроены так же, как у ресничных червей. Сосальщики сравнительно мало подвижны.

Рот, находящийся на переднем конце тела, ведет в мускулистую эктодермальную глотку, а та продолжается в узкий пищевод. Энтодермальная средняя кишка чаще всего слагается из двух ветвей, отходящих от пищевода и тянущихся по бокам тела кзади, где обе ветви заканчиваются слепо. У трематод, отличающихся крупными размерами, например у печеночной двуустки (*Fasciola hepatica*), кишечник многократно ветвится. Это облегчает процесс распределения продуктов пищеварения в паренхиматозном теле животного.

Нервная система состоит из парного мозгового ганглия, от которого вперед отходят нервы к переднему концу тела и ротовой присоске, а назад – три пары продольных нервных стволов. Сильнее всего развиты брюшные стволы, достигающие значительной толщины. Все продольные стволы соединены кольцевыми перемычками, образуя нервную систему типа ортогона. Органы чувств развиты крайне слабо, что определяется паразитизмом этих червей. У личинок сосальщиков, некоторое время свободноплавающих в воде, нередко имеются небольшие глазки

(одна или две пары), устроенные по типу таковых турбеллярий. Кожные рецепторы (сенсиллы), построенные так же, как у турбеллярий, развиты преимущественно у свободных личинок.

Выделительная система протонефридиального типа и состоит обычно из пары главных собирательных каналов, от которых расходятся в разные стороны многочисленные веточки, заканчивающиеся звездчатыми клетками с мерцательным пламенем. Главные каналы открываются на заднем конце тела в общий резервуар – мочевой пузырь, а последний – выделительным отверстием наружу.

Половая система в деталях варьирует, так что удобнее подробно разобрать один частный случай, например половой аппарат ланцетовидной двуустки. Мужской отдел образован двумя (у громадного большинства сосальщиков) округлыми семенниками, лежащими позади брюшной присоски. От них идут вперед два семяпровода, сливающиеся впереди брюшной присоски и образующие извитый семяизвергательный канал; последний пронизывает мускулистый совокупительный орган, способный выпячиваться из тела наружу. Он направлен своим концом в особое мешковидное впячивание стенки тела – половую клоаку.

Яичник всегда один и в данном случае лежит несколько позади семенников. Короткий яйцевод ведет от него к небольшому мешочку – оотипу, в который впадает большинство протоков женской половой системы. Жизненный цикл трематод сложен, так как связан со сменой хозяев и чередованием поколений. В обобщенном, наиболее типичном случае он протекает следующим образом. Гермафродитный половозрелый сосальщик (называемый маритой) паразитирует в кишечнике или в других внутренних органах позвоночного животного. Откладываемые им яйца выводятся из организма хозяина наружу, чаще всего с экскрементами. Для дальнейшего развития яйца должны попасть в воду. В воде из яйца выходит личинка – мирацидий, сплошь покрытая мерцательным эпителием. Мирацидий снабжен двумя глазками, мозговым ганглием и парой протонефридиев. В задней части его тела лежат особые зародышевые клетки, или партеногенетические яйца (т. е. яйца, способные развиваться без оплодотворения). В передней трети тела мирацидия находится большая железа, цитоплазма которой заполнена зернистым секретом. Протоки этой железы открываются на вершине небольшого мускулистого хоботка, расположенного на переднем конце тела личинки. Мирацидий не питается и живет за счет запасов гликогена, накопленного во время эмбрионального развития. Некоторое время мирацидий плавает в воде. Для дальнейшего развития он должен по-

пасть в тело промежуточного хозяина, роль которого выполняют разные, главным образом брюхоногие моллюски (улитки). С помощью хоботка мирацидий вбуравливается в тело улитки и проникает в ее внутренние органы. Заключенные в теле последней партеногенетические яйца начинают дробиться, давая начало зародышам следующего, дочернего, поколения редиям. Редия отличается от спороцисты подвижностью, присутствием короткого мешковидного кишечника и особого отверстия на теле, служащего для выхода нового поколения зародышей, образующихся из партеногенетических яиц внутри редии. Спороциста лопается и гибнет, а редии выходят из нее, но остаются в той же улитке. Далее, тем же способом, как внутри спороцисты образовались редии, внутри последней из отдельных зародышевых клеток развивается новое поколение – церкарии. Церкария – личинка гермафродитной особи (мариты) уже похожа на нее во многих отношениях: имеет присоски, виллообразный кишечник, мозг и выделительную систему. Главное отличие ее заключается в присутствии на заднем конце тела длинного мускулистого и подвижного хвоста. У некоторых видов трематод церкарии обладают еще и другими временными органами: парой глазков, группой одноклеточных желез, называемых железами проникновения, и острой иглой, или стилетом, расположенным на переднем конце тела. Церкарии выходят через отверстие на теле редии, а затем и из улитки в окружающую воду, где активно плавают при помощи движений хвоста. Подобно мирацидиям, они не питаются и живут лишь за счет накопленных запасов. Дальнейшая судьба этих личинок может быть различной. Церкарии огромного большинства видов трематод должны попасть в тело второго промежуточного хозяина. Это могут быть личинки водных насекомых, разные виды моллюсков, рыбы, головастики и т. п. С помощью стилета церкарии повреждают покровы хозяина и изливают в ранку секрет желез проникновения. Секрет разрушает ткани хозяина и облегчает тем самым возможность внедрения церкарии внутрь его тела. Церкарии отбрасывают хвост и стилет и, поселившись во внутренних органах хозяина, одеваются тонкой прозрачной оболочкой – инцистируются. Эта стадия развития является покоящейся стадией и называется метациркарией. Ее дальнейшее развитие и превращение в гермафродитную половозрелую особь возможно лишь в том случае, если второй промежуточный хозяин будет съеден каким-нибудь более крупным позвоночным животным, в кишечнике которого метациркария высвобождается из оболочки и заканчивает свое развитие. Следовательно, разные стадии жизненного цикла двуусток проходят в различных хозяевах. Позвоноч-

ное животное, в котором паразитирует и размножается половым путем гермафродитное поколение сосальщиков, называется окончательным хозяином. Животные же, в которых паразитируют прочие поколения и стадии развития трематод, называются промежуточными хозяевами. Их чаще всего бывает два. При этом первым промежуточным хозяином для трематод всегда служит какой-либо вид моллюсков. Роль второго промежуточного хозяина выполняют разные животные, но всегда такие, которыми питается окончательный хозяин, последний заражается трематодами, получая их с пищей. От изложенной схемы типичного хода жизненного цикла трематод возможны различные отклонения. Так, у печеночной двуустки – распространенного и опасного паразита рогатого скота – промежуточный хозяин только один. Это улитка малый прудовик (*Lymnaea truncatula*), в теле которой проходят свое развитие спороцисты и редии. Развивающиеся в редиях церкарии покидают прудовика, выходят в воду и плавают некоторое время. Затем они оседают у берега водоема на траву или водоросли, отбрасывают хвост и выделяют вокруг себя цисту, внутри которой некоторое время сохраняют жизнеспособность. Эта стадия называется адолескарией. Во время водопоя скот щиплет прибрежную траву, а вместе с ней заглатывает и адолескарий. В кишечнике скота оболочка цисты растворяется, и молодая двуустка через полость тела проникает в желчные ходы печени, где постепенно достигает половой зрелости.

Наибольший хозяйственный вред несет печеночная двуустка, или печеночный сосальщик, – довольно крупный листовидный червь 3–5 см длиной. Живет в желчных ходах печени овец, крупного рогатого скота и изредка у человека. Большинство органов этой двуустки (кишечник, яичник, семенники) имеют сильно разветвленную форму. У человека печеночная двуустка встречается сравнительно редко, причем заражение происходит при питье сырой воды из небольших, чаще временных, водоемов, в которых обитают моллюски – промежуточные хозяева этого сосальщика. При этом возможно случайное проглатывание адолескарий. В результате заражения стенки желчных протоков больного склеротизируются, а печеночная паренхима атрофируется; печень опухает и становится болезненной, у пациента появляется желтуха. Для лечения употребляются специальные противоглистные средства (антигельминтики). Борьба с печеночной двуусткой ведется путем уничтожения ее промежуточного хозяина – малого прудовика и осушения заболоченных лугов, на которых часто возникают благоприятные для жизни этих моллюсков временные водоемы. Метацеркарии некоторых видов *Diplosto-*

midae встречаются в хрусталике глаза пресноводных рыб (леща, форели и др.) и при массовом заражении вызывают у рыб сильное помутнение хрусталика и даже полную слепоту, и т. д.

Класс Моногенетические сосальщики (Monogenea)

Моногенеи (или многоустки) – эктопаразиты, живущие обычно на коже и жабрах рыб, очень редко в мочевом пузыре и других органах амфибий и рептилий. Число видов моногеней достигает 2500.

Тело по большей части вытянуто в длину, уплощено и несет на заднем конце особый прикрепительный диск со сложным набором крючьев, присосок или двустворчатых клапанов, защемляющих участки тканей хозяина. Такое сильное развитие органов прикрепления позволяет моногеней удерживаться на поверхности тела рыб, подвижных и быстро плавающих животных или на их жабрах, постоянно омываемых током воды. Специальные прикрепительные образования имеются и на переднем конце тела червя. Они служат для закрепления головного конца во время питания паразита и представлены небольшими присосками или лопастевидными выростами, на которых открываются протоки одноклеточных желез, выделяющих клейкий секрет.

Внутреннее строение моногеней сходно с таковым сосальщиков. Покровы представлены тегументом, устроенным принципиально так же, как у трематод. Ротовое отверстие, расположенное на переднем конце тела, ведет в мешковидный, или двуветвистый, кишечник, который у крупных форм снабжен боковыми выростами.

Нервная система устроена по типу ортогона; от мозгового ганглия отходят три пары продольных нервных стволов, соединенных многочисленными поперечными перемычками. Органы чувств развиты слабо, хотя у некоторых видов на переднем конце тела имеются инвертированные глаза в числе одной или двух пар и многочисленные сенсилы.

Выделительная система представлена протонефридиями; главные экскреторные каналы оканчиваются двумя выделительными порами в передней части тела.

Половая система гермафродитна. Имеется один или (у крупных форм) множество семенников и обычно один яичник. Желточники сильно развиты. Сперматозоиды поступают после копуляции в оотип по специальному протоку (влагалищу), который открывается наружу отдельным отверстием. Относительно короткая матка одновременно содержит несколько довольно крупных яиц. В передней трети тела червя

располагается общее половое отверстие, в которое открываются концевой отдел матки и мужской совокупительный орган, нередко вооруженный хитиноидными иголочками и крючьями.

Жизненный цикл моногеней проходит без смены хозяев и без чередования поколений. Моногенеи обладают сравнительно простым развитием, которое сопровождается лишь метаморфозом.

Возьмем для примера развитие важного вредителя карповых рыб *Dactylogyrus vastator*. Это мелкие червячки 1–3 мм длиной, живущие на жабрах рыб и там же откладывающие свои снабженные небольшой ножкой яйца. В яйце формируется зародыш, который затем покидает яйцо в виде свободноплавающей личинки. На переднем конце личинки имеется две пары глаз; тело ее покрыто несколькими широкими поясами ресничек, при помощи которых личинка плавает. На заднем конце располагаются мелкие эмбриональные крючочки, впоследствии уступающие место органам прикрепления взрослого червя. Участок заднего конца тела личинки, несущий крючочки, называется церкомером. Личинка или оседает на том же экземпляре рыбы, или же заражает другие особи.

Как уже указывалось, моногенеи – гермафродиты. В связи с этим им свойственно не только перекрестное, но и самооплодотворение.

Моногенеи, паразитирующие на рыбах, нередко становятся причиной их заболеваний и даже гибели, особенно в условиях прудовых рыбных хозяйств. Наибольший вред приносят многие представители *Dactylogyridae*, живущие на жабрах пресноводных рыб. Так, *Dactylogyrus*, например, нападает на молодь карпов в таком числе, что на одной рыбешке встречается до 500 этих мелких (1–3 мм) паразитов. Они питаются слизью, эпителием или (реже) кровью хозяина, вызывая иногда массовую гибель рыб. Гибель рыб в результате заражения моногенеями иногда происходит в природных условиях.

Класс Ленточные черви, или Цестоды (Cestoda)

Ленточные черви – плоские черви, на которых паразитический образ жизни сказался значительно сильнее, чем на сосальщиках и моногенеях. В половозрелом состоянии цестоды встречаются в кишечнике позвоночных животных; молодые стадии цестод живут в полости тела и внутри различных органов как беспозвоночных, так и позвоночных.

Тело взрослых ленточных червей обыкновенно бывает сильно вытянутым в длину, лентовидным и в большинстве случаев поделено на зна-

чительное число члеников, или проглоттид. Редко тело бывает цельным, нерасчлененным. Передний конец образует небольшую головку, или сколекс, за которым следует нерасчлененная шейка, а за ней идут проглоттиды.

Головка несет органы прикрепления, построенные по типу присосок или крючков. Присоски имеются всегда, тогда как крючья являются менее постоянным их дополнением. Присоски устроены в общем так же, как у сосальщиков, и чаще всего имеются в числе четырех по краю переднего конца головки. Реже вместо типичных присосок головка снабжена двумя вытянутыми в продольном направлении щелевидными присасывательными ямками. Крючья помещаются или прямо на поверхности головки, или на особом переднем выпячивании ее – хоботке, образуя один или несколько венчиков. Хоботок втяжной. В редких случаях (*Tetrahynchus*) имеется четыре хоботка, длинных, усаженных многочисленными крючками и способных глубоко вворачиваться в особые влагалища.

Проглоттиды имеют обычно четырехугольную форму, причем число их варьирует от 3 шт. до нескольких тысяч. Передние членики – самые маленькие, по направлению же кзади размеры их постепенно возрастают. Во все время жизни червя происходит рост и увеличение числа члеников. Рост идет в области шейки: она удлиняется, и от заднего конца ее отшнуровываются все новые членики. Таким образом, самые молодые членики занимают переднюю часть тела; чем далее кзади расположен членик, тем он старше. Все тело называют цепочкой или стробилой (последнее за сходство с процессом стробилиации сцифистом сцифоидных медуз).

Величина взрослых ленточных червей колеблется между 1 мм и 10 м. Окраска тела однообразная – белая или желтоватая, характерная для многих внутренностных паразитов.

Цестоды обладают типичным кожно-мышечным мешком. Их покровы очень сходны с таковыми у трематод и моногеней и построены по тому же типу, что и погруженный эпителий турбеллярий. Тегумент цестод слагается из безъядерного цитоплазматического слоя, при помощи тонких тяжей соединенного с погруженными участками цитоплазмы, несущими ядра. Отличительная особенность покровов цестод состоит в том, что на поверхности наружного цитоплазматического слоя имеется бесчисленное множество волосковидных выростов (микротрихий), по-видимому, играющих важную роль в процессе питания. Рассмотреть их можно с помощью электронного микроскопа. Их уль-

траструктура принципиально отличается от таковой микроворсинок, характерных для спороцист трематод.

Непосредственно под базальной мембраной располагается наружный слой кольцевых и внутренний продольных мускульных волокон. Часто к этим двум слоям присоединяется еще третий более глубокий слой. Кроме того, имеется система мышечных пучков, пронизывающих паренхиму. В последней у большинства цестод разбросаны микроскопические округлые конкреции углекислой извести – так называемые известковые тельца. Их происхождение и функция до конца не выяснены, но имеется предположение, что известковые тельца возникают как экскреты и выполняют роль своеобразной буферной системы, предохраняющей ленточных червей от вредного влияния кислой среды (например, при миграции личиночных стадий через желудок хозяина).

В паренхиме ленточных червей откладывается значительное количество гликогена, в результате анаэробного расщепления которого цестоды (подобно трематодам) получают энергию, необходимую для жизнедеятельности.

Наиболее характерный признак ленточных червей заключается в полном отсутствии у них пищеварительной системы – факт, объясняющий их образом жизни. Для цестод, обитающих в просвете кишечника другого животного (хозяина), нет необходимости самостоятельно захватывать и переваривать пищу. Последняя переводится в растворенное и доступное для усвоения состояние пищеварительными ферментами самого хозяина. Эту уже в значительной мере переваренную пищу паразиты воспринимают всей поверхностью тела. По-видимому, особенности строения цитоплазматической пластинки тегумента, несущей микротрихии, способствуют осуществлению этого процесса. Важно отметить, что характер диеты хозяина, в особенности содержание в ней углеводов, влияет на состояние, интенсивность роста и развитие ленточных червей.

Нервная система, как и вообще у паразитов, у цестод развита слабо. Органы чувств представлены разбросанными по поверхности тела чувствительными клетками, наибольшее количество их концентрируется на сколексе. Центральная нервная система состоит из парного мозгового узла, лежащего в головке и посылающего от себя назад несколько пар нервных стволов, соединенных поперечными перемышками (ортогон). Два ствола, расположенных по бокам тела, развиты сильнее остальных. От стволов отходят тонкие веточки, образующие под кожей довольно густое нервное сплетение.

Выделительная система протонефридиального типа. По бокам вдоль всего тела, непосредственно внутри от нервных стволов идут два глав-

ных выделительных канала. Они начинаются на заднем конце тела, затем направляются кпереди, достигают головки, заворачиваются назад и вновь доходят до заднего конца, заканчиваясь общим выделительным отверстием.

Половая система ленточных червей гермафродитна и в общем напоминает таковую сосальщиков. Лишь у некоторых из нерасчлененных цестод (*Caryophyllaeus*) половой аппарат одиночен. У других, например у ремнецов, имеется продольный ряд половых аппаратов, тогда как у членистых цестод в каждой проглоттиде развивается своя половая система. Отдельные части полового аппарата у разных ленточных червей довольно сильно варьируют, поэтому мы для конкретности возьмем один частный случай, например бычьего, или невооруженного, солитера.

В молодых передних члениках стробилы половые органы еще не развиты и начинаются приблизительно лишь с 200-го членика. В следующих члениках с вполне развитой половой системой мужской отдел последней состоит из многочисленных семенников, разбросанных в паренхиме. Тонкие семявыносящие протоки семенников соединяются вместе и образуют общий семяпровод. Последний направляется к одной из узких боковых граней тела и там пронизывает собой совокупительный орган, имеющий вид мускулистой трубки, которая своим концом вдается в глубокую ямку на боковой грани тела – половую клоаку.

Женский отдел системы состоит из ветвистого яичника, проток которого, яйцевод, впадает в оотип, как у трематод. В оотип же поступает и содержимое непарного желточника – сетевидной железы, прилегающей к задней стенке членика. Кроме того, от оотипа отходят два канала. Один, влагалище, тянется рядом с семяпроводом и открывается подле него в половую клоаку. Другой, более широкий, направляется от оотипа вперед по срединной линии членика и заканчивается слепо, это – матка. Яйцеклетки поступают в оотип, куда проникают и спермии через влагалище. В оотипе яйца оплодотворяются, окружаются скорлупой и переводятся в матку, где проходят первую часть своего развития. У цепней вследствие отсутствия выводного отверстия яйца остаются в матке долго и выходят наружу лишь при разрыве стенок членика. Яйца настолько переполняют матку, что последняя сильно разрастается, дает от своего главного ствола много боковых ветвей в обе стороны и занимает значительную часть членика. К этому времени все остальные части половой системы заканчивают свою функцию и подвергаются большей или меньшей атрофии. Членики, в которых осталась лишь сильно разветвленная и

набитая яйцами матка, называют зрелыми. Зрелые членики занимают задний конец цепочки и периодически отрываются целыми группами. Наиболее крупные из цестод образуют в течение своей долгой жизни поистине колоссальное количество яиц. Так, например, паразитирующий в кишечнике человека невооруженный цепень (*Taeniarhynchus saginatus*) в среднем живет 20 лет и за год продуцирует до 600 млн. яиц, следовательно, за всю свою жизнь цепень производит около 11 млрд. яиц.

У других цестод может быть ряд разнообразных отступлений. Так, матка, слепо замкнутая у цепня, нередко (например, у *Diphyllobothrium* и др.) открывается наружу на одной из плоских сторон членика. У таких видов яйца по мере заполнения ими матки выходят из нее в кишечник животного-хозяина. Мужское отверстие и отверстие влагалища могут при этом смещаться на одну из плоских сторон членика. Любопытным изменением является наблюдаемое у некоторых форм частичное или полное удвоение полового аппарата в каждом членике (например, у тыквенного цепня *Dipylidium caninum*).

Оплодотворение у ленточных червей происходит как перекрестно, так и посредством самооплодотворения, причем совокупительный орган одного членика вводится во влагалище другого или даже, изгибаясь, во влагалище того же самого членика.

Жизненный цикл цестод мы разберем сначала на частном случае свиного солитера *Taenia solium*, паразитирующего в половозрелом состоянии в кишечнике человека. Яйца выходят наружу с испражнениями или посредством разрыва стенок члеников, или вместе с члениками, группы которых периодически отрываются от стробилы. Для дальнейшего развития яйца, как у сосальщиков, должны попасть во вполне определенного промежуточного хозяина, которым для *T. solium* служит свинья. Заражение свиней происходит вследствие их нечистоплотности, так как они охотно роются в отбросах, нечистотах и т. п. У яиц, попавших в кишечник свиньи, скорлупа разрушается, и из яйца выходит личинка онкосфера, или шестикрючный зародыш – маленький многоклеточный шарик, снабженный шестью хитиноидными крючками. Крючки эти не соответствуют тем крючкам, которые у многих цестод образуются на сколексе и отбрасываются при дальнейшем развитии. При помощи крючков онкосфера вбуравливается в стенки желудка или кишки, попадает в лимфатические или кровеносные сосуды и током крови заносится в различные внутренние органы: чаще всего в печень,

мышцы, реже в легкие, мозг и др. Здесь онкосфера застревает, останавливается и претерпевает превращение в стадию финны.

Превращение начинается с быстрого роста онкосферы, которая достигает размера крупной горошины. Тело личинки становится полым, представляя собой пузырь, наполненный жидкостью. Это и есть финна, или пузырьчатая глиста.

Стенки пузыря образуют в одной точке впячивание, на дне которого на внутренней поверхности появляются в виде четырех ямок зачатки присосок, а между ними, на самом дне, венчик небольших крючков. Это впячивание – зачаток головки ленточной глисты, но только ввероченной внутрь пузыря финны. В теле свиньи дальнейшее развитие финны не имеет места, но финна может несколько лет просуществовать в своем промежуточном хозяине, не погибая. Для достижения половозрелого состояния финна должна попасть в кишечник окончательного хозяина, т. е. человека. Попав вместе с недостаточно прожаренным и просоленным мясом в кишечник человека, финны *T. solium* освобождаются из мяса под влиянием пищеварительных соков, а затем головка финны (главным образом под действием желчи) выворачивается наружу, причем крючья и присоски принимают свое нормальное положение. Сморщенный пузырь финны некоторое время висит на конце шейки сколекса в виде хвостового пузыря, а затем отпадает и разрушается. Головка с шейкой начинают усиленно расти и посредством поперечных насечек отшнуровывать на заднем конце последней все новые членики, образуя длинную цепь проглоттид. Итак, цикл развития *T. solium* связан со сменой хозяев и со сложным превращением – онкосферы в финну, а финны в ленточную половозрелую стадию.

У прочих цестод общий ход развития таков же, но отдельные детали, и притом довольно важные, могут варьироваться. Так, например, у широкого лентеца (*Diphyllobothrium latum*) развитие идет не с одним, а с двумя промежуточными хозяевами. Яйца должны попасть в воду, где из них выходит одетый ресничками шестикрючный зародыш – корацидий; последний плавает в воде и проглатывается рачком – циклопом, в кишечнике которого личинка сбрасывает реснички. Затем она пробуравливает стенку кишки и попадает в полость тела циклопа, где превращается в особую очень мелкую (0,5 мм) червеобразную стадию – процеркоид; задний конец его, несущий крючья онкосферы, перешнурован в виде маленького шарика. Этот участок тела считают гомологичным церкомеру, наличие которого очень характерно для личинок моногеней. Для развития процеркоида требуется около 3 нед. Зараженных циклопов

поедают щуки, налимы, окуни, ерши и некоторые лососевые рыбы, у которых процеркоиды пробуравливают стенки желудка и забираются в полость тела, яичник, мышцы и другие органы. Там процеркоиды отбрасывают церкомер, растут и превращаются в плероцеркоиды. Это червячки 1–1,5 см длиной с плотным телом, передний конец которого (будущая головка) снабжен двумя присасывательными щелями и вверочен внутрь плероцеркоида. Эта стадия соответствует стадии финны. Развитие широкого лентеца завершается в кишечнике человека, собаки или кошки, которые служат для этого паразита окончательным хозяином. В кишечнике хозяина головка (сколекс) плероцеркоида выворачивается, и личинка целиком превращается в молодого ленточного червя, постепенно отшнуровывающего на своем заднем конце членики.

Помимо плероцеркоида и описанной выше финны свиного солитера существуют и другие формы финн. Тип строения финны, свойственный свиному солитеру, называется цистицерком. Как уже указывалось, это небольшой полый пузырь с ввероченной в него одной головкой. Особый род финн, ценур, имеется в тех случаях, когда пузырь финны сильно разрастается и на стенках его вместо одного впячивания образуется множество их, т. е. в одном пузыре закладывается много головок, каждая из которых дает начало половозрелой ленточной особи. Наконец, особенно сильного развития достигают финны-эхинококки.

Пузырь эхинококка вырастает до огромных размеров и образует внутри себя и на стенках много вторичных пузырей меньшей величины – выводковых капсул. На внутренних стенках капсул формируются, в свою очередь, многочисленные впячивания головок; таким образом, каждая выводковая капсула эхинококка отвечает как бы одному ценуру, а единственный шестикрючный зародыш дает начало нескольким тысячам головок. Несмотря на внешние различия, все перечисленные формы финн являются разновидностями одного общего основного типа.

Многие виды цестод, паразитирующие у человека и животных, вызывают тяжелые, иногда смертельные заболевания – цестодозы. Наибольшее число патогенных видов относится к отрядам *Pseudophyllidea* и *Cyclophyllidea*. К первому отряду принадлежит один из серьезных паразитов рыб, обыкновенный ремнец (*Ligula intestinalis*). В рыбах ремнец встречается в стадии крупных плероцеркоидов до 50–80 см длиной, которые в виде клубка белых лент лежат в полости тела у леща, плотвы и других карповых рыб. Присутствие ремнецов ухудшает питание и сильно задерживает рост рыбы, а при массовом заражении ремнецом рыба даже гибнет. Взрослая стадия *Ligula* лишь немногим более

крупная, чем его плероцеркоиды, живет в кишечнике водных птиц (чак, цапель и др.), которые заражаются при поедании пораженной плероцеркоидами рыбы. Специального рассмотрения заслуживает лентец широкий (*Diphyllobothrium latum*), частый паразит человека; живет в тонких кишках. Цепочки из 3–4 тыс. члеников могут достигать длины более 9 м; этот лентец встречается также в кишечнике собак и кошек. За головкой и тонкой шейкой следуют проглоттиды, ширина которых больше длины. Середину и заднюю часть цепочки занимают зрелые членики, в центре последних просвечивает темно-бурое пятно – матка, заполненная развивающимися яйцами. Половая система лентеца отличается тем, что все половые отверстия открываются наружу на плоской стороне члеников. Матка в виде тесно скрученного петлевидного канала занимает середину членика и при малом увеличении напоминает фигуру розетки. Вследствие наличия маточного отверстия яйца в большом количестве попадают в просвет кишки и выводятся с испражнениями.

Развитие широкого лентеца идет при участии двух промежуточных хозяев, роль которых выполняют веслоногие рачки (циклопы и диаптомусы) и различные виды рыб. Употребление в пищу свежесолененной икры, недостаточно проваренной, прожаренной или вяленой рыбы приводит к заражению плероцеркоидами, которые в тонких кишках прикрепляются к слизистой и через 3–4 нед дают половозрелую стадию.

Симптомы заражения приблизительно одинаковы для всех кишечных ленточных червей, прежде всего это различные нарушения пищеварения. При долгом пребывании паразита в кишечнике начинается постепенное наступление общей слабости, усталости и малокровия. Вредное влияние широкого лентеца объясняется не только механическим воздействием на кишечник, но и тем, что паразиты поглощают часть пищи, предназначенной для хозяина. Злокачественное малокровие возникает как следствие тяжелого авитаминоза, вызываемого жизнедеятельностью широкого лентеца, избирательно поглощающего витамины. Относящийся к отряду Cyclophyllidea невооруженный цепень (*Taeniarhynchus saginatus*) называется так, потому что сколекс его в качестве органов прикрепления снабжен четырьмя присосками, но лишен крючьев. Стробила содержит свыше 1000 члеников и достигает длины 4–10 м.

Половой аппарат закладывается, начиная с 200-й проглоттиды. Длина зрелых проглоттид достигает 16–30 мм, ширина – 5–7 мм. Главный канал матки несет с каждой стороны 17–35 боковых ветвей. Этот солитер живет в тонких кишках человека и вследствие мощности присосок изгоняется труднее прочих ленточных глист.

Яйца солитера, попадая вместе с испражнениями человека на землю, могут случайно заглатываться крупным рогатым скотом. В кишечнике

скота из яиц выходят шестикрючные зародыши, которые пробуравливают слизистую оболочку кишки, попадают в лимфатические сосуды и доставляются током лимфы в различные внутренние органы. Часть зародышей застревает в мышцах, где и превращается в финны типа цистицерков величиной с горошину. Таким образом, заражение человека невооруженным цепнем происходит при употреблении в пищу плохо стерилизованного (т. е. недостаточно проваренного или прожаренного) говяжьего мяса.

Вооруженный цепень (*Taenia solium*) очень похож на предыдущий вид, но имеет на головке двойной венчик крючков. Стробила *T. solium* менее мощная, чем у *T. saginatus*, и достигает большей частью длины 2–3 м (редко более). Зрелые задние членики цепи имеют матку с 7–12 боковыми ветвями с каждой стороны. Выходящие в испражнениях по 5–6 шт. вместе зрелые членики не обладают активным движением, которое наблюдается у проглоттид *T. saginatus*. Солитер живет в тонкой кишке человека, но промежуточным хозяином его служит не рогатый скот, а свинья, в мясе которой встречаются финны этого вида.

Наиболее прост способ диагноза вышеприведенных человеческих видов цепней по форме матки и выходящих наружу зрелых члеников. Верно поставить диагноз в данном случае важно, так как *T. solium* значительно опаснее остальных видов. Вооруженный цепень может встречаться в человеке не только в виде ленточной глисты, но и в стадии финны, т. е. человек может служить для него и промежуточным хозяином. Следовательно, достаточно яйцам *T. solium* попасть каким-либо образом в желудок человека, чтобы там из них вышли онкосферы, дающие в конечном счете финну. Между тем финны часто оказываются в печени, иногда в мозге, в глазу и своим присутствием могут причинять тяжелые заболевания или даже смерть. Обыкновенно заражаются при неопрятности, например яйцами, приставшими к белью, рукам и т. п. Но у лиц, страдающих кишечной формой *T. solium*, может быть и другой способ массового самозаражения, а именно: при рвоте происходит антиперистальтическое сокращение кишок, вследствие чего куски стробилы могут попасть из тонкой кишки в желудок. Здесь из зрелых яиц, находящихся в члениках, выходят зародыши, пробуравливающие слизистую оболочку кишки и превращающиеся в финны.

Наиболее опасен для человека цепень эхинококк (*Echinococcus granulosus*). Вид этот прямо противоположен предыдущим по относительной величине ленточной и пузырчатой стадий. Тогда как половозрелая форма состоит всего из 3–4 члеников и достигает длины 5 мм, финны червя образуют пузырь, достигающий размеров яблока, а иногда детской го-

ловы. Сам цепень живет в тонкой кишке собаки, лисицы и волка, а стадию финны проходит в различных органах (особенно в печени и легких) крупного рогатого скота, овец, свиней, реже лошадей, кроликов, а также человека. У скота заражение происходит при поедании вместе с травой яиц *Echinococcus*, попавших на траву из экскрементов пастушьих собак. Человек заражается при неосторожном обращении с собаками.

Яйца *Echinococcus* так малы (35 мкм), что легко могут попасть в рот, если не мыть руки перед едой после того, как гладили зараженную собаку, и т. п. То же самое может случиться, если позволить собаке лизать себе руки или лицо и т. п. Собаки же заражаются финнами эхинококка, поедая внутренности зараженного рогатого скота и свиней. Попавшие в кишечник яйца *Echinococcus* дают шестикрючных зародышей, проникающих через стенки кишки во внутренности.

Развитие зародышей эхинококка происходит очень медленно. Через месяц после заражения пузырек финны достигает 1 мм в диаметре и только через 5 мес – 1 см в поперечнике. Финна развивается, растет годами и формирует на своей внутренней стенке дочерние пузыри с многочисленными головками. Известны случаи, когда в печени коровы образовывались пузыри эхинококка массой 60 кг.

Распространение эхинококка связано, с одной стороны, с обилием скота и собак в данной местности, с другой стороны, зависит от степени общения человека с собаками.

2.4. Тип Круглые черви (Nemathelminthes)

Данный тип характеризуется следующими признаками: тело нечленистое (несегментированное); имеется первичная полость тела, представляющая собой щели между внутренними органами, непосредственно граничащие с окружающими тканями; в отличие от плоских червей большинство круглых червей раздельнополы, и половой аппарат их устроен более просто; кровеносная и дыхательная системы отсутствуют; выделительная система или отсутствует вовсе, или представлена видоизмененными кожными железами, или протонефридиального типа; нервная система построена по типу ортогона и тесно связана с покровами; органы чувств развиты слабо; в пищеварительной системе имеются задняя кишка и анальное отверстие.

Основной группой Nemathelminthes является класс круглых червей (Nematoda); кроме того, к ним причисляются классы: брюхохвостные (Gastrotricha), киноринхи (Kinorhyncha), волосатики (Gordiacea), колодратки (Rotatoria) и как дополнение приапулиды (Priapulida).

Класс Круглые черви, или Нематоды (Nematoda)

Нематоды образуют громадный по количеству видов (десятки тысяч) класс червей. Масса круглых червей живет на дне морей, входя в состав донной фауны от антарктических вод до Северного Ледовитого океана. Многие нематоды стали обитателями пресных вод, многие приспособились к жизни в почве, причем последние составляют большинство ее населения по числу особей. Без участия нематод не обходится ни один гнилостный процесс. В качестве паразитов круглые черви поселяются практически во всех органах животных и растений. Как паразиты птиц и насекомых они, можно сказать, освоили и воздушную среду.

По широте приспособления к условиям обитания мы не имеем среди Metazoa животных, равных нематодам. В этом отношении их можно сравнить только с бактериями и одноклеточными организмами. Такая универсальная приспособленность в значительной мере объясняется развитием у нематод плотной наружной кутикулы, повышающей их жизненную стойкость. Кроме того, форма тела и характер движений нематод оказались пригодными для жизни в различных средах – от донных осадков и почвы до тканей растений и животных. Несмотря на многообразие сред обитания, которыми овладели нематоды, эти черви обладают единой довольно постоянной организацией.

Форма тела нематод цилиндрическая или, правильнее, веретеновидная, так как по направлению к обоим концам тело обыкновенно сужается. Поперечное сечение тела круглое. На переднем полюсе тела лежит рот, близ заднего конца животного, на его брюшной стороне – порошица. Вдоль тела у большинства нематод проходят четыре продольные линии: две по бокам и две по середине спинной и брюшной сторон. На брюшной стороне тела находится, кроме того, выделительное отверстие (недалеко позади рта), а у самки еще и половое отверстие. Как правило, никаких придатков, кроме небольших бугорков и щетинок, тело не имеет.

Снаружи нематоды одеты сложно устроенной многослойной кутикулой. Кутикула представляет своеобразный наружный скелет нематод, который совместно с полостным тургором создает опору для соматической мускулатуры (гидроскелет). Важна и защитная роль кутикулы, предохраняющей нематод от механических повреждений и ядовитых веществ.

Под кутикулой залегает гиподерма, она имеет либо клеточное строение, либо представляет продукт слияния клеток первичного типичного

эпителия личинки – синцитий. Соответственно четырем продольным линиям гиподерма образует четыре обращенных внутрь валика. Под гиподермой лежит мускулатура, которая у Nematoda состоит лишь из одного слоя, а именно – продольных волокон. Мускульный слой несплошной, но разбит валиками гиподермы на четыре продольные ленты. При сокращении спинные и брюшные ленты действуют как мышцы-антагонисты, и тело нематод способно изгибаться только в дорзовентральной плоскости. При этом червь, как правило, передвигается на боку. Таким образом, функционально брюшной стороной будет одна из боковых сторон нематоды – правая или левая. Строение мышечных волокон крайне своеобразно.

Каждая мышечная клетка имеет форму длинного веретена (например, у лошадиной аскариды достигает длины 0,5 см), от центра которого на стороне, обращенной к полости тела, выдается большой пузыревидный придаток. Периферия волокна содержит тончайшие сократительные фибриллы, тогда как середина и пузыревидный придаток состоят из цитоплазмы; в придатке помещается и ядро мышечной клетки.

Между кожно-мускульным мешком залегает довольно обширная полость тела. История развития, а также характер стенок полости свидетельствуют о том, что это первичная полость тела, непосредственно граничащая с окружающими ее органами.

Помимо опорной функции, отмеченной выше, первичная полость играет важную роль в обменных процессах. Через полость тела происходит транспорт веществ, усвоенных из пищи, от кишечника к мускулатуре и половой системе. Через нее же частично осуществляется вынос продуктов обмена к органам выделения. Таким образом, первичная полость тела берет на себя функцию внутренней среды организма, подобной кровеносной системе. Полость тела содержит водянистую жидкость, которая у некоторых нематод, например у лошадиной аскариды, едкая от присутствия в ней валериановой кислоты.

Отметим, что по некоторым данным полость тела паразитических нематод занята прозрачными, наполненными жидкостью клетками, которые напоминают паренхиму плоских червей.

В целом для нематод характерна общая особенность гистологии – полное отсутствие ресничных образований (даже сперматозоиды лишены хвостика).

Ротовое отверстие находится на переднем конце тела и окружено особыми выступами – губами, которых чаще всего бывает три: спинной и два боковых брюшных. Кишечник образует прямую трубку, тянущую-

юся через все тело. Передний его участок – глотка – подразделен на ротовую полость (стому) и собственно глотку, обычно называемую пищеводом. Ротовая полость может иметь различное строение. У некоторых хищных и зоопаразитических нематод в ней имеются кутикулярные выросты – зубы. Стома фитопаразитических нематод превращена в колюще-сосущий орган – стилет, способный выдвигаться из ротового отверстия с помощью специальных мышц – протракторов.

Пищевод имеет плотные мускульные стенки часто с расширениями (бульбусами). Просвет его выстлан продолжением наружной кутикулы и имеет трехгранную форму. В стенках пищевода лежат пищеводные железы. Таким образом, глотка – это отдел кишечника нематод, в котором сосредоточены его моторная и железистая функции. Глотка переходит в энтодермальную среднюю кишку, которая тонкостенна и состоит из одного слоя цилиндрических эпителиальных клеток, одетых на наружной поверхности тонкой базальной перепонкой. Далее следует короткая задняя кишка, возникающая, подобно пищеводу, в виде впячивания эктодермы зародыша. У некоторых *Nematoda* кишечник в разной мере может претерпевать редукцию. Так, например, у нитчаток (*Filaria*) задний конец кишки замкнут слепо, и порошица отсутствует, у трихинеллы и других пищевод имеет вид простого ряда крупных клеток, пронизанных тонким внутриклеточным каналом, и т. д.

Для свободноживущих нематод пищей нередко служат различные мелкие организмы, паразитические нематоды питаются соками животного-хозяина; некоторые нематоды питаются при этом кровью хозяина; ряд нематод внедряется в растения и питается их тканями. У нематод – паразитов растений наблюдается внекишечное пищеварение. При помощи стилета в ткани растения впрыскивается секрет пищеводных желез, содержащий сильнодействующие ферменты, так что начальные этапы пищеварения протекают вне организма червя. В кишечник нематоды через тонкий просвет стилета поступает уже полупереваренная разжиженная пищевая масса.

Центральная часть нервной системы образована окологлоточным нервным кольцом, окружающим переднюю часть пищевода. С кольцом связаны нервные ганглиозные клетки. От кольца отходят нервные стволы вперед и назад. Вперед идут чаще шесть коротких нервных веточек. Назад направляются тоже 6 стволов, но два из них, проходящих по срединной спинной и брюшной линиям (в соответственных валиках гиподермы), несравнимо более мощные, чем остальные.

Оба главных нервных ствола соединяются между собой многочисленными комиссурами, которые имеют вид тонких полуколец, опоясы-

вающих тело попеременно то с правой, то с левой стороны. Спинной ствол иннервирует мышцы обеих боковых спинных лент, брюшной – обеих боковых брюшных. В связи с роющим (у свободноживущих форм) или паразитическим образом жизни органы чувств у нематод развиты слабо. Обычно имеются органы осязания в виде папилл (осязательных бугорков) или щетинок, расположенных главным образом вокруг рта, а у самцов также на заднем конце тела. По бокам головного конца лежат органы химического чувства – амфиды. Они имеют форму кармана, спирального впячивания, щели и т. д. и иннервируются пучком специальных волокон. Амфиды особенно хорошо развиты у самцов нематод.

У части морских нематод в области пищевода можно найти примитивные глаза – пигментные пятна, в которых иногда различим пигментный бокал и расположенная над ним кутикулярная линза.

Выделительная система нематод своеобразна. Она состоит из одноклеточных кожных (гиподермальных) желез, заменивших протонефридии, которые исчезли в связи с утратой нематодами ресничных образований.

Кровеносная и дыхательная системы отсутствуют. Большой интерес представляет обмен эндопаразитических нематод, живущих в кишечнике и некоторых других внутренних органах животных в условиях постоянного дефицита кислорода. В связи с этим важную роль в их метаболизме приобретают процессы анаэробного расщепления гликогена, который, как и у паразитических плоских червей, служит для нематод основным источником энергии. Запасы гликогена откладываются у круглых червей главным образом в гиподерме.

Нематоды, как правило, раздельнополы и большей частью обладают ясным внешним половым диморфизмом.

В общем половые органы имеют форму парных трубок, лежащих в полости тела и содержащих половые клетки на разных стадиях развития. У самок половые железы и протоки обычно сохраняют парный характер, у самцов одна из трубок часто редуцируется.

Половая система самки начинается непарным половым отверстием, лежащим на брюшной стороне тела. Оно ведет в короткий узкий канал – влагалище, которое вскоре раздваивается, переходя в две трубки большого калибра – матки, они наполнены оплодотворенными и разбивающимися яйцами. Каждая матка постепенно сужается и переходит без резких границ в яйцевод, который содержит яйца, еще не развивающиеся и не одетые скорлупой. Каждый яйцевод, в свою очередь, утончаясь,

переходит в тонкий нитевидный яичник – плотную трубку без просвета. Стенки этой трубки состоят из однослойного зачаткового эпителия, клетки которого упираются своими внутренними концами в проходящий по оси яичника студенистый стержень; на конце каждый яичник замкнут слепо.

У самца имеется единственный нитевидный семенник, переходящий без резких границ в канал большого калибра – семяпровод. Семяпровод, делая изгибы, направляется под кишечником кзади и продолжается в короткий, но еще более широкий канал, или семенной пузырь, служащий для накопления в нем живчиков. Кзади он сужается и превращается в тонкую мускулистую трубку, или семяизвергательный канал; последний впадает в заднюю кишку перед самой порошицей. Туда же со спинной стороны открывается особая парная совокупительная сумка, в которой помещаются две (реже одна) кутикулярные иглы, или спиккулы. Они высовываются своими концами через порошицу наружу и служат в качестве вспомогательных органов при совокуплении.

У многих нематод самцы имеют в дополнение к спиккулам копулятивную бурсу, представляющую собой расширенные и уплощенные в виде крыльев боковые части хвоста. На бурсальных крыльях обычно находятся органы осязания в виде ребровидных утолщений, или папилл, как и спиккулы, они облегчают фиксацию самца в районе полового отверстия самки при спаривании.

Живчики нематод не имеют жгутиков и напоминают по форме маленькие пирамидки, основание которых способно выпускать небольшие псевдоподии. Оплодотворение внутреннее. Размножение исключительно половое.

Большинство нематод откладывают яйца, но имеются и живородящие формы. Жизненный цикл у большинства нематод сравнительно прост: нет чередования поколений. Отложенные яйца или личинки выводятся наружу и для дальнейшего развития должны попасть в другую особь того же вида животного-хозяина. Имеется, однако, немало видов нематод, у которых часть жизненного цикла проходит в теле промежуточного хозяина.

Широко распространены свободноживущие нематоды, составляющие основную массу видового разнообразия класса, но не имеющие большого практического значения. Все это – мелкие формы, длиной не более 2–3 см. Паразитические нематоды также многочисленны (до 3000 видов), причем они встречаются в разнообразных органах как беспозвоночных животных, так и позвоночных и в растениях.

Многие из нематод встречаются в человеке и имеют для него серьезное патогенное значение. Одним из распространенных глистов человека является власоглав, живущий в слепой кишке и гораздо реже в толстой кишке. Это беловатый, до 35–50 мм длиной червь с нитевидно утонченным передним концом тела, которым он глубоко внедряется в слизистую оболочку кишки. Благодаря внедрению в стенку кишки власоглав трудно поддается изгнанию.

Заражение происходит путем проглатывания зараженной яйцами власоглава воды или пищи (особенно через недостаточно вымытые овощи). Патологическое значение власоглава невелико.

Одним из самых крупных круглых червей из кишечника человека принято считать человеческую аскариду. Самцы ее достигают длины 15–25 см, а самки – даже 20–40 см. Вред, причиняемый этими паразитами, бывает местным – боли в области живота, катары, уменьшение аппетита и т. д., и общим – все сопутствующие явления, которые могут быть объяснены лишь выделением червями в полость кишечника особых ядовитых веществ – токсинов.

У детей аскариды сами активно поднимаются из желудка по пищеводу в глотку и выходят наружу через рот или через нос или же спускаются в дыхательное горло, что угрожает ребенку удушьем. Изгнание аскарид производится с помощью сантонина – вещества, изготовляемого из цитварного семени, с последующим приемом слабительного. Эффективным средством является гексилрезорцин, а также кислородная терапия.

Яйца по выходе из кишечника человека развиваются в сырой среде, и через месяц в них содержатся уже молодые личинки. Яйца аскарид стойки. Описаны случаи, когда яйца оставались 4–5 лет в формалине, не теряя жизнеспособности. Заражение человека происходит путем проглатывания яиц с личинками с загрязненной водой или пищей. В кишечнике личинки пробуравливают стенку кишки, попадают в вены и током крови через кровеносные сосуды малого круга кровообращения заносятся в легкие; личинки последовательно переходят из крови в легочные пузырьки, бронхи, дыхательное горло и в ротовую полость хозяина и отсюда вместе со слюной вторично попадают в кишечник. Лишь после столь сложной миграции личинки аскариды задерживаются в кишечнике и вырастают в половозрелую форму.

Сильное распространение аскариды в некоторых странах связано, как это часто бывает, с особенностями бытовых условий населения.

В Японии для удобрения огородов применяются человеческие экскременты, в результате чего и получается как бы искусственное засеивание огородов яйцами аскарид.

Детская острица – маленький червячок 6–10 мм длиной. Задний конец самца закручен спирально, у самки – шиловидно вытянут и заострен. Острицы живут в тонких и толстых кишках человека, чаще всего у детей. Оплодотворенные самки спускаются к заднему проходу, где и живут довольно долго, вызывая сильный зуд. Яйца откладываются на кожу вблизи заднепроходного отверстия. Зародыши вылупляются из яиц, лишь вновь попав в кишечник человека вместе с загрязненной пищей.

Трихинелла часть жизни проводит, подобно предыдущим видам, в кишечнике, другую же часть – в мышцах животного-хозяина; соответственно этому различают две стадии: кишечных трихинелл и мышечных трихинелл. Хозяевами трихинеллы служат различные млекопитающие (хищники, парнокопытные и насекомоядные, грызуны, ластоногие), в том числе и человек, у которого они вызывают особое заболевание – трихинеллез. Заражение людей чаще всего происходит от диких свиней.

Рассматривая мясо свиней, зараженных трихинеллами, в нем можно найти рассеянные небольшие овальные тельца – капсулы, содержащие скрученного в спираль маленького червячка (всего 0,5 мм длиной).

Это и есть молодые «мышечные трихинеллы». В том случае, если трихинеллезное мясо будет в недостаточно стерилизованном, т. е. плохо проваренном или плохо прожаренном, виде съедено хозяином (человеком, свиньей, крысой и т. д.), в желудке последнего капсулы растворяются и молодые трихинеллы выходят из них, собираясь в тонкой кишке. Количество попадающих в человека трихинелл может быть огромно.

В тонкой кишке трихинеллы растут и через три дня дают половозрелых самцов и самок. Происходит копуляция, после чего оплодотворенные самки прикрепляются головными концами к слизистой. Для трихинелл характерно яйцевиворождение. За свою жизнь (а живет она около 2 мес) самка отрождает до 2000 личинок. Молодые личинки проникают в лимфатические сосуды, а затем и в кровеносную систему. Током крови их уносит в разные части тела. Далее собственными активными движениями личинки внедряются в волокна поперечнополосатой мускулатуры, где питаются, растут и в конечном счете разрушают волокно. Недели через две трихинеллы успокаиваются, скручиваются спиралью и постепенно окружаются соединительнотканной капсулой.

Таким образом, весь жизненный цикл трихинелл проходит внутри организма хозяина без выхода во внешнюю среду. В кишечнике у хозяина развиваются половозрелые черви, и на этой стадии он является окончательным, когда же личинки паразита проникают в мускулатуру, та же особь хозяина становится промежуточной.

Человек заражается трихинеллами от свиней, но это лишь побочный и слепой путь их распространения, ибо попадающие в человека трихинеллы обречены, в конце концов, на гибель. Свиньи заражаются, поедая крыс или же свиные отбросы с боен, а крысы заражаются, пожирая павших от трихинеллеза собратьев.

Симптомы трихинеллеза проявляются, начиная с внедрения самок в стенку кишечника, желудочно-кишечными расстройствами и отеками лица. Вскоре после заболевания появляются озноб, а затем повышается температура, иногда до 40 °С и выше. Ощущаются также головная боль, ломота в теле, чувство разбитости и при прощупывании различных мышц более или менее сильная болезненность в них, особенно при жевании, глотании, повороте глаз. Болезнь может продолжаться до 1,5 мес и в случаях сильного заражения может привести к смертельному исходу.

В виде профилактической меры против трихинеллеза производится осмотр свиных туш, идущих в продажу, путем исследования под микроскопом кусочков мышц. Зараженные трихинеллами туши уничтожаются. Необходимо соблюдать чистоту при содержании свиней, следить, чтобы они не поедали дохлых крыс или остатки от убоя других свиней.

2.5. Тип Кольчатые черви (Annelida)

Тип Кольчатые черви, или кольчецы, охватывает значительное число видов (около 9000) высших червей, обладающих гораздо более сложной организацией, чем предыдущие типы.

К главным признакам типа Annelida относят:

1) тело кольчатых червей слагается из головной лопасти (простомыума), сегментированного туловища и задней анальной лопасти (пигидия). На головной лопасти большей частью располагаются органы чувств;

2) имеется хорошо развитый кожно-мускульный мешок;

3) животные обладают вторичной полостью тела, или целомом; причем каждый сегмент имеет свою пару целомических мешков. Головная и анальная лопасти лишены целома;

4) ротовое отверстие лежит на брюшной стороне первого сегмента туловища. Пищеварительная система, как правило, слагается из ротовой

полости, глотки, средней кишки и задней кишки, открывающейся анальным отверстием на конце анальной лопасти;

5) у большинства кольцецов имеется хорошо развитая замкнутая кровеносная система;

6) функция выделения выполняется сегментарными органами – нефридиями. Обычно в каждом сегменте имеется одна пара нефридиев;

7) нервная система состоит из парного головного мозга, пары окологлоточных нервных стволов, огибающих глотку с боков и соединяющих мозг с брюшной частью нервной системы. Последняя состоит из пары более или менее сближенных, а иногда и слитых вместе продольных нервных тяжей, на которых в каждом сегменте располагаются парные ганглии (за исключением наиболее примитивных форм). У многих кольчатых червей имеются органы чувств – глаза, обонятельные ямки и различного рода щупальцевидные придатки;

8) наиболее примитивные кольчатые черви раздельнополы; у части аннелид вторично появился гермафродитизм;

9) дробление яйца идет по спиральному типу и имеет детерминативный характер.

Класс Многощетинковые (Polychaeta)

Многощетинковые – самый богатый представителями класс кольцецов (около 5300 видов), которые за единичными исключениями живут в морях. Многие из них ведут активный образ жизни, ползая по дну, роясь в грунте или плавая в толще воды; другие – сидячие животные, живут в защитных трубках. Немногие представители ведут паразитический образ жизни.

Класс полихет характеризуется следующими признаками: чувствительные придатки головной лопасти хорошо развиты, в частности, всегда имеется одна пара щупиков, или пальп, которые у сидячих полихет превращены в крону щупальцевидных придатков, часто называемых жабрами. Каждый сегмент тела несет пару примитивных ножек – пароподий, снабженных щетинками.

Форма тела вытянутая, лишь слегка сплюснутая в спинно-брюшном направлении или правильно цилиндрическая. Туловище состоит из различного числа (от 5 до 800) сегментов. Передний, или предротовой, участок тела – простомиум и задний, или анальная лопасть, – пигидиум отличаются от сегментов туловища и являются особыми, не метамерными частями тела. Сегменты туловища в более простых случаях со-

вершенно равноценны, или гомономны, имеют одинаковый вид и содержат приблизительно одинаковые органы. Такая гомономность есть признак примитивной организации и лучше всего выражена у свободноподвижных, бродячих форм. Гетерономность, или равноценность сегментов в разных областях тела, проявляется резче всего у сидячих полихет как следствие неодинаковых условий жизнедеятельности передней части тела, высовывающейся из трубки, и задней, всегда скрытой в глубине жилища. Тело многощетинковых кольцецов, как правило, снабжено различными придатками, служащими отчасти для движения, частью органами чувств. Сильнее развиты придатки на головном отделе, где они имеют иной характер, чем на туловище. Головной отдел состоит из предротового участка – простомиума, или головной лопасти, и перистомиума, который несет ротовое отверстие и представляет первый сегмент, но часто является результатом слияния нескольких (2–3) передних сегментов. Процесс цефализации – включения одного или более туловищных сегментов в головной отдел – наблюдается не только у кольцецов, но и у членистоногих.

Для туловища характерно присутствие парных боковых выростов – параподий. Это короткие, мускулистые и подвижные выросты тела, по сути дела, первые, еще очень примитивные конечности, появляющиеся у беспозвоночных. Они расположены по бокам тела метамерно, по паре на каждый сегмент. Параподия состоит из базальной нерасчлененной части и двух ветвей: спинной (нотоподия) и брюшной (невроподия). От основания спинной и брюшной лопастей параподий отходит по тонкому щупальцевидному придатку – усику, имеющему обонятельное и осязательное значения. Каждая из ветвей параподий содержит пучок щетинок, торчащих из нее концами наружу. Нередко одна из щетинок каждого пучка отличается мощностью: это опорная щетинка; к ее основанию прикрепляются особые мышцы, приводящие в движение весь пучок. Движения параподий однообразны, они загребают спереди назад и, зацепляя щетинками за неровности субстрата, продвигают животное вперед. Форма и размеры параподий и щетинок, а также число последних сильно варьируются.

Тело полихет одето однослойным кожным эпителием, который выделяет тонкую кутикулу. Эпителий местами может быть ресничным, особенно у некоторых наиболее примитивных форм. Часто эпителий содержит железистые клетки. У сидячих полихет выделения кожных желез могут затвердевать, образуя вокруг тела прозрачную, как бы роговую, или хитиноидную, трубочку.

Часто червь прикрепляет к органической основе трубки посторонние частицы, например, песчинки, обломки раковин моллюсков, увеличивающие ее прочность.

Под кожным эпителием находится хорошо развитый двухслойный мускульный мешок, состоящий из наружных кольцевых и внутренних продольных мышц. Продольная мускулатура у примитивных форм образует сплошной слой, у прочих же разбивается основаниями параподий на четыре продольные ленты: две из них лежат ближе к брюшной, две – ближе к спинной стороне.

Внутренняя сторона продольного слоя мышц выстлана однослойным перитонеальным эпителием мезодермального происхождения, под ним находится обширная вторичная полость тела, или целом.

Целом помещается между кишечником и стенкой тела, он не сплошной, а образован парными мешками, расположенными метамерно; целомические мешки отсутствуют в простомииуме и пигидиуме. Стенки целомических мешков, соприкасаясь над и под кишечником, образуют двухслойную продольную перегородку – брыжейку, или мезентерий, на которой кишечник подвешен к стенкам тела. Кроме того, на границе между сегментами стенки соседних целомических мешков образуют двухслойную поперечную перегородку – септу, или диссепимент, пересекающий полость тела. Септами целом делится на известное число поперечных участков, обычно соответствующих числу сегментов тела. Целом заполнен водянистой жидкостью, в которой плавают амeboидные клетки.

Пищеварительная система начинается ртом, который лежит на брюшной стороне перистомииума. Кишечник состоит из эктодермальной передней, энтодермальной средней и эктодермальной задней кишок. Последняя заканчивается на анальной лопасти порошицей. Передняя кишка нередко состоит из нескольких отделов. Передний из них – небольшая ротовая полость, за которой следует очень мускулистая глотка. У многих хищных видов бродячих полихет на внутренней стенке глотки кутикула местами сильно утолщается и образует острые хитиноидные зубцы, или челюстные пластинки; зубцы при выворачивании глотки служат для схватывания добычи. Средняя кишка имеет обыкновенно вид прямой трубки, задняя кишка короткая. Бродячие полихеты – преимущественно хищники и питаются различными мелкими животными; сидячие питаются главным образом взвешенными в воде органическими частицами и мелкими организмами.

Органы дыхания многощетинковых довольно разнообразны. Наиболее просто организованные представители дышат всей поверхностью тела подобно низшим червям. У большинства функцию дыхания принимают на себя известные участки параподий. Часто спинной усик превращается в жабру. Внутрь ее заходят кровеносные сосуды, а через стенки растворенный в воде кислород поступает в кровь. Жабры имеют листовидную, перистую или кустистую форму и развиваются большей частью не на всем протяжении тела, а только на известном его участке.

Кровеносная система, как правило, состоит из двух главных продольных сосудов – спинного и брюшного. Один проходит вдоль всего тела над кишкой, другой – под нею, и оба залегают между двумя слоями спинного и брюшного мезентериев. Полость кровеносных сосудов представляет собой остатки первичной полости тела. Оба сосуда сообщаются многочисленными мелкими сосудами и лакунами, проходящими под перитонеальным эпителием кишки и кольцевыми сосудами, огибающими в стенке тела целом. Кольцевые сосуды расположены метамерно, иногда по несколько в каждом сегменте. К ним относятся сосуды, идущие к жабрам и возвращающие кровь от жабр и от нефридиев, где кровь освобождается от продуктов распада. Главные сосуды и их ветви образуют, в конце концов, сеть тончайших капилляров. Кровеносная система замкнута, т. е. капилляры, несущие кровь от главных сосудов к тканям тела, переходят непосредственно в систему капилляров, возвращающих кровь к главным сосудам.

Движение крови по телу обусловливается тем, что стенки спинного сосуда, а иногда и некоторых других сокращаются и ритмически пульсируют. Кровь нередко окрашена в красный цвет от присутствия в ней железосодержащего вещества, близкого к гемоглобину позвоночных. Разница состоит лишь в том, что это вещество находится не в особых кровяных клетках, а растворено в жидкости крови. У некоторых сидячих полихет кровь зеленой окраски, зависящей от присутствия в ней хлорокруорина, по свойствам близкого к гемоглобину.

Среди многощетинковых есть небольшое количество представителей, у которых кровеносная система подверглась редукции. В таких случаях функцию крови принимает на себя жидкость целома; иногда она розового оттенка от присутствия вещества, близкого к гемоглобину.

Выделительная система полихет состоит из нефридиев. Кроме нефридиев есть другие образования, играющие выделительную роль.

В некоторых местах, главным образом на стенках кровеносных сосудов, перитониальный эпителий состоит из крупных клеток, содержа-

щих множество желтых зерен, – это накапливающиеся в клетках нерастворимые продукты обмена веществ (гуанин или соли мочевой кислоты). Наполнившись экскретами, эти, как их называют, хлорогенные клетки отмирают, а содержимое их поступает в целом и оттуда через нефридии – наружу.

Нервная система обнаруживает ряд ступеней усложнения. Типичная центральная нервная система состоит из парных мозговых ганглиев, отходящих от них и огибающих глотку двух окологлоточных коннективов и парного брюшного нервного ствола. Коннективами называются нервные стволы, соединяющие разноименные ганглии (надглоточные и подглоточные). Поперечные нервные стволы, связывающие ганглии одного сегмента, называются комиссурами.

От центральной нервной системы отходят многочисленные нервы. Головной мозг посылает от себя нервы к антеннам, пальпам и глазам, а каждый ганглий брюшной нервной цепочки иннервирует различные органы соответствующего сегмента.

Органы чувств лучше всего развиты у бродячих полихет. Кроме эпителиальных чувствительных клеток, рассеянных в коже, есть специальные органы осязания и химического чувства. Таковыми служат антенны, пальпы, ресничные ямки, располагающиеся на простомиуме, и чувствительные усики параподий.

Органы чувства равновесия редки, однако у некоторых полихет, особенно у сидячих, в передних сегментах тела имеется от 1 до 5 пар и болеестатоцистов.

Органы зрения имеются почти у всех многощетинковых. Чаще всего глаза расположены на спинной стороне простомиума в числе двух или четырех и иннервируются от средней части головного мозга. Эти глаза в наиболее простом случае представляют собой бокаловидное впячивание эктодермы с суженным отверстием. Выстилающий такую глазную ямку эпителий играет роль сетчатки, а по краям впячивания переходит в обыкновенный кожный эпителий.

Половая система устроена крайне просто. Многощетинковые кольчецы раздельнополы, наружных отличий между полами нет. Половые железы формируются во всех (кроме передних и самых задних) или лишь в некоторых плодущих сегментах под слоем перитонеального эпителия. Чаще всего у основания параподий или по соседству с нефридиями половые клетки усиленно делятся и образуют на стенке целома местное набухание или половую железу. Развивающиеся гонады сначала прикрыты тонким слоем перитонеального эпителия, который впо-

следствии лопаются, и образующиеся половые клетки попадают в целом, где они свободно плавают в полостной жидкости и достигают полной зрелости. У некоторых полихет никаких половых протоков нет, так что живчики или яйца выводятся наружу просто через разрыв стенки тела.

Дробление яйца полное. Постепенно зародыш превращается в характерную для полихет личинку – трохофору. Трохофора – типичная планктонная личинка, плавающая при помощи ресничек. Тело ее имеет более или менее шаровидную или эллиптическую форму.

Отдельные виды используются в качестве наживки при ловле рыбы, например пескожил. Донные формы многощетинковых червей в больших количествах поедаются промысловыми рыбами, камчатским крабом и другими животными. В настоящее время основу пищевого рациона осетровых рыб Каспийского моря составляют *Nereis diversicolor* – донный многощетинковый червь, который отсутствовал в Каспии, но в 1939 и 1940 гг. был переселен туда из Азовского моря.

Класс Малощетинковые (Oligochaeta)

К этому классу относятся полимерные кольчатые черви, обладающие основными чертами типа Annelida, но с редуцированными пальпами, параподиями и жабрами. Щетинки параподий сохраняются, хотя и в ограниченном числе. Гермафродиты. Половая система сосредоточена в немногих сегментах передней части тела. Имеются независимые от метанефридиев половые воронки. Живут в пресных водах или в почве. Насчитывается более 3400 видов.

Тело олигохет сильно вытянуто, более или менее цилиндрическое. Мелкие формы малощетинковых едва достигают 0,5 мм, наиболее крупный представитель – земляной червь (*Megascolides australis*) длиной до 3 м. На переднем конце находится небольшая подвижная головная лопасть (простомиум), лишенная глаз, антенн и пальп. Сегменты туловища внешне одинаковы, число их обычно велико (от 30–40 до 600), в редких случаях сегментов мало (7–9). Каждый сегмент, кроме самого переднего, несущего ротовое отверстие, снабжен маленькими щетинками, торчащими непосредственно из стенки тела. Это последние остатки исчезнувших параподий, обычно расположенные четырьмя пучками – парой боковых и парой брюшных. Число щетинок в пучке варьирует. На конце тела находится небольшая анальная лопасть (пигидиум) с рошицей.

Кожный эпителий, образующий на поверхности тонкую эластичную кутикулу, богат слизистыми железистыми клетками. Особенно многочисленны слизистые и белковые одноклеточные железы в области пояса, который в период размножения червей ясно виден. Под эпителием лежат хорошо развитые слои кожно-мышечного мешка – наружный кольцевой и более мощный внутренний продольный. Обширный целом поделен хорошо развитыми диссепиментами и брюшным мезентерием, спинной мезентерий отсутствует.

Пищеварительная система состоит из ряда хорошо дифференцированных отделов – глотки, пищевода (иногда также зоба) и мышечного желудка, средней и задней кишки. У дождевых червей в пищевод впадают три пары особых известковых желез. Они густо пронизаны кровеносными сосудами и служат для удаления карбонатов, накапливающихся в крови. Излишки известки поступают из желез в пищевод и служат для нейтрализации гуминовых кислот, содержащихся в поедаемых червями гниющих листьях. Спинная стенка средней кишки образует продольное желобовидное впячивание внутрь просвета кишечника, или тифлозоль; развитие тифлозоля увеличивает всасывательную поверхность кишки.

Кровеносная система устроена по тому же типу, что и у многощетинковых червей. Помимо пульсации спинного кровеносного сосуда кровообращение поддерживается сокращениями некоторых кольцевых сосудов в передней части тела, называемых поэтому боковыми или кольцевыми сердцами. Так как жабры отсутствуют и дыхание совершается всей поверхностью тела, то в коже развивается обычно густая сеть капиллярных сосудов.

Органы выделения представлены многочисленными сегментарно-расположенными метанефридиями. Хлорогенные клетки, также участвующие в выделении, покрывают поверхность средней кишки и многие кровеносные сосуды. Продукты распада хлорогенных клеток нередко склеиваются и сливаются друг с другом в более или менее крупные «бурые тела», которые накапливаются в полости тела, а затем выводятся наружу через особые непарные спинные поры, имеющиеся у многих олигохет.

Нервная система имеет типичное для кольчатых строение и складывается из пары надглоточных ганглиев, окологлоточных коннективов и брюшной нервной цепочки. Лишь у самых примитивных представителей брюшные нервные стволы широко расставлены.

Органы чувств, так хорошо представленные у бродячих полихет, у малоцетинковых развиты крайне слабо. Глаза почти отсутствуют. Интересно то, что дождевые черви обнаруживают чувствительность к свету, несмотря на то, что настоящих зрительных органов у них нет; их роль играют отдельные светочувствительные клетки, в большом числе разбросанные по всей поверхности кожи.

Половая система олигохет гермафродитна, гонады локализованы в небольшом числе половых сегментов. Расположение гонад может сильно варьировать, мы ограничимся описанием их у дождевого червя. В 10-м и 11-м сегментах тела червя залегают 2 пары семенников, лежащих в семенных капсулах, семенники прикрыты тремя парами особых семенных мешков, последние развиваются как выпячивания диссепиментов. В семенных мешках половые клетки попадают из семенных капсул, после того как они отделились от семенников. В семенных мешках спермии созревают, и зрелые спермии поступают обратно в семенные капсулы. Для вывода служат специальные протоки. В семенной капсуле имеется по паре мерцательных воронок, от каждой из них отходит назад выводной канал. Оба канала каждой стороны сливаются в один продольный семяпровод, открывающийся на брюшной стороне 15-го сегмента. Половые воронки вместе с выводными протоками представляют собой настоящие целомодукты, т. е. образования мезодермальной природы.

Женская половая система образована одной парой очень мелких яичников в 13-м сегменте и парой коротких ворончатых яйцеводов, открывающихся на 14-м сегменте. Задний диссепимент женского сегмента образует яйцевые мешки, сходные с семенными мешками.

Кроме того, к женской системе относятся еще 2 пары глубоких кожных впячиваний, семяприемников на брюшной стороне 9-го и 10-го сегментов. Эти мешочки, не имеющие никакого сообщения с полостью тела, служат в качестве семяприемников при перекрестном оплодотворении.

Оплодотворение дождевых червей перекрестное. Две особи прикладываются брюшными сторонами, головы обращены друг другу навстречу. Поясками обоих червей выделяется слизь, одевающая их в виде двух муфт, пояска одного червя располагается против отверстий семяприемников другого. Из мужских отверстий обоих червей выделяется сперма, которая сокращением брюшной мускулатуры проводится по его поверхности к пояску, где и попадает в упомянутую ранее слизистую муфту. Семяприемники партнера производят при этом как бы глотательные движения и воспринимают поступающее в муфту семя. Таким

образом, семяприемники обеих особей заполняются чужим семенем. Так происходит копуляция, после чего черви расходятся. Откладка яиц и их оплодотворение происходят значительно позже. Червь выделяет вокруг тела, в области пояска, слизистую муфту, в которую и откладываются яйца. Затем муфта сползает через головной конец червя. Во время прохождения муфты мимо 9-го и 10-го сегментов семяприемники выдавливают в муфту находящееся в них чужое семя, которым яйца и оплодотворяются. Муфта после этого смыкается на концах, уплотняется и превращается в яйцевой кокон, под защитой которого и происходит развитие яиц.

Кроме полового размножения у олигохет наблюдается и бесполое размножение. Тело олигохеты делится на две части: у передней регенерирует задний конец тела, а у задней – головной. При архитомии деление предшествует регенерационным процессам.

Развитие у олигохет протекает без стадии личинки трохофоры. Яйца развиваются внутри яйцевого кокона, из которого выходит уже вполне сформированный червячок.

Дождевые черви имеют большое значение для сельского хозяйства. Во-первых, они прокладывают путь корням растений для проникновения в глубь почвы. Кроме того, ходы червей способствуют проникновению в почву воды и воздуха, чем достигается очень важное для успешного роста растений равномерное увлажнение и вентиляция почвы.

Наконец, черви постепенно проглатывают большое количество земли и разрыхляют почву. Выяснено, что черви, обитающие на площади в 1 га, выбрасывают за год на поверхность от 10 до 30 т переработанной ими почвы в виде экскрементов. В результате жизнедеятельности червей происходит перемешивание почвы, при этом поверхностные слои почвы постепенно освобождаются от небольших камней, уходящих глубже в почву. В дополнение ко всему черви удобряют почву, затаскивая в свои норки листья и другие растительные остатки и способствуя этим их быстрому разложению и образованию гумуса. Пресноводные олигохеты играют значительную роль в экономике водоемов, будучи одним из важных объектов питания донных рыб, так как в некоторых местах биомасса бентоса на 50–60 % состоит из олигохет.

Класс Пиявки (Hirudinea)

Пиявки – это свободноживущие хищники или гораздо чаще эктопаразиты, нападающие на других нередко крупных животных и питающихи-

еся их кровью. Морские, пресноводные и в редких случаях наземные животные. Известно около 400 видов пиявок. Сегменты пиявок разделены на вторичные колечки. На переднем и заднем концах тела имеется по присоске. Ясной головной и анальной лопасти нет. Характерна сильная редукция целома и превращение его в лакунарную систему, содержащую кровь. Пространство между внутренними органами заполнено паренхимой. Гермафродиты с прямым развитием.

Тело, вытянутое в длину и явственно сплющенное в спинно-брюшном направлении, чем пиявки напоминают плоских червей. Внешнее сходство с Plathelminthes, а именно с сосальщиками, еще увеличивается присутствием двух присосок. Передняя присоска помещается на нижней стороне головного конца и окружает рот. Задняя сильнее развитая присоска лежит на заднем конце тела; непосредственно над ней находится порошица. Параподии, щетинки, щупальца и жабры, как правило, отсутствуют. На теле заметна очень частая рубчатость, причем имеющиеся на нем узкие колечки не соответствуют настоящим сегментам, затрагивая лишь покровы и отчасти мускулатуру. Расположение внутренних органов показывает, что пиявки сегментированы, но настоящих сегментов в их теле значительно меньше, чем наружных колечек. На один настоящий сегмент приходится обыкновенно от 3 до 5 наружных колец. Из них четыре передних, сливаясь, дают переднюю присоску, задняя присоска образована семью слившимися сегментами. Тело одето снаружи довольно плотной кутикулой; лежащий под ней эпителий очень богат слизистыми железистыми клетками, а у основания эпителиальных клеток рассеяны многочисленные пигментные клетки с зернистостью различного цвета. Присутствие этих клеток обуславливает окраску пиявок. Под эпителием располагаются кольцевые и очень сильно развитые продольные мышцы, а еще глубже промежутки между внутренними органами заполнены, как у плоских червей, паренхимой. Паренхиму во многих местах пересекают пучки спинно-брюшных мышц.

Пищеварительная система у пиявок хорошо развита и состоит из передней, средней и задней кишок. Рот, лежащий в глубине передней присоски, ведет сначала в ротовую полость, а затем в глотку. Строение передней кишки имеет у пиявок большое систематическое значение и служит для диагноза двух главных отрядов. У хоботных пиявок глотка образует мускулистую трубку, или хоботок, способную временно высовываться изо рта для нападения на добычу.

У челюстных глотка не выворачивается, но в ротовой полости имеются три мускулистых валика, один спинной и два боковых. По свободному краю каждого валика расположен ряд хитиновых зубчиков, сово-

купность которых образует зазубренную вроде пилы челюсть. Во время принятия пищи челюсти пиявки прорезают кожу хозяина: получается трехлучевая ранка, из которой пиявка и высасывает кровь. В глотку открываются одноклеточные слюнные железы. У медицинской пиявки железы эти выделяют особое белковое вещество – гирудин, обладающий свойством препятствовать свертыванию крови. Этим объясняется, почему ранки, сделанные пиявкой, долго кровоточат. Благодаря этому же обстоятельству кровь, высосанная пиявкой, в течение нескольких месяцев остается в ее кишечнике в неизменном и несвернувшемся, как бы законсервированном состоянии. Ввиду этого промежутки между двумя приемами пищи могут быть очень велики (несколько недель). Глотка ведет в узкий и короткий пищевод, который открывается в среднюю кишку. Последняя образует у пиявок несколько пар боковых выпячиваний – карманов, или мешков, число которых варьируется (у медицинской пиявки их 10–11 пар). Задняя пара мешков отличается особенно крупными размерами и доходит до заднего конца тела. Участок, несущий боковые карманы, иногда называют желудком. Между основаниями задней пары боковых мешков расположен короткий усваивающий отдел кишки, от которого берет начало задняя кишка, имеющая вид прямой тонкой трубки и открывающаяся порошицей над задней присоской. Некоторые свободноживущие пиявки питаются различными мелкими животными (червями, моллюсками), паразитические виды сосут кровь хозяина.

Нервная система построена по общему для всех кольчатых червей типу. Парный надглоточный, или мозговой, ганглий при помощи двух коннективов, огибающих глотку, связан с подглоточным, который представляет собой начало брюшной цепочки. Последняя состоит из 20 или более ганглиев, из которых каждый соответствует одному сегменту; подглоточный произошел путем слияния четырех, а задний – семи простых ганглиев, что указывает на совершившееся в указанных участках тела слияние нескольких сегментов тела, образующих переднюю и заднюю присоски.

Наиболее распространенными органами чувств у пиявок служат многочисленные бокаловидные органы, располагающиеся правильными метамерными поперечными рядами, по одному ряду на каждом сегменте. Точная функция бокаловидных органов не выяснена, но, по-видимому, это органы химического чувства.

У очень немногих морских видов *Branchellion* по бокам части туловищных сегментов имеются разветвленные наружные жабры, напоми-

нающие жабры Polychaeta. Другие пиявки дышат всей поверхностью тела.

Настоящая кровеносная система есть лишь у двух отрядов пиявок – хоботных, у которых она имеет в общих чертах то же устройство, что и у олигохет. Это замкнутая система, состоящая из двух продольных сосудов (спинного и брюшного), соединяющихся сосудистой сетью на поверхности усваивающей части кишки и кольцевыми сосудами в головном конце тела и в задней присоске.

Но у хоботных пиявок часть функций кровеносной системы переходит к остаткам целома, а у челюстных настоящая кровеносная система совершенно атрофируется и функция ее всецело принадлежит остаткам целома.

Итак, в отношениях между кровеносной системой и целомом у пиявок мы видим один из хороших примеров субституции, т. е. замещения одного органа другим того же физиологического значения, но иного происхождения.

Выделительная система пиявок имеет метанефридальный характер, но сильно изменена. Выделительные каналы расположены метамерно, но обыкновенно отсутствуют в части передних и задних сегментов. Так, у медицинской пиявки, у которой число сегментов равно 33, нефридиев всего 17 пар. Нефридий представляет собой извитой канал, составленный на большем своем протяжении из одного ряда клеток, пронизанных внутриклеточным просветом. Канал открывается на боковой стенке тела выводным отверстием. Главная особенность нефридиев пиявок состоит в том, что канал их на внутреннем конце замкнут слепо.

Пиявки – гермафродиты. Половые органы у всех пиявок устроены приблизительно одинаково. У медицинской пиявки половая система состоит из 9 пар округлых семенных мешков, лежащих метамерно в средней части тела. Хотя семенные мешки множественны, но это результат вторичного расчленения одной пары первоначально цельных мешков. От семенных мешков отходят тонкие семявыносящие каналы, которые с каждой стороны впадают в общий семяпровод. Семяпроводы идут спереди, и в передней трети тела каждый из них скручивается в клубок – придаток семенников. По выходе из этих клубков оба семяпровода сливаются в непарный семяизвергательный канал. Последний залегает внутри мускулистого совокупительного органа, на конце которого заканчивается половым отверстием. Совокупительный орган может выпячиваться из тела наружу в виде трубки. В самое начало семяизвергательного канала впадают еще особые предстательные железы.

Женская половая система пиявок состоит всего из одной пары яйцевых мешков с яичниками внутри; отходящие от них яйцеводы сливаются и образуют извитую, но короткую матку, переходящую в более широкое мускулистое влагалище. Влагалище сообщается с внешней средой брюшным женским половым отверстием, расположенным позади мужского.

У пиявок имеется копулятивный орган, который при копуляции вводится в женские половые пути. Кокон выделяется, как и у малощетинковых червей, кожными железами, сосредоточенными на определенных сегментах тела (у медицинской пиявки, например, на 9–11-м). Кокон, обладающий плотной, как бы пергаментной стенкой, откладывается на дно водоема, на водоросли или же на самом берегу в сырую почву. Развитие пиявок протекает сходно с таковым у олигохет.

2.6. Тип Членистоногие (Arthropoda)

Тип членистоногих несравнимо богаче всех остальных типов животных и содержит свыше 1 500 000 видов водных и сухопутных форм, обладающих членистыми конечностями и сегментированным телом.

Все членистоногие характеризуются основными нижеприведенными признаками.

1. Членистоногим присуща гетерономность сегментации. Вместо гомономных, равнозначных сегментов большинства кольчатых червей сегменты Arthropoda обладают различным строением в разных участках тела. Группы сходных сегментов выделяются в особые отделы тела, или тагмы. Чаще всего различают три тагмы: голову, грудь и брюшко. Сегменты в пределах тагм, так же как и сами тагмы, могут сливаться друг с другом. Количество сегментов, составляющих тело членистоногих, сильно варьирует в различных систематических группах. При этом проявляется тенденция к уменьшению и стабилизации числа сегментов.

Наиболее постоянен сегментарный состав головного отдела (не всегда обособленного в виде самостоятельной тагмы), который состоит из головной лопасти, или акрона, и четырех следующих за ней сегментов. Акрон гомологичен простомииуму полихет, а его придатки, антеннулы, или усики, соответствуют пальпам последних. Грудь и особенно брюшко в этом отношении более изменчивы. Заканчивается тело анальной лопастью – тельсоном, гомологичной пигидию кольчатых червей.

2. Конечности членистоногих, филогенетически развившиеся из параподий полихет, подвижно соединяются с телом при помощи суставов

и состоят из нескольких члеников. Конечности представляют собой многоколенный рычаг, способный к сложным движениям в отличие от параподий кольцецов, совершающих однообразные взмахи в одной плоскости.

Конечности, расположенные на разных тагмах, нередко специализируются для выполнения несхожих функций – захвата и измельчения пищи, движения, дыхания и т. п.

3. Тело членистоногих покрыто хитиновой кутикулой, образующей наружный скелет, в котором различают твердые пластинки – склериты и мягкие сочленовные мембраны. Каждый сегмент тела, как правило, покрыт четырьмя склеритами: дорзально располагается спинная пластинка – тергит, вентрально – брюшная пластинка, или стернит, и по бокам между ними – боковые пластинки.

Химический состав кутикулы сложен. Она включает липоиды, протеины и хитин, азотистое органическое эластичное вещество, стойкое химически. Затвердение кутикулы связано с тем, что хитин бывает пропитан углекислой известью (у ракообразных и многоножек) или инкрустирован задубленными белками (паукообразные, насекомые).

Ввиду того, что тело животного одето неподатливым наружным скелетом, рост членистоногих сопровождается линьками.

Старая кутикула периодически отстает от тела, а кожным эпителием выделяется новая очень мягкая кутикула; при этом старая кутикула лопается, и животное вылезает из нее, оставляя пустой чехол. В тот короткий период, пока новая кутикула мягка, и происходит увеличение размеров тела. После затвердения кутикулы, на что уходит от нескольких часов до нескольких дней, животное сохраняет приобретенные им размеры до следующей линьки.

4. Мускулатура членистоногих представлена отдельными мышечными пучками – мышцами, не образующими сплошного кожно-мускульного мешка. Мышцы имеют поперечнополосатую структуру.

5. Пищеварительная система членистоногих состоит из трех отделов – передней, средней и задней кишок. Передний и задний отделы кишечника, будучи эктодермальными, несут кутикулярную выстилку. С разными отделами кишечного тракта связаны железы, секретирующие пищеварительные ферменты.

6. Кровеносная система членистоногих характеризуется появлением центрального пульсирующего органа – сердца, который отсутствует у кольчатых червей. Вместе с тем кровеносная система становится незамкнутой: имеются лишь главные кровеносные сосуды – аорта и арте-

рии, из которых гемолимфа изливается в полость тела и омывает внутренние органы. Затем она вновь поступает в сосуды и сердце.

Гемолимфа – жидкость двойственной природы, она частично соответствует настоящей крови, заполняющей кровеносную систему большинства кольчатых червей, а частично – целомической жидкости. Функции гемолимфы в основном соответствуют функциям крови.

7. Органы дыхания членистоногих разнообразны. В одних случаях конечности целиком или только их части преобразуются в органы водного дыхания – жабры. Органы воздушного дыхания наземных форм – легкие – также представляют видоизмененные конечности.

8. Нервная система построена по типу таковой кольчатых червей и складывается из парного головного мозга, окологлоточных коннективов и брюшной нервной цепочки. Головной мозг большей частью состоит из трех отделов – протоцеребрума, дейтоцеребрума и тритоцеребрума. Часто наблюдается концентрация ганглиев брюшной нервной цепочки и образование за счет их слияния крупных нервных узлов.

9. Выделительная система членистоногих представлена видоизмененными целомодуктами – коксальными железами или же особыми органами, возникшими в пределах типа членистоногих, а именно мальпигиевыми сосудами.

10. Членистоногие обладают только половым способом размножения, причем они, как правило, раздельнополы. Нередко имеется явственный наружный половой диморфизм.

Класс Ракообразные (Crustacea)

Ракообразные составляют существенную часть водной фауны. Общее число известных видов – не менее 20 000. Ракообразные населяют главным образом моря и пресноводные водоемы различного типа, в том числе и подземные воды. Встречаются как планктонные, так и бентосные формы. Некоторые раки ведут сидячий образ жизни; известно также немало паразитов. Наконец, в разных группах раков совершался переход к наземной жизни. От других членистоногих ракообразные отличаются некоторыми характерными особенностями. Во-первых, это одновременное присутствие двух пар усиков: придатков акрона – антеннул и видоизмененных конечностей 1-го сегмента тела – антенн. Усики ракообразных часто обозначаются как антенны I и антенны II соответственно. Во-вторых, только у ракообразных ножки во многих случаях сохраняют примитивное двуветвистое строение. В процессе эволюции,

однако, этот исходный тип конечности подвергся сильным изменениям: конечности вторично становятся одноответственными.

Дыхание ракообразных осуществляется при помощи жабр, представляющих особые выросты ножек – эпиподиты.

Сегментация ракообразных характеризуется наибольшим среди прочих членистоногих разнообразием. Как правило, у них выделяются три отдела тела – голова, грудь и брюшко. Однако у некоторых самых примитивных форм гомономность сегментов бывает столь выражена, что грудь и брюшко почти не отличимы друг от друга. Подобные исключения, правда, немногочисленны, и у большинства раков эти два отдела хорошо дифференцированы. Количество сегментов, входящих в состав тела ракообразных, подвержено сильным вариациям: от 5–8 до 50.

В процессе эволюции ракообразных, как и других групп членистоногих, происходило уменьшение числа сегментов. Об этом говорит более богатое расчленение примитивных видов по сравнению со специализированными.

Головной отдел обладает постоянным сегментарным составом, и у всех раков включает в себя акрон с хорошо развитыми антеннулами и четыре сегмента. Первый из них – антеннальный – несет вторую пару усиков – антенны. Три же последующих сегмента снабжены видоизмененными конечностями, служащими, как правило, для захватывания и перетирания пищи.

В состав груди и брюшка у различных форм входит неодинаковое число сегментов. У высших раков количество сегментов становится постоянным: в состав груди у них всегда входит 8, а в состав брюшка (за одним исключением) – 6 сегментов. Следовательно, общее число их, считая с головными сегментами, равно 18. Заканчивается брюшко ракообразных анальной лопастью или тельсоном, несущим анальное отверстие. Довольно часто сохраняется еще очень древнее расчленение головного отдела – самый передний его участок, состоящий из слившихся акрона и первого антеннального сегмента, он резко отделен от остальных сегментов. Этот участок, называемый первичной головой, или протцефаломом, несет глаза и обе пары антенн.

Голова ракообразных несет ряд придатков, имеющих различное происхождение, к которым иногда присоединяются также особые непарные выросты ее стенок.

Ротовое отверстие спереди прикрывается особой непарной кутикулярной складкой – верхней губой. Очень часто спинной и боковые края заднего сегмента головы сильно выдаются в виде плоских выростов,

образуя так называемый головной щит, или карапакс. Во многих случаях карапакс сильно разрастается назад и может более или менее полно закрывать со спинной стороны и с боков сегменты туловища, а иногда образует даже двустворчатую раковину, в которой помещается все тело. У высших раков класса Malacostraca карапакс сростается с сегментами груди.

Парные придатки головы представлены антеннулами и четырьмя парами видоизмененных конечностей. Антеннулы или антенны I принадлежат головной лопасти – акрону и гомологичны пальпам Polychaeta. Они иннервируются от средней части мозга – дейтоцеребрума и расположены на передней стороне головы, впереди ротового отверстия. Антеннулы обычно одноветвисты. Лишь у некоторых высших раков они вторично расщепляются на две (например, у речного рака) или даже на три ветви. Чаще всего антеннулы функционируют как органы осязания и обоняния, хотя иногда служат и для плавания.

На следующих за акроном сегментах располагаются уже настоящие конечности, гомологичные параподиям кольцецов. Из всех членистоногих у раков сохраняется наиболее примитивный тип строения ножек, которые во многих случаях двуветвистые, чем они напоминают параподии полихет. Такая конечность состоит из расчлененного основания – протоподита, от конца которого отходят две ветви: внутренняя, более близкая к медианной линии тела – эндоподит и наружная – экзоподит. Кроме того, протоподит несет особые выросты – эпиподиты, выполняющие функцию органов дыхания – жабр.

Этот исходный тип конечности претерпевает, однако, значительные изменения, связанные в первую очередь с дифференциацией функций: питание, передвижение и т. п.

Антенны вторые, или просто антенны, представляют конечности первого головного сегмента. Они иннервируются от тритоцеребральной части мозга, а у очень примитивных раков – даже от окологлоточных коннективов. Антенны играют различную роль. У большинства высших раков – это органы чувств. Вторая пара головных конечностей, жвалы или мандибулы, играет главную роль в размельчении пищи. За мандибулами располагаются конечности третьего и четвертого головных сегментов – две пары нижних челюстей, или максиллы первые и максиллы вторые. Они чаще всего имеют вид нежных листообразных ножек с несколько редуцированными ветвями и с жевательными отростками на члениках протоподита.

Грудные конечности раков очень разнообразны и нередко выполняют различные функции. Во многих случаях, однако, они являются орга-

нами движения (плавание, передвижение по твердому субстрату). Часто конечности бывают двуветвисты, но нередко экзоподит редуцируется (например, у речного рака). У большого числа форм ножки одного – трех передних грудных сегментов принимают участие в удерживании пищи и ее размельчении. В этом случае они становятся более или менее похожими на нижние челюсти и, соответственно, называются ногочелюстями.

Брюшные конечности имеются только у высших раков. У некоторых паразитических ракообразных конечности туловища сильно редуцируются вплоть до полного исчезновения.

Покровы ракообразных состоят из кутикулы и подлежащих слоев: гиподермального эпителия (гиподермы) и базальной мембраны. Кутикула, выделяемая клетками гиподермы, представляет собой сложное образование, состоящее из нескольких слоев. В периферических слоях кутикулы откладывается известь, в результате чего покровы у многих видов становятся более жесткими и прочными. Внутренний слой состоит в основном из мягкого и эластичного хитина.

Кутикула выполняет функции наружного скелета. У мелких низших форм скелет этот большей частью остается довольно мягким и прозрачным, у высших нередко кутикула становится более толстой и превращается в твердый панцирь. Скелет имеет двойное значение: во-первых, он защищает животное от внешних воздействий, и, во-вторых, дает точки опоры для прикрепления различных мышц. Местами на внутренней поверхности скелета образуются отростки в виде гребней и перекладин, которые служат специально для прикрепления мускульных пучков.

Мускулатура ракообразных, как и у всех членистоногих, состоит из поперечнополосатых волокон. Она не образует сплошного кожно-мускульного мешка, но распадается на отдельные более или менее мощные мышечные пучки, соединяющие между собой различные точки внутренней поверхности скелета. Мышцы располагаются чаще всего так, что один конец мускула прикрепляется к стенке одного сегмента тела или членика конечности, другой – к стенке другого. Полость тела представлена миксоцелем.

Пищеварительная система развита хорошо. Кишечный канал имеет вид прямой или слегка согнутой трубки и состоит из передней, средней и задней кишок. Порошица открывается на брюшной стороне анальной лопасти (тельсона). Передняя и задняя кишки выстланы продолжением общей кутикулы, покрывающей тело снаружи. Во время линьки выстилка этих частей кишечника тоже линяет, выходя изо рта и порошицы в виде двух кутикулярных трубок. Кутикула, выстилающая стенки пе-

редней кишки, может образовывать местные утолщения, служащие для перетирания пищи. У некоторых форм эти утолщения имеют вид волосков и шипиков, но особенно сильного развития они достигают у высших раков. Так, у речного рака передняя кишка в своей конечной части образует большое расширение – желудок, который подразделяется на два отдела – кардиальный, или жевательный, и пилорический. На спинной и боковых стенках кардиальной части желудка кутикула утолщается в три мощные, пропитанные известью жевательные пластинки, сильно зазубренные по свободному краю. В пилорической части желудка тонкие кутикулярные выросты образуют подобие фильтра, через который проходит только сильно измельченная пища.

У речного рака крупная двухлопастная печень состоит из множества мелких трубочек, собирающихся с каждой стороны в один проток, впадающий в среднюю кишку. Секрет печени у речного рака поступает затем из средней кишки в жевательный желудок. Физиологические исследования секрета печени раков показывают, что название ее не совсем правильно. Функционально ее можно сравнивать только с совокупностью печени и поджелудочной железы позвоночных. Секрет печени рака может не только подобно желчи расщеплять жиры, переводя их в состояние эмульсии, но и расщеплять белки и углеводы. Кроме секреторной функции печень раков способна к фагоцитозу, ее клетки захватывают мелкие частицы пищи и переваривают их внутриклеточно. У некоторых паразитических раков кишечник полностью атрофирован.

Пищей ракам служат чаще всего различные более мелкие животные или же разлагающиеся животные и растительные остатки.

Дыхательная система ракообразных, как и у класса *Polychaeta*, находится обыкновенно в тесной связи с конечностями. У других раков для дыхания служат кожные жабры. Интересные изменения дыхательного аппарата наблюдаются у некоторых раков, перешедших к наземному образу жизни.

У мокриц на пластинчатых брюшных ногах имеются глубокие ветвящиеся впячивания покровов. Эти органы сильно напоминают трахеи, т. е. органы дыхания типичных сухопутных членистоногих.

Кровеносная система ракообразных, как и прочих членистоногих, не замкнута: частично гемолимфа движется внутри сосудов, выстланных собственным эпителием, частично же в участках полости тела, не ограниченных специальными стенками, – синусах.

Кровеносная система находится в известной зависимости от степени развития органов дыхания. Обыкновенно кровеносная система довольно

сложна, но там, где дыхание совершается через всю поверхность тела, от нее сохраняется только сердце или же кровеносная система исчезает целиком.

Примером хорошо развитой кровеносной системы может служить таковая речного рака, у которого от сердца, лежащего в перикардии, отходят несколько крупных сосудов: передняя аорта, антеннальные, или сяжковые, артерии, верхняя брюшная и нисходящая артерии и т. д. Со- суды, отходящие от сердца, сначала ветвятся, потом обрываются, так что гемолимфа изливается прямо в полость тела и там постепенно отда- ет кислород. Из полости тела гемолимфа по хорошо развитой системе венозных синусов течет в жабры, где и обогащается кислородом. Отту- да по особым жаберно-сердечным каналам она направляется в перикар- дий.

У речного рака перикардий замкнут, и в него вливаются лишь жаберно-сердечные сосуды, у других же представителей ракообразных он широко соединяется с остальной полостью тела. Из перикардия ге- молимфа через остии поступает в сердце. Гемолимфа ракообразных во многих случаях бесцветна, но у многих окрашена в красный цвет гемо- глобином, растворенным в плазме. У некоторых десятиногих раков (часть крабов) гемолимфа синеватая или же синее при соприкоснове- нии с воздухом: это связано с присутствием в гемолимфе дыхательного пигмента – гемоцианина, осуществляющего транспорт кислорода и со- держащего медь.

Нервная система раков напоминает таковую кольчатых червей. Она состоит из парного головного мозга, окологлоточных коннективов и пары брюшных нервных стволов с ганглиями в каждом сегменте.

Органы чувств хорошо развиты. Чувство осязания приурочено толь- ко к определенным точкам покровов, а именно к части волосков и ще- тинок на поверхности антеннул, антенн и других конечностей. У осно- вания таких чувствительных волосков под гиподермальным эпителием лежат биполярные нервные клетки. Органы равновесия встречаются у ракообразных сравнительно редко. Однако у большинства десятиногих раков в основном членике антеннул имеется статоцист – глубокое впя- чивание покровов, усаженное внутри нежными перистыми чувстви- тельными волосками.

Выделительная система раков почти утратила метамерный характер. Имеются две пары выделительных железистых органов – видоизменен- ных целоמוдулктв. Строение обеих пар приблизительно одинаково. Каждый целоמוдулкт состоит из концевой мешочка и отходящего от него извитого канала с железистыми стенками; канал делает несколько

петлеобразных изгибов и затем открывается наружу, иногда образуя перед этим заметное расширение – мочевой пузырек. Одна пара открывается у основания антенн (антеннальные железы), другая – у основания второй пары нижних челюстей (максиллярные железы).

Громадное большинство раков раздельнополы. Нередко имеется явный половой диморфизм. Так, у самцов либо антеннулы, либо антенны могут превращаться в хватательные органы для удерживания самки. Конечности, расположенные близко к половым отверстиям, становятся копулятивными органами; таковы 1-я и 2-я пары брюшных ножек речного рака (у самки 1-я пара рудиментарна). У низших форм самцы нередко значительно мельче самок. Иногда разница столь велика, что можно говорить о карликовых самцах, например, у некоторых паразитических форм, а также у ряда представителей подкласса усоногих раков *Cirripedia*, ведущих сидячий образ жизни. Кроме того, у последних часто развивается настоящий гермафродитизм.

В наиболее примитивных случаях половые железы парны: это два мешка, сообщающиеся с внешней средой при помощи половых протоков. Гораздо чаще обе гонады полностью или частично сливаются, но протоки их всегда остаются парными. Яйцеводы имеют вид коротких трубок с железистыми стенками, выделяющими вокруг яиц плотную скорлупу. Нередко у самок имеются еще особые семяприемники, лежащие вблизи, но независимо от женских половых отверстий. Через специальное копулятивное отверстие в семяприемники вводится при половом акте семя самца и хранится там до момента выхода яиц из женских половых отверстий, когда, собственно, и наступает оплодотворение. Семяпроводы иногда расширяются в семенные пузырьки и тоже обладают железистыми стенками. Выделения последних живички склеиваются в большие, одетые оболочкой пакеты – сперматофоры. При копуляции сперматофоры или вводятся самцом в половые отверстия самки, или только подвешиваются к ним. Положение половых отверстий у раков варьирует: у всех высших раков они находятся у самок на 6-м, а у самцов на 8-м грудных сегментах. Большинство раков проявляет заботу о потомстве, вынашивая яйца приклеенными либо к половым отверстиям, либо к конечностям брюшка.

Дальнейшее развитие у большинства ракообразных сопровождается метаморфозом различной сложности. Типичная исходная стадия метаморфоза – планктонная личинка науплиус, столь же характерная для раков, как трохофора для *Polychaeta*. Личинка имеет кишечник, головной мозг и два брюшных ганглия, науплиальный глаз и одну пару выделительных органов (чаще антеннальные железы).

Подтип Жабернодышащие (Branchiata)

Представителями данного подтипа являются наиболее примитивные ракообразные с непостоянным числом сегментов. Голова с грудными сегментами не срастается. Листовидные грудные ножки служат для движения, дыхания и направления пищи ко рту. У большинства гетерономность сегментации выражена относительно слабо. На конце брюшка имеется хорошо развитая вилочка.

Подкласс распадается на два отряда: жаброноги (Anostraca) и листоногие раки (Phyllopoda).

Отряд 1. Жаброноги (Anostraca). Примитивные ракообразные с длинным, почти гомономно сегментированным телом без головного щита – карапакса. Имеют первичную голову – протоцефалон и свободные челюстные сегменты. Голова несет науплиальный и фасетированные глаза. Грудь из 11–19 сегментов, снабженных одинаковыми двуветвистыми листовидными ножками. 8-члениковое брюшко лишено конечностей и заканчивается хорошо развитой вилочкой. Нервная система в виде брюшной нервной лестницы. Сердце длинное, с многочисленными остиями.

Около 180 видов жаброногов (размеры их не превышают 2 см) обитают почти исключительно в пресных водах. Часто встречаются во временных лужах, остающихся на полях после таяния снега. Яйца большинства жаброногов поступают в особый яйцевой мешок, а затем выбрасываются в воду. Они отличаются высокой устойчивостью к неблагоприятным условиям среды. Жизнеспособные яйца могут разноситься ветром на большие расстояния.

Отряд 2. Листоногие раки (Phyllopoda). По общему уровню организации листоногие раки близки к предыдущему отряду, но отличаются слитной головой и развитием мощного карапакса, имеющего вид плоской двускатной крыши или двустворчатой раковины и закрывающего все или почти все тело. Грудь у примитивных представителей состоит из многочисленных сегментов, несущих одинаковые двуветвистые ножки, но у специализированных форм произошло значительное сокращение числа сегментов. Листовидные конечности служат одновременно для плавания, дыхания и препровождения пищи ко рту. Брюшко обнаруживает тенденцию к редукции. Имеется науплиальный глаз и фасетированные глаза.

Подотряд 1. Щитни (Notostraca). Карапакс в виде плоского крышеобразного щита, оставляющего значительную часть брюшка свободным.

Грудь состоит из многих (до 40) сегментов, первые 10 грудных сегментов несут по паре ножек, причем первая и в меньшей степени вторая пары ног резко отличаются от прочих тем, что на них располагаются длинные нитевидные придатки, несущие чувствительную функцию. Следующие грудные сегменты несут каждый от 4 до 6 пар ножек. Это удивительное явление у других членистоногих не встречается. Общее число грудных ног достигает 70 пар. Брюшко состоит из нескольких лишенных конечностей сегментов и заканчивается вилочкой с двумя длинными чувствительными жгутами.

Щитни питаются кусочками детрита, который они взмучивают со дна, и мелкими животными. Пища захватывается жевательными отростками всех ножек и передается затем по брюшному желобку, расположенному между ножками, ко рту. Этот древний способ питания характерен также для трилобитов. Щитни размножаются партеногенетически. Они обитают в мелких, хорошо прогреваемых пресноводных водоемах и часто появляются внезапно в больших количествах после обильных дождей.

Подотряд 2. Ветвистоусые раки, или водяные блохи (*Cladocera*). Ветвистоусые раки – мелкие планктонные организмы. У большинства ветвистоусых тело заключено в двустворчатую раковину, уплощенную с боков, голова выдается вперед, нередко образуя, например, у дафнии (*Daphnia*), направленный на брюшную сторону клювообразный вырост. На голове находится непарный крошечный науплиальный глаз, а также большой фасеточный глаз, образовавшийся слиянием пары сложных глаз. Антеннулы небольшие, но антенны сильно развиты, двуветвистые и служат для плавания. Грудь сильно укорочена и состоит из 4–6 сегментов. Грудные ножки листовидны. У большинства ветвистоусых ножки служат для отфильтровывания мелких пищевых частиц из воды и снабжены многочисленными перистыми щетинками. На ножках расположены жаберные лопасти, выполняющие дыхательную функцию. Брюшко не расчленено, подогнуто вперед и заканчивается двумя когтевидными шипами.

Весной из покоящихся яиц дафний выходят партеногенетические самки, которые девственным путем производят только самок, продолжающих размножаться партеногенетически. Последнее поколение девственных самок производит самцов и покоящиеся яйца, нуждающиеся в оплодотворении и дающие после известного периода покоя первое поколение нового цикла, т. е. снова партеногенетических самок. Неоплодотворенные яйца, дающие самок, одеты нежной оболочкой и вынаши-

ваются самкой в особой выводковой камере, которая помещается между спинной стороной туловища и раковиной животного. Покоящиеся яйца сначала вынашиваются там же, но потом окружаются по одному или по два очень плотной оболочкой (эфиппиум). Затем эфиппии откладываются самкой и, если дело происходит осенью, перезимовывают. Таким образом, жизненный цикл дафний очень напоминает таковой колорадок и так же, как у них, протекает по типу гетерогонии.

У поколений водяных блох, живущих в разное время года, наблюдаются и сезонные (цикломорфические) изменения, выражающиеся в изменении формы головы, длины «клюва», шипов и т. д.

Ветвистоусые имеют большое практическое значение. Это очень важный источник пищи не только для более крупных беспозвоночных, но и для молоди рыб, а также для некоторых ценных пород планктоноядных рыб, например сигов. В связи с этим в последнее время на рыбозаводных заводах практикуется массовое разведение дафний и других ветвистоусых на корм молоди рыб.

Класс Максиллоподы (Maxillopoda)

Этот класс объединяет свободноживущих, ведущих сидячий образ жизни, и паразитических ракообразных, грудь которых состоит из шести сегментов и лишь иногда – из пяти или четырех. Ротовые конечности хорошо развиты и часто используются для отфильтровывания пищевых частиц. Грудные ножки служат для передвижения или для создания токов воды, подносящих пищевые объекты к ротовому отверстию. Они никогда не несут дыхательной функции и не обладают жевательными отростками. Брюшные ножки отсутствуют. К максиллоподам относятся пять отрядов: Мистакокариды (*Mystacocarida*), Веслоногие (*Scolecopoda*), Карпоеды (*Branchiura*), Усоногие (*Cirripedia*) и Мешкогрудые (*Ascothoracida*).

Отряд Веслоногие (*Scolecopoda*). Известно около 1800 видов. Это мелкие, большей частью планктонные рачки с телом, состоящим из сложной головы, в состав которой зади вошел передний грудной сегмент (нередко этот отдел не совсем точно обозначается как головогрудь), пятичлениковой груди и четырехчленикового брюшка. Антеннулы часто длинные, иногда длиннее тела, и обычно активно участвуют в плавании, что следует рассматривать как вторичное приспособление к планктонному образу жизни. На сложной голове находится рот, науплиальный глаз, все головные придатки и пара ногочелюстей. Грудные но-

ги сохраняют примитивную двуветвистую форму и несут плавательные щетинки. Безногое брюшко кончается анальной лопастью с вилочкой.

Отложенные самкой яйца склеиваются в один, чаще в два яйцевых мешка, прикрепленные у основания брюшка. Из яйца вылупляется науплиус, который многократно (до 12 раз и больше) линяет, постоянно приобретая черты взрослого ракообразного.

Многие представители отряда Copepoda – паразиты (поселяются на различных животных, чаще на рыбах); в таких случаях строение их может подвергаться сильным изменениям.

Веслоногие живут как в пресных водах, так и в морях, нередко составляя существенную часть планктона. Служат пищей для многих водных животных, например планктоноядных рыб.

В пресных водах особенно часто встречаются циклопы – представители рода *Cyclops*. Циклопы служат промежуточными хозяевами для паразитов человека, а именно для широкого лентеца и ришты.

Подкласс Высшие раки (Malacostraca)

В противоположность остальным ракообразным подавляющее большинство представителей класса Высшие раки обладает постоянным числом сегментов: 4 головных, 8 грудных и 6 брюшных. Голова образует цельную головную капсулу – сложную голову, в состав которой кроме акрона и 4 головных сегментов входит первый сегмент груди.

В последнем случае челюстные сегменты головы сливаются с несколькими или со всеми сегментами груди в особый отдел, называемый челюстегрудью. Брюшко снабжено 6 парами конечностей. Органами выделения во взрослом состоянии, как правило, служат антеннальные железы. Половые отверстия лежат у самки на 6-м, у самца на 8-м грудных сегментах. В развитии характерна личинка зоеа.

К классу Malacostraca, объединяющему свыше 14 000 видов, относятся 14 отрядов, из которых ниже рассматриваются лишь главные.

Отряд Равноногие – большая (4500 видов) процветающая группа ракообразных, отличающаяся высокой пластичностью организации; среди равноногих немало морских, пресноводных, а также наземных и паразитических форм.

Тело обычно уплощено дорзовентрально. Размеры тела колеблются от 1 мм до 5 см. У равноногих раков сложная компактная голова, в состав которой кроме акрона и головных сегментов входят еще 1–2 сегмента груди. Конечности последних превращены в ногочелюсти. На голове рас-

положены большие фасеточные глаза. Карапакс отсутствует; грудные сегменты несут одноветвистые ходильные ножки.

Брюшко короче груди, в большинстве случаев все брюшные сегменты или часть их срастаются с анальной лопастью. Пять пар передних брюшных ног служат для дыхания; они состоят из короткого основания и двух широких листовидных жаберных ветвей, которые направлены назад и прилегают друг к другу, как листы книги.

Примером могут служить мокрицы, дышащие кислородом, растворенным в тонком слое влаги, покрывающей жаберные листочки. Часть мокриц, впрочем, дышат атмосферным воздухом, у таких форм на экзоподитах передних брюшных ног имеется глубокое впячивание покровов, от которых отходят слепо замкнутые на концах дыхательные трубочки, называемые псевдотрахеями.

Отряд Разноногие, или бокоплавцы. По числу видов (4500) этот отряд не уступает предыдущему. Большинство бокоплавцов обитает в море, среди них имеются как донные, в том числе роющиеся в грунте или живущие в защитных трубках, так и планктонные виды. Многие населяют пресные воды, немногие ведут паразитический образ жизни.

Тело бокоплавцов большей частью сжато с боков. Голова, как и у равноногих, цельная, к ней присоединены 1–2 грудных сегмента. Глаза фасеточные. Карапакс отсутствует. Ножки всех грудных сегментов устроены различно, некоторые вооружены хватательными крючками и почти все несут листовидные жаберные пластинки.

Брюшные конечности хорошо развиты; три передние пары двуветвисты, снабжены плавательными щетинками и служат для плавания, задние пары направлены назад и вместе с тельсоном служат для прыгания. В период размножения у самок образуется на груди выводковая камера, в которой вынашиваются развивающиеся яйца. Из камеры выходит молодь, строением не отличающаяся от взрослых.

Большинство бокоплавцов всеядно, немало хищников, которые преобладают среди планктонных форм.

Отряд Десятиногие. Этот отряд объединяет крупных и во многих отношениях наиболее высокоорганизованных ракообразных.

Имеется первичная голова – протоцефалон, несущая две пары усиков и стебельчатые глаза. Все сегменты груди сливаются с челюстными сегментами головы и покрыты карапаксом.

Передние три пары грудных ног превращены в ногочелюсти. Первая пара ходных ног большей частью в виде клешней. Грудные конечности у более примитивных форм двуветвистые, гребные, у большинства же

одноветвистые, ибо экзоподит исчезает. Жабры располагаются на грудных конечностях, частью же – на боках самого тела.

Очень разнообразны форма и строение брюшка у десятиногих. В одних случаях брюшко большое, длинное, с хорошо развитыми ножками, которые служат для плавания. Последние, однако, у ряда форм сильно уменьшаются в размерах и активного участия в движении уже не принимают. В других случаях брюшко теряет часть конечностей, становится мягким и асимметричным (раки-отшельники).

Наконец, крабы обладают очень небольшим, симметричным, подогнутым впереди брюшком, которое несет рудиментарные конечности. К десятиногим принадлежат свыше 8500 видов. Они распространены очень широко, встречаясь на всех глубинах морей и океанов.

Особенно разнообразна фауна десятиногих на мелководье тропических морей. К пресноводным формам относятся речные раки и некоторые крабы и креветки. Некоторые виды крабов и раков-отшельников перешли к наземному образу жизни.

Самки десятиногих прикрепляют яйца к брюшным ножкам и вынашивают их до вылупления молоди. Из яйца большей частью выходит личинка, резко отличающаяся от взрослого животного, например, у крабов и раков-отшельников – зоеа, а у омаров – мизидная стадия.

Только у некоторых низших креветок первая личиночная стадия представлена науплиусом.

Для пресноводных и глубоководных морских форм характерно прямое развитие, когда из яйца выходит миниатюрное, почти сформированное животное.

Практическое значение десятиногих немаловажно, ибо многие из них представляют ценный продукт питания. Важное промысловое значение имеют речные раки, которые употребляются как пищевой продукт и являются ценным предметом экспорта.

Класс Насекомые (Insecta)

Класс насекомых включает всех трахейнодышащих членистоногих, обладающих тремя парами ног. Тело их отчетливо подразделяется на голову, грудь и брюшко. Большинству представителей надкласса присуща способность к полету – единственная в этом смысле группа среди всех беспозвоночных.

Надкласс шестиногих богаче всех прочих классов по числу представителей. На долю Hexapoda приходится около 70 % общего числа из-

вестных видов животных. По разным источникам число изученных видов шестиногих колеблется от 600 000 до 1 500 000. Тем не менее и до настоящего времени в научной литературе ежегодно описываются новые формы. Если принять во внимание, что многие виды шестиногих встречаются в громадном количестве особей, то становится понятным, какую огромную роль они играют в наземных биоценозах. Естественно, что и практическое значение шестиногих чрезвычайно велико.

Тело взрослых насекомых разделено на голову, грудь и брюшко. Сегменты головы слиты в общую массу, тогда как членики груди и брюшка бывают более или менее хорошо различимы. Голова состоит из акрона и 4 сегментов, грудь всегда из 3, брюшко же в своем наиболее полном составе содержит 11 сегментов и тельсон. Голова и грудь несут конечности, брюшко иногда сохраняет лишь их рудименты.

Голова одета общей хитиновой капсулой, резкий пережим, или шейка, отделяет ее от груди, с которой она большей частью соединена подвижно. На нижней поверхности головы или на ее переднем конце помещается рот. По бокам головы расположены два больших сложных глаза, между которыми могут находиться несколько мелких одиночных глазков.

Голова несет 4 пары придатков. От верхней стороны ее отходит пара антенн – придатков акрона. Они гомологичны таковым многоножек, но более разнообразны по форме. Их также часто называют усиками, или сяжками. Сяжки всегда состоят из одного ряда члеников. Различают щетинковидные сяжки, нитевидные, пальчатые, гребенчатые, перистые, коленчатые и др. Усики снабжены многочисленными рецепторами, воспринимающими различные типы раздражений. Главным образом это органы осязания и обоняния.

У насекомых различают пять типов ротового аппарата: грызущий, сосущий, грызуще-сосущий, колюще-сосущий, лижущий.

Грудь насекомых состоит из трех сегментов, называемых передней, средней и задней грудью. Сегменты груди несут три пары двигательных конечностей, прикрепляющихся между стернитом и боковой пластинкой каждой стороны.

Характернейшей особенностью насекомых как большой систематической группы является их способность к полету. Полет осуществляется при помощи крыльев; в большинстве случаев их две пары и расположены они на 2-м (среднегрудь) и 3-м (заднегрудь) грудных сегментах. Крылья представляют, по существу, мощные складки стенки тела. Хотя полностью сформированное крыло имеет вид тонкой цельной пластин-

ки, оно, тем не менее, двухслойно; верхний и нижний слои разделены тончайшей щелью, являющейся продолжением полости тела.

Среди насекомых имеются крылатые и бескрылые. Однако бескрылость в этом случае – свойство вторичное: это формы, утратившие крылья вследствие паразитического образа жизни или каких-либо иных причин.

Брюшко – последний отдел тела насекомых. Количество сегментов, входящих в его состав, варьирует у разных представителей класса. Здесь, как и в других группах членистоногих, выявляется четкая закономерность: чем ниже в эволюционном отношении стоят те или иные представители, тем более полным набором сегментов они обладают. Брюшко обычно лишено конечностей. Однако вследствие происхождения насекомых от форм, обладавших ножками на протяжении всего гомоморфно расчлененного тела, нередко сохраняются на брюшке рудименты конечностей или же конечности, изменившие свою первоначальную функцию.

Покровы насекомых, как и всех остальных членистоногих, состоят из трех основных элементов – кутикулы, гиподермы и базальной мембраны. Кутикула выделяется клетками гиподермы, которая у скрыточелюстных насекомых часто превращается в синцитий. Кутикула насекомых трехслойна. В отличие от таковой ракообразных она несет наружный слой, содержащий липопротеиновые комплексы и препятствующий испарению воды из организма. Насекомые – сухопутные животные. Механическую прочность кутикуле придают белки, задубленные фенолами. Они инкрустируют средний, основной, слой.

На поверхности кутикулы находятся разнообразные, подвижно сочлененные с поверхностью тела выросты – тонкие волоски, чешуйки, щетинки. Каждое такое образование обыкновенно есть продукт выделения одной крупной гиподермальной клетки. Многообразие форм и функций волосков необычайно, они могут быть чувствительными, покровными, ядовитыми.

Окраска насекомых в большинстве случаев зависит от присутствия в гиподерме или в кутикуле особых красящих веществ – пигментов. Металлический блеск многих насекомых относится к числу так называемых структурных окрасок и имеет другую природу. Покровы насекомых имеют разнообразного значения железы; они бывают одноклеточными и многоклеточными. Таковы вонючие железы (на груди клопов), защитные железы (у многих гусениц) и т. д. Наиболее часто встречаются личинные железы. Их секрет, выделяемый во время линьки, раство-

ряет внутренний слой старой кутикулы, не затрагивая вновь образующихся кутикулярных слоев. Особыми восковыми железами у пчел, червецов и некоторых других насекомых выделяется воск.

Мышечная система насекомых отличается большой сложностью и высокой степенью дифференциации и специализации отдельных ее элементов. Количество отдельных мышечных пучков часто достигает 1,5–2 тыс. Скелетные мышцы, обеспечивающие подвижность организма и отдельных его частей по отношению друг к другу, как правило, прикрепляются к внутренним поверхностям кутикулярных склеритов (тергитам, стернитам, стенкам конечностей).

Пищеварительная система начинается небольшой ротовой полостью, стенки которой образуются верхней губой и совокупностью ротовых конечностей. У форм, питающихся жидкой пищей, она, по существу, заменена каналами, образующимися в хоботке и служащими для засасывания пищи и проведения слюны – секрета специальных слюнных желез. Стенки верхней части ротовой полости и следующей за ней трубчатой глотки соединяются со стенками головной капсулы с помощью мощных мышечных пучков. Совокупность этих пучков образует своеобразный мышечный насос, обеспечивающий продвижение пищи в пищеварительную систему.

В заднюю часть ротовой полости, как правило, около основания нижней губы открываются протоки одной или нескольких пар слюнных желез. Содержащиеся в слюне ферменты обеспечивают начальные этапы процессов пищеварения. У кровососущих насекомых (муха цеце, некоторые виды комаров и т. п.) слюна часто содержит вещества, препятствующие свертыванию крови – антикоагулянты. В некоторых случаях слюнные железы резко меняют свою функцию. У гусениц бабочек, например, они превращаются в прядильные, которые вместо слюны выделяют шелковистую нить, служащую для изготовления кокона или для других целей.

Пищеварительный канал насекомых, начинающийся глоткой, состоит из трех отделов: передней, средней и задней кишок.

Передняя кишка может быть дифференцирована на несколько отличающихся по функциям и строению частей. Глотка переходит в пищевод, имеющий вид узкой и длинной трубки. Задний конец пищевода часто расширяется в зоб, особенно развитый у насекомых, питающихся жидкой пищей. У некоторых хищных жуков, прямокрылых, тараканов и т. д. за зобом помещается еще одно небольшое расширение передней кишки – жевательный желудок. Кутикула, выстилающая всю переднюю кишку, в жевательном желудке образует многочисленные твердые вы-

росты в виде бугров, зубцов и т. п., способствующих дополнительному перетиранию пищи.

Далее следует средняя кишка, в которой происходит переваривание и всасывание пищи; она имеет вид цилиндрической трубки. При начале средней кишки в нее нередко впадает несколько слепых выпячиваний кишечника, или пилорических придатков, служащих в основном для увеличения всасывающей поверхности кишечника. Стенки средней кишки часто образуют складки, или крипты. Обыкновенно эпителием средней кишки выделяется вокруг содержимого кишки непрерывная тонкая оболочка, так называемая перитрофическая мембрана.

В средней кишке происходит окончательное переваривание и усвоение пищевых веществ. Набор пищеварительных ферментов, характерный для того или иного вида насекомых, в первую очередь зависит от пищевого режима. Кровососы, пища которых в основном состоит из белков, обладают преимущественно протеолитическими ферментами, у бабочек, питающихся нектаром, имеются ферменты, воздействующие на сахара, и т. д. У многих растительноядных форм в кишечнике поселяются симбиотические микроорганизмы (простейшие, бактерии и др.), обеспечивающие гидролиз клетчатки.

Средняя кишка переходит в эктодермальную заднюю, которая нередко отличается значительной длиной и подразделением на несколько участков. Здесь у большинства насекомых развиваются так называемые ректальные железы. Пища насекомых чрезвычайно разнообразна и охватывает почти все вещества растительного и животного происхождения. Среди насекомых имеются всеядные, например тараканы, которые питаются различными растительными и животными продуктами. Очень большое количество насекомых являются чистыми вегетарианцами и питаются различными частями растений от корня до плода включительно.

Функции органов выделения у насекомых выполняются рядом образований. В первую очередь, это мальпигиевы сосуды, отходящие от пищевого канала на границе между средней и задней кишками. Мальпигиевы сосуды Tracheata развиваются за счет задней кишки и имеют, соответственно, эктодермальное происхождение. Их полость выстлана низким однослойным эпителием. Количество мальпигиевых сосудов колеблется от 2 до 200 и более или менее постоянно у представителей разных систематических групп. Иногда мальпигиевы сосуды обладают некоторой подвижностью, что обеспечивает постоянную смену омывающей их гемолимфы.

Из гемолимфы продукты обмена в виде растворенных в воде солей мочевой кислоты поступают в полость сосудов, где образуется трудно-растворимая мочевая кислота, кристаллы которой сразу же начинают выпадать в осадок. Освобождающаяся при этом вода всасывается стенками сосудов и поступает обратно в гемолимфу. Особенно интенсивно эти процессы идут в задней кишке, куда поступают продукты обмена из мальпигиевых сосудов. Упомянувшиеся выше ректальные железы являются основным местом всасывания воды. Почти сухие кристаллы мочевой кислоты вместе с неперевавшими остатками пищи выводятся наружу через анальное отверстие.

Описанный выше процесс выведения продуктов обмена в виде сухих кристаллов, а не в растворе, позволяет насекомым очень экономно расходовать воду, поступающую в организм.

Кроме мальпигиевых сосудов выделительную роль играет жировое тело, развитое у насекомых сильнее, чем у многоножек. Это рыхлая ткань, обильно пронизанная трахеями. Часть составляющих ее клеток выполняет экскреторную функцию – в них откладывается мочевая кислота в виде круглых конкреций. Жировое тело относится к числу «почек накопления», в которых продукты обмена постепенно накапливаются, а не выводятся во внешнюю среду. Не следует, однако, забывать, что главная функция жирового тела – отложение запасных питательных веществ.

Говоря об органах выделения, следует упомянуть о перикардиальных клетках, или нефроцитах, которые часто наблюдаются у насекомых.

Это парные более или менее метамерно расположенные по бокам сердца группы клеток, способные поглощать из полости тела введенные туда посторонние вещества, например кармин.

Нервная система насекомых, как и у прочих членистоногих, исходно построена по типу брюшной нервной цепочки, однако может достигать очень высокого уровня развития и специализации.

Центральная нервная система включает головной мозг, подглоточный ганглий и сегментарные ганглии брюшной нервной цепочки, расположенные в туловище. Особенно важными ассоциативными центрами головного мозга считаются «грибовидные тела», располагающиеся в протоцеребруме. Впрочем, сложность структуры характеризует мозг не всех насекомых, а главным образом тех, жизнь которых отличается сложностью и разнообразием жизненных функций. Поэтому мозг развит сложнее всего у общественных насекомых: муравьев, пчел, термитов.

Брюшная нервная цепочка состоит из сложного подглоточного ганглия, посылающего нервы к трем парам ротовых конечностей, из трех крупных обособленных грудных ганглиев и брюшных ганглиев, количество которых может варьировать.

Органы чувств насекомых достигают большой сложности и многообразия. Это в первую очередь определяется как общим высоким уровнем организации насекомых, так и их сложным поведением, для осуществления которого организм должен получать исчерпывающую и точную информацию об окружающем мире. Насекомые способны воспринимать самые различные раздражения – механические, звуковые, химические, зрительные и т. д. Для этого у них имеются специализированные рецепторы.

Глаза состоят из отдельных омматидиев, количество которых определяется главным образом биологическими особенностями насекомых. Активные хищники и хорошие летуны, стрекозы обладают глазами, насчитывающими до 28 000 фасеток в каждом. В то же время муравьи (Перепончатокрылые), особенно рабочие особи видов, обитающих под землей, имеют глаза, состоящие из 8–9 омматидиев. Каждый омматидий представляет совершенную фотооптическую сенсиллу. В его состав входят оптический аппарат, включающий роговицу, – прозрачный участок кутикулы над омматидием и так называемый хрустальный конус.

В совокупности они выполняют роль линзы. Воспринимающий аппарат омматидия представлен несколькими (4–12) рецепторными клетками; развитие их зашло очень далеко, о чем говорит полная утрата ими жгутиковых структур. Собственно чувствительные части клеток – рабдомеры – представляют собой скопления плотно упакованных микроворсинок, располагаются в центре омматидия и тесно прилегают друг к другу. В совокупности они образуют светочувствительный элемент глаза – рабдом.

Кроме сложных глаз многие насекомые имеют еще и простые глазки, строение которых не соответствует строению одного омматидия. Светопреломляющий аппарат линзообразной формы, сразу же под ним расположен слой чувствительных клеток. Весь глазок одет чехлом из пигментных клеток. Оптические свойства простых глазков таковы, что воспринимать изображения предметов они не могут.

Восприятие цвета насекомыми также отличается известным своеобразием. Представители высших групп Insecta имеют цветное зрение, основанное на восприятии трех основных цветов, смешение которых и дает все красочное многообразие окружающего нас мира. Однако у насекомых по сравнению с человеком наблюдается сильный сдвиг в

коротковолновую часть спектра: они воспринимают зелено-желтые, синие и ультрафиолетовые лучи. Последние для нас невидимы. Следовательно, цветное восприятие мира насекомыми резко отличается от нашего.

Для дыхания служит сложноразвитая система трахей. По бокам тела находится до 10 пар, иногда меньше, дыхалец, или стигм: они лежат на средне- и заднегруди и на 8 члениках брюшка.

Иногда трахеи образуют местные расширения, или воздушные мешки, которые служат у наземных насекомых для улучшения вентиляции воздуха в трахейной системе, а у водных, вероятно, в качестве резервуаров, увеличивающих запас воздуха в теле животного.

Кровеносная система в связи с отмеченной особенностью дыхательной системы развита у насекомых сравнительно слабо. В брюшке над кишечником залегает длинное трубковидное сердце. Задний конец его слепо замкнут, а полость поделена перегородками, несущими клапанные отверстия, на несколько камер (чаще 8). В стенках сердца залегают мышечные волокна, обеспечивающие его сокращение. Каждая камера снабжена парой боковых остий. На переднем конце сердце продолжается в мускулистую головную аорту, которая, достигнув мозга, заканчивается отверстием, так что гемолимфа из нее поступает прямо в полость тела.

Сердце окружено участком полости тела, или перикардиальным синусом, который отделен от остальной полости, очень тонкой и во многих местах прорывленной перегородкой – верхней диафрагмой. С ней соединяется система парных крыловидных мышц, расположенных под сердцем. У многих насекомых часто имеется аналогичная перегородка и в нижней части тела под кишечником. Совместная работа сердца и диафрагм обеспечивает циркуляцию гемолимфы по телу насекомого. Крыловидные мышцы, сокращаясь, опускают верхнюю диафрагму вниз и, соответственно, увеличивают объем перикардиального синуса. Гемолимфа устремляется в его полость, а оттуда через остии в сердце. Волнообразное сокращение, пробегающее от заднего конца сердца к переднему, гонит гемолимфу в голову животного, где она и изливается в полость тела через отверстие аорты. Работа нижней диафрагмы создает ток гемолимфы к заднему концу тела. Число пульсаций сердца крайне варьирует не только у многих видов, но даже у одного и того же насекомого при разных его физиологических состояниях.

Насекомые раздельнополы и нередко обладают резко выраженным половым диморфизмом. Он сказывается в меньшей величине самца

(у многих бабочек) или в совершенно иной расцветке обоих полов (многие бабочки), или же в еще более существенных признаках. Так, например, у самцов проявляются на теле различные придатки (рог жука-носорога) или же некоторые органы получают у самцов более сильное развитие, чем у самок (громадные жвалы жука-оленья, более длинные усики дровосеков). Иногда только самцы крылаты, тогда как у самок крылья редуцируются или вовсе исчезают (некоторые пяденицы, бабочки-мешочницы).

Половые железы парные. У самок каждый яичник состоит большей частью из известного числа яйцевых трубок, сидящих, как пальцы на руке, на общем выводном канале яичника – яйцеводе. Тонкий слепой конец каждой яйцевой трубки состоит из скопления мелких однородных зачатковых клеток. Далее по направлению к яйцеводу яйцевая трубка постепенно расширяется и делится на ряд яйцевых камер. Каждая камера содержит крупную яйцевую клетку, окруженную слоем особого фолликулярного эпителия, клетки которого перед выходом яйца наружу выделяют вокруг него оболочку. Между соседними яйцами находится по группе питательных клеток, которые при росте яйца потребляются им. По мере роста яйцо продвигается в яйцевой трубке по направлению к яйцеводу, а на смену выводимым яйцам на слепом конце трубки из зачатковых клеток идет формирование новых яиц и питательных клеток.

Оба яйцевода сливаются в непарное влагалище, открывающееся наружу на брюшной стороне брюшка под порошицей. Во влагалище открывается еще особый мешочек, семяприемник, где хранится семя после оплодотворения, а нередко, кроме того, мускулистая совокупительная сумка, служащая для введения в нее совокупительного органа самца. Семя переводится затем из сумки в семяприемник. У некоторых насекомых совокупление происходит всего один раз за несколько лет, и все это время живчики сохраняются живыми в семяприемнике самки, например у царицы пчел, жизнь которой длится 4–5 лет.

Мужская половая система состоит из пары простых или разделенных на несколько долек семенников. Два отходящих от них семяпровода сливаются в общий семяизвергательный канал; в последний очень часто открываются, кроме того, парные дополнительные железы. Семяизвергательный канал пронизывает совокупительный орган, образованный цилиндрическим выростом стенки тела, расположенным в небольшом впячивании, клоаке, куда открывается и порошица. У насекомых, не

имеющих совокупительного органа, живчики склеиваются в сперматофоры, одетые сложной оболочкой, и в таком виде вводятся в половое отверстие самки.

У насекомых развитие делится на два периода – эмбриональный и постэмбриональный.

Насекомые размножаются только половым способом. Количество производимого одной самкой потомства может быть очень велико.

Саранча (*Schistocerca peregrina*) производит в течение жизни от 500 до 900 яиц, царица пчел – до 1,5 млн. Царица термитов откладывает до 30 000 яиц в день, т. е. несколько миллионов в год, а живет она более 10 лет.

Кроме обычного обоеполого размножения у насекомых известно много случаев партеногенеза. У некоторых форм, а именно у общественных перепончатокрылых, партеногенетические яйца дают только самцов: так, яйца царицы пчел, из которых выходят трутни, всегда неплодотворенные.

Подтип Хелицеровые (Chelicerata)

Хелицеровые включают около 40 000 видов преимущественно наземных членистоногих. Первичные хелицеровые были водными животными. Их тело состоит из головогруды и брюшка. Головогрудь возникает в результате объединения 7 сегментов (головных и грудных), причем седьмой сегмент у большинства представителей бывает почти полностью редуцирован. Брюшко у некоторых форм подразделяется на переднебрюшие и заднебрюшие. На головогруды находится 6 пар (водной группе даже 7) одноветвистых конечностей, ножки брюшных сегментов либо видоизменены, либо отсутствуют.

Существенная особенность хелицеровых заключается в редукции у них усиков, или антеннул, придатков головной лопасти (акрона). Первая пара головогрудных конечностей превращена в хелицеры, которые служат для размельчения и раздавливания пищи. Вторая пара – педипальпы – меньше отличается от следующих за ней ходных ног и несет чувствительную и нередко хватательную функцию.

К подтипу хелицеровых относятся два класса: Паукообразные и Рако-скорпионы.

Класс Паукообразные (Arachnida)

Класс Паукообразные объединяет свыше 36 000 видов наземных хелицеровых, относящихся более чем к 10 отрядам.

Паукообразные – высшие хелицеровые членистоногие с 6 парами головогрудных конечностей. Они дышат посредством легких или трахей и обладают помимо коксальных желез выделительным аппаратом в виде мальпигиевых сосудов, лежащих в брюшке.

Тело паукообразных чаще всего состоит из головогруды и брюшка. В образовании головогруды участвуют акрон и 7 сегментов (7-й сегмент недоразвит). У сольпуг и некоторых других низших форм воедино спаяны лишь сегменты 4 передних пар конечностей, тогда как задние 2 сегмента головогруды свободны, а за ними следуют ясно разграниченные сегменты брюшка.

Таким образом, у сольпуг имеются: передний отдел тела, по сегментарному составу отвечающий голове трилобитов (акрон и 4 сегмента), так называемый пропельтидий, два свободных грудных сегмента с ногами и сегментированное брюшко. Сольпуги, следовательно, принадлежат к паукообразным с наиболее богато расчлененным телом.

Следующий по степени расчлененности отряд – скорпионы, у которых головогрудь слитная, но за ней следует длинное 12-сегментное, как у *Gigantostroma*, брюшко, подразделяющееся на более широкое переднебрюшье (из 7 сегментов) и узкое заднебрюшье (из 5 сегментов).

Тело заканчивается тельсоном, несущим искривленную ядовитую иглу. Таков же характер сегментации (только без подразделения брюшка на два участка) у представителей отрядов жгутоногих, лжескорпионов, сенокосцев, у некоторых клещей и у примитивных членистоногих пауков. Следующий этап слияния туловищных сегментов наблюдается у большинства пауков и некоторых клещей. У них не только головогрудь, но и брюшко представляют сплошные нерасчлененные отделы тела, однако у пауков между ними имеется короткий и узкий стебелек, образованный 7-м сегментом тела. Максимальная степень слияния сегментов тела наблюдается у ряда представителей отряда клещей, у которых все тело цельное, без границ между сегментами и без перетяжек.

Головогрудь несет 6 пар конечностей. Две передние пары участвуют в захвате и размельчении пищи – это хелицеры и педипальпы. Хелицеры располагаются впереди рта, чаще всего у паукообразных они в виде коротких клешней (сольпуги, скорпионы, лжескорпионы, сенокосцы, некоторые клещи и др.). Они обычно состоят из трех члеников, конце-

вой членик играет роль подвижного пальца клешни. Реже хелицеры заканчиваются подвижным когтевидным члеником или имеют вид двучленистых придатков с заостренным и зазубренным краем, которым клещи прокалывают покровы животных.

Конечности второй пары, педипальпы, состоят из нескольких члеников. При помощи жевательного выроста на основном членике педипальп размельчается и разминается пища, тогда как прочие членики составляют род щупальца. У представителей некоторых отрядов (скорпионы, лжескорпионы) педипальпы превращены в мощные длинные клешни, у других – похожи на ходные ноги.

Остальные 4 пары головогрудных конечностей состоят из 6–7 члеников и играют роль ходных ног. Они заканчиваются коготками.

У взрослых паукообразных брюшко лишено типичных конечностей, хотя они, несомненно, произошли от предков, обладавших хорошо развитыми ножками на передних брюшных сегментах. Так, у скорпионов на первом сегменте брюшка есть пара половых крышечек, под которыми открывается половое отверстие, на втором – пара гребенчатых органов, которые снабжены многочисленными нервными окончаниями и играют роль осязательных придатков. И те и другие представляют видоизмененные конечности. Такова же природа и легочных мешков, расположенных на сегментах брюшка у скорпионов, некоторых пауков и лжескорпионов. От конечностей берут свое начало и паутинные бородавки пауков.

Покровы хелицеровых состоят из кутикулы и подлежащих слоев: гиподермального эпителия (гиподермы) и базальной мембраны. Сама кутикула представляет собой сложное трехслойное образование. Снаружи располагается липопротеиновый слой, надежно предохраняющий организм от потери влаги при испарении. Это позволило хелицеровым стать настоящей сухопутной группой и заселить самые засушливые районы земного шара. Прочность кутикуле придают белки, задубленные фенолами и инкрустирующие хитин.

Производными кожного эпителия являются некоторые железистые образования, в том числе ядовитые и паутинные железы. Первые свойственны паукам, жгутоногим и скорпионам; вторые – паукам, лжескорпионам и некоторым клещам.

Пищеварительная система у представителей разных отрядов хелицеровых сильно варьирует. Передняя кишка обыкновенно образует расширение – снабженную сильными мышцами глотку, которая служит в качестве насоса, втягивающего полужидкую пищу, так как паукообраз-

ные не принимают твердую пищу кусками. В переднюю кишку открывается пара небольших слюнных желез. У пауков секрет этих желез и печени способен энергично расщеплять белки. Он вводится в тело убитой добычи и приводит содержимое ее в состояние жидкой кашицы, которая затем всасывается пауком. Здесь имеет место так называемое внекишечное пищеварение.

У большинства паукообразных средняя кишка образует длинные боковые выпячивания, увеличивающие вместимость и всасывающую поверхность кишечника. Так, у пауков от головогрудной части средней кишки к основаниям конечностей идут 5 пар слепых железистых мешков; аналогичные выпячивания имеются у клещей, сенокосцев и других паукообразных. В брюшной отдел средней кишки открываются протоки парной пищеварительной железы – печени; она выделяет пищеварительные ферменты и служит для всасывания питательных веществ. В клетках печени происходит внутриклеточное пищеварение.

На границе между средней и задней кишкой в пищеварительный канал открывается пара большей частью ветвящихся мальпигиевых сосудов. В отличие от *Tigacheata* они энтодермального происхождения, т. е. образуются за счет средней кишки. Как в клетках, так и в просвете мальпигиевых сосудов есть многочисленные зерна гуанина – главного продукта выделения паукообразных. Гуанин, как и мочева кислота, экскретируемая насекомыми, обладает малой растворимостью и удаляется из организма в виде кристаллов. Потери влаги при этом минимальны, что важно для животных, перешедших к жизни на суше.

Кроме мальпигиевых сосудов паукообразные обладают еще и типичными коксальными железами – парными мешковидными образованиями мезодермальной природы, лежащими в двух (реже в одном) сегментах головогруды. Они хорошо развиты у зародышей и в молодом возрасте, но у взрослых животных более или менее атрофируются. Вполне сформированные коксальные железы состоят из концевой эпителиальной мешочка, петлевидно извитого канала и более прямого выводящего протока с мочевым пузырьком и наружным отверстием. Концевой мешочек отвечает ресничной воронке целомодукта, отверстие которой замкнуто остатком целомического эпителия. Коксальные железы открываются у основания 3-й или 5-й пары конечностей.

Нервная система паукообразных разнообразна. Будучи связанной в происхождении с брюшной нервной цепочкой кольчатых червей, у паукообразных наблюдается ее четко выраженная тенденция к концентрации.

Головной мозг имеет сложное строение. В его состав входят два отдела: передний, иннервирующий глаза, – протоцеребрум и задний – тритоцеребрум, посылающий нервы к первой паре конечностей – хелицерам. Характерный для других членистоногих (ракообразные, насекомые) промежуточный отдел мозга – дейтоцеребрум – у паукообразных отсутствует. Связано это с исчезновением у них, как и у остальных хелицерных, придатков акрона – антеннул, или усиков, которые иннервируются именно от дейтоцеребрума.

Метамерность брюшной нервной цепочки всего яснее сохраняется у скорпионов. У них имеется помимо головного мозга и окологлоточных коннективов большая ганглиозная масса в головогрудной на брюшной стороне, дающая нервы к 2–6-й парам конечностей и 7 ганглиев на протяжении брюшного отдела нервной цепочки. У сольпуг кроме сложного головогрудного ганглия на нервной цепочке сохраняется еще один узел, а у пауков уже вся цепочка слилась в головогрудный ганглий. Наконец, у сенокосцев и клещей нет даже явственного разграничения между головным мозгом и головогрудным ганглием, так что нервная система образует вокруг пищевода сплошное ганглиозное кольцо.

Очень важные для паукообразных механические, осязательные раздражения воспринимаются различно устроенными чувствительными волосками, которые особенно многочисленны на педипальпах. Специальные волоски – трихоботрии, расположенные на педипальпах, ногах и поверхности туловища, фиксируют колебания воздуха. Органы зрения представлены простыми глазами, которые имеются у большинства паукообразных. Они расположены на дорзальной поверхности головогруды и обычно их бывает несколько: 12, 8, 6, реже 2. У скорпионов, например, имеется пара срединных более крупных глаз и 2–5 пар боковых. У пауков чаще всего 8 глаз, расположенных обычно в две дуги, причем средние глаза передней дуги крупнее остальных.

Скорпионы узнают себе подобных лишь на расстоянии в 2–3 см, а некоторые пауки – за 20–30 см.

У одних органами дыхания являются легочные мешки, у других – трахеи, у третьих – и те и другие одновременно.

Только легочные мешки имеются у скорпионов, жгутоногих и у примитивных пауков. У скорпионов на брюшной поверхности 3–6-го сегментов переднебрюшия располагаются 4 пары узких щелей – дыхалец, которые ведут в легочные мешки. В полость мешка вдаются многочисленные параллельные друг другу листовидные складки, между которыми остаются узкие щелевидные пространства, в последние проникает

через дыхательную щель воздух, а в легочных листочках циркулирует гемолимфа. У большинства других паукообразных (сольпуги, сенокосцы, лжескорпионы, часть клещей) органы дыхания представлены трахеями. На 1–2-м сегментах брюшка (у сольпуг на 1-м членике груди) имеются парные дыхательные отверстия, или стигмы. От каждой стигмы внутрь тела отходит пучок длинных, тонких, слепо замкнутых на концах воздухоносных трубочек эктодермального происхождения (образуются как глубокие впячивания наружного эпителия). У лжескорпионов и клещей эти трубочки, или трахеи, устроены просто и не ветвятся, у сенокосцев они образуют побочные веточки. У некоторых мелких паукообразных, в том числе у части клещей, органы дыхания отсутствуют, и дыхание совершается через тонкие покровы.

У форм с ясно выраженной метамерией (скорпионы) сердце представляет собой длинную трубку, залегающую в переднебрюшии над кишечником и снабженную по бокам 7 парами щелевидных остий. У других паукообразных строение сердца более или менее упрощается: так, у пауков оно несколько укорочено и несет всего 3–4 пары остий, а у сенокосцев число последних сводится до 1–2 пар. Наконец, у клещей сердце в лучшем случае превращается в короткий мешочек с одной парой остий. У большинства клещей в связи с их малыми размерами сердце совершенно исчезает.

От переднего и заднего концов сердца (скорпионы) или только от переднего (пауки) отходит по сосуду – передняя и задняя аорты. Кроме того, у ряда форм от каждой камеры сердца отходит по паре боковых артерий. Концевые веточки артерий изливают гемолимфу в систему лакун, т. е. в промежутки между внутренними органами, откуда она поступает в перикардиальный участок полости тела, а затем через остии в сердце. Гемолимфа паукообразных содержит дыхательный пигмент – гемоцианин.

Паукообразные раздельнополы. Половые железы лежат в брюшке и в наиболее примитивных случаях парны. Очень часто, однако, происходит частичное слияние правой и левой гонад. Иногда у одного пола гонады еще парны, тогда как у другого слияние уже произошло. Так, у самцов скорпионов имеются два семенника (каждый в виде двух трубок, связанных перемычками), а у самок – один цельный яичник, состоящий из трех продольных трубок, соединенных поперечными спайками. У пауков в одних случаях гонады сохраняют обособленность у обоих полов, в других же у самки задние концы яичников срастаются, и получается цельная гонада. От гонад отходят всегда парные половые прото-

ки, которые у переднего конца брюшка сливаются вместе и открываются наружу половым отверстием, последнее у всех паукообразных лежит на первом сегменте брюшка. У самцов имеются различные дополнительные железы, у самок нередко развиваются семяприемники.

Большинство паукообразных откладывает яйца. Однако у многих скорпионов, лжескорпионов и у некоторых клещей наблюдается живорождение. Яйца большей частью крупные, богатые желтком.

Отряд Скорпионы. Скорпионов легко можно узнать по характерным клешневидным педипальпам, длинному сегментированному брюшку с гибким тонким заднебрюшием, заканчивающимся тельсоном.

Ядовитый аппарат скорпионов служит для умерщвления добычи и для защиты от врагов. Пара ядовитых желез находится внутри вздутого тельсона, который несет изогнутое острие. На его вершине открываются протоки ядовитых желез. Скорпион схватывает добычу педипальпами, перегибает брюшко через спину вперед и вонзает иглу в тело жертвы. Мелкие скорпионы человеку не опасны, но в литературе описан ряд смертельных случаев, особенно среди детей, от укула крупных тропических скорпионов. Днем скорпионы прячутся под корнями и в других укромных местах, ночью выходят на охоту за насекомыми. Большинство скорпионов живородящи, причем самка некоторое время носит на себе детенышей. Известно около 600 видов скорпионов.

Отряд Сольпуги. Крупные богато расчлененные паукообразные с пропельтидием, двумя грудными сегментами и 10-члениковым брюшком. Вперед выдаются мощные клешневидные хелицеры. Педипальпы похожи на ноги и участвуют в ходьбе. Дышат трахеями, открывающимися стигмами по бокам головогруды и на брюшке.

Известно до 600 видов сольпуг, обитающих в основном в странах с жарким и сухим климатом. Преимущественно ночные хищники. Укус сольпуг не ядовит, развивающееся воспаление бывает вызвано загрязнением ранки, наносимой хелицерами, в опущении которых застревают загнившие остатки пищи.

Отряд Сенокосцы. Эти паукообразные несколько напоминают пауков, но легко отличаются по расчленению тела.

Брюшко состоит из 9–10 хорошо выраженных сегментов и соединяется с головогрудью широким основанием. Хелицеры клешневидны. Тело покоится на очень длинных и тонких ногах. Дышат трахеями. Насчитывается 3200 видов.

Отряд Пауки. Чрезвычайно обильный видами (более 20 000) отряд. Пауки отличаются цельным (у громадного большинства) брюшком, со-

единенным с головогрудью узким стебельком, образованным 7-м сегментом. Хелицеры заканчиваются подвижным когтевидным члеником. Педипальпы щупальцевидны, у самцов они играют роль совокупительных органов. Имеется 1 или 2 пары легких, а у большинства пауков также пара пучков трахей. Конечности двух сегментов брюшка превращены в паутинные бородавки.

Существенным эволюционным приобретением пауков было развитие у них паутинных желез; выделяемая ими паутина играет очень важную роль в жизни этих животных.

У пауков существует несколько различных сортов паутины (сухая, влажная, клейкая, гофрированная и т. д.), служащих для различных целей – изготовления ловчей сети, жилого домика, яйцевого кокона и т. д.

Образ жизни пауков разнообразен. Они делятся на бродячих, которые ловят добычу на земле или на растениях, подстерегая и бросаясь на нее, и на сидячих, или тенетных, растягивающих паутинные сети, в которые добыча запутывается сама. Ловчая сеть или расстилается на почве при входе в норку паука, или растягивается на деревьях и кустах между ветвями. Попавшее в сеть насекомое паук оплетает паутиной, после чего начинает высасывать. Пауки, делающие норку, выстилают паутиной ее стенки, при помощи паутины устраивается откидная крышечка с шарниром, закрывающая вход в норку. Некоторые древесные пауки строят из паутины жилые трубки или гнезда, а иногда пользуются паутиновыми нитями лишь для скрепления свернутых в трубку листьев, образующих стенку убежища.

Паутина применяется пауками и для плетения кокона вокруг отложенных яиц. Самка охраняет кокон или таскает его с собой. Наконец, паутина служит иногда и для воздушных странствий. В теплые осенние дни с легким, но постоянным ветерком молодь пауков порой в большом количестве забирается на верхушки трав или на концы веток и выпускает длинную нить, подхватываемую ветром. Когда нить достигнет достаточной длины для того, чтобы вынести тяжесть паучка, последний складывает ноги, отрывается от опоры и уносится на паутине воздушными течениями.

У пауков имеется половой диморфизм, выражающийся не только в строении педипальп. Самцы обычно меньше самок. Мелкие и слабые самцы нередко поедаются самкой после спаривания, если не успевают спастись бегством. У самцов, как уже отмечалось, последний членик педипальп снабжен имеющим сложное строение придатком. Последний и представляет собой совокупительный орган. Он содержит полость,

сообщающуюся с внешней средой. Перед копуляцией самец набирает внутрь придатка семенную жидкость, выпущенную из полового отверстия, а затем переносит сперму в семяприемник самки.

Пауки в значительных количествах уничтожают насекомых-вредителей, что и определяет их полезное значение. Число вредных форм невелико.

Отряд Клещи. К этому отряду относятся мелкие, иногда микроскопически малые паукообразные с различным образом жизни. Некоторые клещи – вторичноводные животные, многие – паразиты растений и животных. Описано около 10 000 видов, среди которых много важных в практическом отношении.

Клещи обладают разнообразным расчленением тела. В этой группе прослеживается весь переход от форм, имеющих большое число свободных сегментов и тем сходных с сольпугами, к формам, расчленение которых приближается к таковому лжескорпионов, сенокосцев и пауков. Нередко тело клещей вообще не расчленено. Сегменты хелицер и педипальп обычно объединены в более или менее подвижную головку или ротовок. Хелицеры клещневидные или входят в состав сосущего ротового аппарата. Часть клещей лишена органов дыхания, но большинство дышит трахеями, которые, по-видимому, развились в разных группах клещей независимо.

В большинстве случаев осеменение самки осуществляется с помощью сперматофора. Самцы некоторых форм имеют настоящий копулятивный аппарат, который служит для введения в половые протоки самки настоящей спермы.

Из яйца выходит личинка с 3 парами ног. Она превращается в неполовозрелую нимфу, которая, как и взрослый клещ, имеет 4 пары ног. Обычно имеется несколько нимфальных стадий.

Разнообразие сегментации и других признаков дало повод некоторым зоологам разбивать клещей на 3 самостоятельных отряда. Эта точка зрения, однако, не может быть принята. Слияние сегментов тела в отделы есть проявление возрастающей интеграции организма, совершающейся независимо, но сходными путями в разных группах паукообразных (и членистоногих вообще). Поэтому не только среди клещей, но и среди других отрядов (пауков, жгутоногих и т. п.) имеются формы как с примитивным богатым расчленением, так и менее расчлененные.

Клещи приспособились к различным местам обитания. Клещи имеют серьезное практическое значение как паразиты человека, домашних животных и культурных растений, как переносчики возбудителей многих заболеваний или как вредители пищевых запасов.

Из клещей – паразитов человека – заслуживает упоминания чесоточный зудень, живущий в коже человека и различных млекопитающих. Это очень мелкие клещи – от 0,15 до 0,3 мм, сверлящие длинные ходы в роговом слое кожи. Зудень вызывает заболевание чесотку.

Другой паразитический клещ – железница угревая обитает у человека в сальных железах кожи и в волосяных сумках, вызывая появление гнойных прыщей.

Однако гораздо большее значение имеют ведущие эктопаразитический образ жизни иксодовые и аргасовые клещи, которые переносят возбудителей таких тяжелых заболеваний человека и домашних животных, как клещевые сыпные и возвратные тифы, клещевой энцефалит, туляремия, пироплазмоз крупного рогатого скота и др.

Широко распространены таежный клещ и собачий клещ, встречающийся по всей Европе. Взрослые клещи обычно заползают на траву и кустарники, откуда и нападают на людей и крупных млекопитающих.

2.7. Тип Моллюски (Mollusca)

Моллюски, или мягкотелые, образуют ясно ограниченный тип животных, ведущий начало от кольчатых червей. К моллюскам относятся главным образом водные, реже наземные животные, характеризующиеся нижеприведенными признаками.

1. Моллюски – билатерально-симметричные животные, однако у части моллюсков вследствие своеобразного смещения органов тело становится асимметричным.

2. Тело моллюсков несегментированное, лишь у ряда низших представителей обнаруживаются некоторые признаки метамерии.

3. Моллюски – вторичнополостные животные с нематамерным остаточным целомом, представленным у большинства форм околосоудочной сумкой (перикардием) и полостью гонад. Все промежутки между органами заполнены соединительной тканью.

4. Тело моллюсков, как правило, состоит из трех отделов – головы, туловища и ноги. Очень часто туловище разрастается на спинную сторону в виде внутренностного мешка. Нога – мускулистый непарный вырост брюшной стенки тела, служит для движения.

5. Основание туловища окружено большой кожной складкой – мантией. Между мантией и телом находится мантийная полость, в которой лежат жабры, некоторые органы чувств и открываются отверстия задней кишки, почек и полового аппарата. Все эти образования вместе с

почками и сердцем (расположенными в близком соседстве с мантийной полостью) называются мантийным комплексом органов.

6. На спинной стороне тела, как правило, имеется выделяемая мантией защитная раковина, чаще цельная, реже двустворчатая, или состоящая из нескольких пластинок.

7. Для большинства моллюсков характерно присутствие в глотке особого аппарата для размельчения пищи – терки (радулы).

8. Кровеносная система характеризуется наличием сердца, состоящего из желудочка и предсердий; она не замкнута, т. е. часть своего пути кровь проходит по системе не оформленных в сосуды лакун и синусов. Органы дыхания обычно представлены первичными жабрами – ктенидиями. Последние, однако, у ряда форм исчезают или замещаются органами дыхания иного происхождения.

Для выделения служат почки – видоизмененные целопродукты, сообщающиеся внутренними концами с окологерцевидной сумкой.

9. Нервная система у примитивных форм состоит из окологлоточного кольца и четырех продольных стволов; у высших форм на стволах в результате концентрации нервных клеток формируется несколько пар ганглиев. Нервная система такого типа называется разбросанно-узловой.

10. Развитие моллюсков очень похоже на таковое многощетинковых червей; у большинства дробление спирального типа, детерминированное. У низших представителей из яйца выходит трохофора, у большинства остальных – видоизмененная трохофорная личинка – парусник (велигер).

Тип Mollusca включает около 130 000 видов и подразделяется на два подтипа: Боконервные (Amphineura) и Раковинные (Conchifera).

Класс Брюхоногие моллюски (Gastropoda)

Брюхоногие, или улитки, – самый богатый представителями класс моллюсков. Первично брюхоногие моллюски – обитатели моря, но многие из них приспособились к жизни в пресных водоемах и на суше. Очень небольшое число видов ведет паразитический образ жизни. Размеры брюхоногих варьируют от 2–3 мм до нескольких десятков сантиметров.

Голова брюхоногих явно обособлена от тела, нога хорошо развита и обычно имеет широкую ползательную подошву, туловище образует кверху вырост в виде большого внутренностного мешка. Раковина состоит из одного куска, но иногда может подвергаться редукции. Характерная черта всех брюхоногих – асимметричность строения.

Асимметрия брюхоногих моллюсков выражается, во-первых, в редукции правых органов мантийного комплекса, сопровождающейся усиленным развитием их партнеров на левой стороне, и, во-вторых, внутренностный мешок закручивается спирально – эта особенность внешне ясно выражена в форме раковины.

Форма тела брюхоногих разнообразна, но большей частью тело продолговато и на спинной стороне выпукло. Голова хорошо развита. Она несет рот, 1–2 пары щупалец и пару глаз.

Нога представляет мускулистый брюшной вырост с плоской ползательной подошвой; при помощи сокращений ноги животное медленно и плавно ползет по субстрату.

У большинства видов туловище выдается над ногой в виде большого, более или менее спирально закрученного мешка. На туловище образуется по направлению книзу складка покровов, мантийная складка, под которой находится мантийная полость с расположенным в ней мантийным комплексом органов. Как складка, так и полость обычно развиты на передней и на правой стороне туловища. Мантия выделяет раковину, в большинстве случаев закрученную спирально. На начальном конце раковина слепо замкнута – это ее вершина, на другом конце имеется отверстие – устье, через которое торчат наружу голова и нога животного. Обычно спираль коническая (турбоспираль). Диаметр оборотов в соответствии с ростом животного увеличивается от вершины к устью.

Раковина брюхоногих состоит из тонкого органического наружного слоя (*periostracum*), под которым лежит фарфоровидный слой, образованный известковыми пластинками, расположенными перпендикулярно к поверхности раковины. У некоторых брюхоногих имеется еще внутренний перламутровый слой. Во всех подклассах брюхоногих нередко наблюдается редукция раковины, доходящая в отдельных случаях до полной ее атрофии.

Рот лежит на нижней стороне переднего конца головы, которая у некоторых форм вытягивается и образует так называемое рыло. Рот ведет в ротовую полость, переходящую в мускулистую глотку. Глотка содержит язык – мускулистый валик, покрытый тонкой кутикулой и несущий твердые зубцы, расположенные поперечными рядами. Кроме того, в ротовой полости на границе с глоткой лежат так называемые челюсти – местные утолщения кутикулы; они роговые, а иногда содержат отложения извести. Глотка переходит в довольно длинный пищевод, образующий у некоторых брюхоногих местное расширение, или зоб. Все описанные до сих пор части принадлежат эктодермальной передней кишке.

Начальная часть энтодермальной средней кишки образует мешковидный желудок, в который впадают протоки печени. Печень закладывается в виде парного выпячивания кишечника, но у взрослых брюхоногих в связи с их асимметрией во многих случаях представляет непарный орган; одна половина недоразвивается. Секрет печени растворяет углеводы, но, кроме того, печень обладает способностью к всасыванию пищи (подобно тонкой кишке позвоночных), а также служит для отложения в ней жира, гликогена. В желудке некоторых низших брюхоногих имеется хрустальный столбик – студенистое образование, состоящее из белков и связанных с ними ферментов – амилазы и целлюлазы. Конец столбика в щелочной среде желудка постепенно растворяется, освобождая ферменты, способствующие перевариванию углеводов.

За желудком следует тонкая кишка, делающая одну или несколько петель, но затем заворачивающаяся кпереди и переходящая в заднюю кишку. Последняя заканчивается порошицей, лежащей или на переднем конце туловища, над головой, или где-нибудь на правой стороне тела.

Большинство брюхоногих дышит жабрами. Наконец, у наземных легочных брюхоногих жаберное дыхание заменилось воздушным, и для дыхания служит легкое. Участок мантийной полости у них обособляется и открывается наружу самостоятельным отверстием. Это так называемая легочная полость, в стенках которой развиваются многочисленные кровеносные сосуды.

Положение центрального органа кровеносной системы – сердца – в теле брюхоногих моллюсков и особенности его строения неодинаковы в разных систематических группах. У всех брюхоногих сохраняется только одно – левое предсердие, тогда как правое полностью исчезает. Положение оставшегося предсердия зависит от положения жабры или легкого. Сердце обычно помещается над задней кишкой. Кроме того, оно всегда окружено перикардием, представляющим участок вторичной полости тела (целом).

Хорошо развитая артериальная система образована сосудами с обособленными стенками. У легочных моллюсков более крупные сосуды постепенно переходят в капилляры. В конце концов, однако, кровь изливается в мелкие лакуны соединительной ткани, теряет кислород и постепенно собирается в более крупные венозные лакуны, наиболее развитая из них омывает желудок, печень и гонаду. Отсюда кровь возвращается к органам дыхания (жабрам или легкому) и, окислившись, попадает непосредственно в сердце. Кровь чаще всего бесцветна и содержит амебоциты. Иногда в крови имеется вещество, близкое к гемоглобину.

Нервная система брюхоногих хорошо развита. Над глоткой расположены два церебральных ганглия. В ноге pedalные стволы концентрируются в передней части в два pedalных ганглия, соединенных под глоткой pedalной комиссурой. Кроме того, они связаны с церебральными ганглиями двумя продольными перемычками.

Для осязания служат головные щупальца, края мантии и некоторые другие места. Кроме того, имеются органы химического чувства. Передняя пара головных щупалец, называемых губными, тоже, по-видимому, служит для восприятия химических раздражений, исполняя роль органов вкуса и обоняния.

Органы равновесия в виде пары статоцистов имеются у всех брюхоногих. Это обыкновенно два замкнутых пузырька, эпителий которых состоит из мерцательных и чувствительных клеток; последние иногда образуют на стенке пузырька особое скопление – «слуховое пятно». В жидкости, заполняющей пузырек, плавают от 1 до 100 конкреций углекислой извести – статолитов, которые играют роль слуховых камешков.

Одна пара глаз имеется почти у всех брюхоногих; они лежат на голове у основания, а иногда на вершине задней пары щупалец, соответственно часто обозначаемых как глазные. Сложность строения глаз варьирует от простых ямок до глазных пузырей с хрусталиком и стекловидным телом.

Выделительная система брюхоногих состоит из пары почек типа целомодуктов, из которых чаще сохраняется лишь одна левая. Одним концом почки посредством ресничной воронки сообщаются с перикардием, т. е. с участком целома, другим – открываются в мантийную полость сбоку от порошицы. Две почки имеются только у низших представителей подкласса Prosobranchia, но одна из них развита слабее другой.

Половая система обнаруживает у брюхоногих большие вариации (переднежаберные обычно раздельнополы, легочные и заднежаберные – гермафродиты). Низшие брюхоногие не имеют специальных половых протоков, и половая железа открывается у них в правую почку.

Половая железа всегда одна. Самец имеет семяпровод, открывающийся наружу близ переднего конца тела на правой стороне. Либо у самого отверстия, либо впереди него на голове помещается мускулистый вырост – совокушительный орган. У самки яйцевод может образовывать местное расширение – матку, а также семяприемник.

Среди примитивных брюхоногих встречаются формы, обладающие наружным оплодотворением, у большинства же форм оплодотворение внутреннее.

У большинства представителей из яйца выходит сразу парусник. Парусник часто характеризуется развитием на предротовом отделе тела 2–4 боковых лопастей, окаймленных предротовым венчиком ресниц.

Лопастии образуют мерцательный парус, от которого и сама личинка получила свое наименование.

Практическое значение брюхоногих по сравнению с другими моллюсками (пластинчатожаберными и особенно головоногими) не очень велико.

В ряде европейских стран употребляется в пищу виноградная улитка, которую для этой цели разводят в специальных улитковых хозяйствах. Съедобны и многие морские.

Вредное значение для сельского хозяйства имеют некоторые наземные формы, а именно слизни, или слизняки.

Велико отрицательное значение брюхоногих как первых промежуточных хозяев трематод, среди которых имеется много возбудителей опасных заболеваний человека и животных.

Класс Двустворчатые моллюски (*Bivalvia*)

Пластинчатожаберные образуют большой класс (около 20 000 видов) морских и пресноводных моллюсков с двустворчатой раковиной, одевающей тело с боков. Характерная особенность их – редукция головы. У большинства представителей имеется пара ктенидиев, превращенных в большие пластинчатые жабры.

Тело чаще всего продолговатое, более или менее сплюснутое с боков и билатерально симметричное. Голова редуцирована, так что тело состоит из туловища и ноги. На переднем конце туловища лежит рот, на заднем – порошица. Между ними на брюшной стороне туловища выдается нога.

Тело покрыто мантией; последняя свешивается с боков в виде двух больших мантийных складок. Между складками и телом остается полость – мантийная, в которой помещаются нога и жабры. На спине мантийные складки переходят одна в другую, а на передней, брюшной и задней сторонах обычно заканчиваются свободным краем, на котором иногда могут развиваться маленькие щупальца и даже глаза.

Нередко, однако, края обеих складок могут на известном протяжении сростаться, образуя при этом от 2 до 4 отверстий, через которые мантийная полость сообщается с внешней средой. Чаще всего срастание происходит по заднему краю мантии в двух участках, в результате чего

общая мантийная щель распадается на три отверстия: два небольших задних и одно большое, ограниченное передними и брюшными участками мантийных складок. Нижнее из двух задних отверстий служит для введения в мантийную полость воды, содержащей пищевые частицы и служащей для дыхания, и называется вводным сифоном, верхнее – для выведения из нее воды и экскрементов – это выводной сифон. Большое переднебрюшное отверстие позволяет ноге высовываться из мантийной полости наружу. У форм, глубоко зарывающихся в ил или песок, края вводного и выводного сифонов часто вытягиваются в длинные мускулистые трубки. Выдаваясь над поверхностью грунта, они обеспечивают доступ свежей воды в мантийную полость.

На спинной стороне тела створки связаны между собой, во-первых, лигаментом, во-вторых, замком. Лигамент состоит из эластичного вещества и соединяет обе створки в виде короткой поперечной ленты. Наружный слой лигамента непосредственно переходит в таковой створок, так что раковина, в строгом смысле слова, состоит из одного куска, перетянутого и перегнутого на спине. Вследствие своей эластичности лигамент держит обе створки полуоткрытыми.

Замком называется соединение створок при помощи зубовидных отростков (зубов) спинного края, входящих в углубления противоположной створки. Для захлопывания раковины служат замыкательные мышцы, которых бывает две или одна. Наружный тонкий слой раковины, или периостракум, состоит из органического вещества, конхиолина, и нередко стирается на выпуклых частях створки (у макушки). Под ним залегает призматический, или фарфоровидный, слой, состоящий из тесно прилегающих друг к другу призмочек углекислой извести, поставленных перпендикулярно поверхности раковины. Этот слой обладает значительной толщиной. Самый внутренний слой, перламутровый, образуется тончайшими, лежащими в несколько слоев известковыми листочками, между которыми залегают столь же тонкие прослойки конхиолина. В перламутре имеет место интерференция световых лучей; вследствие этого перламутр блестит и переливается разными цветами. Перламутровый слой подстилается эпителием мантии, который и выделяет раковину.

Рот расположен на переднем конце тела над основанием ноги. По бокам рта имеются 2 пары длинных треугольных ротовых лопастей. Они покрыты ресничками, подгоняющими пищевые частицы к ротовому отверстию. Редукция головы вызывает атрофию тех частей кишечника, которые у прочих моллюсков помещаются в голове, а именно глотки, терки, челюстей и слюнных желез.

Рот ведет прямо в короткий пищевод, который открывается в мешковидный желудок. Недалеко от места впадения пищевода, но более вентрально, от желудка отходит средняя кишка. В заднюю часть желудка открывается отверстие слепого мешковидного выроста, в полости которого формируется прозрачный студенистый стержень – кристаллический стебелек. Он состоит из мукопротеинов и ферментов (амилазы, гликогеназы и др.). Свободным концом стебелек вдавливается в просвет желудка, где постепенно растворяется, высвобождая пищеварительные ферменты, которые и обеспечивают первичную обработку пищи. По бокам желудка помещается парная, хорошо развитая печень, состоящая из множества мелких долек и впадающая своими протоками в желудок. Средняя кишка спускается от желудка в основание ноги, делает несколько изгибов и затем направляется по спинной стороне туловища к его заднему концу. Она переходит в заднюю кишку, которая обычно пронизывает желудочек сердца и заканчивается порошицей над задней замыкательной мышцей.

Нервная система состоит из 3 пар ганглиев. Цереброплевральные ганглии представляют продукт слияния двух пар узлов; это доказывается тем, что у примитивных *Protobranchia* плевральные узлы еще несколько обособлены от церебральных. Цереброплевральные узлы соединяются над глоткой тонкой церебральной комиссурой. В ноге залегает пара педальных ганглиев, которые соединяются с цереброплевральными посредством двух длинных коннективов.

Органы чувств развиты слабо, чему, по-видимому, служит причиной малоподвижный роющий образ жизни.

Органы дыхания представлены жабрами.

Сердце пластинчатожаберных помещается на спинной стороне тела и лежит в тонкостенной околосердечной сумке (перикардии).

У прочих пластинчатожаберных оба зачатка сливаются и образуют непарное сердце, состоящее из желудочка и двух предсердий. От желудочка берут начало два мощных артериальных сосуда – передняя и задняя аорты. Передняя аорта идет над кишкой вперед и отдает от себя артерии к внутренностям, ноге и передней части мантии. Задняя аорта следует назад под кишечником и вскоре распадается на две задние мантийные артерии. Из артерий кровь попадает в систему лакун в соединительной ткани и, наконец, собирается в большую продольную венозную лауну, лежащую под перикардием. Из лакуны кровь направляется в проходящий вдоль основания каждой жабры приносящий жаберный сосуд, проникает отсюда в жаберные нити, окисляется и возвращается в

выносящий жаберный сосуд, проходящий параллельно приносящему. Выносящие жаберные сосуды сообщаются с предсердиями сердца, из которых кровь проходит в желудочек.

Выделительная система состоит из пары почек, которые лежат в задней половине тела по бокам и несколько ниже кишки. Они имеют вид двух обширных трубчатых мешков с железистыми стенками. Каждый мешок сложен по длине вдвое так, что принимает V-образную форму с углом, обращенным назад. Обе передние ветви заканчиваются отверстиями; одним из них почка сообщается с перикардием, а другим – с мантийной полостью.

В громадном большинстве раздельнополы. Половые железы парны и залегают в переднем отделе туловища, заходя и в основание ноги. Они имеют вид двух дольчатых, гроздевидных образований.

У большинства пластинчатожаберных, однако, дифференцируются специальные яйцеводы или семяпроводы, открывающиеся наружу по бокам основания ноги, рядом с отверстиями почек.

Оплодотворение чаще всего наружное. Дробление идет приблизительно так же, как и у *Gastropoda*, в результате получается личинка трохофорного типа. В дальнейшем развитие интересно тем, что раковина закладывается на спине трохофоры сначала в виде цельной пластинки, которая лишь позднее перегибается по срединной линии и становится двустворчатой, причем место перегиба сохраняется в виде лигамента.

Трохофора в результате ряда изменений превращается в характерную для многих моллюсков личинку – парусник (велигер). После некоторого периода планктонной жизни парусник оседает на дно, причем часто прикрепляется биссусовой нитью, теряет парус и постепенно превращается в молодого моллюска.

Класс Головоногие моллюски (*Cephalopoda*)

Класс Головоногие включает около 700 живущих в морях видов наиболее сложно организованных, крупных, а иногда даже очень крупных (до 18 м) моллюсков. Это свободноплавающие, реже ползающие, очень подвижные хищники, преимущественно обитающие в теплых морях. Тело их билатерально симметрично, с резким разделением на голову и туловище. Нога превращена в щупальца, или руки, которые вторично сместились на голову и окружают ротовое отверстие. Другая часть ноги представлена так называемой воронкой, лежащей на брюшной стороне у входа в мантийную полость. Раковина у примитивных

форм наружная, многокамерная, у высших представителей – внутренняя, часто более или менее редуцированная. Нервная система и органы чувств достигают большого совершенства.

Голова несет на переднем конце рот, окруженный щупальцами.

По бокам головы расположена пара очень крупных глаз. Туловище со всех сторон одето мантией. На спине она образует покровы самого туловища; на брюшной стороне она отделена от туловища мантийной полостью. На месте перехода туловища в голову мантийная полость сообщается щелевидным брюшным отверстием с внешней средой.

Для замыкания брюшной щели у высших головоногих есть особое приспособление в виде пары полулунных ямок на брюшной стороне туловища, соответственно которым на внутренней поверхности мантии лежат два твердых, укрепленных хрящом бугра, или запонки. Действием мантийных мышц мантия прижимается к туловищу, запонки входят в полулунные ямки и как бы пристегивают мантию к телу, закрывая этим брюшную щель. По бокам тела нередко образуются кожные складки, поддерживающие тело в равновесии и служащие плавниками.

В мантийной полости на брюшной стороне тела открывается порошица, по бокам ее расположены половые и почечные отверстия и ктенидии.

Раковина большей частью рудиментарна.

Кожа головоногих состоит из однослойного цилиндрического эпителия и подстилающего его слоя соединительной ткани. Cephalopoda свойственна замечательная по скорости и резкости смена окраски, которая находится под контролем нервной системы. Смену цветов вызывает изменение формы многочисленных пигментных клеток, или хроматофоров, залегающих в соединительнотканном слое кожи.

Интересно, что кроме наружного скелета или раковины у головоногих есть еще особый внутренний скелет, служащий главным образом для защиты центральной нервной системы. Он образован хрящом, сходным с таковым позвоночных. Хрящ в виде широкого кольца охватывает головное скопление ганглиев, образуя головную хрящевую капсулу, которая дает от себя выросты, окружающие глаза и статоцисты. Кроме того, опорные хрящи развиты в запонках, в основании щупалец, внутри плавников. Как видно из описания, головная капсула в физиологическом отношении соответствует черепу позвоночных.

Пищеварительный канал устроен очень сложно. Рот лежит в центре венца щупалец и ведет в сильно развитую мускулистую глотку. В глотке имеется язык с радулой, но терка играет в захвате и размельчении

пищи второстепенную роль. Главное значение имеют две толстые роговые челюсти – спинная и брюшная, загнутые крючковидно и похожие на клюв попугая. В глоткупадают протоки одной или двух пар слюнных желез. Секрет их содержит ряд гидролитических ферментов, обеспечивающих расщепление полисахаридов и белков. Выделения задней пары желез ядовиты. Длинный пищевод нередко образует расширение, зоб. Пищевод переходит в мускулистый мешковидный желудок, занимающий заднюю часть пищеварительного комплекса. От той же передней стороны желудка, куда впадает пищевод, начинается тонкая кишка, которая направляется вперед. Она ведет к порошице, лежащей на особом сопочке на брюшной стороне туловища (внутри мантийной полости).

В желудок впадают протоки двухлопастной, реже простой, печени, секрет которой содержит широкий спектр пищеварительных ферментов. Печеночные протоки большей частью усажены многочисленными небольшими железистыми придатками, выделяющими ферменты, гидролизующие полисахариды. Эти придатки называются поджелудочной железой. Как видно, печень и поджелудочная железа головоногих отнюдь не соответствуют в точности одноименным образованиям у позвоночных. В заднюю кишку, перед самой порошицей, открывается проток так называемого чернильного мешка. Это большая грушевидная железа, выделяющая черную, как чернила, жидкость. Несколько капель этого секрета достаточно, чтобы замутить большое количество воды, выбрасывая жидкость через порошицу, а далее через отверстие воронки наружу. Все головоногие – хищники; они нападают на различных ракообразных, а иногда и на рыб, которых схватывают щупальцами и убивают челюстями и ядом слюнных желез.

Нервная система головоногих достигает высокой сложности строения. Ганглии ее велики и образуют общую окологлоточную нервную массу. Лишь на разрезах можно различить состав этой массы из нескольких ганглиев: ясно различимы парный церебральный ганглий и большой висцеральный. Что касается пары педалных ганглиев, то характерно подразделение каждого из них на два нервных узла: брахиальный, или ганглий щупалец, и инфундибулярный, или ганглий воронки.

От заднего отдела ганглиозной массы отходят два крупных мантийных нерва, которые образуют на внутренней поверхности мантии, по бокам в передней части туловища два больших звездчатых ганглия.

Органами чувств головоногие снабжены богато. Острота обоняния довольно велика. Это показывают опыты над ослепленными осьминогами, которые чувствуют положенную в аквариум рыбу на расстоянии 1,5 м.

Имеется пара статоцистов, заключенных внутри хрящевой головной капсулы. Удаление их ведет к утрате способности ориентироваться в пространстве.

Жабры двоякоперистые, свободными концами направлены вперед. Обмен воды в мантийной полости обеспечивается сокращением мантийных мышц и деятельностью воронки.

Сердце всех головоногих состоит из одного желудочка, в который открываются с боков два или четыре предсердия. От переднего и заднего концов желудочка отходят две аорты: головная и внутренностная.

Головная аорта идет рядом с пищеводом и дает ветви к голове и щупальцам. Внутренностная снабжает кровью кишечник и половые органы. Артерии разбиваются на сеть капилляров, из которых берут начало вены. Вены рук собираются в голове в одну кольцевую вену, от которой рядом с головной аортой, но назад, идет крупная головная вена. Головная вена делится на заднем конце на 2 или 4 (смотря по числу жабр) приносящих жаберных сосуда (полые вены), которые принимают еще кровь из мантии и несут венозную кровь к жабрам. Перед вступлением в жабры они образуют сократимые мускулистые расширения, так называемые венозные (жаберные) сердца, которые ритмическими сокращениями способствуют поступлению крови в жабры. Кровь окисляется в капиллярах жабр и затем по уносящим сосудам изливается в предсердия сердца. Капилляры вен и артерий в коже и мышцах непосредственно переходят друг в друга, лишь в некоторых местах между ними остаются лакунарные пространства, что делает кровеносную систему головоногих почти замкнутой. Кровь содержит гемоцианин – богатое медью соединение, физиологически соответствующее гемоглобину крови позвоночных; на воздухе синее.

Выделительная система состоит из четырех или двух почек. Наружные отверстия их лежат по бокам порошицы, на особых сосочках, внутренние концы почек открываются, как всегда, в перикардиальный отдел целома. Почки представляют собой обширные мешки.

Головоногие моллюски раздельнополы, иногда с резким половым диморфизмом. Половая железа непарная и залегает в задней части туловища, в половом участке целома. Половые клетки скапливаются в целома и выводятся через половые протоки. Протоки первично парны, хотя у многих головоногих остается только левый проток.

Оплодотворение чаще всего происходит в мантийной полости самки. Роль копулятивного органа играет одно из щупалец, у самцов оно более

или менее сильно отличается от остальных иным развитием присосок и по присутствию на нем специального ложкообразного придатка. При помощи этого щупальца самец вводит сперматофоры в мантийную полость самки.

Головоногие – нередко весьма крупные животные. Самые мелкие из них измеряются несколькими сантиметрами, но на больших глубинах водятся настоящие гиганты.

Многие головоногие служат предметом промысла. Каракатицы, кальмары и осьминоги употребляются в пищу в свежем, сушеном и консервированном виде. Их мясо по калорийности и вкусовым качествам не уступает говядине. Используется и секрет чернильного мешка каракатиц и кальмаров. После высушивания и обработки едким калием осадок секрета дает акварельную краску сепию. Из этого же осадка готовят и натуральную китайскую тушь.

2.8. Тип Иглокожие (Echinodermata)

Иглокожие – обширная, около 5000 видов, группа морских донных животных, большей частью свободноподвижных, реже прикрепленных ко дну посредством особого стебелька.

Тип Echinodermata характеризуется нижеприведенными признаками.

1. Иглокожие обладают радиальной и притом обычно пятилучевой симметрией, однако их предки были билатерально симметричными животными.

2. В подкожном соединительном слое иглокожих развивается скелет из известковых пластинок с торчащими на поверхности тела шипами и иглами.

3. Внутренние органы лежат в обширной полости тела (целоме). Одной из наиболее оригинальных черт строения иглокожих следует считать сложную дифференциацию части целома на ряд систем, в том числе образование за счет целома амбулакральной (воднососудистой) системы органов движения.

4. Имеется кровеносная система; органы дыхания слабо развиты или отсутствуют; специальных органов выделения нет.

5. Нервная система примитивна и частью залегает непосредственно в толще кожного эпителия или в эпителии участков стенки тела, впятившихся внутрь.

6. Иглокожие раздельнополы. Яйца испытывают полное радиальное дробление. В развитии иглокожих имеется характерная личинка дилеврула, испытывающая сложный метаморфоз.

Класс Морские звезды (Asteroidea)

Морские звезды встречаются на разных глубинах; одни виды живут на глубинах в тысячи метров, другие у самых берегов, оставаясь иногда во время отлива по нескольку часов без воды. Звезды во многих отношениях выносливы, но (подобно другим иглокожим) крайне чувствительны к степени солености воды, нуждаясь в воде нормальной океанической солености (около 3 ‰). Поэтому они отсутствуют в Черном и Балтийском морях.

Звезды могут достигать больших размеров, до 70 см и более от конца одного луча до конца луча, ему противоположного; нередко ярко и пестро окрашены. Число видов – более 1700.

Тело морских звезд имеет вид пятилучевой звезды, в которой различают центральный диск и пять лучей, или рук. Однако встречаются звезды, имеющие больше пяти лучей: с шестью или же с девятью, одиннадцатью, тринадцатью лучами и более. Особенно большое число лучей (более 30) имеют звезды семейства Brisingidae.

Для удобства ориентировки в теле иглокожих различают, во-первых, линии, идущие от центра к концу лучей, называемые радиусами или радиальными линиями; во-вторых, линии, заканчивающиеся на краю диска между соседними лучами, которые обозначаются как интеррадиусы.

Тело звезды сплющено по направлению оси симметрии. В центре одной из плоских сторон помещается рот (оральная сторона), в центре другой – порошица (аборальная сторона). Животное ползает по дну ртом книзу. Ползание совершается при помощи особых отростков, амбулакральных ножек, расположенных на дне амбулакральной борозды на нижней (оральной) стороне каждого луча.

Стенка тела состоит из однослойного, обычно ресничного эпителия и слоя подстилающей его соединительной ткани; под соединительной тканью залегает перитониальный эпителий, ограничивающий вторичную полость тела, или целом, в котором помещаются все внутренности.

В подкожной соединительной ткани развивается известковый скелет сначала в виде микроскопических телец, которые позднее сливаются в более крупные и правильно расположенные пластинки. Скелет сильнее развит на ротовой, оральной, стороне тела. В каждом луче имеются два ряда амбулакральных пластинок, которые соединены между собой парно и прикрывают, наподобие двускатной кровли, амбулакральную борозду ротовой (оральной) стороны. Соседние пары амбулакральных

пластинок соединены подвижно при помощи мышц. Кнаружи от амбулакальных с каждой стороны луча имеется по ряду адамбулакальных пластинок, а над последними, на боковой стороне луча, по 1–2 ряда краевых, или маргинальных, пластинок.

Скелет аборальной стороны представлен большей частью лишь многочисленными узкими известковыми перекладинами. Среди них в одном из интеррадиусов диска выделяется довольно крупная, иногда иначе окрашенная, чем остальной диск, мадрепоровая пластинка, пронизанная многочисленными мелкими отверстиями. От поверхности скелетных пластинок отходят шипы, небольшие известковые иглы и т. д. У некоторых звезд короткие изогнутые известковые иглы могут соединяться наподобие двух половин ножниц и образовывать так называемые педицеллярии. Педицеллярии раскрываются и захлопываются при помощи системы особых мышц. Все мышцы у иглокожих гладкие.

Пищеварительная система начинается в центре оральной стороны диска ртом, который окружен мягкой кольцевой губой. Особые органы захвата и размельчения пищи отсутствуют. Рот сообщается при помощи короткого пищевода с большим складчатым мешковидным желудком, занимающим внутренность диска. Желудок переходит в короткую и узкую заднюю кишку (часто с особой ректальной железкой), открывающуюся в центре аборальной стороны диска. У некоторых звезд порошица отсутствует, и задняя кишка замкнута слепо. От желудка в целомы лучей отходят 5 пар длинных слепых выпячиваний, усаженных боковыми выростами. Это печеночные мешки, в изобилии выделяющие пищеварительный сок. Звезды – большие хищницы. Они питаются различными беспозвоночными, но главным образом нападают на малоподвижные формы, например на двустворчатых моллюсков, морских ежей и т. п.

Нервная система примитивна. Она залегает почти целиком в наружном эпителии. Главная часть центральной нервной системы состоит из околоротового эпителиального утолщения, или нервного кольца, и из отходящих от него пяти радиальных нервов, располагающихся на дне амбулакальной борозды. Нервы доходят до конца лучей. Глубже, под этой поверхностной нервной системой, в каждом луче проходит еще двойной, более слабый глубокий радиальный нерв. Кроме того, в перитонеальном эпителии аборальной стороны диска залегает слабо развитое аборальное нервное кольцо, посылающее от себя 5 нервов по аборальной стороне лучей. Поверхностная нервная система имеет преиму-

щественно чувствительный характер, тогда как обе глубокие – преимущественно двигательный характер. Околоротовое кольцо является координирующим центром, управляющим движениями всех лучей.

Органами осязания служат амбулакральные ножки, а также пять коротких щупалец на концах лучей. У основания щупалец лежит поперечный щупалец; глазки устроены просто, по типу глазных ямок и способны определять только степень яркости света.

Амбулакральная система играет некоторую роль и в дыхании звезд, но главными органами дыхания служат кожные жабры. Это короткие тонкостенные выпячивания стенки тела, в которые заходит продолжение целома. Они имеются главным образом на аборальной стороне животного, а также по бокам амбулакральной борозды.

Через стенки жабр кислород, растворенный в морской воде, диффундирует в целомическую жидкость. Последняя прозрачна, бесцветна и содержит многочисленные амебоидные клетки.

Внутри перегородки, залегающей в перигемальных каналах, помещаются лакуны кровеносной системы. Они объединяются околоротовым кольцом. Кроме того, имеется и аборальное кровеносное кольцо, связанное посредством так называемого осевого органа с околоротовым.

Специальные органы выделения отсутствуют. Значительная часть образующихся в теле продуктов обмена веществ выводится наружу при помощи амебоидных клеток, рассеянных в жидкости, наполняющей все полости тела. Запас амебоидных клеток в организме необходимо постоянно пополнять. Для этой цели служат особые лимфатические органы: тидемановы железы и осевой орган.

Половая система устроена просто. *Asteroidea* раздельнополы. Половые железы имеют вид ветвистых гроздевидных мешочков, залегающих попарно в основании лучей и открывающихся наружу при помощи коротких каналов между лучами. Половые продукты выводятся в окружающую воду, где и происходит оплодотворение.

Морские звезды обладают высокоразвитой способностью к регенерации. На месте оторванного луча вырастает новый. Отрезанный луч некоторых звезд способен восстановить на поврежденном конце новую звезду.

Раздел 3. ХОРДОВЫЕ (Chordata)

Это высший подтип хордовых, к нему принадлежит подавляющее большинство хордовых животных. Позвоночные отличаются более высокой организацией, чем бесчерепные и личиночнохордовые. Среди них нет видов, ведущих сидячий образ жизни. Они активны – разыскивают и захватывают пищу, спасаются от врагов, ищут себе пару. Увеличение подвижности предопределило интенсификацию обмена веществ и, как следствие, усложнение общего уровня организации, в частности, усложнение центральной нервной системы, ее разделение на спинной и головной мозг, состоящий из пяти отделов. Характерно также наличие сердца, расположенного на брюшной стороне тела под кишечной трубкой. Название подтипа связано с замещением хорды сегментированным хрящевым или костным осевым скелетом – позвоночником.

Позвоночные животные широко распространены по земному шару. Многие позвоночные имеют большое хозяйственное значение. Подтип Позвоночные (Vertebrata) включает следующие систематические группы:

- раздел Бесчелюстные – Agnatha;
- надкласс Бесчелюстные – Agnatha;
- класс Круглоротые – Cyclostomata;
- раздел Челюстноротые – Gnathostomata;
- надкласс Рыбы – Pisces;
- класс Хрящевые рыбы – Chondrichthyes;
- класс Костные рыбы – Osteichthyes;
- надкласс Четвероногие, или Наземные позвоночные – Tetrapoda;
- класс Земноводные, или Амфибии – Amphibia;
- класс Пресмыкающиеся, или Рептилии – Reptilia;
- класс Птицы – Aves;
- класс Млекопитающие – Mammalia.

Форма тела позвоночных разнообразна. В теле различают голову, шею, туловище, хвост и конечности. Но у первичноводных видов шейный отдел отсутствует. У некоторых нет парных конечностей – отсутствие их бывает либо первичным, либо объясняется редукцией. Размеры позвоночных колеблются от нескольких миллиметров (некоторые рыбы) до 33 м (отдельные виды китов).

Покровы позвоночных образованы кожей, состоящей из двух слоев: наружного – эпидермиса и внутреннего – дермы. Эпидермис представлен многослойным эпителием. У круглоротых, рыб и личинок земноводных,

жизнь которых тесно связана с водной средой, в эпидермисе залегает много железистых клеток, выделяющих слизь, облегчающую движение животного в воде. У наземных позвоночных – пресмыкающихся, птиц и млекопитающих – наружные слои клеток эпидермиса ороговевают. На их коже обычно образуются различные роговые производные – роговая чешуя, роговые щитки, перья, волосы и др. Дерма кожи состоит из волокнистой соединительной ткани. В ней образуются костная чешуя (у рыб), костные щитки и кожные (накладные) кости. В коже позвоночных залегают различные по строению и функциям железы (слизистые, потовые, сальные и др.).

У позвоночных первичной опорной структурой служит хорда. Но у взрослых особей хорда в той или иной степени замещается позвонником, образованным отдельными позвонками. У миног (круглоротые) хорда полностью сохраняется в течение всей жизни животного, но в соединительнотканной оболочке ее и лежащего над ней спинного мозга развиваются метамерно расположенные парные хрящи, защищающие спинной мозг. Хорошо сохраняется хорда в течение всей жизни у осетровых рыб, но у них вокруг хорды образуются верхние и нижние хрящевые дуги позвонков. У костистых рыб в процессе онтогенеза хорда в значительной степени вытесняется позвонником, образованным метамерно расположенными двояковогнутыми позвонками. Между позвонками сохраняются четкообразные или линзообразные остатки хорды. У взрослых наземных позвоночных двояковогнутые позвонки встречаются редко, и хорда сохраняется во взрослом состоянии лишь в виде незначительных остатков между позвонками. Отдельный позвонок обычно имеет тело, верхнюю дугу (через канал которой проходит спинной мозг) и нижнюю дугу.

Череп позвоночных животных бывает хрящевым, костно-хрящевым или костным.

3.1. Подтип Личиночордовые (Urochordata)

Известно около 1500 видов личиночордовых. Все они морские животные. Большая их часть во взрослом состоянии ведет сидячий образ жизни, прочно прикрепляясь к субстрату; некоторые живут в толще воды, перемещаясь течениями. Для личиночордовых характерно также то, что их тело заключено в оболочку, образованную веществами, близкими к клетчатке. В отличие от подавляющего большинства других хордовых личиночордовые – гермафродиты. Некоторые из них способны размножаться и бесполом путем, образуя почки.

Класс Асцидии (Ascidiae)

Асцидии – самая многочисленная группа личиночнохордовых. Это примитивные хордовые животные, которые на личиночной стадии развития имеют все характерные для типа Chordata черты строения. При переходе во взрослое состояние они утрачивают хорду, центральная нервная система из нервной трубки превращается в компактный нервный узел (лишь аппендикулярии сохраняют хорду и нервную трубку в течение всей жизни). Упрощение организма с возрастом у этих животных связано с переходом от подвижного существования личинки к неподвижному – взрослых особей (регрессивный метаморфоз). Большинство асцидий обитает на дне морей, прирастая к камням и другим подводным предметам. Некоторые образуют колонии, пассивно плавающие в водах океана. Тело асцидий гладкое или бугристое. На верхнем конце его выдается короткий ротовой сифон с ротовым отверстием, у некоторых видов оно окружено щупальцами. Сбоку от ротового сифона расположен выводной (клоакальный) сифон. При раздражении тело асцидий может сжиматься, а сифоны – втягиваться.

Снаружи тело асцидий одето толстой плотной оболочкой – туникой. Туника нередко имеет яркую окраску. Скелет у взрослых особей редуцируется. Пищеварительная система начинается ротовым сифоном, ведущим в обширную глотку, стенки которой пронизаны многочисленными мелкими отверстиями – жаберными щелями. Через жаберные щели вода поступает в околожаберную полость и выводится наружу через клоакальный сифон. Ток воды через глотку вызывается колебаниями особой вибрирующей пластинки, расположенной в глотке, и движением ресничек мерцательного эпителия, выстилающего глотку. Вместе с водой в глотку попадают различные пищевые частицы, которые оседают на ее дно, где имеется эндостиль (как у ланцетника). Далее пища следует в пищевод, затем в мешковидный желудок и далее в короткую кишку, открывающуюся в околожаберную полость. Непереваренные остатки пищи с током воды выносятся через клоакальный сифон наружу.

Кровеносная система незамкнутая. От мешковидного сердца отходят два сосуда, один из которых (жаберный) ветвится в межжаберных перегородках глотки, где и происходит газообмен, другой (кишечный) идет к внутренним органам. Из этих сосудов кровь изливается в полости между органами, омывая их. Сердце работает маятникообразно – вначале гонит кровь по жаберному сосуду, затем в обратном направлении к внутренним органам.

Органы выделения у асцидии отсутствуют.

Асцидии – гермафродиты, но самооплодотворения у них не происходит, так как яйцеклетки и спермий созревают в разное время.

3.2. Подтип Бесчерепные (Acrania)

Бесчерепные – мелкие морские, преимущественно донные животные (около 30 видов), сохраняющие все основные признаки типа в течение всей жизни (осевой скелет в виде хорды, нервная система в виде недифференцированной нервной трубки и глотка с жаберными щелями). Их организация – это как бы схема строения хордового животного.

Класс Ланцетники (Lanceolatus)

Головохордовые – это единственный класс бесчерепных. К числу представителей этого класса относятся ланцетники. Наиболее обычным и хорошо изученным является европейский ланцетник (*Amphioxus lanceolatus*), обитающий в Черном море. Это небольшое животное (длиной до 8 см) обитает на мелководье морей; обычно он лежит на грунте или зарывается в песок, выставив наружу передний отдел тела. Ланцетники питаются мелкими пищевыми частицами, находящимися в воде и оседающими на дно. Таким образом, ланцетники являются хорошими биофильтраторами.

Форма тела ланцетника вытянутая, сжатая с боков, заостренная спереди и сзади. По спине тянется невысокая продольная складка кожи – спинной плавник, переходящий в хвостовой плавник характерной копьевидной формы. Парных конечностей нет.

Кожа голая, покрыта слизью. Эпидермис однослойный, в нем располагаются одноклеточные кожные железы. Под эпидермисом находится соединительнотканная дерма.

Скелет представлен хордой, тянущейся вдоль всего тела. Хорда и лежащая над ней нервная трубка окружены соединительнотканной оболочкой. Соединительнотканные образования располагаются в основании плавников, между мышечными сегментами.

Мускулатура тянется лентами по обе стороны тела. Эти мускульные ленты метамерно разделены тонкими соединительнотканными перегородками (миосептами) на ряд мышечных сегментов (миомеров).

Центральная нервная система имеет вид трубки с полостью (невроцелем), образующей в передней части расширение – зачаток желудочка головного мозга. От центральной нервной системы попарно отходят

спинные – двигательно-чувствительные и брюшные – двигательные нервы, которые не соединяются в общие смешанные нервы, как у позвоночных животных.

Органы чувств примитивные. Околоротовые щупальца и вся поверхность тела выполняют осязательную функцию. На переднем конце тела находится обонятельная ямка. На ранних стадиях развития невроцель сообщается отверстием с внешней средой: позже это отверстие зарастает, превращаясь в обонятельную ямку. По всей длине нервной трубки, в области невроцеля располагаются светочувствительные органы – глазки Гессе, состоящие из пигментной и светочувствительной клеток. Органов слуха нет.

Питание и дыхание пассивное. Пищеварительная система начинается предротовой воронкой, окруженной щупальцами. На дне ее расположен рот, ведущий в обширную глотку, переходящую в кишечник. Длина глотки может быть более половины длины кишечника. Кишечник тянется без изгибов и заметных расширений от глотки до анального отверстия. От брюшной стороны кишечника сразу за глоткой отходит печеночный вырост, который выполняет роль печени и поджелудочной железы. В глотке ланцетника имеется эндостиль, обеспечивающий улавливание пищи и поступление ее в кишечник. Эндостиль – это продольный желобок, выстланный ресничным эпителием и железистыми клетками, который тянется по дну глотки. Он огибает рот с двух сторон и по спинной стороне глотки впадает в кишечник. С помощью щупалец и ресничного эпителия в глотке ланцетник создает ток воды, которая поступает через рот и приносит взвешенные пищевые частицы, оседающие на дно глотки, и через жаберные щели выводится наружу. Осевшие частицы ослизняются и движением ресничек сначала подаются вперед, а затем по спинной борозде глотки попадают в кишечник.

Глотка велика и пронизана многочисленными (около 100 пар) косо расположенными жаберными щелями. Они открываются в околожаберную полость, которая образуется у эмбриона путем срастания по средней линии брюха двух боковых складок кожи. Из околожаберной полости вода выводится наружу через непарное отверстие (атриопор) на брюшной стороне тела.

Кровеносная система замкнутая. Имеется один круг кровообращения. Кровь бесцветная и содержит незначительное количество кровяных клеток. Сердце отсутствует, а кровь движется благодаря пульсации некоторых крупных сосудов. От венозного синуса начинается брюшная аорта. От брюшной аорты в обе стороны к межжаберным перегородкам

отходят приносящие жаберные артерии. Через тонкие покровы происходит поглощение кровью растворенного в воде кислорода. Артериальная кровь через выносящие жаберные артерии поступает в парные наджаберные сосуды (корни спинной аорты), расположенные над глоткой, которые позади глотки сливаются в спинную аорту. Спинная аорта тянется под хордой, от нее отходят артерии к различным органам задней половины тела. Наджаберные сосуды продолжают вперед сонными артериями, снабжающими кровью головной отдел животного. Венозная кровь от кишечника оттекает по подкишечной вене к печеночному выросту, где образует воротную систему. Из печени кровь по печеночной вене поступает в венозный синус, лежащий у корня брюшной аорты. Из передней и задней частей тела кровь собирается в передние и задние парные кардинальные вены. Последние, сливаясь, образуют правый и левый кювьеровы протоки, которые впадают в венозный синус. Так замыкается круг кровообращения.

Органы выделения представлены видоизмененными метанефридиями (около 100 пар), расположенными метамерно в области глотки. Выводными протоками они открываются в околожаберную полость.

Развитие с личиночной стадией. Личинка отличается от взрослого ланцетника тем, что жаберные щели открываются прямо наружу.

3.3. Подтип Позвоночные (Vertebrata)

Класс Бесчелюстные (Agnatha)

Современные бесчелюстные – небольшая группа примитивных позвоночных животных с сосущим ротовым аппаратом без подвижных челюстей. Жаберных дуг нет. Парные конечности отсутствуют. Имеется непарная ноздря, ведущая в непарный обонятельный мешок. Более жизнеспособными оказались миноги и миксины, но, судя по их образу жизни, эти животные сформировались уже после появления настоящих рыб, паразитами которых они и стали.

Класс Круглоротые (Cyclostomata)

Примитивная группа позвоночных животных, включающая миног и миксин. Это рыбообразные животные, не имеющие челюстей. Тело круглоротых вытянутое, цилиндрическое, несколько уплощенное с боков, особенно в задней части. Кожа голая, с многочисленными железа-

ми, покрыта слизью. Парные конечности отсутствуют – их не было и у предков круглоротых. Рот без челюстей, расположен в глубине ротовой присоски. Ноздря непарная. Хорда полностью сохраняется в течение всей жизни животного. По бокам спинного мозга метамерно расположены попарно небольшие хрящи – зачатки верхних дуг позвонков. Череп образован несколькими хрящами. Миксины и большинство миног – обитатели моря, но некоторые миноги заходят в реки для икрометания, а некоторые из них постоянно живут в пресных водах.

Тело круглоротых разделено на голову, туловище и хвост. Хвост оторочен узким хвостовым плавником. У миног на спине имеются также непарные спинные плавники. Покровы круглоротых тонкие, с большим количеством слизистых железок.

Скелет представлен хорошо развитой хордой. По бокам спинного мозга в толще соединительнотканной оболочки, окружающей его и хорду, расположены два ряда небольших хрящиков, являющихся зачатками верхних дуг позвонков. Череп состоит из нескольких отдельных хрящей, соединенных тонкой перепонкой. Основанием черепа служит хрящевая пластинка, по бокам которой лежат слуховые капсулы, а спереди – обонятельная капсула. Скелет глоточной области имеет вид хрящевой решетки. Жаберные дуги и челюсти отсутствуют.

Мускулатура четко разделена миосептами на ряд миомеров.

Нервная система весьма примитивна. Головной мозг мал. В крыше переднего мозга нет нервных клеток. Мозжечок имеет вид валика на передней стенке продолговатого мозга, который занимает около половины всего головного мозга. Органы чувств развиты слабо. Глаза малы, а у миксин сильно редуцированы. Обонятельная полость непарная, она открывается наружу одной ноздрей (но обонятельные нервы парные). Обонятельный мешок продолжается в так называемый пигуигарный вырост. Ухо внутреннее; орган равновесия имеет только два полукружных канала. Имеются кожные рецепторы различного назначения.

Пищеварительная система начинается околоротовой присоской, усаженной роговыми зубчиками. В глубине присоски расположен рот, который ведет в обширную глотку. Глотка делится горизонтальной перегородкой на две части: слепо заканчивающуюся дыхательную и расположенную над ней пищеварительную (пищевод). Последний переходит в прямой, недифференцированный кишечник, заканчивающийся анальным отверстием. Имеется большая печень; желчного пузыря нет.

Органами дыхания служат жаберные мешки. Их строение отличается от строения жабр рыб. В боковых стенках дыхательной части глотки

имеются парные отверстия, ведущие в жаберные мешки, стенки которых несут многочисленные тонкие лепестки. В них расположена сеть кровеносных сосудов. У миног отверстия жаберных мешков открываются наружу самостоятельными жаберными отверстиями по бокам головы. Обычно их семь пар. У миксин же наружные жаберные отверстия ведут в продольный канал, открывающийся одним отверстием. Развиваются жабры у круглоротых из энтодермы, а не из эктодермы, как у рыб.

Кровеносная система круглоротых похожа на кровеносную систему ланцетника. Имеется один круг кровообращения. Сердце состоит из предсердия и желудочка. Селезенка отсутствует.

Органами выделения у взрослых миног являются туловищные почки, а у некоторых миксин всю жизнь функционируют головные почки.

Половые железы непарные. Половые продукты выводятся через разрыв стенок гонад в полость тела, а оттуда через мочеполовой синус – наружу. Развитие у миксин прямое, у миног – со стадией личинки.

В класс Круглоротые входят два отряда: Миксины (*Muxiniformes*) и Миноги (*Petromyzoniformes*).

Отряд Миксины. Представители этого отряда ведут паразитический образ жизни. Спинной плавник отсутствует. Глаза скрыты под кожей. Для миксин характерно слияние каналов, выводящих воду из жаберных мешков. Жаберные мешки открываются в общий продольный канал, выходное отверстие которого находится позади головы. Таким образом, у них имеются лишь два сближенных на брюшной стороне наружных отверстия жаберных мешков. Живут в морях. Миксины вгрызаются в тело рыб и поедают их внутренности.

Отряд Миноги. Представители этого отряда – свободноживущие и полупаразитические животные. У миног нет парных конечностей, имеются лишь непарные спинной и хвостовой плавники. Тело удлиненное, цилиндрическое, без чешуи. Снизу на переднем конце головы открывается почти круглое отверстие большой ротовой воронки. Она служит присасывательным диском. Ротовая воронка несет на своей внутренней стенке роговые периодически сменяющиеся зубы различных размеров. Отверстие в глубине воронки ведет в ротовую полость, переходящую в пищевод и в дыхательную часть глотки. Позади головы с каждой стороны тела имеются по семь жаберных отверстий. Каждое из них ведет в мешок с жаберными лепестками на его стенках. Своим внутренним отверстием мешок сообщается с дыхательной частью глотки – водопроводом. Через этот отдел глотки вода проникает в жаберные мешки, а из

мешков – наружу. У присосавшейся миноги циркуляция воды осуществляется только через наружные жаберные отверстия. Пищевод переходит в едва намеченный, несколько расширенный по сравнению с кишкой желудок. Далее кишка без изгибов продолжается до анального отверстия, имеется спиральный клапан. Кровеносная система и почки у миног имеют те же основные черты, что и у рыб. Миноги широко распространены в морях и пресных водах обоих полушарий.

Морская минога – крупное животное, достигающее почти метра в длину. Встречается преимущественно в Атлантическом океане, между европейским и североамериканским берегами, в Средиземном и Балтийском морях. Для откладывания икры входит в реки.

Миноги обитают в морях, за исключением ручьевых миног, живущих в ручьях и речках. Морские формы заходят в реки для икрометания. Питаются мелкими донными животными и падалью. Икру мечут один раз в жизни. Из икринки выходит червеобразная личинка, называемая пескоройкой, позднее уходящая в море. У нее нет присоски, нет зубов, по бокам головы еле заметны под кожей глаза. Рот у пескоройки поперечный, снабженный верхней и нижней губами. Верхняя очень подвижная губа помогает разгребать песок и ил, где пескоройка прячется. Она питается органическими компонентами ила, взвешенными в воде, которые пропускает через свой кишечник подобно ланцетнику или моллюску беззубке.

Ланцетника и пескоройку можно признать близкими к предкам позвоночных. У пескоройки осевой скелет состоит только из хорды, но вокруг слабо еще развитого головного мозга, равно как и между жаберными щелями, появляются хрящи.

Около 3–4 лет пескоройка проводит в реке, растет и у некоторых миног почти достигает размеров взрослой особи. Молодая минога готова стать кровопийцей. Впрочем, вместе с кровью минога поглощает и выгрызаемые зубами кусочки мяса своей жертвы, поедает и мертвую ткань, способна также использовать отбросы рыбных промыслов, а у волжской миноги находили в кишечнике зеленые водоросли. Мясо миног употребляется в пищу.

Надкласс Рыбы (Pisces)

Рыбы – пойкилотермные водные позвоночные, органами движения которым служат парные и непарные плавники. У большинства рыб кожа содержит многочисленные железы и покрыта чешуей различного строе-

ния. По бокам тела имеются специфичные для первичноводных позвоночных органы боковой линии. Рот ограничен подвижными челюстями. Органами дыхания служат жабры эктодермального происхождения. Обонятельные отверстия парные.

У всех рыб, кроме двоякодышащих, один круг кровообращения. Сердце имеет две камеры – предсердие и желудочек. Рыбы, как правило, раздельнополы, но встречаются и гермафродиты. Размножаются обычно икрометанием, но есть также и живородящие. В современной фауне насчитывается около 25 тыс. видов рыб, большинство из которых живет в морях. Современных рыб обычно подразделяют на два класса – хрящевые и костные.

Класс Хрящевые рыбы (Chondrichthyes)

Древняя группа рыб, появившаяся около 300 млн. лет назад и включающая около 700 современных видов. Скелет хрящевой, без костных элементов. Кожа покрыта плакоидной чешуей – примитивным типом чешуи, в образовании которой участвуют эпидермис и дерма.

Группа включает два подкласса – Пластиножаберные и Химеры.

Концентрация солей в жидкостях тела у них приблизительно в три раза ниже, чем в морской воде, но при этом сохраняется осмотическое равновесие. Это достигается за счет высоких концентраций органических веществ в жидкостях, главным образом мочевины. У акул почки активно реабсорбируют мочевины из мочи, и она остается в крови.

Ее содержание в крови у пластиножаберных в сто с лишним раз больше, чем у млекопитающих, это смертельно для других позвоночных. У пластиножаберных мочевины является необходимым компонентом всех жидкостей тела, и без ее высокой концентрации ткани не могут нормально функционировать.

Позвоночник хорошо развит, но хорда сохраняется пожизненно. Парные плавники располагаются горизонтально. Хвостовой плавник неравнолопастный (гетероцеркальный), в верхнюю лопасть заходит конец позвоночника.

Передний конец тела вытянут в рыло – рострум. Щелевидный рот расположен на нижней стороне головы. Жаберные щели в числе пяти – семи пар разделены межжаберными перегородками и открываются наружу поперечными отверстиями. На передней и задней стенках жаберных перегородок сидят рядами тонкие жаберные лепестки, имеющие густую сеть кровеносных сосудов.

Желудочек сердца продолжается артериальным конусом. Пищеварительная система заканчивается клоакой. В кишечнике хорошо развит спиральный клапан. Плавательного пузыря нет.

Органами выделения являются туловищные почки, мочеточниками служат вольфовы каналы, которые открываются в клоаку. Прогрессивной чертой является внутреннее оплодотворение.

У акул и скатов созревшие яйца выпадают из яичников в полость тела и увлекаются движением ресничек в воронки яйцеводов, которыми являются мюллеровы каналы.

Оплодотворение происходит в половых путях самки, куда семя вводится с помощью особого копулятивного аппарата. Некоторые из акул живородящие, другие откладывают крупные яйца. У отдельных видов живородящих акул зародыши получают от материнского организма кислород и питательные вещества, поскольку связаны со стенками половых путей самки.

Хорошо развиты головной мозг и органы чувств. Нервная ткань имеется и в крыше переднего отдела головного мозга. Однако масса головного мозга невелика – у акул она составляет $\frac{1}{3700}$ от массы тела.

Акулы и скаты во многих странах служат объектами промысла. Мясо используется в пищу, очень ценится печень, особенно печень глубоководных акул. Кожа крупных видов ценится как кожевенное сырье.

Тело акул имеет торпедообразную форму, хвост хорошо развит. Многие из них являются хищниками, нападающими и на млекопитающих, например белая акула, мако, молот, тигровая.

Самые крупные акулы – китовая и гигантская – питаются планктоном. Катрановые (колючие) акулы живут стаями. Скаты ведут в основном донный образ жизни, тело их уплощено в спинно-брюшном направлении, имеются большие грудные плавники. Питаются эти рыбы различными донными животными.

Класс Костные рыбы (Osteichthyes)

Это самый многочисленный по числу видов класс позвоночных животных. К этому классу относится около 25 тыс. видов. Костные рыбы населяют самые различные водоемы земного шара, как пресные, так и соленые. Класс Костные рыбы включает следующие ситематические группы:

- подкласс Лучеперые – Actinopterygii;
- надотряд Ганоидные – Ganoidomorpha;
- надотряд Костистые – Teleostei;

подкласс Лопастеперые – Sarcopterygii;

надотряд Двоякодышащие – Dipnoi;

надотряд Кистеперые – Crossopterygii.

Форма тела рыб разнообразна, что связано с многообразием их мест обитания и образа жизни. Размеры рыб колеблются в очень широких пределах – от 0,7 см до 5–7 м. Масса некоторых рыб достигает 2 т.

Плотность тела костных рыб равна или несколько выше плотности воды, т. е. у рыб нулевая или близкая к ней плавучесть. У рыб, которые ведут придонный и донный образ жизни, она может быть отрицательной – 0,05–0,07 у камбалы и бычков. Нейтральная плавучесть обеспечивается наличием плавательного пузыря – специального гидростатического органа.

Внутренний скелет окостеневший, костные элементы имеются всегда, например кожные кости. Чешуя космоидная, ганоидная, чаще костная (ктеноидная или циклоидная). Жабры не разделены перегородками, жаберные щели всегда прикрыты жаберными крышками. По этому признаку костных рыб можно легко отличить от хрящевых. Спиральный клапан в кишечнике и артериальный конус в сердце сохраняются только у древних групп рыб.

Оплодотворение в основном наружное, хотя есть и живородящие виды. Икра мелкая, лишенная роговых оболочек.

Рыбы передвигаются в воде, изгибая тело, а также с помощью парных и непарных плавников. Парных плавников две пары: грудные и брюшные. Парные плавники поддерживают тело рыбы в горизонтальном положении и служат рулями поворота и глубины. Брюшные плавники бычков сращены и образуют присоску, с помощью которой рыбы удерживаются на дне в местах с быстрым течением или сильным прибоем. Очень длинные грудные плавники летучих рыб образуют несущие плоскости, на которых эти рыбы планируют, отделившись после разгона от воды.

К непарным плавникам относятся хвостовой, один или несколько спинных и один (реже больше) анальный. В поступательном движении рыб основную роль играет хвостовой плавник; он же служит рулем при поворотах и погружениях животного. Спинные и анальные плавники, прежде всего, являются стабилизаторами направления движения рыбы, также они участвуют в поворотах тела. Так, лещ движением длинного анального плавника может наклонять передний конец тела вниз, что облегчает нахождение пищи. У щук спинной и анальный плавники смещены к хвосту, что увеличивает мощность удара хвостом и, следовательно,

обеспечивает стремительный бросок на добычу из засады. У живущей на дне морей рыбы-удильщика удлинённый передний луч спинного плавника расположен над верхней губой; колебания этой своеобразной удочки привлекают к хищнику добычу. У рыбы-прилипалы спинной плавник превратился в присоску. Иногда плавники представлены колючками.

Покровы костных рыб представлены эпидермисом и дермой. Многочисленные одноклеточные железы эпидермиса выделяют слизь, которая тонким слоем покрывает тело рыбы. Это уменьшает трение при плавании, а бактерицидные свойства слизи препятствуют проникновению в кожу микроорганизмов. Клетки эпидермиса и дермы содержат пигменты, которые определяют окраску рыб. Окраска у большинства рыб покровительственная, что делает их малозаметными в водной среде. У большинства рыб тело покрыто защитными костными образованиями – костной чешуей (циклоидной или ктеноидной), имеющей вид тонких, черепицеобразно налегающих друг на друга пластинок различной формы. Они развиваются в верхних слоях дермы, образуя в большинстве случаев правильные ряды. Чешуи растут в течение всей жизни рыбы. У некоторых видов неравномерность роста чешуи в разные сезоны года ведет к образованию на них широких летних и узких зимних колец, по числу которых можно судить о возрасте рыбы. Верхняя поверхность чешуи часто имеет сложный рельеф, увеличивающий ее прочность и повышающий гидродинамические свойства тела рыбы. Циклоидная чешуя (сазан) имеет округлый задний край, у ктеноидной чешуи (окунь) задний край несет зубцы – «гребень». У многих рыб в нижних слоях чешуи лежит прослойка кристалликов извести и пигмента гуанина, усиливающих серебристый блеск рыб. При потере чешуи достаточно быстро происходит их полная регенерация. Иногда чешуи рыб видоизменяются, образуя иглы, шипы, костные щитки и другие кожные образования.

У костных рыб хрящ в скелете частично или полностью замещается костной тканью, образуются хондральные, или хрящевые кости, возникающие независимо от покровных. Первоначальным же типом окостенения являются кожные, или покровные, кости, имеющие, как правило, вид пластинок. Покровные кости не имеют хрящевых предшественников, и их образование ведет к появлению новых элементов скелета, т. е. к его усложнению. У костистых рыб во взрослом состоянии рудименты хорды остаются только между позвонками, а скелет образован в основном костными элементами. У кистеперых, двоякодышащих и осетровых рыб в течение жизни сохраняется хорда, а позвонки представлены только хрящевыми дугами.

Скелет рыб складывается из черепа, осевого скелета (позвоночника) и связанных с ним ребер, скелета парных плавников и их поясов и скелета непарных плавников. Череп состоит из мозговой коробки и висцерального скелета, который образован челюстной, подъязычной и пятью жаберными дугами. У большинства рыб ротовая полость вооружена одновершинными зубами, которые расположены не только на челюстях. Позвоночник разделен на туловищный и хвостовой отделы. Позвонки амфицельные, т. е. их тела двояковогнутые. Верхние дуги позвонков образуют спинномозговой канал, а нижние дуги хвостовых позвонков – канал, где проходят крупные кровеносные сосуды. С позвонками туловища связаны ребра, свободно оканчивающиеся в мускулатуре стенок тела. Парные плавники имеют пояса, лежащие в туловище рыбы. Основанием плавников служит внутренний опорный скелет. Наружные лопасти поддерживаются костными или хрящевыми плавниковыми лучами. Последние бывают жесткими, нерасчлененными или мягкими, членистыми; мягкие лучи иногда ветвятся.

Мускулатура туловища и хвоста рыб состоит из мышечных сегментов сложной формы. Вдоль тела двумя лентами тянутся продольные мышцы, разделенные перегородками (миосептами) на ряд мышечных сегментов (миомеров). Миомеры состоят из спинного и брюшного отделов. В голове, плавниках и их поясах расположены отдельные группы мышц (мускулатура челюстных и жаберных дуг, парных плавников и др.).

Нервная система костных рыб более совершенна, чем у круглоротых. Головной мозг костных рыб в большинстве случаев крупнее, чем хрящевых. Но размеры его все же невелики: так, например, у крупных щук он составляет лишь $\frac{1}{1300}$ массы тела. Передний мозг не образует полушарий и имеет только один желудочек, нервные клетки в крыше переднего мозга отсутствуют. Спереди он переходит в обонятельные доли с отходящими от них обонятельными нервами. Мозжечок хорошо развит в первую очередь у подвижных видов рыб. У костных рыб, как и у других позвоночных, он является центром регуляции движений и сохранения равновесия. Продолговатый мозг рыб прикрыт сверху эпителиальной пленкой. От головного мозга костных рыб, как и у хрящевых, отходят десять пар головных нервов. Спинной мозг тонок, он тянется до конца позвоночника и имеет такое же строение, как и у хрящевых рыб.

Органы чувств костных рыб приспособлены к функционированию в условиях водной среды. Особенно важную роль играют органы химического чувства (обоняние, вкус), которые дополняют друг друга.

Органы обоняния имеют вид пары мешков с хорошо развитыми складками обонятельного эпителия, открывающихся наружу двумя ноздрями. Обоняние позволяет рыбам хорошо распознавать запахи чужих видов и различных особей своего вида. Так, ослепленный налиим находит червя по запаху на расстоянии до 30 см, но не может его обнаружить на расстоянии 1 см, если ему закрыть ноздри. Угорь воспринимает запах при наличии 15–50 тыс. молекул в 1 л. У многих, особенно стайных рыб, в коже содержится «вещество страха». При травме кожи оно попадает в воду и служит сигналом опасности для других рыб.

Органы вкуса (вкусовые сосочки) располагаются во рту и рассеяны по поверхности тела.

Глаза у рыб приспособлены к видению на близком расстоянии, что обусловлено относительно малой прозрачностью воды. Большинство рыб хорошо видят на расстоянии до 1 м, но некоторые, особенно крупные, способны видеть на расстоянии до 10–15 м. У глубоководных и пещерных рыб глаза нередко редуцируются. У большинства костных рыб развито цветовое зрение. Рыбы различают также и форму окружающих предметов. Некоторых промысловых рыб можно ловить, привлекая ярким светом.

Орган слуха и равновесия представлен только внутренним ухом, заключенным в капсулу. Собственно внутреннее ухо костных рыб (перепончатый лабиринт) состоит из трех взаимно перпендикулярных полукружных каналов, отходящих от овального мешочка (вестибулярный аппарат) и круглого нижнего мешочка (собственно орган слуха), заполненных эндолимфой. В эндолимфе во взвешенном состоянии находятся мелкие камешки – отолиты. Отолиты прикреплены к вершинам ресничек эпителия, выстилающего внутреннее ухо. При изменении положения тела животного давление и натяжение ресничек отолитами меняется, что и воспринимается нервными окончаниями. Сравнительно простое строение органа слуха рыб связано с большой звукопроводностью воды. Многие рыбы издают различные звуки зубами, жаберными крышками, трением плавников, с помощью плавательного пузыря и другими способами. Расшифровка этих звуков позволяет использовать их для обнаружения косяков рыб при их ловле. У некоторых костных рыб перепончатый лабиринт соединен с плавательным пузырем. Перепончатый лабиринт улавливает изменение давления в плавательном пузыре, а последний служит резонатором и увеличивает чувствительность органа слуха.

Своеобразным органом чувств рыб является боковая линия. У большинства рыб органы боковой линии имеют вид канала в коже животного, ветвящегося на голове. Через многочисленные поры, пронизывающие или не пронизывающие чешую, этот канал сообщается с внешней средой. В стенках канала расположены окончания ветвей блуждающего нерва. Органы боковой линии воспринимают даже слабые изменения движения и давления воды и инфразвуки.

Осязательную функцию у рыб выполняют группы чувствительных клеток, расположенных по всей поверхности тела и образующих скопления на усиках, губах, лучах плавников. Рыбы способны улавливать изменения магнитного и электрического полей, а некоторые имеют специальные электрические органы.

Органы пищеварения у костных рыб более дифференцированы, разнообразнее устроен челюстной аппарат и шире спектр используемых кормов.

Пищеварительный тракт рыб делится на три отдела: передний, включающий ротовую полость, глотку и пищевод; средний, состоящий из желудка, тонкой кишки и пищеварительных желез (печени и поджелудочной железы), и задний, представленный задней кишкой. В ротовой полости имеется язык. Обычно на челюстях и на небе расположены зубы, которые подвержены нерегулярной смене. Важную роль в добычании пищи у рыб играют жаберные тычинки – выросты вогнутой стороны жаберных дуг. У планктоноядных сельдей, сигов, толстолобиков длинные и многочисленные жаберные тычинки образуют своеобразный цедильный аппарат, который процеживает проходящую через жабры воду. Строение и подвижность челюстного аппарата и развитие зубов связаны с особенностями питания.

Короткий мускулистый пищевод без резкой границы переходит в желудок, форма и размеры которого разнообразны; иногда он слабо выражен, а у карповых вообще отсутствует. В самом начале кишечника у ряда рыб имеются слепые (пилорические) отростки, число которых может быть различно (у окуня – 3, у разных видов лососевых – до 400). Они выполняют примерно такую же функцию, что и спиральный клапан у хрящевых рыб – увеличивают всасывающую поверхность кишечника. Здесь же в кишечник впадают протоки желчного пузыря и поджелудочной железы, которая мелкими дольками разбросана по брыжейке. Переваривание пищи происходит под действием ферментов, которые вырабатываются также и железами, расположенными в стенках желудка и кишечника. Кишечник заканчивается анальным отверстием.

Плавательный пузырь имеется у большинства костных рыб; это гидростатический орган рыб. Образуется плавательный пузырь как тонкостенный вырост спинной стороны начальной части пищевода; этот вырост у разных рыб имеет различную форму и строение и заполнен газом. Изменяя объем плавательного пузыря, рыба может перемещаться в вертикальном направлении за счет изменения плотности тела и плавучести. Первоначальное заполнение плавательного пузыря газом происходит при заглатывании мальком атмосферного воздуха. В дальнейшем объем пузыря изменяется за счет заглатывания воздуха с поверхности открытопузырными рыбами или его выдавливания при сжатии пузыря. У закрытопузырных рыб изменение объема плавательного пузыря происходит за счет выделения и поглощения газов кровью через особое сосудистое сплетение капилляров в так называемой газовой железе. Плавательный пузырь отсутствует у многих донных рыб и рыб, совершающих быстрые вертикальные перемещения в воде.

Органами дыхания у рыб являются жабры. У костных рыб межжаберные перегородки редуцированы, и жаберные лепестки попарно сидят на жаберных дугах, прикрытые снаружи подвижными костными жаберными крышками. У костных рыб четыре жаберные дуги, на каждой из которых располагаются лепестки двух полужабр. У некоторых видов добавочная полужабра располагается на внутренней поверхности жаберной крышки. Снаружи лепестки покрыты тончайшими складочками, до 15 и более на 1 мм. Ток воды, омывающей жабры, обеспечивается главным образом движениями жаберных крышек, а при плавании – самоходом. Важную роль в газообмене рыб играет кожа. Так, у годовалых карпов кожное дыхание обеспечивает до $\frac{1}{8}$, а у карася и угря даже до $\frac{1}{3}$ потребности организма в кислороде, энергично выделяется и диоксид углерода. У костных рыб имеются добавочные органы дыхания; обычно такие органы присутствуют у обитателей пресных водоемов, где наблюдается дефицит кислорода. Вьюны, живущие на дне водоемов, регулярно поднимаются к поверхности и заглатывают воздух, пропуская его через кишечник, в стенках которого находится сеть кровеносных капилляров. У аквариумных рыбок – макроподов, лялиусов, гурами – в задней части головы расположен особый лабиринтовый аппарат, сообщающийся с глоткой; в этот аппарат рыба заглатывает воздух, и здесь происходит поглощение кислорода сетью капилляров.

Кровеносная система костных рыб в основных чертах сходна с кровеносной системой ланцетника, круглоротых и хрящевых рыб. У всех

рыб, кроме двоякодышащих, один круг кровообращения. Сердце двухкамерное и состоит из предсердия и желудочка, имеется венозный синус, из которого кровь поступает в предсердие; сокращаясь, предсердие проталкивает кровь в желудочек. От желудочка отходит брюшная аорта. У костистых рыб имеется луковица аорты, образованная гладкой мускулатурой – утолщенное основание аорты, а артериальный конус редуцирован. От брюшной аорты отходят четыре пары приносящих жаберных артерий, несущих кровь к жабрам. Газообмен происходит в жаберных лепестках, где артерии распадаются на сеть капилляров. Кровь по капиллярам течет навстречу току воды (противоточная система), что усиливает газообмен. Окисленная в жабрах кровь поступает в парные выносящие жаберные артерии, которые впадают в парные корни спинной аорты. Спереди корни аорты, отделив сонные артерии, соединяются, образуя головной круг, характерный для костных рыб. Сзади корни аорты сливаются и образуют спинную аорту, которая тянется под позвоночником, от нее отходят артерии к различным частям тела, а она переходит в хвостовую артерию. От переднего конца тела венозная кровь собирается в парные передние кардинальные вены. Из хвостового отдела венозная кровь собирается в непарную хвостовую вену, которая, войдя в полость тела, разделяется на парные задние кардинальные вены; одна из них, проходя через левую почку, образует воротную систему. Передние и задние кардинальные вены, сливаясь, образуют два кьювьева протока, которые впадают в венозный синус. От желудка, селезенки, кишечника венозная кровь собирается в непарную подкишечную вену, входящую в печень; там эта вена распадается на сеть капилляров, образуя воротную систему печени. Капилляры, сливаясь, образуют короткую печеночную вену, впадающую в венозный синус. Объем крови у рыб по сравнению с ее объемом у наземных позвоночных невелик. У карпа, например, он составляет около 2,0 % от массы тела. Эритроциты рыб имеют овальную форму и содержат ядра. Сердце рыб сокращается сравнительно редко – 20–30 раз в 1 мин. С повышением температуры среды частота сокращений сердца увеличивается. У рыб, находящихся в зимнем оцепенении, частота сокращения падает до одного-двух в 1 мин. Кроветворными органами у рыб являются главным образом селезенка и передний отдел почек.

Органы выделения у зародышей рыб представлены сначала головными почками, которые в процессе развития заменяются лентовидными туловищными (мезонефрическими) почками, расположенными вдоль

спинной части почти всей полости тела по бокам от позвоночника. Мочеточниками служат вольфовы каналы. Мочеточники в конце сливаются в единый проток, который открывается в мочевой пузырь или наружу. Конечным продуктом обмена у большинства костных рыб служит аммиак. Почки выполняют осморегуляторную функцию и участвуют в поддержании кислотно-щелочного равновесия. В выделении участвуют также жабры и кожа.

Органы размножения отличаются от органов размножения хрящевых рыб. Половые железы (яичники и семенники) парные (у окуня яичник непарный). У костистых рыб яйца выводятся образующимися яйцеводами, а мюллеровы каналы редуцируются. Яйцеводы одним концом срастаются с яичником, а другим открываются половым отверстием наружу. У некоторых представителей лососевых яйца выпадают из яичников в полость тела, а оттуда выходят наружу через особые половые поры на брюхе. Оплодотворение чаще наружное, у немногих видов – внутреннее. Икра (яйцеклетки) рыб мелкая, размером до нескольких миллиметров, покрытая студенистой оболочкой. Плодовитость рыб очень высокая. Большинство костных рыб раздельнополы, хотя среди них имеются и гермафродиты, например некоторые окунеобразные (*Labroides*).

Развитие у большинства рыб протекает с метаморфозом. В этом случае из икринок выходят личинки, отличающиеся от взрослых особей рядом признаков. Сначала они питаются желтком, сохранившимся в желточном мешке, а позднее переходят на активное питание. У некоторых рыб личинки имеют наружные жабры, позднее исчезающие.

Половозрелыми рыбы становятся в различном возрасте: гуппи – в 3–4 мес, хамса мечет икру впервые в годовалом возрасте, большинство карповых и окуневых рыб – в возрасте 3–4 лет, осетры и севрюги – на 10–12-м, а белуги на 14–17-м и даже на 20-м году жизни.

По времени нереста можно выделить рыб, нерестящихся весной и ранним летом – сомовые, карповые; осенью и зимой – сиговые, тресковые; не имеющих определенного сезона размножения – тропические виды. Большинство рыб наших пресных вод мечет икру в теплое время года, но щуки нерестятся ранней весной, а налимы – зимой. К наступлению срока икрометания многие рыбы приобретают брачный наряд – изменяются окраска и форма их тела.

Некоторые рыбы откладывают икру на дно или подводные предметы, к которым прикрепляют ее выделяемой клейкой слизью. Икра таких рыб – осетровых, многих карповых, окуневых – тяжелее воды. У ряда

рыб икра легче воды и поэтому после откладки она поднимается в верхние слои водоемов (камбаловые, тресковые). Целый ряд видов проявляют заботу о потомстве. Некоторые рыбы откладывают икру в особое гнездо (колюшка), в мантийную полость моллюсков (горчак), другие закапывают ее в песок или гравий на дне (кета), третьи вынашивают ее во рту (тиляпия), в особых сумках на теле (самцы морского конька), что способствует большей выживаемости икры и мальков. Для большинства рыб характерно наружное оплодотворение. Способность к оплодотворению спермией самцов сохраняют недолго. У дальневосточных лососей (кета, горбуша) спермий сохраняют подвижность в течение 10–15 с; у осетровых (русский осетр, севрюга) – в течение 4–5 мин; у океанической сельди – до суток.

Плодовитость рыб связана с условиями развития икры и молоди. Наиболее плодовиты рыбы, откладывающие плавающую пелагическую икру, на втором месте стоят рыбы, откладывающие икру на растения, рыбы, охраняющие или прячущие икру, наименее плодовиты. Живородящие рыбы рожают лишь единицы или десятки мальков. Лососи мечут всего несколько тысяч икринок, развитие которых происходит в гнезде под слоем песка или гравия. Карповые рыбы, откладывающие икру на дно водоема или водные растения, в теплое время года продуцируют за один нерест до нескольких сотен тысяч икринок. Морские рыбы, дающие плавающую икру, выметывают за нерест миллионы икринок (крупная самка трески – до 9 млн., а луна-рыба – до 300 млн.). Высокая плодовитость объясняется массовой гибелью икры и вылупившихся из нее мальков. Порционность икрометания и растянутость периода размножения характерны для тропических рыб. В умеренных и холодных широтах большинство рыб выметывает икру одновременно. Развитие икры рыб, нерестящихся весной и летом, длится обычно 3–8 сут (чем теплее вода, тем быстрее), а у рыб, мечущих ее осенью и зимой (лососи, налимы и др.), затягивается до весны.

Практическое значение рыб огромно. Это один из важнейших продуктов питания. За счет мяса рыбы мы получаем до 20 % белка животного происхождения. Некоторые виды рыб добывают для получения других видов продукции.

Главным образом из отходов рыбной промышленности вырабатывают рыбную муку для свиней, пушных зверей и других сельскохозяйственных животных. Из печени некоторых видов (тресковых, акул) получают лечебный и технический жир.

Класс Земноводные (Amphibia)

Класс объединяет позвоночных, которые освоили наземную среду обитания. В строении этих животных прослеживаются изменения, отражающие приспособленность к наземной, воздушно-сухой среде. В процессе эволюции представители данной группы приобретали способность дышать атмосферным воздухом, частично или полностью утратив связь с водной средой, а иногда вторично перейдя к водному образу жизни; при этом у них сохранились легочное дыхание и другие признаки наземных позвоночных.

Качественно новые условия обитания, действие гравитации, неоднородность среды обитания и ее разреженность, более разнообразное и широкое воздействие абиотических факторов привели к значительным морфологическим и физиологическим изменениям организма в целом.

Само тело наземных позвоночных стало более дифференцированным, например выделился шейный отдел. Увеличение подвижности головы позволило более эффективно использовать органы чувств и лучше ориентироваться в окружающей обстановке. Это дало возможность, оставаясь самому неподвижным и менее заметным, обследовать окружение за счет движения только головы; отражать нападение и захватывать пищу в разных направлениях.

Воздействие гравитации и других абиотических факторов привело к усилению мышечной активности и повышению активности самих животных. Повышенная активность требовала дополнительного поступления энергии и, как следствие, интенсификации обмена веществ, что привело к качественным изменениям строения и функционирования всех систем организма. Эта группа животных включает земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих.

Немногочисленна группа первых наиболее примитивных наземных пойкилотермных позвоночных (около 4,5 тыс. видов), сохранивших значительную связь с водной средой. У большинства яйца не имеют плотных оболочек и могут развиваться только в воде. Характерно легочное дыхание, два круга кровообращения и парные пятипалые конечности. Большинство обитает в зависимости от стадии жизненного цикла то в воде, то на суше. Личинки ведут водный образ жизни. В течение жизни они претерпевают метаморфоз, превращаясь из чисто водных организмов во взрослые формы, обитающие большей частью вне воды. Однако у взрослых особей степень приспособления к жизни на суше в общем невелика.

Амфибии являются первичноназемными позвоночными, предки которых жили в воде. В эпидермисе кожи этих животных имеется большое число многоклеточных слизистых желез. Череп соединяется с единственным шейным позвонком двумя мышечками, крестец также образован одним позвонком. Конечности, хотя и построены по типу пятипалых, развиты слабо и не могут удержать тело в приподнятом положении. Ноздри сквозные, носовая полость сообщается с ротовой внутренними ноздрями – хоанами, среднее ухо с одной слуховой косточкой – стремением. Передний мозг имеет два полушария. Легкие развиты слабо, в качестве дополнительного органа дыхания достаточно большую роль играет еще и кожа. Органы дыхания личинок – жабры, а взрослых – легкие. Имеется два круга кровообращения. Сердце трехкамерное и состоит из двух предсердий и одного желудочка с артериальным конусом. Трехкамерное сердце не обеспечивает полного разделения артериальной и венозной крови, поэтому в большей части тела по артериям течет смешанная кровь. Почки туловищные.

Основная масса представителей размножается в воде. Оплодотворение наружное, развитие с метаморфозом. Взрослые земноводные после метаморфоза становятся наземными дышащими легкими животными с двумя кругами кровообращения. Только немногие земноводные проводят всю жизнь в воде, сохраняя жабры и некоторые другие личиночные признаки.

Амфибии служат ценными объектами лабораторных экспериментов. При их изучении было сделано много выдающихся открытий. Так, И. М. Сеченов в опытах на лягушках открыл рефлексы головного мозга. Земноводные интересны как животные, филогенетически связанные, с одной стороны, с древними рыбами, а с другой – с примитивными пресмыкающимися.

Наибольшее число видов обитает в регионах с теплым, влажным климатом. К северу и югу от экватора число видов земноводных и их численность снижаются. Не встречаются они и в соленых водоемах.

Внешний вид земноводных разнообразен. У хвостатых амфибий тело удлинненное, ноги короткие, примерно одинаковой длины, всю жизнь сохраняется длинный хвост. У бесхвостых амфибий тело короткое и широкое, задние ноги прыгательные, значительно длиннее передних, хвост у взрослых особей отсутствует. У безногих амфибий тело длинное червеобразное, без ног. У всех амфибий шея не выражена или выражена слабо. Поэтому можно выделить так же, как и у рыб, три отдела – голова, туловище, хвост. В отличие от рыб голова у них сочленяется с позвоночником подвижно.

Кожа земноводных тонкая, голая, обычно покрыта слизью, выделяемой многочисленными кожными железами. У личинок слизистые железы одноклеточные, у взрослых – многоклеточные. Выделяемая слизь смачивает кожу, что важно для кожного дыхания. Слизь обладает бактерицидными свойствами, у некоторых земноводных секрет кожных желез ядовит и может быть смертельно опасен даже для человека. Степень ороговения эпидермиса у разных видов земноводных далеко не одинакова. У личинок и тех видов, которые ведут в основном водный образ жизни, ороговение поверхностных слоев кожи развито слабо, но у жаб ороговевшей может быть до 60 % всей поверхности кожи на спинной стороне.

Кожа – важный орган дыхания земноводных, о чем свидетельствует отношение длины капилляров кожи к длине этих сосудов в легких; у тритона оно равно 4:1, а у жаб, имеющих более сухую кожу, 1:3. Окраска земноводных обычно носит покровительственный характер. Скелет земноводных в большей степени хрящевой и состоит из черепа, позвоночника, костей конечностей и их поясов. Позвоночник разделяется на четыре отдела: шейный, туловищный, крестцовый и хвостовой. Шейный и крестцовый отделы включают всего по одному позвонку. Число туловищных и хвостовых позвонков различно. У бесхвостых амфибий рудименты хвостовых позвонков срастаются в длинную косточку – уростиль. У некоторых хвостатых земноводных позвонки двояковогнутые, и между ними сохраняются остатки хорды. У большинства же амфибий они либо выпуклые спереди и вогнутые сзади, либо наоборот – вогнутые спереди и выпуклые сзади. Ребра отсутствуют, соответственно, отсутствует и грудная клетка.

Череп в основном хрящевой с небольшим числом накладных (вторичных) и основных (первичных) костей. С переходом от жаберного дыхания водных предков амфибий к легочному висцеральный скелет изменился. Подъязычный аппарат состоит из элементов скелета черепа. Верхняя часть подъязычной дуги – подвесок, к которому у низших рыб прикрепляются челюсти, у амфибий в связи со срастанием первичной верхней челюсти с черепом превратилась в маленькую слуховую косточку – стремя, расположенную в среднем ухе. Характерно широкое основание черепа, что повышает эффективность как захвата пищи, так и дыхания.

Скелет конечностей и их поясов складывается из элементов, характерных для пятипалых конечностей наземных позвоночных животных. Пояс передних конечностей лежит свободно в толще мускулатуры. Чис-

ло пальцев на ногах неодинаково у разных видов. Мускулатура земноводных в связи с более разнообразными движениями и развитием конечностей, приспособленных к движению по суше, в значительной степени теряет метамерное строение, характерное для рыб, и приобретает большую дифференцировку. Скелетная мускулатура представлена множеством отдельных мышц, число которых у лягушки превышает 350. Развита мощная мускулатура конечностей. Развитие головного мозга говорит о значительном прогрессе по сравнению с рыбами. Головной мозг относительно крупнее, особенно передний его отдел, полушария хорошо выражены и разделены. Прогрессивными чертами следует считать и наличие нервных клеток не только в дне и боковых стенках, но и в крыше полушарий. Промежуточный мозг сверху имеет придаток – эпифиз, а от дна промежуточного мозга отходит воронка, с которой связан гипофиз. Средний мозг и мозжечок развиты слабо. От центральной нервной системы отходят нервы ко всем органам тела. Черепных нервов 10 пар. Спинномозговые нервы образуют плечевое и пояснично-крестцовое сплетения, иннервирующие передние и задние конечности.

Органы чувств у амфибий получили в процессе эволюции прогрессивное развитие. Зрение в воздушной среде играет более важную роль, поэтому у земноводных произошли изменения в строении глаз. Образовались подвижные веки и мигательная перепонка, защищающие и увлажняющие глаза. Роговица глаза стала выпуклой, хрусталик приобрел линзовидную форму. Аккомодация происходит за счет перемещения хрусталика. Зрение устроено так, что земноводные реагируют на движение. В связи с тем что воздушная среда хуже проводит звуковые волны, органы слуха земноводных представлены как внутренним, так и средним ухом (барабанной полостью) со слуховой косточкой – стремением. Среднее ухо снаружи ограничено от внешней среды барабанной перепонкой и сообщается с глоткой каналом (евстахиевой трубой), что позволяет уравнивать давление воздуха в нем с давлением воздуха во внешней среде. Полость среднего уха гомологична брызгальцу рыб. Органы обоняния – ноздри – сквозные (внутренние ноздри – хоаны) и служат также для дыхания. У личинок и постоянно живущих в воде земноводных сохранились характерные для рыб органы боковой линии.

Широкий рот ведет в обширную ротоглоточную полость: у многих земноводных на челюстях, а обычно также на небе, расположены мелкие зубы, помогающие удерживать добычу. В ротоглоточную полость открываются внутренние ноздри – хоаны, в глотку – евстахиевы трубы. На дне ротовой полости имеется язык различной формы; у многих бес-

хвостых он прикреплен к передней части нижней челюсти и может выбрасываться изо рта; животные пользуются этим для ловли насекомых. При отсутствии такого языка пища захватывается челюстями, при проглатывании добычи используются еще и глаза. Так, лягушка сокращением мышц втягивает глаза в глубь ротовой полости, проталкивая пищу в пищевод, которая поступает далее в мешкообразный, слабо выраженный желудок. У земноводных имеются слюнные железы, которые смачивают пищевой ком и способствуют его лучшему прохождению по пищеводу. Из желудка пища поступает в сравнительно короткий кишечник, который разделен на отделы (тонкий, средний и толстый). От желудка отходит двенадцатиперстная кишка, куда впадают протоки печени (по ним поступает желчь) и поджелудочной железы. Пищеварительная система заканчивается клоакой, куда открываются также мочеточники, канал мочевого пузыря и половые протоки.

Органы дыхания изменяются с возрастом животного. Личинки земноводных дышат наружными или внутренними жабрами. У взрослых амфибий развиваются легкие, хотя у некоторых хвостатых амфибий жабры сохраняются пожизненно. Легкие просто устроены и имеют вид тонкостенных эластичных мешков, иногда со складками на внутренней поверхности. Отношение поверхности легких к поверхности тела равно примерно 2:3. Поскольку земноводные не имеют грудной клетки, воздух в легкие поступает путем накачивания, при этом дно ротовой полости выступает как поршень насоса. При опускании дна ротовой полости воздух втягивается в нее через ноздри, затем ноздри закрываются, а дно ротовой полости, поднимаясь, проталкивает воздух в легкие. Выдох осуществляется за счет изменения объема внутренней полости земноводных и спадания легких. В дополнение к легочному большую роль играет кожное дыхание: именно через кожу выделяется до 80 % диоксида углерода и поступает до 50 % кислорода. Кожное дыхание является приспособлением для обитания в воде; во время спячки, которая у многих амфибий проходит в водоемах, эти животные также пользуются кожным дыханием. При нырянии легкие земноводных играют роль, сходную с ролью плавательного пузыря рыб.

Поскольку амфибии дышат легкими, у них имеются два круга кровообращения. Сердце у амфибии трехкамерное, оно состоит из двух предсердий и желудочка. Левое предсердие принимает кровь из легких, а правое – венозную кровь со всего тела, а также артериальную, идущую от кожи. Предсердия проталкивают кровь в желудочек через общее отверстие с клапанами. В желудочке имеются карманы, которые не да-

ют крови полностью смешиваться. От правой части желудочка отходит артериальный конус, за которым следует короткая брюшная аорта. У бесхвостых амфибий аорта делится на три пары симметрично отходящих сосудов, это видоизмененные (три из четырех) жаберные артерии рыб – предков амфибий. Первая пара – сонные артерии, несут кровь к голове. Вторая пара – дуги аорты, огибая сердце, сливаются в спинную аорту, от которой отходят артерии, несущие кровь к разным органам и участкам тела. Третья пара – легочные артерии, по ним кровь течет в легкие. По пути к легким от легочных артерий ответвляются большие кожные артерии, направляющиеся в кожу, где они разветвляются на множество капилляров, обуславливая кожное дыхание, имеющее у амфибий большое значение. В артериальном конусе имеется клапан, который смещается при сокращении желудочка и возрастании давления, открывая последовательно легочные артерии, дуги аорты и в последнюю очередь сонные артерии. Артериальный конус отходит от правой части желудочка, поэтому вначале в конус поступает кровь с наименьшим содержанием кислорода (в легочные артерии и далее к легким) и в последнюю очередь – с наибольшим (в сонные артерии и далее к голове).

Венозная кровь от задней части тела частично проходит в почки, где почечные вены распадаются на капилляры, образуя воротную систему почек. Вены, выходящие из почек, образуют непарную заднюю (нижнюю) полую вену. Другая часть крови от заднего отдела тела течет по двум сосудам, которые, сливаясь, образуют брюшную вену. Она, минуя почки, направляется в печень, где участвует в образовании воротной системы печени. По выходе из печени печеночные вены впадают в заднюю полую вену, а она – в венозный синус сердца. В венозный синус впадает и передняя полая вена, собирающая кровь от головы, передних конечностей и кожи. Из венозного синуса кровь изливается в правое предсердие. Органы выделения у взрослых амфибий представлены туловищными почками. От почек отходит пара мочеточников. Выводимая ими моча сначала попадает в клоаку, оттуда – в мочевой пузырь. При сокращении мочевого пузыря моча вновь оказывается в клоаке, а из нее выделяется наружу. У зародышей амфибий функционируют головные почки.

Все земноводные раздельнополы. У самцов имеются два семенника бобовидной формы, расположенные в полости тела около почек. Семявыносящие каналцы, пройдя через почку, впадают в мочеточник, представленный вольфовым каналом, который служит для выведения мочи и семени. У самок большие парные яичники лежат в полости тела.

Созревшие яйца выходят в полость тела, откуда попадают в воронкообразные начальные отделы яйцеводов. Из икринок выходят личинки, отличающиеся как по строению, так и по образу жизни от взрослых особей. Личинки земноводных – настоящие водные животные. Обитая в водной среде, они дышат жабрами. Жабры у личинок хвостатых амфибий наружные ветвистые; у личинок бесхвостых амфибий жабры сначала наружные, но вскоре становятся внутренними вследствие обрастания их складками кожи. Кровеносная система личинок амфибий сходна с таковой рыб и имеет только один круг кровообращения. Как и у большинства рыб, у личинок амфибий имеются органы боковой линии. Передвигаются личинки в основном за счет движения уплощенного хвоста, отороченного плавником.

В процессе превращения личинки во взрослое земноводное у нее происходят глубокие изменения большинства органов. Появляются парные пятипалые конечности, у бесхвостых амфибий редуцируется хвост. Жаберное дыхание заменяется легочным; жабры обычно исчезают. Вместо одного круга кровообращения развиваются два – большой и малый. При этом первая пара жаберных артерий превращается в сонные артерии, вторая пара становится дугами аорты, третья в той или иной степени редуцируется, а четвертая преобразуется в легочные артерии. У мексиканской амфибии амбистомы наблюдается неотения – способность размножаться на стадии личинки, т. е. достигать половой зрелости при сохранении личиночных черт строения. Личинок амбистом называют аксолотлями.

Места обитания земноводных разнообразны, но большинство видов придерживается влажных мест, а некоторые проводят в воде всю жизнь, не выходя на сушу. Тропические земноводные червяги ведут подземный образ жизни. Своеобразная амфибия балканский протей обитает в подземных водоемах; глаза у него редуцированы, а кожа лишена пигмента. Земноводные относятся к группе холоднокровных (пойкилотермных) животных, т. е. температура их тела непостоянна и зависит от температуры окружающей среды. Уже при температуре 10 °С их движения становятся вялыми, а при 5–7 °С они обычно впадают в оцепенение. Зимой в условиях умеренного и холодного климата жизнедеятельность амфибий почти замирает. Лягушки зимуют обычно на дне водоемов, а тритоны – на суше в норах, во мху, под камнями.

Размножаются земноводные в большинстве случаев весной. Самки лягушек, жаб и многих других бесхвостых земноводных выметывают икру в воду, где ее оплодотворяют самцы, поливая семенем. У хвоста-

тых амфибий наблюдается своеобразное внутреннее оплодотворение. Так, самец тритона откладывает на водные растения комочки семени в слизистых мешочках – сперматофорах. Самка захватывает сперматофор клоакой, и оплодотворение происходит в половых путях самки.

Плодовитость земноводных колеблется в широких пределах. Обычная травяная лягушка выметывает весной 1–4 тыс., а зеленая лягушка – 5–10 тыс. икринок. Развитие головастиков травяной лягушки в икринке длится в зависимости от температуры воды от 8 до 28 дней. Превращение головастика в лягушонка происходит обычно в конце лета.

Большинство земноводных, отложив икру в воду и оплодотворив ее, не проявляют о ней заботы. Но некоторые виды заботятся о своем потомстве. Так, например, самец обыкновенной жабы-повитухи (*Alytes obstetricans*), широко распространенной в Европе, наматывает шнуры оплодотворенной икры на задние ноги, и когда подходит пора появиться головастикам, он спускается в водоем, где головастики и вылупляются.

У самки суринамской пиры (*Pipa pipa*) ко времени выметывания икры кожа на спине сильно утолщается и размягчается. После выметывания и оплодотворения икринки попадают на спину самки. В этом помогает и самец, укладывая икру и брюшком вдавливая ее в разбухшую кожу, где и происходит развитие молодняка.

Питаются земноводные мелкими беспозвоночными животными, в первую очередь насекомыми. Они поедают много вредителей растений, принося тем самым большую пользу растениеводству. Подсчитано, что одна травяная лягушка (*Rana temporaria*) за лето может съесть около 1200 насекомых – вредителей сельскохозяйственных растений. Еще более полезны жабы, поскольку они охотятся ночью и поедают массу ночных насекомых и слизи, малодоступных для птиц. В Западной Европе жаб часто выпускают в оранжереи и парники для истребления вредителей. Тритоны полезны тем, что поедают личинок комаров.

Класс Amphibia подразделяют на три отряда:

Хвостатые амфибии (Caudata, или Urodela);

Бесхвостые амфибии (Anura);

Безногие амфибии (Apoda).

Отряд Хвостатые амфибии. Наиболее древняя группа земноводных, представленная в современной фауне саламандрами, углозубами, протеями и др. Тело у хвостатых амфибий удлиненное, вальковатое. Хвост сохраняется всю жизнь. Передние и задние конечности примерно одинаковой длины, поэтому хвостатые амфибии либо ползают, либо медленно ходят. От водных предков у хвостатых амфибий сохранились

кардинальные вены. Некоторые формы сохраняют жабры всю жизнь. Оплодотворение внутреннее.

В нашей стране из хвостатых амфибий широко распространены тритоны. Наиболее часто встречаются крупный гребенчатый тритон (у них самцы черные с оранжевым брюхом) и более мелкий обыкновенный тритон.

Весной тритоны живут в воде, где и размножаются, а зиму проводят на суше в состоянии оцепенения. В Карпатах можно встретить довольно крупную огненную саламандру (*Salamandra salamandra*), которую легко узнать по черной окраске с оранжевыми или желтыми пятнами.

Гигантская японская саламандра достигает в длину 1,5 м.

К семейству протеев относится балканский протей, живущий в водах пещер и сохраняющий жабры всю жизнь. Его кожа не содержит пигмента, а глаза рудиментарны, так как животное живет в темноте.

В лабораториях для проведения физиологических опытов разводят личинок американских амбистом, именуемых аксолотлями. Эти животные, как и все хвостатые амфибии, обладают замечательной способностью восстанавливать утраченные части тела.

Отряд Бесхвостые амфибии. К этому отряду относятся лягушки, жабы, квакши. Для них характерно короткое, широкое тело. Хвост у взрослых особей отсутствует. Задние ноги значительно длиннее передних, что определяет движение скачками. Оплодотворение наружное.

Отряд Безногие амфибии. К этому отряду принадлежат тропические земноводные, ведущие подземный образ жизни (червяги, рыбозмеи). Имеют длинное, цилиндрическое тело с коротким хвостом. В связи с роющим образом жизни ноги и глаза у них подверглись редукции. Оплодотворение внутреннее.

Класс Пресмыкающиеся, или Рептилии (Reptilia)

Все основные черты высших наземных позвоночных наглядно выражены у пресмыкающихся. Пресмыкающиеся относятся к высшим позвоночным, или настоящим наземным позвоночным животным, часть из которых вторично перешла к водному образу жизни. Рептилии представляют наиболее низкоорганизованных высших позвоночных из группы Amniota. Способность к терморегуляции у них невелика, и температура тела непостоянна, это все еще пойкилотермные животные. Ряд черт характеризует пресмыкающихся как типичных наземных животных. В связи с сухопутным образом жизни тело их расчленено на отде-

лы в большей мере, чем у амфибий и рыб. Шея хорошо выражена. Конечности пятипалые, но у некоторых они частично или полностью атрофировались. Кожа сухая, с сильным ороговением эпидермиса.

Поверхность тела покрыта обычно роговыми чешуями или щитками. Череп сочленяется с позвоночником одним мышцелком. Позвонки туловища несут ребра, которые составляют грудную клетку. Полушария переднего мозга хорошо развиты, в их крыше имеется серое мозговое вещество, образующее зачатки коры мозга. В течение всей жизни дышат легкими; вдох и выдох производятся путем расширения и сжатия грудной клетки. Сердце у большинства видов трехкамерное, но с неполной перегородкой в желудочке. Артериального конуса нет, три артерии отходят непосредственно от желудочка. Органами выделения у взрослых служат тазовые почки. Оплодотворение внутреннее. У эмбрионов развиваются оболочки амнион и аллантаис.

По сравнению с земноводными пресмыкающиеся более многочисленный и разнообразный класс. Число видов современных пресмыкающихся превышает 6500. Живущих в настоящее время объединяют в четыре отряда, которые составляют два подотряда:

- отряд Черепахи (Testudines);
- отряд Чешуйчатые (Squamata);
- подотряд Ящерицы (Lacertilia);
- подотряд Змеи (Serpentes);
- отряд Крокодилы (Crocodylia);
- отряд Клювоголовые (Rhynchocephalia).

В географическом отношении рептилии распространены гораздо шире, чем амфибии. Максимальное число видов обитает в тропиках и субтропиках, но рептилии не избегают пустынь и даже там весьма многочисленны.

У рептилий нередок лазательный тип конечностей, который хорошо выражен у хамелеонов. У гекконов, лазающих по гладкой поверхности камней, пальцы несут на концах своеобразные присоски. У летающих драконов на боках тела между передними и задними конечностями расположена кожистая складка, в формировании которой участвуют и ребра; эта складка используется для планирования при прыжках.

Размеры рептилий колеблются от нескольких сантиметров до 11 м (анаконда, сетчатый питон). Окраска варьирует, часто с рисунком из пятен и полос. Нередко она носит покровительственный характер.

Многие пресмыкающиеся полезны, поскольку истребляют насекомых, моллюсков, грызунов – паразитов и вредителей. Некоторые из них

дают ценные шкуры и съедобное мясо (крокодилы, черепахи, ящерицы, змеи). Яд змей используют в медицине. Некоторые ядовитые змеи опасны для человека.

Покровы пресмыкающихся существенно отличаются от кожных покровов амфибий и имеют черты приспособления к жизни в воздушной среде. У большинства пресмыкающихся кожа покрыта роговыми чешуями, бугорками или щитками для защиты от иссушения, механических повреждений, от проникновения микроорганизмов, ядовитых веществ. Поверхность ее сухая, кожные железы отсутствуют (кроме некоторых желез особого назначения). Верхний слой эпидермиса сильно ороговевает и постоянно сдвигается. Его регенерация (восстановление) обеспечивается деятельностью нижнего живого слоя эпидермиса. Характерны периодические линьки. У некоторых видов под роговыми чешуйками залегают костные бляшки, развивающиеся как кожные окостенения в дерме. Кожа рептилий в отличие от кожи амфибий плотно прилегает к телу и не образует столь характерных (как у лягушек) подкожных лимфатических мешков. У ящериц по внутреннему краю бедер имеется ряд отверстий – бедренных пор, из которых в период размножения выделяется вязкая нитевидная масса, но значение этих пор пока неизвестно. Немногочисленные кожные железы развиты у молодых крокодилов, есть они и у взрослых животных. Расположены эти железы на спине, на нижней челюсти и в области клоаки. Относительно хорошо кожные железы развиты у некоторых черепах. Зачатки кожных желез имеются у змей.

Скелет пресмыкающихся почти полностью образован костными элементами. Череп состоит как из окостеневших хрящей черепа эмбриона, так и из большого числа кожных костей, формирующих крышу, бока и дно черепа, длинные челюсти.

Позвоночный столб включает пять отделов – шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой. Позвонки процельные, у низших форм тела позвонков амфицельные. Шея длинная, в шейном отделе восемь позвонков. Первый шейный позвонок (атлас, или атлант) представляет собой костное кольцо, разделенное связкой на нижнюю и верхнюю половины. Верхнее отверстие служит для соединения головного мозга со спинным, в нижнее отверстие заходит зубовидный отросток второго шейного позвонка (эпистрофея), который служит осью вращения головы. Таким образом, атлант, вращаясь вокруг зубовидного отростка эпистрофея, обеспечивает значительную подвижность головы; значительная подвижность обеспечивается также за счет соединения

череп с помощью одного мышцелка. Наличие двух первых шейных позвонков – атланта и эпистрофея – характерно для всех тетрапод.

Грудные позвонки пресмыкающихся несут по паре хорошо развитых ребер, но только ребра пяти первых позвонков присоединяются к груди, образуя грудную клетку. Грудина хрящевая. Полной грудной клетки и грудины нет у змей. Ребра задних грудных позвонков не соединяются с грудиной. Крестцовых позвонков два, к их поперечным отросткам причленяется таз. Хвостовой отдел состоит из нескольких десятков позвонков.

Конечности и их пояса более мощные и более прочно укреплены, а плечевой пояс в связи с наличием грудной клетки связан с осевым скелетом, а не лежит свободно, как у амфибий. У рептилий почти не сохраняется метамерное расположение мускулатуры, которое свойственно низшим позвоночным. Достаточно хорошее развитие пятипалых конечностей, появление шейного отдела, большая расчлененность тела – все это привело к сложной дифференцировке мышечной системы. Появилась межреберная мускулатура, играющая важную роль в механизме дыхания у всех высших позвоночных. Хорошо также развита шейная и жевательная мускулатура. Нервная система более совершенна, чем у амфибий. Головной мозг значительно больше, полушария переднего мозга относительно крупнее, они имеют кору из серого мозгового вещества. Но кора развита еще слабо. Хорошо выражен архипаллиум и есть зачатки неопаллиума. Хорошо развиты теменной орган, эпифиз и обонятельный центр. Мозжечок довольно большой, что соответствует сложности движений большинства рептилий. Продолговатый мозг образует в вертикальной плоскости ясный изгиб, что характерно для всех высших позвоночных. Органы чувств в большей мере соответствуют наземному образу жизни. Механические раздражения воспринимаются осязательными волосками, расположенными на чешуях, и связанными с осязательными пятнами – скоплениями чувствующих клеток, лежащих под эпидермисом.

Глаза пресмыкающихся имеют веки, но у змей и некоторых ящериц они срастаются, образуя прозрачную пленку, защищающую глаз; развито цветовое зрение. Имеются слезные железы. Зрение играет важную, если не главную роль. Нижнее веко развито лучше и более подвижно. Есть третье веко – мигательная перепонка, закрывающая глаз из его переднего угла. У ночных видов зрачок вертикальный. Ресничная мышца образована поперечно-полосатой мускулатурой и не только перемещает хрусталик, но и несколько меняет его форму. Это в условиях

наземной среды имеет большое значение для различения предметов на разных расстояниях.

У многих рептилий на темени располагается своеобразный теменной орган (теменной глаз), связанный с промежуточным мозгом. Его строение сходно со строением глаза, и он может воспринимать световые раздражения.

Орган слуха состоит из внутреннего и среднего уха, в котором находится одна слуховая косточка – стремя. В перепончатом лабиринте обособляется улитка, представляющая собой мешкообразный выступ. Имеются также органы осязания, обоняния и вкуса.

Орган обоняния отчетливо подразделяется на нижний – дыхательный и верхний – собственно обонятельный отделы.

Для рептилий характерен яacobсонов орган – извитая и слепо заканчивающаяся полость, отходящая от крыши рта. Многие рептилии как бы ощупывают языком предметы, перенося мельчайшие частицы в рот, где с помощью яacobсонова органа воспринимают их запахи и запахи пищи.

Органы пищеварения устроены сложнее, чем у амфибий. Пищеварительный тракт пресмыкающихся начинается ротовой полостью, в которой находятся язык и зубы. Зубы свойственны большинству рептилий. Они прирастают к краям соответствующих костей и только у крокодилов они сидят в альвеолах. На дне ротовой полости расположен подвижный мускулистый язык, способный далеко выбрасываться. Форма языка весьма различна. У змей и многих ящериц он тонкий и часто раздвоенный на конце. У хамелеонов, напротив, на конце язык расширен. У черепах и крокодилов носоглоточные ходы отделены от ротовой полости вторичным костным небом. Благодаря образованию вторичного неба хоаны отодвинуты назад и открываются в глотку. Воздух, вдыхаемый через ноздри, поступает в глотку и далее по трахее в легкие, минуя ротовую полость. Это позволяет животному дышать при заглатывании пищи. Ротовые слюнные железы относительно хорошо развиты, и слюна содержит пищеварительные ферменты.

Ротовая полость четко отграничена от глотки. Пищевод ведет в хорошо развитый желудок. Желудок четко выражен, снабжен сильной мускулатурой. Кишечник ясно подразделяется на более длинную тонкую и относительно короткую толстую кишки. Между тонкими и толстыми кишками расположена зачаточная слепая кишка. Она хорошо развита только у растительоядных черепах. Поджелудочная железа имеет свой проток. У рептилий имеется желчный пузырь, проток кото-

рого впадает в кишечник рядом с протоком поджелудочной железы. Имеется клоака. У пресмыкающихся значительно расширен спектр кормов. Они могут расчленять пищевой объект, способны долго голодать.

Органами дыхания пресмыкающихся в течение всей жизни служат легкие (у змей имеется только одно правое), кожное дыхание отсутствует. Газообмен у зародыша, развивающегося в яйце, осуществляется с помощью сосудов аллантаоиса и желточного мешка. Характерна дифференцировка дыхательных путей. От глотки начинается трахея (дыхательное горло), которая делится на два бронха, ведущих в мешковидные легкие. В полости легкого располагается множество складок и мелких ячеек, увеличивающих поверхность газообмена. Особенно хорошо это выражено у черепах и крокодилов, у которых легкие губчатые. Воздух не нагнетается в легкие, как у амфибий, а втягивается и выталкивается обратно за счет изменения объема грудной клетки. Кровеносная система пресмыкающихся по сравнению с кровеносной системой земноводных имеет ряд черт, лучше соответствующих наземному образу жизни.

Сердце трехкамерное, перегородка между предсердиями всегда полная, и каждое самостоятельно открывается в соответствующую часть желудочка. Кроме того, неполная перегородка имеется и в желудочке. За счет этой перегородки желудочек на короткое время во время диастолы полностью разделен на левую и правую половины. У крокодилов желудочек перегороден полностью. Из желудочка выходят три самостоятельных артериальных ствола, а не артериальный конус, как у амфибий.

От правой части желудочка отходит общий ствол легочных артерий, по которым практически венозная кровь поступает к легким. От левой части желудочка отходит правая дуга аорты (загибающаяся направо), от которой, в свою очередь, отходят сонные и подключичные артерии, снабжающие артериальной кровью передний отдел тела и головной мозг. От середины желудочка (содержит смешанную кровь) отходит левая дуга аорты, которая, обогнув сердце, соединяется с правой дугой аорты и образует спинную аорту. Многочисленные сосуды, отходящие от нее, несут кровь к различным органам тела. Таким образом, у рептилий более полно разделены артериальный и венозный потоки, но в связи с двумя дугами аорты кровь в артериях смешанная.

Венозная система не имеет существенных отличий в сравнении с таковой бесхвостых амфибий. По задней полой вене – основному венозному сосуду туловища – кровь поступает в правое предсердие. В заднюю полую вену впадает и печеночная вена, выносящая кровь, посту-

пившую туда от кишечника и прошедшую через воротную систему сосудов печени.

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

Органы дыхания представлены тазовыми почками, которые расположены в тазовой области и по микроструктуре отличаются от туловищных почек. Туловищные почки возникают как зародышевый орган и функционируют до вылупления животных из яйца или некоторое время спустя после вылупления. Конечным продуктом является мочева кислота; при этом экономится примерно в 200 раз больше воды по сравнению с земноводными, у которых конечным продуктом обмена является мочеви́на. С брюшной стороны в клоаку открывается мочево́й пузырь. У крокодилов, змей и некоторых ящериц мочево́й пузырь недоразвит. Моча у них кашицеобразная и состоит в основном из мочево́й кислоты.

Размножение происходит на суше (у морских змей – в воде). Половые железы лежат в полости тела по бокам позвоночника. Оплодотворение внутреннее. Все рептилии, кроме гаттерии, имеют копулятивные органы. У ящериц и змей они представляют собой парные выросты задней стенки клоаки, которые в период полового возбуждения выворачиваются наружу. У крокодилов и черепах копулятивный орган непарный и также представляет собой вырост стенки клоаки. Крупные, богатые желтком яйца покрыты пергаментной или пропитанной известью оболочкой, защищающей содержимое от высыхания. У черепах и крокодилов появляется белковая оболочка. Развитие пресмыкающихся прямое без метаморфоза. В связи с наземным образом жизни у зародышей пресмыкающихся появляются две зародышевые оболочки – амнион и аллантоис. Амнион – это мешок, заполненный амниотической жидкостью, в которой плавает зародыш. Аллантоис выполняет роль органа дыхания и зародышего мочево́го пузыря. Отмечено партеногенетическое размножение (некоторые агамы, гекконы), у них популяции состоят только из самок. Есть случай гермафродитизма – островная змея ботропс.

Пресмыкающиеся широко распространены по земному шару, но большинство обитает в странах с жарким и теплым климатом. Это обусловливается зависимостью их жизнедеятельности, как животных с непостоянной температурой тела, от температуры окружающей среды.

Пресмыкающиеся, как правило, наземные животные. Однако ряд видов ведет водный образ жизни. Так, в морях, реках и озерах обитают крокодилы, некоторые змеи и черепахи. Все водные пресмыкающиеся дышат воздухом и размножаются на суше (исключение составляют живородящие морские змеи). В умеренных и северных широтах пресмыкающиеся проводят зиму в глубоком оцепенении, укрывшись в различных убежищах.

Большинство пресмыкающихся размножаются путем откладывания яиц. Их яйца по строению сходны с яйцами птиц. Самки обычно откладывают яйца в углубления на почве или в трещины скал, под кору деревьев, в навоз. Срок инкубации зависит от температуры окружающей среды. Некоторые пресмыкающиеся, например крокодилы, охраняют кладку яиц. У других наблюдается яйцеживорождение. В этом случае оплодотворенные яйца остаются в теле матери, и в них развиваются молодые животные, которые выходят из яиц тотчас же после их откладки.

Мелкие пресмыкающиеся питаются преимущественно беспозвоночными, главным образом насекомыми. Крупные нападают на позвоночных животных. Ядовитые змеи убивают жертву, вонзая в нее ядовитые зубы, по каналам или бороздкам которых в ранку стекает яд, вырабатываемый специальными, видоизмененными слюнными железами. Имеются также и растительноядные пресмыкающиеся, поедающие траву и плоды (сухопутные черепахи), и всеядные.

Отряд Черепахи – наиболее специализированная группа пресмыкающихся. Широкое уплощенное тело черепах покрыто прочным панцирем, образованным двумя щитами – более выпуклым спинным (карапакс) и уплощенным брюшным (пластрон). С карапаксом сливаются ребра и большая часть позвоночника, с пластроном – грудина и ключицы. Свободны шейный и хвостовой отделы позвоночника, лопатки, коракоиды и конечности. Сверху панцирь прикрыт роговыми щитками, а у кожистых черепах – мягкой кожей эпидермального происхождения. Спереди между щитками выступают голова и передние ноги, сзади – хвост и задние ноги. При испуге или опасности черепахи втягивают их. У морских черепах ноги превратились в ласты.

Развито вторичное костное небо, зубов нет, но есть роговые чехлы на челюстных костях. Мускулатура туловища в связи с наличием панциря развита слабо. Хорошо развита мускулатура шеи, конечностей и хвоста.

Легкие имеют сложное губчатое строение. Воздух попадает в них путем засасывания в результате движения шеи и ног и опускания дна

ротовой полости. Дополнительные органы дыхания – снабженные капиллярами выросты глотки и клоаки.

В настоящее время в мире насчитывается около 250 видов черепах, ведущих наземный, полуводный и водный образ жизни, большинство из которых встречается в тропических странах. На островах Тихого и Индийского океанов водятся сухопутные исполинские слоновые черепахи, достигающие 2 м в длину и массы 200 кг. Объектом промысла служила морская зеленая (суповая) черепаха (*Chelonia mydas*) длиной до 2 м и массой до 400 кг. Почти все они истреблены.

В болотах и озерах южных районов водится болотная черепаха, питающаяся водными животными. Ноги этих черепах имеют плавательные перепонки. Близка к ней по биологии каспийская черепаха (*Mauremis caspica*). На Дальнем Востоке обитает дальневосточная черепаха – трионикс (*Trionyx sinensis*). Для этого вида характерно наличие длинного подвижного хоботка, на конце которого открываются ноздри. Плавает каспийская черепаха быстро и может долго оставаться под водой (2–10 ч). В природе они откладывают яйца в апреле – мае, инкубация продолжается 70–80 дней. Летом взрослые могут впадать в спячку, закапываясь в грунт. Летняя спячка может переходить в зимнюю, т. е. длиться до 8 мес. Мясо и яйца этих черепах съедобны.

Отряд Чешуйчатые – наиболее многочисленная группа современных пресмыкающихся. Роговая чешуя налегает друг на друга, как чешуйки в еловой шишке, клоака в виде поперечной щели. Копулятивные органы в виде парных мешковидных выпячиваний клоаки. Распространены по всем континентам. Отряд делится на два подотряда.

Подотряд Ящерицы. К этому подотряду относятся животные с продолговатым телом и обычно длинным хвостом. Внешний вид и окраска разнообразны. Ноги, как правило, хорошо развиты, но у некоторых форм они редуцированы или совсем отсутствуют (веретеница, желтопузик); в последнем случае в теле сохраняются рудименты поясов конечностей. Внешне такие ящерицы похожи на змей, но в отличие от последних у безногих ящериц сохраняются грудина и пояса конечностей. Многим видам свойственна автотомия – обламывание части хвоста. В последующем хвост восстанавливается, но его скелет не окостеневает.

Глаза у большинства видов снабжены подвижными веками, но у gekonov, гологлазов и некоторых других ящериц они срастаются и превращаются в прозрачные пленки на глазах. Имеются барабанные перепонки.

Большинство ящериц размножаются, откладывая яйца, но некоторые виды яйцеживородящие (веретеница, живородящая ящерица). Питаются мелкими животными, в том числе различными насекомыми и моллюсками, чем приносят пользу сельскому и лесному хозяйствам. Ядовитых видов среди ящериц нашей фауны нет.

Хамелеоны – высокоспециализированные рептилии, приспособленные в основном к древесному образу жизни; длина тела составляет от 3 до 60 см. Несколько десятков видов хамелеонов обитают в субтропиках и тропиках (обыкновенный, шлемоносный, Джексона). Тело может сильно раздуваться за счет легочных мешков. На конечностях первые два пальца срослись между собой и противопоставлены также сросшимся трем остальным пальцам. Такими клещеобразными лапами хамелеоны крепко охватывают ветку дерева, по которой передвигаются. Хвост длинный, цепкий. Глаза могут двигаться несогласованно. Окраска хамелеонов может меняться в зависимости от фона окружающей среды. Язык длинный, до половины длины тела; выбрасывая его, хамелеоны ловят насекомых.

Подотряд Змеи. Относящиеся к этому подотряду рептилии имеют длинное цилиндрическое тело со слабо выраженным делением на голову, шею, туловище и хвост. Самые крупные представители – питоны и удавы (длиной до 11 м). Ползают изгибая тело. Щитки, покрывающие брюхо, налегают друг на друга задними краями и препятствуют скольжению тела назад.

Характерно отсутствие подвижных век, барабанных перепонки, плечевого пояса, парных конечностей и их скелета. Только у удавов имеются рудименты задних ног, бедер и подвздошных костей. Тело змей покрыто роговой чешуей и щитками. Кожных желез нет (есть лишь у некоторых видов ужей). При линьке старый поверхностный слой кожи отделяется на челюстях и постепенно сходит с тела, выворачиваясь, как перчатка.

Глаза змей покрыты прозрачной пленкой сросшихся век. Барабанной перепонки нет. Кости обеих челюстей и неба соединены связками, и пасть змей может открываться настолько широко, что они могут заглатывать крупную добычу целиком. В связи с вытянутой формой тела у змей развито только одно правое легкое, а левое, если оно и есть, рудиментарно. Мочевого пузыря нет, почки и гонады сильно вытянуты.

Позвоночник представлен большим числом (200–450) однообразных позвонков, которые помимо обычных сочлененных отростков, имеют на верхних дугах по срединному выступу. Позвонки несут свободно закан-

чивающиеся ребра, которые наружными концами упираются в слой мускулатуры. Движение ребер обеспечивает более совершенное перемещение тела, особенно в узких пространствах.

Питаются исключительно животной пищей – от мелких насекомых до мелких копытных. Добычу заглатывают целиком, этому способствует подвижное сочленение левой и правой половин челюстного аппарата. Некоторые змеи (ужи) заглатывают живую добычу, другие (удавы) душат ее кольцами тела, третьи (ядовитые змеи) убивают ядом. У ядовитых змей несколько передних зубов имеют более крупные размеры, они располагаются на верхней челюсти. У одних ядовитых змей (гадюки, гремучие змеи) яд стекает по каналу внутри зуба, у других (кобры, аспиды) – по борозде на его поверхности. Яд вырабатывается особыми верхнечелюстными железами. Укус широко распространенной у нас обыкновенной гадюки (*Vipera berus*) болезнен, но не смертелен. Распространенные во многих районах страны медянка и ужи полозья ядовитых зубов не имеют. Змеи наиболее распространены в тропиках и субтропиках, хотя гадюка обитает и за полярным кругом. Некоторые виды живут на деревьях, в воде и под землей. Размножаются змеи, откладывая яйца, для некоторых характерно яйцеживорождение. На зиму змеи нашей фауны впадают в спячку.

Отряд Крокодилы. Это наиболее высокоорганизованная группа крупных пресмыкающихся (примерно 25 видов), отдельные представители которой могут достигать 8–10 м в длину (гребнистый и нильский крокодилы); все крокодилы ведут полуводный образ жизни.

Отличаются крокодилы уплощенным туловищем, вытянутой головой, короткими лапами и мощным длинным хвостом, сжатым с боков. Передние лапы с пятью свободными пальцами, задние несут четыре пальца, соединенных перепонкой. Тело покрыто роговыми пластинами, под которыми развиваются костные щитки. Имеют, хотя и многочисленные, кожные железы, расположенные на хребте, под нижней челюстью и в области клоака. Пасть снабжена многочисленными крупными зубами, сидящими в альвеолах. Сердце четырехкамерное. Однако наряду с правой дугой аорты, выходящей из левого (артериального) желудочка, имеется и левая дуга, выходящая из правого (венозного) желудочка. Объемистые легкие имеют губчатое строение. Вторичное небо отделяет носоглоточный ход от ротовой полости. От заднего края неба свешивается мускульная складка – небная завеса, которая, закрывая глотку, позволяет крокодилам хватать добычу под водой, изолирует ротовую полость от глотки, давая возможность дышать, когда рот в во-

де раскрыт, а наружу выставлен лишь конец морды с ноздрями. У ноздрей есть клапаны, закрывающиеся в воде. Большую часть времени крокодилы проводят в воде; они хорошо плавают и ныряют, но нередко вылезают на берег погреться на солнце. Яйца зарывают в прибрежный песок, где и проходит их развитие. Нередко самка охраняет кладку. Питаются крокодилы как водными животными, так и приблизившимися к водоему. Крупные крокодилы опасны для человека.

В ряде стран ведется промысел крокодилов, в первую очередь ради ценной шкуры и мяса. Во многих странах крокодилов разводят с этой целью на специальных фермах.

Класс Птицы (Aves)

Специализированная ветвь высших позвоночных из группы Amniota, приспособившихся к полету. Птицы – прогрессивная ветвь рептилий, сохранившая много общих морфологических особенностей с предками. Предками птиц были архозавры – господствующая в мезозойскую эру очень разнообразная и многочисленная группа пресмыкающихся, которые и дали начало самому молодому классу наземных позвоночных. У птиц резко повысился общий уровень жизнедеятельности. Прогрессивные черты их организации – это более развитая центральная нервная система; высокая и постоянная температура тела (у крупных – 38–40 °С, а у мелких – 41–44 °С) и чрезвычайно интенсивный обмен веществ. Птицы – первый класс изучаемых нами животных с постоянной температурой тела. У птиц более совершенное размножение и выраженная забота о потомстве – яйца насиживают и охраняют, а потомство выкармливают.

Птицы приобрели способность к полету, не утратив способности передвигаться по земле и лазать. Передние конечности видоизменились, превратившись в крылья, что придает этим животным весьма своеобразный вид. Тело птиц покрыто перьями – черта, характерная только для представителей данного класса. Часть костей плюсны и предплюсны срослись и образовали единую кость – цевку. Череп сочленяется с позвоночником одним мыщелком. В полушариях мозга имеется кора, поверхность которой гладкая. Мозжечок хорошо развит. Легкие губчатые, соединены с системой воздушных мешков. Сердце четырехкамерное. Имеется только правая дуга аорты. Размножаются, откладывая яйца. Способность к полету наложила отпечаток как на строение птиц, так и на их биологию, у птиц все подчинено полету.

В настоящее время на Земле обитает около 9 тыс. видов птиц, населяющих все материки и острова.

Современных птиц подразделяют на три хорошо обособленных надотряда:

Пингвины (Impennes);

Бескилевые, или Страусовые, птицы (Ratitae);

Килегрудые птицы (Neognathae, или Carinatae).

Внешний вид птиц отражает их приспособленность к полету. Туловище птиц компактное, более или менее обтекаемой формы. Голова небольшая, шея тонкая, гибкая. На голове вперед выдается клюв, состоящий из надклювья и подклювья. Передние конечности – крылья – в спокойном состоянии сложены и прижаты по бокам тела. На крыльях расположены большие упругие маховые перья, которые образуют их несущие плоскости. Вся масса тела при передвижении по земле, лазаньи по деревьям, взлете и посадке приходится на задние конечности. Обычно они четырехпалые, но иногда число пальцев сокращается до трех и даже двух (африканский страус). Из четырех пальцев ног в большинстве случаев три направлены вперед, а один назад. Большие вариации в размерах и форме отделов тела птиц обеспечивают приспособления к разным типам питания и движения при сохранении внешнего однообразия.

Кожа птиц тонкая, сухая, практически лишенная желез. Исключение составляет копчиковая железа, развитая у многих видов птиц, особенно у водоплавающих, секрет которой используется для смазки перьев, что препятствует их намоканию. Для птиц характерно наличие перьевого покрова. Перья эволюционно развились из чешуи пресмыкающихся, они характерны для всех видов птиц и не встречаются у других животных.

Перо – производное эпидермиса кожи. Оно образовано роговым веществом – кератином. Отдельное перо состоит из очина (часть, погруженная в кожу), стержня и опахала. Стержень представляет собой плотную роговую трубку с рыхлой роговой сердцевинкой. Опахало образовано отходящими от стержня в обе стороны бородами первого порядка, от которых в свою очередь отходят короткие бородачки второго порядка. Бородачки второго порядка несут мелкие крючочки, сцепляющие бородачки друг с другом, отчего образуется упругая, легкая пластинка опахала пера. У нежных пуховых перьев стержень укорочен и несет тонкие нежные, не сцепленные крючочками бородачки. У пуха стержень не развит и бородачки отходят пучком от общего основания. Различают контурные, маховые, рулевые и некоторые другие перья. Контурные перья

(стержень с очинком и стволком, а опахало с бородками первого и второго порядков) покрывают тело и придают птице видовые и индивидуальные различия. Маховые – крупные, упругие перья, образующие основную часть несущей плоскости крыла. Их опахало асимметрично: одна сторона узкая, а другая – широкая. Такое строение допускает при поднятии крыла прохождение воздуха между перьями, а при опускании крыла под давлением воздуха вызывает плотное соединение перьев. Более крупные маховые перья, опирающиеся на кости кисти крыла, называются первостепенными маховыми, а меньшие по размерам и не столь упругие перья, соединенные с костями предплечья, – второстепенными маховыми. Рулевые перья, слагающие хвост и направляющие полет птиц, отличаются большими размерами, упругостью и симметрией опахал. Под контурными перьями располагаются пуховые (опахало без бородок второго порядка – рассучено) и пух, а также имеются нитевидные перья и щетинки. Пуховые перья и пух, согревающие организм, особенно развиты у водоплавающих птиц.

Перья расположены в направлении от головы к хвосту, причем растут они не на всей поверхности тела птицы, а на некоторых определенных участках, чередующихся с участками без перьев. Это касается в первую очередь контурных перьев. Участки с перьями называются птерилиями, а без перьев – аптериями. У пингвинов и бескилевых аптерий нет. Аптерии расположены по средней линии груди, в подмышечной области, вдоль лопаток, т. е. в тех местах тела, где кожа над мышцами напрягается при полете. Такое расположение перьев улетающих птиц позволяет закрыть все тело меньшим числом перьев, а также является приспособлением для уменьшения трения отдельных участков тела при полете и увеличивает подвижность перьев на теле. Аптерии прикрыты соседними контурными перьями. По-видимому, возникновение перьев (или пуха, подобного эмбриональному у современных видов) было вызвано требованиями терморегуляции у эндотермных животных при уменьшении их размеров.

Роль перьевого покрова в жизни птиц велика и разнообразна. Перьевой покров придает телу птиц обтекаемую форму, что облегчает полет. Маховые и рулевые перья образуют большую часть несущей поверхности крыльев и хвоста, следовательно, они обеспечивают сам полет. Благодаря высоким теплозащитным свойствам перьев и воздушных прослоек между ними перьевого покрова способствует сохранению тепла и таким образом участвует в терморегуляции. Он также защищает птицу от различных механических воздействий. Перья могут нести и сигналь-

ную функцию, как визуальную (павлин), так и акустическую (бекас). Разнообразные пигменты перьев придают птицам ту или иную окраску, которая часто носит покровительственный характер.

Для птиц характерна регулярная частичная или полная смена перьевого покрова путем линьки. При этом старые перья выпадают, а на их месте развиваются новые (иногда другой окраски). Число линек варьируется от одной до нескольких, обычно один или два раза в год.

Для большинства птиц характерна медленная и постепенная смена перьевого покрова, благодаря чему они сохраняют способность к полету (орлы), но у водоплавающих птиц линька протекает столь быстро, что они временно не могут летать (гуси).

Череп птиц характеризуется большой тонкостенной мозговой коробкой, огромными глазничными впадинами и беззубыми челюстями. Замещение зубов роговым клювом – рамфотекой – связано, по-видимому, с необходимостью облегчения конструкции для полета и с особенностями питания птиц. У взрослых птиц кости черепа полностью срастаются, что обеспечивает его прочность. Череп сочленяется с первым шейным позвонком одним мышелком. Грудные, поясничные, крестцовые и передние хвостовые позвонки у взрослых птиц срастаются между собой, создавая жесткую опору. Позвоночник птиц состоит из пяти отделов. Высокая подвижность, столь необходимая для шейных позвонков, у грудных и поясничных отсутствует, туловищный отдел укорочен, часть поясничных и хвостовых позвонков функционирует как крестцовые. Позвонки срастаются также с тонкими подвздошными костями таза, который служит прочной основой для ног. Ребра нижними концами прикрепляются к большой грудной кости: на заднем крае они имеют крючковидные отростки, которые налегают концами на ребра следующей пары; это придает грудной клетке прочность. Каждое ребро состоит из двух подвижно сочлененных частей, что обеспечивает изменение объема грудной клетки и дыхание, когда птица не летает, за счет поднятия и опускания грудины. Грудина птиц всегда окостеневает (исключение составляют птицы, которые утратили способность к полету), на передней поверхности она несет высокий костный киль, к которому с обеих сторон прикрепляются мощные грудные и подключичные мышцы, приводящие в движение крыло.

При ходьбе масса всего тела приходится на кости таза, поэтому они очень прочно сочленены между собой. Элементы скелета тазового пояса срастаются у взрослых птиц в единую кость. Таз остается снизу открытым, что позволяет им откладывать очень крупные яйца.

Плечевой пояс состоит из трех пар костей: саблевидных лопаток, лежащих вдоль позвоночника, тонких ключиц, которые срастаются нижними концами в вилочку, распирающую основания крыльев, и коракоидов – массивных костей, соединяющихся одним концом с лопатками и основаниями плечевых костей, а другим – с грудиной.

Скелет передних конечностей подвергся изменениям, из которых самые заметные – срастание костей пясти и сокращение числа фаланг пальцев II, III и IV. Пальцы I и V редуцированы, палец II имеет только одну фалангу, которая служит опорой для обособленного пучка перьев на внешнем крае крыла, так называемого крылышка. Крыло до конца не распрямляется, его отделы всегда расположены под углом друг к другу и подвижны относительно друг друга только в горизонтальной плоскости, а в вертикальной сочленены жестко, что важно в полете для обеспечения опоры крыла о воздух.

Для птиц характерна вертикальная постановка ног. В скелете задних конечностей малая берцовая кость сильно редуцирована и приращена к большой берцовой кости. В процессе онтогенеза к нижнему концу голени прирастают косточки основного ряда предплюсны. Остальные косточки предплюсны и три косточки плюсны сливаются в единую вытянутую кость – цевку. К нижнему концу цевки причленяются фаланги пальцев.

Мускулатура птиц весьма своеобразна. Мышцы птиц хорошо развиты на конечностях, в шейном и хвостовом отделах тела. Наиболее мощно развитые мышцы и, соответственно, наиболее тяжелые (например, грудные) расположены на самом теле, от них к конечностям идут длинные и прочные сухожилия. Особенно развиты грудные и подклюничные мышцы, приводящие в движение крылья. У хороших летунов масса грудных мышц может достигать 18–25 % от массы тела. Мощны также мышцы ног (бедр), выполняющие большую работу при хождении птицы и передвижении по веткам деревьев, при взлете и посадке. Особые подкожные мышцы управляют положением перьев.

Нервная система, особенно центральный отдел, у птиц имеет более сложное строение, чем у рептилий, что соответствует более высокому уровню жизнедеятельности. В головном мозге хорошо развиты полушария переднего мозга, хотя кора гладкая, без извилин; мозжечок очень большой, сильно развиты зрительные бугры среднего мозга, обонятельные доли малы.

Центр рассудочной деятельности локализуется у птиц в полосатых телах, а не в коре головного мозга. Сильное развитие зрительных бугров

среднего мозга, несущих зрительную функцию, обусловлено доминированием в жизни птиц зрения. Мозжечок велик и имеет сложное строение. Его средняя часть – червь – передним краем почти соприкасается с полушариями, а задним концом прикрывает продолговатый мозг. Червь покрыт характерными поперечными бороздами. Большой мозжечок соответствует высокой подвижности и сложности движений птиц. От головного мозга отходит 12 пар нервов.

Органы чувств развиты у птиц в различной степени. Наибольшее значение в их жизни имеет зрение, поэтому большинство птиц – животные с дневной активностью. Глаза велики, у некоторых видов составляют до 4 % от массы тела и сложно устроены. Аккомодация происходит путем изменения кривизны хрусталика, изменения расстояния между хрусталиком и роговицей и изменения кривизны роговицы. Поле зрения велико; поле бинокулярного зрения значительно лишь у некоторых, например сов, веслоногих. У соколообразных разрешающая способность глаза в 4–8 раз превышает таковую у человека. Сокол видит добычу размерами с галку на расстоянии 1 км. Совы видят при освещенности в сотни раз меньшей, чем это необходимо человеку. Располагаясь в черепе, глазные яблоки практически соприкасаются друг с другом и лишены мышц, поэтому они малоподвижны или неподвижны, зато очень подвижна голова. Слух развит хорошо, например совы при его помощи охотятся даже в темноте. Ошибка пассивной локации источника звука у сов не превышает 2°, чему способствуют, вероятно, наличие кожной складки и особая структура из перьев (лицевой диск), а также присущая некоторым их видам асимметрия ушных отверстий. В среднем ухе имеется одна косточка – стремя, барабанная перепонка несколько углублена, хорошо развит наружный слуховой ход. У некоторых птиц хорошо развито и обоняние (гриф, киви).

Органы пищеварения начинаются ротовой полостью. Зубы у современных птиц отсутствуют, их частично заменяют острые края рогового чехла клюва, которым птица захватывает, удерживает и иногда размельчает пищу. Отсутствие зубов породило ряд других особенностей пищеварительной системы. Для птиц характерны пищевод и зоб (расширенная часть пищевода, свойственная многим птицам), где пища увлажняется, набухает и размягчается. Из пищевода пища попадает в железистый отдел желудка, где смешивается с пищеварительными соками. Химическая обработка начинается уже в зобе и продолжается в железистом отделе желудка. Из него пища переходит в мышечный отдел желудка. Стенки его образованы мощными мышцами, а в полости, высланной твердой обо-

лочкой, обычно находятся мелкие камешки (гастролиты), проглоченные птицей. Эти камешки и складки стенок желудка при сокращении мышц стенок перетирают пищу. Таким образом, желудок птиц состоит из двух отделов. Сила мышечного желудка так велика, что могут перетираться самые жесткие плоды с твердой кожурой. Так, у кур давление в мускульном желудке достигает 100–150 мм рт. ст., у гусей – 265–286 мм рт. ст. Кишечник птиц относительно короткий за счет уменьшения длины толстого отдела. Длина кишечника в 3–12 раз больше длины тела. На границе тонкого и толстого отделов от кишечника отходят два слепых выроста.

Прямая кишка не развита, поэтому экскременты не накапливаются в кишечнике, что облегчает массу птицы. Заканчивается кишечник расширением – клоакой, в которую открываются мочеточники и протоки половых желез. Секрет двулостной печени и поджелудочной железы, поступающий в двенадцатиперстную кишку, способствует перевариванию пищи. Печень у птиц большая, ее масса может составлять 2–8 % от массы тела; это позволяет запастись энергетические резервы углеводов (в первую очередь гликогена), ведь полет требует повышенного (в 2–10 раз) расхода энергии. Энергия запасается и в виде жировых отложений, по способности накапливать жир (запас энергии) птицы в 2 раза превосходят любых других животных. Во время миграций запасы жира могут составлять 30–50 % от массы тела.

Затраты птицами во время полета огромного количества энергии и высокий уровень обмена веществ обуславливают необходимость поглощения большого количества пищи. У птиц наблюдается гиперфагия – избыточное потребление пищи. Мелкие виды птиц могут за день потреблять количество пищи, равное массе тела. Скорость переваривания пищи очень высокая, например домовый сыч переваривает мышь за 4 ч, а серый сорокопут – за 3 ч. У свиристели ягоды рябины проходят весь кишечник за 8–10 мин, а у утки, вскрытой через 30 мин после того, как она проглотила карася длиной 6 см, уже нельзя было обнаружить в кишечнике его остатков. Органы дыхания птиц также несут признаки приспособления к полету, во время которого организм нуждается в усиленном газообмене. От глотки птицы отходит длинная трахея, которая в грудной полости делится на два бронха. На месте деления трахеи на бронхи имеется расширение – нижняя гортань, в которой расположены голосовые связки. Нижняя гортань играет роль голосового аппарата и особенно сильно развита у птиц, поющих или издающих громкие звуки. Легкие у птиц губчатые, маленькие по объему и очень большие по пло-

щадя газообмена. Бронхи, входя в легкие, распадаются на все более мелкие ветви.

Последние заканчиваются тончайшими слепыми канальцами – бронхиолами, в стенках которых проходят кровеносные капилляры. Мешки, которые располагаются между органами и мышцами, под кожей и в полостях трубчатых костей крыльев играют большую роль в дыхании птицы во время полета. У сидящей птицы дыхание осуществляется путем расширения и сжатия грудной клетки в результате движения грудной клетки. В полете же, когда движущимся крыльям нужна твердая опора, грудная клетка остается почти неподвижной и прохождение воздуха через легкие обуславливается в основном расширением и сжатием воздушных мешков. Этот процесс получил название «двойное дыхание», поскольку отдача кислорода в кровь происходит как при вдохе, так и при выдохе. Полнота извлечения кислорода из воздуха при этом способе дыхания такова, что гуси способны достигать высоты 10 км. Воздушные мешки также участвуют в терморегуляции, уменьшают трение между органами и мышцами, способствуют акту дефекации. Путем изменения объема воздушных мешков ныряющие птицы регулируют свою плавучесть.

Объем воздушных мешков примерно в 10 раз больше объема легких, но газообмен осуществляется только в легких. Само дыхание в полете происходит в основном за счет работы крыльев. Чем быстрее машущий полет, тем интенсивнее дыхание. При подъеме крыльев легкие растягиваются, и воздух засасывается в них; кроме того, воздух частично, минуя легкие, попадает в воздушные мешки. При опускании крыльев происходит выдох, причем через легкие проходит воздух из мешков, что способствует окислению крови в легких.

Кровеносная система птиц имеет два круга кровообращения. Сердце птиц очень большое, у колибри оно составляет 2,37 % от массы тела, у человека – 0,42 %. Сердце у птиц четырехкамерное, поэтому кровь полностью разделяется на артериальную и венозную. От каждого желудочка отходит по одному сосуду – общий ствол легочных артерий от правого желудочка и правая дуга аорты от левого. В эритроцитах сохраняются ядра.

Высокая активность обменных процессов у птиц делает необходимым быструю и обильную доставку питательных веществ и кислорода во все части организма, поэтому кровь по сосудам течет с большой скоростью, что обеспечивается энергичной работой сердца. Частота сокращений сердца высокая, например, пульс у серебристой чайки в покое

130–250, в машущем полете 625 ударов в 1 мин; у воробья в покое 460, а в полете до 1000 ударов в 1 мин.

Органы выделения птиц также приспособлены к интенсивному обмену веществ, вследствие чего увеличивается объем продуктов распада, подлежащих удалению. Почки у птиц тазовые, отличаются большими размерами и лежат в углублениях тазовых костей. От них отходят мочеточники, открывающиеся в клоаку. Мочевому пузырю нет, конечный продукт – мочевая кислота, почти не требующая воды для ее выведения и, таким образом, позволяющая экономить воду. Выделяя с мочой мало воды, птицы почти не способны избавиться и от избытка в организме солей. Поэтому морские птицы, пьющие соленую воду, имеют еще и другой орган соляной экскреции – носовую железу.

Все птицы – яйцекладущие животные с внутренним оплодотворением. Птицы раздельнополы. Парные семенники, лежащие в брюшной полости, имеют бобовидную форму. Размеры их сильно варьируют; так, в сезон размножения они увеличиваются в 250–300 раз. От семенников отходят семяпроводы, открывающиеся в клоаку. Копулятивных органов нет у многих видов, за редким исключением (бескилевые, гусеобразные). Яичник функционирует в основном левый, и даже если функционируют оба (попугаи), то яйца попадают в имеющийся только левый яйцевод, в верхней части которого происходит оплодотворение.

Яйцо птиц по сравнению с размерами самки очень крупное, поскольку содержит много питательных веществ в виде желтка и белка.

По своему строению яйцо птиц практически не отличается от яйца рептилий. Зародыш развивается из небольшого зародышевого диска, находящегося на поверхности желтка. На тупом конце яйца под скорлупой и подскорлуповой оболочкой находится полость, заполненная воздухом; она помогает зародышу дышать.

Для развития яйца птиц необходима температура, сравнимая с температурой тела самой птицы. Поэтому птицы насиживают яйца, контактируя с ними специально оголяющимися участками тела – наседковыми пятнами. Не насиживают яйца лишь сорные куры, использующие внешние источники тепла, и гнездовые паразиты. Яйца птиц (кроме яиц сорных кур) нуждаются не только в поддержании оптимальной температуры, но и в систематическом переворачивании, что и осуществляется наседкой. Продолжительность инкубации колеблется у разных видов от 10 до 60 сут. Незадолго до вылупления птенцы переходят на легочное дыхание, что делает возможным акустический контакт с наседкой.

Основная форма передвижения большинства птиц – полет. Приспособление к полету вызвало ряд описанных выше морфологических и физиологических изменений, а также наложило отпечаток на все виды их жизнедеятельности. Благодаря способности к полету птицы обладают огромными возможностями для далеких миграций и расселения: именно полет позволил им заселить все океанические острова, нередко лежащие в сотнях километров от материка. Полет помогает птицам избегать врагов. Многие птицы во время полета добывают пищу в воздухе или высматривают ее на земле.

Различают несколько экологических групп птиц.

Древесные птицы проводят большую часть жизни на деревьях и кустах. Кормятся преимущественно на деревьях, кустарниках и других растениях. Здесь и гнездятся. Питаются различными насекомыми, ягодами, плодами, семенами, нектаром и другими видами кормов. Клюв обычно небольшой. Для этих птиц, среди которых преобладают мелкие и средние по размерам, характерно стройное, вытянутое, сжатое с боков тело, средней длины шея, довольно короткие тонкие ноги, пальцы которых не связаны перепонкой и несут острые когти. Из четырех пальцев обычно три направлены вперед, а один – назад; реже наружный палец может быть обращен вперед и назад или два пальца могут быть направлены вперед, а два – назад. Задний палец хорошо развит, так как он позволяет обхватывать ветви. Крылья не очень длинные. Оперение довольно рыхлое, у большинства видов со слабо развитым пухом. У некоторых птиц этой группы (дятел, пищуха) хвост образован из упругих жестких перьев, служащих опорой при передвижении по стволам деревьев. Характерные представители данной группы – большинство певчих воробьиных, кукушки, дятлы и др.

Наземные птицы держатся преимущественно на земле и передвигаются главным образом бегом или шагом. Крылья чаще короткие и широкие, иногда в той или иной степени редуцированные. Обычно плохие летуны, полет без парения. Зато ноги мощные, с тупыми когтями, приспособленными к хождению и копанию, с короткими толстыми пальцами, из которых задний мал или отсутствует (у африканского страуса по два пальца на каждой ноге). Клюв обычно короткий, мощный. Оперение рыхлое, с плохо развитым пухом, тело сжато с боков, ноги отодвинуты назад. Туловище их обычно массивное, плотное и широкое. К этой группе птиц относятся страусы, дрофы, стрепеты, большинство куриных и др.

Водоплавающие птицы – жители водоемов. Хорошо плавают, а многие также и ныряют, максимально на 50–60 м. Тело обычно уплощенное, особенно его нижняя сторона. Шея, как правило, длинная. Ноги отодвинуты далеко назад, отчего походка раскачивающаяся, птица при этом держит тело наклонно или почти вертикально. Три или четыре пальца ног связаны плавательной перепонкой или оторочены по бокам кожистыми лопастями (поганки, лысухи), что увеличивает загребающую поверхность лап. Хвост короткий. Оперение очень плотное (особенно на брюхе) с густым пухом. Копчиковая железа почти у всех видов этой группы сильно развита, что обеспечивает обильное жировое покрытие оперения. Летают быстро и с частыми взмахами крыльев. К этой экологической группе относятся утки, гуси, пеликаны, гагары, поганки, чистики, пингвины.

Околоводные птицы биологически связаны с водоемами. Они хорошо плавают, но обычно не ныряют. Обитатели болот, сырых лугов, побережий водоемов. Эти птицы чаще всего бродят по мелководью или по топкой сырой почве. Тело легкое, стройное. Шея обычно длинная, гибкая. Голова небольшая, у подавляющего числа видов с длинным тонким клювом, или клювом, приспособленным к выхватыванию добычи из воды; он крепкий, удлинённый, часто с крючком на конце. Хвост короткий или средней длины. Оперение рыхлое со слабо развитым пухом. У многих ноги длинные, тонкие с удлинёнными пальцами, не связанными плавательной перепонкой, сочленение цевки и голени не оперено, иногда пальцы соединены плавательной перепонкой. Крылья длинные, острые, упругие или широкие. Характерные представители – цапли, аисты, журавли, кулики, чайки, крачки, буревестники.

Летающие птицы почти весь день обычно проводят в воздухе, где и добывают пищу. Тело их мускулистое, вытянутое. Шея короткая. Голова небольшая. Клюв большой или короткий, широко раскрывающийся, что облегчает хватание насекомых на лету. Крылья узкие, мощные, упругие, приспособленные к парению. Полет быстрый, в основном планирующий и пикирующий. Хвост небольшой. Ноги слабые, короткие, с цепляющимися пальцами; или сильные хватающие (соколы). Оперение плотное. Характерные представители группы – ласточки, стрижи, козодои, орлы, ястребы, альбатросы.

Птицы распространены по всему земному шару. Некоторые из них имеют огромные ареалы, другие – очень незначительные.

Среди птиц можно выделить три группы видов, имеющих различный характер пребывания в той или иной местности. Перелетные, которые

весной и осенью совершают весьма далекие перелеты, и у них, как правило, имеется два ареала – летний гнездовой и зимний (аисты, ласточки, голуби, гуси). Нередко эти ареалы удалены друг от друга на тысячи километров. Так, например, полярная крачка гнездится в Арктике, а зимует в Антарктике, делая перелет до 20 тыс. км в один конец. Кулик-щеголь, гнездящийся в тундре Сибири, летит в Австралию и Новую Зеландию. Многие птицы не совершают далеких сезонных миграций, а откочевывают на зиму лишь несколько южнее области своего гнездования. Таких птиц называют кочующими. У них ареал зимой смещается несколько к югу (снегири, чечетки, свиристели, вороны). Наконец, среди птиц немало видов, которые всю жизнь проводят в районе, где они вывелись. Таких птиц называют оседлыми. Следовательно, в данном конкретном районе можно различить несколько групп птиц: постоянно живущие (истинно – воробьи, ложно – вороны); гнездящиеся (соловьи); зимующие (чечетки) и перелетные.

У многих птиц самцы обладают способностью к пению, их пение влияет на развитие половых процессов у самок и служит предупреждением другим особям о том, что данный гнездовой участок уже занят. Для многих птиц характерен половой диморфизм, т. е. самец резко отличается от самки своим более ярким оперением, особенно в сезон размножения, иной формой пера, размерами и другими признаками.

Спариванию у птиц предшествуют различные брачные игры – токование глухарей, тетеревов, дроф, тяга вальдшнепов, бляение бекасов или драки самцов из-за самок (особенно у полигамных видов). Но иногда роли меняются: так, у кулика краснозобика самки крупнее самцов, и именно самки устраивают настоящие побоища за самцов, которые и насиживают яйца. У отдельных видов птиц по численности могут преобладать самки (дрофы, павлины) или самцы (тинаму, яканы), но чаще соотношение полов примерно равное. Взаимоотношения полов могут складываться по типу моногамии, т. е. самка спаривается с одним самцом. При этом пары могут образовываться либо только на период размножения, либо на длительный срок, возможно на всю жизнь (неразлучники, гуси, лебеди, орлы). Размножаются птицы, откладывая яйца, которые обычно насиживают. Птенцы, которые появляются из яиц опушенными, зрячими и способными самостоятельно передвигаться и следовать за матерью, уводящей их от гнезда (куры, гуси), называются выводковыми. Птенцы, которые появляются на свет почти или совсем голыми, слепыми и остаются в отличие от выводковых длительное время в гнезде, где их выкармливают родители (воробьи, канарейки), назы-

ваются птенцовыми. Есть и промежуточный – полувыводковый тип (соколы, совы).

Птенцы выводкового типа часто способны с рождения питаться самостоятельно и в определенной степени способны к терморегуляции. Яйца выводковых птиц имеют гораздо более крупный желток, поскольку его остаток сохраняется в брюшной полости птенца как страховой резерв питания. Птенцов гнездового и полувыводкового типов кормят родители, засовывая корм в глотку (воробьинообразные) или предоставляя возможность самостоятельно склевывать корм из своего клюва (хищники), с земли (чайки) или с гнезда (цапли), куда отпрыгивается корм; иногда птенцы достают корм из пищевода родителей (веслоногие).

Птицы имеют большое значение для хозяйственной деятельности человека. Большая часть их приносит несомненную пользу. Птицеводство принадлежит к числу важнейших отраслей животноводства нашей страны. Оно дает большое количество ценного мяса, яиц, пера, пуха и других видов продуктов и промышленного сырья. В наибольшем количестве разводят кур. Большое значение имеет разведение уток и гусей. Разводят также голубей, перепелов, индеек, цесарок, фазанов, страусов.

Пингвины – это немногочисленная группа своеобразных птиц (около 15 видов), которые утратили способность к полету. Эти птицы давно перестали летать, но зато научились замечательно плавать и нырять. Зарегистрирован случай, когда императорский пингвин погружался на глубину 265 м.

Тело у пингвинов вальковатое, вытянутое. Оперение плотное, стержни перьев уплощенные, опахала развиты слабо. Аптерий нет. Линька сжатая по срокам, один раз в год. Крылья превратились в ласты, помогающие птице плавать, хорошо развит киль. Ноги сдвинуты далеко назад, поэтому на суше они держат тело вертикально. Пальцы ног соединены перепонкой.

Пингвины обитают в Южном полушарии. Живут колониями, моногамны. Большую часть времени проводят в море, где питаются, но гнездятся на суше, устраивая гнезда в виде ямки или норы. В кладке одно-два яйца. Питаются рыбой и другими морскими животными. Промыслового значения не имеют. Наиболее крупный императорский пингвин достигает в высоту более 1 м; близок к нему королевский пингвин; наиболее многочисленный – пингвин Адели; один из самых мелких видов – галапагосский пингвин, длина тела которого около 50 см.

Бескилевые птицы. Представители этого надотряда – наиболее крупные из живущих в настоящее время птиц. Самый крупный вид – африканский страус – высотой более 2,5 м и массой до 100 кг. Эти птицы стали наземными ходячими животными. Перья рассучены, без сцепления бородак опахала в пластинку. Аптерии отсутствуют. Пневматичность костей выражена слабо. Грудина мала и лишена киля (отсюда наименование отряда). Грудные мышцы развиты относительно слабо. Крылья короткие, недоразвитые, у киви они почти исчезли. Ноги, ставшие единственным органом передвижения, мощно развиты. Число пальцев ног в связи со способностью быстрого бега у большинства видов (кроме киви) сократилось до трех, а у африканского страуса – до двух. Питаются растительной пищей.

Крупные африканские страусы населяют степи и пустыни Африки. Самка откладывает в яму до 15 яиц массой до 1,5 кг каждое. Насиживают яйца оба родителя (ночью – самец, днем – самка).

Два вида более мелких трехпалых нанду (масса 20–25 кг) обитают в Южной Америке. Полигамы, самец насиживает до 35 яиц, отложенных тремя – шестью самками. Он же водит молодняк. В степях и пустынях Австралии обитает эму, достигающий массы 40–55 кг и характеризующийся однотонной сероватой окраской и оперенной головой и шеей. Эму отличается сильной редукцией крыльев, тяжелым телосложением и относительно короткими ногами. В высоту эму достигает 1,8 м. Ведет моногамный образ жизни.

Килегрудые Птицы. К этому надотряду относится большинство современных птиц. Подавляющее большинство их может летать, поэтому крылья хорошо развиты. Двигающие их грудные мышцы мощно развиты и прикрепляются к килю грудины, откуда и название этих птиц. Плечевые кости полые. Контурные перья имеют хорошо выраженную пластинку опахала, бородаки которого сцеплены друг с другом. Килегрудые птицы распространены по всем материкам и островам земного шара. Надотряд включает около 30 отрядов.

Класс Млекопитающие (Mammalia)

На земном шаре насчитывается около 4600 видов млекопитающих. Млекопитающие характеризуются рядом особых черт. Их тело покрыто волосами, кожа богата железами, в частности, сальными, потовыми, а также специфическими млечными. Хорошо развита кора полушарий головного мозга. Череп сочленяется с позвоночником двумя мышечка-

ми. В среднем ухе находятся три слуховые косточки. Локтевой сустав направлен назад, а коленный – вперед.

Внутренняя полость тела разделена на грудную и брюшную полости диафрагмой. Легкие альвеолярного строения. От левого желудочка отходит левая дуга аорты, эритроциты безъядерные. Зубы сидят в альвеолах и дифференцированы на резцы, клыки и коренные. Характерно наличие рта с подвижными мясистыми губами. Как правило, живородящие животные, но имеются также яйцекладущие виды.

Класс Млекопитающие включает:
подкласс Первозвери (Prototheria);
подкласс Сумчатые (Metatheria);
подкласс Плацентарные (Eutheria).

Представители млекопитающих распространены повсеместно и освоили все среды обитания. Размеры и форма тела млекопитающих разнообразны. Самый мелкий зверек белозубка-крошка (Насекомоядные) имеет в длину всего лишь около 2 см, масса его примерно 2,5 г, тогда как синий кит достигает 33 м в длину и весит около 150 т. Тело млекопитающих разделено на отделы – голову, шею, туловище, хвост (иногда отсутствует), передние и задние конечности.

Для покровов млекопитающих особенно характерно развитие волос, образующих у подавляющего большинства видов волосяной покров. Последний предохраняет тело от потери тепла, уменьшает отдачу влаги, смягчает механические воздействия, обуславливает ту или иную окраску зверя. Волосяной покров – важнейший орган терморегуляции млекопитающих, особенно сильно он развит у северных животных, у которых ежегодно сменяется. Осенью зверь меняет редкий и короткий, а потому обладающий хорошей теплопроводностью летний волосяной покров на густой и более длинный зимний, обладающий высокими теплозащитными свойствами. Весной происходит весенняя линька, приводящая к смене зимнего волосяного покрова на летний. Нередко зимний и летний волосяные покровы отличаются и окраской: так, например, зимний волосяной покров зайца-беляка белый, а летний – буровато-серый.

Волосы – один из наиболее характерных признаков млекопитающих. Ни у каких других животных нет таких образований; среди зверей видов, лишенных волос, очень мало.

Для покровов млекопитающих также очень характерно наличие в коже трубчатых потовых и альвеолярных (гроздевидных) сальных желез. Первые выделяют пот (по составу близкий к первичной моче) и

охлаждают тело при его перегреве, вторые – сальный секрет, который смазывает поверхность кожи и волосы, предохраняя их от различных воздействий среды (например, намокания) и придавая им эластичность. У многих млекопитающих имеются еще пахучие железы – видоизмененные потовые или сальные. Поскольку обоняние у зверей хорошо развито, эти железы играют большую роль в межвидовых и внутривидовых взаимоотношениях.

Но особенно характерно для млекопитающих наличие млечных (молочных) желез, выделяющих у самок высокопитательное молоко – пищу новорожденных детенышей. Наличие млечных желез и выкармливание детенышей молоком – важнейшие систематические признаки млекопитающих, от которых они и получили свое название. Млечные железы представляют собой видоизмененные потовые железы более сложного строения. Протоки млечных желез открываются на вершине или в углублении соска молочной железы. Число сосков молочных желез у млекопитающих связано с их плодовитостью и колеблется от одной до десяти и даже более пар. Обычно они расположены в два ряда на брюшной стороне тела (на груди, в паху), реже по бокам тела. Конечные фаланги пальцев почти у всех млекопитающих несут роговые образования – ногти, когти, копыта, которые являются производными эпидермиса. Ногти представляют собой плоскую и относительно тонкую роговую пластинку, расположенную на концах фаланг пальцев. Когти имеют толстую выпуклую и изогнутую роговую пластинку, которая выдается вперед острым выступом. Подушечки пальцев большие и мягкие.

У многих млекопитающих развиваются рога, в образовании которых участвуют наружные покровы. Эпидермальное происхождение имеют рога полорогих. Из других производных кожи следует отметить чешуи (на хвосте у крыс), иглы, щетину, роговой клюв и др.

Скелет взрослых млекопитающих образован костными элементами. Хорда развита только на ранних стадиях эмбрионального развития. Позвоночник состоит из шейного, грудного, поясничного, крестцового и хвостового отделов. Он образован позвонками с плоскими сочленяющимися поверхностями, между которыми расположены хрящевые прослойки – мениски. Шейных позвонков всегда (кроме ленивцев и дюгоней) семь. Длина шеи зависит не от числа позвонков, а от их размеров. Первый шейный позвонок – атлант – имеет вид кольца, второй – эпистрофей – несет отросток, направлен вперед; этот отросток входит в кольцо атланта. Такое соединение позвонков обеспечивает подвижность головы.

Грудных позвонков обычно 12–15, к ним прикрепляются ребра, большая часть которых нижними хрящевыми концами срастается грудиной, образуя грудную клетку. Поясничных позвонков от двух до пяти. Они несут рудиментарные ребра, прирастающие к поперечным отросткам. Крестцовых позвонков обычно три-четыре; они срастаются в единую крестцовую кость, давая прочную основу для костей таза. Число хвостовых позвонков различно.

Череп млекопитающих отличается большим объемом мозговой коробки. Череп сочленяется с позвоночником двумя мышцелками. Нижняя челюсть образована одной зубной костью, которая причленена к височной области черепа. В среднем ухе три сочлененные косточки (молоточек, наковальня, стремя), соединяющие барабанную перепонку с овальным окном. Сочленовная кость превращается в молоточек, квадратная кость – в наковальню, столбчатая – в стремя. Характерно развитие вторичного костного неба. Зубы млекопитающих гетеродонтные и сидят в альвеолах.

Конечности млекопитающих располагаются под туловищем, а не выдаются в стороны, как у рептилий; этим обеспечивается значительно большая устойчивость тела и грузоподъемность конечностей.

Плечевой пояс млекопитающих, как правило, состоит из двух пар костей – лопаток и ключиц, а не из трех, как у птиц и рептилий. Лопатка хорошо развита. Коракоид еще в процессе эмбрионального развития прирастает к лопатке, образуя коракоидный отросток. Лишь у однопроходных коракоид сохраняет самостоятельность. Ключица развита у млекопитающих, обладающих высокой подвижностью передних конечностей (приматы, рукокрылые, кошачьи), у остальных она отсутствует (копытные). Тазовый пояс состоит из парных седалищной, лобковой и подвздошной костей. Первые две пары костей срастаются, образуя чашу таза закрытого типа.

Конечности у млекопитающих пятипалого типа, обычного для наземных позвоночных. Число пальцев нередко сокращается, главным образом у быстробегающих видов (у лошади до одного на каждой ноге). В связи с ускорением движения животного меняется и характер опоры о землю. Различают млекопитающих стопоходящих, опирающихся на всю стопу (медвежь); полустопоходящих, которые при ходьбе опираются только на переднюю часть стопы (куньи); пальцеходящих – опирающихся на пальцы (псовые) и фалангоходящих – опирающихся только на концы пальцев (копытные).

Мускулатура млекопитающих отличается большим разнообразием и числом подкожных мышц, которые обеспечивают подвижность кожи, и, в частности, мимику лица у приматов, изменяют положение волосяного покрова. Для млекопитающих характерно наличие куполообразной мышечной перегородки в полости тела – диафрагмы, которая делит полость на грудную и брюшную и, в частности, значительно повышает эффективность вентиляции легких. В грудной полости находятся сердце и легкие, а в брюшной – желудок, кишечник, печень, почки и ряд других органов. Мышцы млекопитающих содержат миоглобин.

Нервная система отличается высокой степенью сложности. Головной мозг имеет большие размеры, что обусловлено сильным развитием полушарий и мозжечка. У многих млекопитающих кора образует многочисленные борозды и извилины (складки). Это значительно увеличивает ее поверхность. В мозге серое вещество – кора, образованная нервными клетками, лежит поверх белого вещества, образованного отростками нервных клеток; кора полушарий – центр условнорефлекторной деятельности. Мозжечок не только велик, но и разделен на полушария.

Органы чувств млекопитающих развиты хорошо, в том числе зрение и слух. У многих бинокулярное зрение. Обоняние развито очень хорошо. Оно играет в жизни млекопитающих огромную роль; у большинства хорошее чутье позволяет находить пищу, опознавать особей своего вида, избегать врагов. Поэтому у зверей, как правило, имеются большие обонятельные полости, поверхность которых значительно увеличена наличием складок – обонятельных раковин. Наружное ухо состоит из наружного слухового хода и нередко подвижной ушной раковины. В полости среднего уха находятся три слуховые косточки, соединенные между собой; с барабанной перепонкой связан молоточек, далее следуют наковальня и стремя, которое упирается в перепонку овального окна внутреннего уха.

Пищеварительная система млекопитающих начинается ротовой полостью. Здесь на верхней и нижней челюстях расположены двумя дугами зубы. У подавляющего большинства млекопитающих, кроме самых примитивных, зубы обычно дифференцированы на резцы, имеющие долотообразную форму, острые конические клыки и коренные (предкоренные и собственно коренные). Коренные зубы у хищников обычно уплощены с боков, с острыми, режущими краями, а у растительноядных форм они имеют уплощенную верхнюю поверхность со складками эмали, что облегчает перетирание жесткой пищи. Строение зубной системы – важный систематический признак. Разные группы зверей характеризуются опре-

деленным числом зубов разных категорий и их формой. Для описания зубной системы пользуются зубной формулой. В ней в числителе указывается число зубов в половине верхней, а в знаменателе – в половине нижней челюсти по категориям. Резцы обозначают буквой *i* (*incisivi*), клыки – *c* (*canini*), предкоренные – *pm* (*praemolares*) и собственно коренные – *m* (*molares*). Наибольшее число зубов (кроме зубатых китов) у плацентарных млекопитающих, главным образом всеядных – 44 (у свиней, кротов и немногих других). Зубная формула этих животных такова: специализация в питании ведет к уменьшению числа зубов. У волка общее число зубов 42, а у белки – 24 (по 2 резца и 10 предкоренных и собственно коренных). Зубы у млекопитающих обычно сменяются один раз, т. е. имеются две генерации – молочные и постоянные зубы. Молочными бывают резцы, клыки и предкоренные, а постоянными еще и собственно коренные. Некоторые млекопитающие в силу специфики питания утратили зубы, как, например, питающиеся мелкими насекомыми муравьеды или фильтрующие планктон из воды усатые (беззубые) киты.

Характерная черта млекопитающих – это мясистые подвижные губы и наличие преддверия рта, т. е. пространства между губами, щеками и зубами, что позволяет им питаться молоком матери. В ротовую полость млекопитающих открываются протоки слюнных желез, секрет которых способствует формированию пищевого комка, расщеплению углеводов пищи и превращению крахмала в сахар.

Ротовая полость переходит в глотку, а последняя – в пищевод и далее в желудок. Желудок устроен весьма различно. В простейшем случае это тонкостенный мешок, в который с одного конца открывается пищевод, а от другого начинается кишечник. Стенки желудка выделяют желудочный сок, в котором содержатся ферменты, расщепляющие прежде всего белки пищи. Наиболее сложно устроен желудок у жвачных (олений, коров, овец, коз), состоящий из четырех отделов: первый самый большой отдел – рубец – имеет гладкие стенки, второй – сетка, небольшой со складчатыми стенками, образующими многочисленные ячейки; третий – книжка – имеет внутри многочисленные складки, и, наконец, последний – сычуг – вырабатывает пищеварительный сок. Три первых отдела желудка жвачных являются видоизмененными частями пищевода, а собственно желудком следует считать только сычуг. Пищевой ком, смоченный слюной, сначала попадает в рубец, где длительно задерживается. Здесь происходит его сбраживание за счет находящихся в рубце различных микроорганизмов. Затем пища поступает в сетку, а оттуда

отрывается в рот, где вторично пережевывается и снова смачивается слюной. Получающаяся кашка спускается по пищеводу, но попадает уже не в рубец, а в книжку и сычуг, где обрабатывается желудочным соком.

Из желудка пища продвигается в кишечник, где продолжается ее переваривание и происходит всасывание питательных веществ. Непосредственно от желудка отходит двенадцатиперстная кишка, в которую открываются протоки печени и поджелудочной железы. В пищеварении зверей большую роль играют желчь, образующаяся в большой печени, секреты поджелудочной железы и желез, расположенных в стенках кишечника. Кишечник делится на отделы – длинный тонкий и короткий толстый. На границе этих отделов преимущественно у растительноядных и всеядных млекопитающих в кишечник открывается слепая кишка, исполняющая роль бродильного чана. Заканчивается кишечник прямой кишкой, открывается наружу анальным отверстием. Лишь у однопроходных имеется клоака.

Органами дыхания у млекопитающих служат легкие. Воздухоносные пути хорошо развиты и состоят из носовой полости, гортани, трахеи и бронхов.

Носовая полость разделяется на преддверие, дыхательный и обонятельный отделы. Воздух, проходя через носовую полость, очищается от пыли, обеззараживается, согревается и увлажняется. Пройдя через хоаны в глотку, воздух попадает в гортань. Сложная система хрящей гортани препятствует попаданию пищи в трахею при глотании. Между хрящами расположены голосовые связки, участвующие в образовании звуков, издаваемых животными. Млекопитающие широко используют акустическую сигнализацию. Из гортани воздух поступает в трахею. В стенке трахеи заложены неполные хрящевые кольца, не позволяющие ей спадаться. В грудной полости трахея разделяется на два бронха, идущих к легким.

Легкие млекопитающих альвеолярного строения; бронхи, входя в тело легких, распадаются на массу все более мелких трубочек – бронхиол, которые заканчиваются полыми микроскопическими пузырьками – альвеолами. Число их у хищных достигает 300–500 млн., а суммарная площадь – до 100 м. Вентиляция легких осуществляется двояко, как за счет поднятия и опускания ребер, так и за счет работы диафрагмы. Благодаря сложности легких и участию диафрагмы в дыхании достигается высокая интенсивность газообмена, необходимого для поддержания постоянной температуры.

Кровеносная система млекопитающих характеризуется следующими основными признаками. Имеется большой и малый круги кровообращения. Сердце четырехкамерное и состоит из двух предсердий и двух желудочков, артериальная и венозная кровь не смешивается. Как и у птиц, от левого желудочка отходит один основной сосуд – левая дуга аорты (у птиц – правая), несущая кровь по большому кругу. От дуги аорты отходят подключичные и сонные артерии, от аорты – артерии к различным органам тела.

Кроветворными органами являются костный мозг и селезенка. Эритроциты мелкие, безъядерные. Хорошо развита лимфатическая система.

Органами выделения у млекопитающих служат тазовые (метанефрические) почки, лежащие в поясничной области. Это парные органы, обычно бобовидной формы. Каждая из почек состоит из двух слоев: наружного коркового и внутреннего мозгового.

Основную часть почек составляют мочевые канальцы, тесно связанные с кровеносными капиллярами и формирующие структурные и функциональные единицы почек – нефроны, в которых образуется моча. Из крови в канальцы фильтруются излишки воды и конечные продукты обмена. Канальцы открываются в полость почек – почечную лоханку, куда и поступает моча. Из почечной лоханки моча по мочеточникам поступает в мочевой пузырь, а оттуда наружу. В качестве конечного продукта обмена у млекопитающих выводится мочевины. Это связано с внутриутробным развитием плода. Частично как органы выделения выступают потовые железы.

Железы внутренней секреции обеспечивают гуморальную регуляцию важнейших функций организма млекопитающих. Они вырабатывают биологически активные вещества – гормоны, которые кровью разносятся по всему телу животного. Гормоны обладают специфичностью действия, каждый воздействует на определенный тип обменных процессов. Вместе с тем многие гормоны не обладают видовой специфичностью, оказывая воздействие и на представителей других видов. К железам внутренней секреции относятся гипоталамус, гипофиз, щитовидная железа, надпочечники, поджелудочная железа, половые железы и др., двум последним свойственна как внутри-, так и внешнесекреторная деятельность. Особое значение имеет система гипоталамус – гипофиз, расположенная в головном мозге. Удаление этих желез ведет к гибели организма. Гипофиз, в частности, вырабатывает гормоны, регулирующие деятельность других желез внутренней секреции, а гипоталамус – статины и либерины, регулирующие секрецию гипофизарных гормонов.

Щитовидная железа расположена спереди трахеи, на гортани. Выделяемые ею гормоны (в первую очередь тироксин) участвуют в регуляции процессов обмена веществ, роста и развития организма. Надпочечники – парная железа, лежащая над верхним краем каждой почки. Состоят из двух слоев – наружного (коркового) и внутреннего (мозгового). Гормоны коркового слоя регулируют водно-солевой, белковый и углеводный обмен (кортизол). В мозговом слое вырабатывается адреналин, который стимулирует работу сердца и способствует превращению гликогена печени в глюкозу. Половые железы регулируют репродуктивные функции организма животного, вырабатывая тестостерон (семенники) и эстрогены (яичники).

Функционирование желез внутренней секреции регулирует центральная нервная система через подходящие к железам нервы, а также через гипофиз, т. е. нервно-гуморальным путем. Вместе с тем сами гормоны оказывают воздействие на деятельность нервной системы.

Органы размножения млекопитающих более сложные, чем у других амниот. Все млекопитающие – раздельнополые животные. Половые органы самцов слагаются из парных семенников, семяпроводов и копулятивного органа (полового члена), а также двух пар желез (семенных пузырьков и предстательной железы). Семенники расположены в задней части брюшной полости или в особой складке кожи – мошонке. К семеннику прилегает придаток семенника, от которого отходит семяпровод (вольфов канал), открывающийся в мочеполовой канал копулятивного органа и далее наружу.

Протоки семенных пузырьков и предстательной железы открываются в мочеполовой канал, и выделяемый ими секрет образует жидкую часть спермы, в которой содержатся вещества, активизирующие спермию. Половые органы самок состоят из парных (у однопроходных только левых) яичников, яйцеводов, а также матки и влагалища. Яичники самок всегда лежат в полости тела, их размеры меньше, чем у других позвоночных. Яйцеводы открываются около яичников воронками, выстланными мерцательным эпителием. По ним яйцеклетка попадает в фаллопиевы трубы и далее в матку. Матка переходит в непарное влагалище, которое открывается наружу щелевидным отверстием. Строение матки у разных млекопитающих неодинаковое. У одних имеются две матки, открывающиеся во влагалище отдельными отверстиями – двойная матка (многие грызуны, кролики). У других тоже имеются две матки, но они открываются во влагалище одним общим отверстием; такая матка называется двураздельной (свиньи, некоторые грызуны, хищные).

У ряда млекопитающих парные матки срастаются примерно на половину своей длины, а верхние части остаются свободными – двурогая матка (насекомоядные, копытные, китообразные).

Зрелые яйцеклетки выпадают в полость тела, затем загоняются в яйцевод и, наконец, попадают в матку. Оплодотворение яйцеклетки происходит в верхней части яйцевода. Все млекопитающие (за исключением однопроходных) живородящие. У сумчатых плаценты не образуется, детеныши рождаются слабо развитыми и дальнейшее развитие у большинства происходит в сумке, расположенной на животе матери. У остальных млекопитающих эмбрионы связаны со стенкой матки плацентой, через которую они получают от материнского организма кислород и питательные вещества. Продолжительность беременности варьируется от 2–4 нед (сумчатые, грызуны) до 2 лет (слоны). Некоторые мелкие млекопитающие могут приносить по два-три помета в год до 10 и более детенышей в каждом, крупные млекопитающие нередко рожают один раз в 2–3 года по одному детенышу.

Млекопитающие населяют все материки и водоемы земного шара. Они освоили самые различные среды обитания. Поэтому среди млекопитающих можно выделить несколько жизненных форм, приспособленных к разным условиям.

У зверей, разных по своему происхождению и систематическому положению, но обитающих в одинаковых условиях среды, нередко развиваются сходные приспособительные признаки. Наличие общих признаков позволяет объединить различных по систематическому положению, но близких по образу жизни млекопитающих в несколько экологических типов (жизненных форм).

Наземные млекопитающие обитают на поверхности земли и бывают довольно крупными. Таковы различные копытные, многие хищные и др. Для этих животных особое значение имеет быстрота передвижения, что позволяет им спастись бегством от врагов или догонять жертву. Это обычно стадные, сильные животные, пальцеходящие, нередко с уменьшенным числом пальцев, с образованием когтей, копыт. Ноги высокие, но с однообразным движением. Движение ног происходит преимущественно в плоскости, параллельной оси тела. Тело стройное, сплюснутое с боков. Нередко покровительственная окраска. Детеныши обычно рождаются хорошо развитыми.

Древесные млекопитающие приспособлены к лазанью по деревьям и кустарникам, к жизни на деревьях. Таковыми являются большинство

приматов, многие хищные (лесная куница, кошка и др.), грызуны (сони, белки). Обычно звери среднего и мелкого размера, с длинным стройным, округлым в сечении телом, недлинными, но очень подвижными в различных направлениях конечностями. Имеются специальные приспособления к лазанью – острые когти, цепкие пальцы, цепкий хвост и т. п. Детеныши рождаются обычно в дуплах и гнездах слепыми и малоподвижными. Летящие млекопитающие приспособлены к полету (летучие мыши, крыланы). Основным органом полета у них служат крылья, образованные тонкой кожистой летательной перепонкой, натянутой между удлинненными фалангами пальцев передних конечностей, передними и задними ногами и хвостом. Хорошо развиты грудные мышцы, на груди есть киль. Норные млекопитающие проводят часть жизни в норах, часть вне их – на поверхности земли, где и кормятся. Таковыми из грызунов являются сурки, суслики, хомяки, полевки; из хищных – хорьки, корсаки, песцы, барсуки и др. Многие из них зимнеящие, так как спячка возможна в норе, где нет опасности промерзнуть. Тело обычно сильное, мешковатое. Ноги относительно короткие. Есть приспособления к рытью нор – большие тупые когти. мех обычно короткий, грубоватый.

Подземные млекопитающие практически не выходят на поверхность, всю жизнь проводя под землей, находя там и убежище, и пищу. К этой группе принадлежат кроты, слепыши, слепушонки, цокоры и др. Это очень резко обособленная группа, тело вальковатое, шея укороченная, ноги короткие, но сильные, хвост небольшой, иногда почти не выдающийся из меха. Волосистой покров короткий, бархатистый, без ясного деления на ость и пух. Глаза слабо развиты, ушных раковин нет. Имеются приспособления для рытья – когти, зубы. Некоторые роют землю передними лапами, другие рыхлят ее зубами и отбрасывают ногами.

Полуводные млекопитающие часть времени проводят в воде, а часть на суше (в норах, на поверхности почвы). Хорошо плавают (выдра, норка, бобр, калан, ондатра, водяная крыса, выхухоль и др.). Для них характерно вытянутое или компактное тело, короткие ноги, пальцы которых (все или часть) связаны плавательной перепонкой. Хвост часто уплощенный с боков или даже сверху вниз покрыт чешуйками и служит рулем при плавании. Ушные раковины слабо выражены.

Водные млекопитающие всю или большую часть жизни проводят в воде (ластоногие, китообразные, сирены). Тело обтекаемой формы, ко-

нечности превращены в лапы, шея укорочена. Волосяной покров в той или иной мере редуцирован. Под кожей мощные отложения жира. Киштообразные имеют вытянутое торпедообразное тело со слабо выраженной шеей и малоподвижной головой. Задние конечности подверглись редукции. Кожа голая. Они никогда не выходят на сушу, размножаются в воде.

Деление млекопитающих на экологические группы достаточно условно, так как эти группы связаны промежуточными формами.

Большая часть млекопитающих принадлежит к числу оседлых. Но многие из них совершают периодически длительные миграции, которые часто носят сезонный характер. Большинство млекопитающих вследствие способности к терморегуляции жизнедеятельны круглый год. Но некоторые виды могут впадать в спячку или длительный сон; происходит это обычно зимой, но иногда и летом. В зимний сон впадают медведи, енотовидные собаки, барсуки. В течение ряда зимних месяцев они лежат в берлоге или норе неподвижно, не питаются и существуя за счет накопленных запасов жира. Однако температура тела, дыхание и пульс у них во время сна остаются обычными. В любой момент зверь может проснуться, например, если его потревожить. Сурки, суслики, многие летучие мыши и ряд других зверей впадают на зиму в глубокую спячку. В этом случае состояние животного близко к анабиозу.

Дыхание и пульс становятся едва заметными. Как зимний сон, так и зимняя спячка обусловлены трудностями добывания пищи зимой. Некоторые обитатели засушливых районов впадают в летнюю спячку (суслики, сурки) на время, когда выгорает скудная растительность этих мест и питаться становится практически нечем.

Многие млекопитающие используют в питании достаточно разнообразные корма, т. е. по характеру питания они являются всеядными (кабан, барсук, бурый медведь). Жевательная поверхность коренных зубов этих животных несет много небольших бугорков, кишечник средней длины. В рационе некоторых млекопитающих преобладают корма животного происхождения, такие млекопитающие относятся к зоофагам. Желудок у них устроен довольно просто, кишечник относительно короткий, а зубы острые с коническими или остробугорчатыми коронками.

Среди них можно выделить хищных млекопитающих, которые питаются в первую очередь теплокровными позвоночными (кошачьи). У этих хищников особенно развиты клыки и коренные зубы с режущими краями. Насекомоядные (землеройки, летучие мыши) питаются преимуще-

ственно насекомыми и другими мелкими беспозвоночными. Ихтиофаги (тюлени, дельфины, выдры) охотятся за рыбой и другими водными животными. Планктоноядные (киты) – самые крупные из современных млекопитающих и позвоночных животных, питаются планктоном и мелкой рыбой. Трупоядные, или падальщики (гиены), питаются в основном трупами и отбросами.

В рационе многих млекопитающих преобладают корма растительного происхождения, такие млекопитающие относятся к растительноядным, или фитофагам. Растительноядные млекопитающие отличаются очень длинным кишечником и нередко усложненным строением желудка, что связано со сложными процессами переваривания растительной пищи. Коренные зубы имеют плоскую жевательную поверхность со складками эмали или с мелкими тупыми бугорками. Этим млекопитающих в зависимости от характера поедаемой ими пищи можно подразделить на несколько групп: травоядные (быки, пищевухи), в рационе которых преобладают травы; питающиеся древесной растительностью (слоны, лоси); плодоядные (сони, приматы), предпочитающие мягкие сочные плоды и ягоды; семеноядные (белки, мыши, хомяки), питающиеся сухими плодами и семенами растений; корнееды – цокоры, слепушонки; листоеды – ленивцы, коалы.

Некоторые звери делают на зиму значительные запасы кормов. Например, белки и бурундуки запасают орехи, желуди, шишки.

Подклас Первозвери (Prototheria)

Отряд Однопроходные. Представители этого отряда – наиболее примитивные млекопитающие. Было время, когда они были широко распространены по земному шару, но сейчас водятся только в Австралии, Тасмании и Новой Гвинее. В настоящее время сохранилось только три вида: ехидна и утконос обитают на территории Австралии и Тасмании, а проехидна – на территории Новой Гвинеи. Однопроходные, или яйцекладущие, – боковая ветвь, рано отделившаяся от основного ствола родословного древа млекопитающих. Для них характерно много черт строения, во многом повторяющих черты рептилий, от которых и произошли млекопитающие. Интересно строение хромосом однопроходных: у них имеются большие хромосомы (макросомы), похожие на хромосомы других млекопитающих, и маленькие (микросомы), сходные с хромосомами рептилий и у других зверей не встречающиеся.

Кора полушарий головного мозга однопроходных развита слабо, между полушариями нет мозолистого тела. В поясе передних конечностей имеется самостоятельная кость – кораконд. У взрослых яйцекладущих зубы отсутствуют, морда вытянута в своеобразный клюв, мясистых губ нет. Клюв – очень чувствительное образование. В его коже расположены механорецепторы и особые электрорецепторы. Они воспринимают слабые изменения электромагнитного поля, возникающие при передвижении мелких животных – добычи. Пищеварительная система заканчивается клоакой. У самок развит только левый яичник. Терморегуляция недостаточно совершенна, поэтому температура тела сильно колеблется – от 25 до 37 °С, в среднем составляет около 32 °С.

В отличие от других млекопитающих однопроходные размножаются, откладывая яйца, похожие на птичьи, которые самки либо высиживают (утконосы), либо вынашивают в сумке, образованной складкой кожи на брюхе (ехидны). Однако более половины периода развития зародыша проходит в половых путях самки еще до откладки яйца. Детенышей выкармливают молоком.

Примитивные молочные железы имеют трубчатое строение, сосков нет и протоки открываются на поверхности тела, образуя железистые поля на брюхе. У ехидны на этом участке открывается 100–150 отдельных пор молочных желез. Каждая пора снабжена особой волосистой сумкой. Детеныш ртом сжимает эти волоски – и пища попадает к нему в рот; ранее считали, что детеныш просто слизывает выделяющееся молоко. Трубчатое строение молочных желез яйцекладущих указывает на их происхождение от потовых желез кожи. Ехидна и проехидна по внешнему виду напоминают ежа, тело их покрыто грубыми волосами и иглами длиной 6–8 см, морда вытянута в своеобразный клюв, лапы вооружены мощными когтями. Ехидна – зверь с массой тела от 2 до 7 кг и длиной около 50 см. Самка откладывает лишь одно яйцо массой всего около 1,5 г, которое вынашивает в складке кожи на брюхе. Крохотный, размером 13–15 мм и массой всего 0,4–0,5 г, детеныш появляется на свет через 10 дней. Взрослые питаются в основном муравьями и термитами, которых извлекают очень длинным липким языком из-под камней, расщелин, термитников. У ехидны клюв короткий, конический, проехидна отличается длинным тонким клювом.

Утконос – полуводное животное, тело которого покрыто густым и коротким, долго не намокающим волосистым покровом. Характерен широкий, похожий на утиный клюв. Пальцы ног соединены плавательной

перепонкой. Утконосы живут в норах по берегам рек, хорошо плавают и ныряют. Питаются мелкими водными животными.

Отряд Сумчатые (Marsupialia)

Сумчатые – кенгуру, сумчатый волк, коала, вомбат, опоссум – древняя группа млекопитающих. Сохранились в большом количестве только в Австралии и на прилегающих островах, всего около 250 видов. Многие виды обитают в Южной Америке, а обыкновенный опоссум (*Didelphis marsupialis*) – в Северной Америке. Размеры тела этих животных разнообразны – от 4 см до 1,6 м. Яйцеклетки микроскопических размеров. У сумчатых зародыш не связан с организмом матери (плацента отсутствует или зачаточна) и поэтому детеныши рождаются после непродолжительного эмбриогенеза недоразвитыми. Так, например, детеныш гигантского кенгуру, взрослые особи которого достигают размеров взрослого человека, рождается величиной около 3 см. Беременность длится недолго – у американского опоссума 8–14, у гигантского кенгуру 30–40 дней. Роды протекают легко, самка не помогает новорожденному, лишь иногда пролизывает дорожку до сумки, где и происходит дальнейшее развитие детеныша. Сумка представляет собой складку кожи на брюхе самки, поддерживаемую сумчатыми костями, в сумке располагаются соски молочных желез. Достигнув сумки, детеныш захватывает ротом сосок и первое время питается пассивно, поскольку не в силах сосать. Сосок разбухает, у детеныша разобщаются дыхательный и пищеварительный пути, и самка впрыскивает молоко периодически за счет сокращения особых кольцевых мышц молочной железы.

Подросший детеныш самостоятельно сосет мать, начинает поедать корм взрослых и выходить из сумки, но при опасности прячется туда. Продолжительность лактации от 60 дней у мелких до 250 дней у крупных видов. У сумчатых сохраняются примитивные черты организации. Мозг у них мал, борозды отсутствуют или их мало. В скелете имеются сумчатые кости. Половые пути самки раздвоены, у некоторых видов непарным является только влагалище. Пенис самцов часто раздвоенный. Смене подвержены только передние зубы. Температура тела в среднем выше (около 36 °С), чем у однопроходных, и колеблется в пределах 3–5 °С. Зубы обычно слабо дифференцированы.

В Австралии, где не было плацентарных млекопитающих, сумчатые образовали ряд экологических типов – наземных, роющих, древесных, хищных, растительноядных и всеядных, – имеющих конвергентное сходство с подобными группами плацентарных.

Из сумчатых широко известны различные виды кенгуру, которые передвигаются прыжками на сильно развитых задних ногах; укороченные передние конечности служат для захвата пищи. На эвкалиптовых деревьях живет медлительный сумчатый медведь коала, питающийся листьями. Сумчатые куницы, сумчатые белки и сумчатые летяги ведут древесный образ жизни. В почве роют сложные и глубокие норы слепые сумчатые кроты. Мясо кенгуру хорошего качества. Некоторые виды являются объектами зоокультуры.

Подкласс Высшие звери, или Плацентарные (Eutheria)

К плацентарным относится большинство современных млекопитающих. Как и у сумчатых, яйцеклетки плацентарных также имеют микроскопические размеры. Зародыши развиваются в матке, при этом наличие связи с организмом матери через временный орган – плаценту – позволяет им значительно дольше находиться в ее теле и появляться на свет более зрелыми, способными самостоятельно сосать.

Плацента образуется путем прирастания наружной оболочки зародыша – хориона – к стенке матки, в результате чего возникает плоское губчатое тело. Сам хорион образуется путем срастания аллантоиса и серозы. От хориона вглубь утолщенной стенки матки врастают многочисленные тонкие выросты – ворсинки, снабженные густой сетью капилляров. Капилляры ворсинок и капилляры утолщенной стенки матки самки тесно переплетаются друг с другом, что позволяет кислороду, питательным веществам и другим компонентам диффузно поступать из крови матери в кровь эмбриона; из крови эмбриона в кровь матери поступают диоксид углерода и другие конечные продукты метаболизма. Из плаценты кровь по сосудам пуповины течет в тело зародыша и обратно.

Головной мозг плацентарных млекопитающих имеет более сложное строение, чем мозг сумчатых. Сумки нет, нет сумчатых костей, влагалище непарное. Зубы, как правило, хорошо дифференцированы на резцы, клыки и коренные и подвержены смене (кроме собственно коренных). Подкласс плацентарных включает 17 отрядов.

Отряд Насекомоядные (Insectivora) – небольшие зверьки, отличающиеся примитивностью строения. Внешний вид насекомоядных разнообразен, но для всех характерен вытянутый подвижный хоботок на конце морды. Волосяной покров короткий, мягкий. Череп удлиннен. Остробугорчатые зубы слабо дифференцированы. Головной мозг мал, полу-

шария имеют гладкую поверхность. Питаются различными мелкими животными, хорошо развито обоняние.

В нашей стране насекомоядные представлены различными видами ежей, землероек, кротов, а также выхухолью. Обыкновенный еж (*Talpa europaea*) ведет наземный образ жизни, активен ночью, зимой впадает в спячку. Землеройки обитают в подстилке, верхнем слое почвы, активны круглосуточно и круглогодично. Кроты ведут подземный, роющий образ жизни. Передние лапы служат для рытья, грунт выбрасывается наверх, где образуются характерные кучки земли – кротовины. Выхухоль – редкий зверек, ведущий полуводный образ жизни.

Отряд Рукокрылые (Chiroptera). Представители данного отряда приобрели способность активного полета. Передние конечности у них видоизменились в крылья. Несущей поверхностью крыльев служит тонкая кожистая летательная перепонка, натянутая между очень длинными вторым – пятым пальцами передних конечностей, предплечьем, плечом и задними конечностями; у многих эта перепонка захватывает и хвост. На груди имеется небольшой киль, сама грудина хорошо развита, на ней располагаются грудные мышцы, обеспечивающие работу крыльев. Отряд включает два подотряда – крыланы и летучие мыши. В нашей фауне встречаются летучие мыши, принадлежащие к трем семействам: Подковоносые, Бульоговые и Гладконосые.

Рукокрылые активны в сумерках и ночью. Питаются разнообразной пищей. Представители нашей фауны – главным образом ночными насекомыми, которых ловят на лету. Хорошо развиты слух и осязание. Характерна способность к эхолокации.

В полете они постоянно издают прерывистые звуки высокой частоты, которые отражаются от находящихся на пути зверька объектов, в том числе и от насекомых. Отраженный сигнал улавливается зверьком и анализируется, позволяя ему не только избежать столкновения, но и охотиться даже в полной темноте. Рукокрылые ведут одиночный и стайный образ жизни.

Млекопитающие имеют огромное значение для хозяйственной деятельности человека. К этому классу относится большинство сельскохозяйственных животных – крупный и мелкий рогатый скот, лошади, свиньи, верблюды, кролики, собаки и др.

Многие млекопитающие являются декоративными (морские свинки, хомячки) или лабораторными животными (крысы, мыши), которых в большом количестве содержат и разводят.

К этому же классу относятся все объекты звероводства, находящиеся на разной стадии одомашнивания, – серебристо-черные лисицы, голубые песцы, норки, соболи, нутрии и другие виды. Разведение в неволе сопровождается выведением новых пород животных.

Многие млекопитающие служат объектами охоты, давая ежегодно пушнину, мясо, кожу и другие продукты. До недавнего времени был широко развит промысел морских млекопитающих – китов, тюленей, дававший жир, мясо, а также шкуры. Многие хищные звери уничтожают различных грызунов, насекомоядные (например, ежи) и летучие мыши истребляют огромное количество насекомых – вредителей растений.

Но некоторые млекопитающие – суслики, хомяки, мыши, полевки, крысы, тушканчики и другие сами являются важнейшими вредителями сельского хозяйства. Один суслик за год уничтожает 3–4 кг зерна, а численность сусликов в южных районах огромна.

Многие грызуны портят лесные и садовые насаждения, огородные растения. Крысы и мыши приносят многомиллионные убытки уничтожением и порчей продовольственных запасов. Некоторые хищники, особенно волки, наносят урон животноводству.

Многие грызуны являются опасными переносчиками и хозяевами возбудителей различных заболеваний человека.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Блохин, Г. И. Зоология : учеб. / Г. И. Блохин, В. А. Александров. – Москва : Колос, 2005. – 512 с.
2. Грищенко, Л. И. Болезни рыб и основы рыбоводства : учеб. / Л. И. Грищенко, М. Ш. Акбаев, Г. В. Васильков. – Москва : Колос, 1999. – 456 с.
3. Догель, В. А. Зоология беспозвоночных : учеб. / В. А. Догель. – Ленинград : Высш. шк., 2011. – 608 с.
4. Зоология : учеб.-метод. пособие / Н. А. Татаринов [и др.]. – Горки : БГСХА, 2020. – 211 с.
5. Зоология : учеб. пособие / А. И. Ятусевич, Л. Е. Трофимчик, Н. И. Олехнович [и др.]. – Минск : УП «ИВЦ Минфина», 2008. – 427 с.
6. Константинов, В. М. Зоология позвоночных : учеб. / В. М. Константинов, С. П. Наумов, С. П. Шаталова. – Москва : Академия, 2011. – 444 с.
7. Кузнецов, Б. А. Курс зоологии : учеб. / Б. А. Кузнецов, А. З. Чернов, Л. Н. Катонина. – Москва : Агропромиздат, 1989. – 398 с.
8. Лабораторный практикум по курсу зоологии / А. И. Ятусевич, Н. И. Олехнович, С. К. Гончаров [и др.]. – Минск, 1999. – 50 с.
9. Лукин, Е. И. Зоология : учеб. / Е. И. Лукин. – Москва: Агропромиздат, 1989. – 384 с.
10. Практикум по зоологии / А. И. Ятусевич [и др.]. – Минск : УП «ИВЦ Минфина», 2012. – 316 с.
11. Шалапенок, Е. С. Практикум по зоологии беспозвоночных : учеб. пособие / Е. С. Шалапенок, С. В. Буга. – Минск, 2002. – 272 с.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
Раздел 1. ПРОСТЕЙШИЕ (Protozoa).....	6
1.1. Тип Саркомастигофоры (Sarcomastigophora).....	7
1.2. Тип Апикомплекса (Apicomplexa).....	12
1.3. Тип Инфузории (Ciliophora).....	14
Раздел 2. МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ (Metazoa).....	19
2.1. Тип Губки (Spongia).....	19
2.2. Тип Кишечнополостные (Cnidaria).....	23
2.3. Тип Плоские черви (Plathelminthes).....	26
2.4. Тип Круглые черви (Nemathelminthes).....	46
2.5. Тип Кольчатые черви (Annelida).....	54
2.6. Тип Членистоногие (Arthropoda).....	67
2.7. Тип Моллюски (Mollusca).....	99
2.8. Тип Иглокожие (Echinodermata).....	111
Раздел 3. ХОРДОВЫЕ (Chordata).....	115
3.1. Подтип Личиночнордовые (Urochordata).....	116
3.2. Подтип Бесчерепные (Acrania).....	118
3.3. Подтип Позвоночные (Vertebrata).....	120
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК.....	185

Учебное издание

Лавушев Виктор Иванович
Шамсуддин Людмила Анатольевна

ЗООЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ И ПОЗВОНОЧНЫХ

КУРС ЛЕКЦИЙ

Учебно-методическое пособие

Редактор *О. Н. Минакова*
Технический редактор *Н. Л. Якубовская*
Корректор *Е. В. Ширалшева*

Подписано в печать 30.03.2023. Формат 60×84 ¹/₁₆. Бумага офсетная.
Ризография. Гарнитура «Таймс». Усл. печ. л. 10,93. Уч.-изд. л. 10,66.
Тираж 40 экз. Заказ .

УО «Белорусская государственная сельскохозяйственная академия».
Свидетельство о ГРИИРПИ № 1/52 от 09.10.2013.
Ул. Мичурина, 13, 213407, г. Горки.

Отпечатано в УО «Белорусская государственная сельскохозяйственная академия».
Ул. Мичурина, 5, 213407, г. Горки.