

**КАБІНЕТ МІНІСТРІВ УКРАЇНИ  
НАЦІОНАЛЬНИЙ АГРАРНИЙ УНІВЕРСИТЕТ  
ФАКУЛЬТЕТ ВОДНИХ БІОРЕСУРСІВ І АКВАКУЛЬТУРИ**

**Курбатова І.М., Митяй І.С.**

**Конспекти лекцій**

**з дисципліни „Зоологія хордових”**

**для спеціальності**

**6.130300 – Водні біоресурси**

**Київ - 2006**

## 14. Конспекти лекцій

### ЗМІСТОВИЙ МОДУЛЬ 1. ГОЛОВОХОРДОВІ ТА ПОКРИВНИКИ

(назва)

Тема лекційного заняття 1. Вступ до дисципліни « Зоологія хордових» .  
Загальна характеристика хордових.

Предмет і методи вивчення зоології хордових. Визначення поняття “хребетні тварини”, їх значення у природі та народному господарстві. Походження хордових.

Загальна характеристика типу хордових. Поділ на підтипи. Роль досліджень О.О. Ковалевського в установленні типів тварин. Систематика типу хордових тварин. Підтип безчерепних, клас головохордових або ланцетників; підтип личинкових, класи асцидій, сальп та апендикулярій; підтип хордових або черепних, класи круглоротих, хрящових риб, кісткових риб, земноводних, плазунів, птахів та ссавців.

Характерними особливостями хордових є наявність у дорослому стані або під час зародкового розвитку таких утворень:

1. Розвинений осьовий скелет представлено хордою, або хребетним стовпом.

2. Центральна нервова система представлена нервовою трубкою ектодермального походження з внутрішньою порожниною - невроцелем. Вона розташована на спинному боці тіла над хордою.

3. Передній відділ кишкової трубки (глотка) пронизаний зябровими щілинами. Вони виконують функцію дихання нижчих хордових і нижчих хребетних та ембріонів вищих хребетних тварин.

4. Кровоносна система займає вентральне (черевне) положення.

Крім цих, спільних ознак, хордові мають ознаки, які властиві іншим типам тварин:

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

- білатеральна симетрія (проявляється в багатьох безхребетних);

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

- поsegmentне метамерне розташування головних систем органів.

Зовнішня сегментація відсутня.

Бехребенті і хордові тварини мають взаємопротилежне розміщення внутрішніх органів

### СИСТЕМАТИКА ХОРДОВИХ

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

Тип Хордові – Chordata

Підтип 1. Безчерепні – Acrania

Клас Головохордові – Cephalochordata  
Підтип 2. Покривники (Личинкохордові) – Tunicata, seu Urochordata  
Клас Асцидії – Ascidiidae  
Клас Сальпи – Salpae  
Клас Апендикулярії – Appendiculariae  
Підтип 3. Хребетні, або Черепні – Vertebrata, seu Craniota  
Відділ Безщелепні – Agnatha  
Клас Круглороті – Cyclostomata  
Відділ щелепнороті – Gnathostomata  
Первинноводні – Anamnia  
Надклас Риби – Pisces  
Клас Хрящові риби – Chondrichthyes  
Клас Костисті риби – Osteichthyes  
Надклас Четвероногі – Tetrapoda (Quadrupeda)  
Клас Земноводні – Amphibia  
Первинноназемні – Amniota  
Клас Плазуни – Reptilia  
Клас Птахи – Aves  
Клас Ссавці – Mammalia (Theria)

## **Тема лекційного заняття 2. Характеристика підтипу безчерепних та класу головохордових тварин**

Прогресивні та примітивні ознаки безхребетних на хордових. Спорідненість безхребетних і хордових тварин, єдність тваринного світу. Клас головохордових – родоначальник типу хордових. Історія відкриття, дослідження та систематики ланцетників.

Форма тіла та покриви ланцетника. Міомери та міосепти. Будова ланцетника та поперечному та поздовжньому перерізах. Особливості дихання та живлення ланцетників. Будова ендостіля. Кровоносна система ланцетника. Органи виділення ланцетника. Будова соленоцитів. Нервова система ланцетника. Статева система ланцетника.

Розмноження ланцетника. Ембріональний розвиток ланцетника. Формування зародкових мішків. Будова соміта.

Основні родини – бранхіостомових, епігоніхтових та амфіоксидових. Роль у водних біоценозах, теоретичне значення та практичне використання.

Ланцетник – напівпрозора морська тварина довжиною до 8 см. Зустрічається найчастіше на піщаних ділянках дна, на глибинах до 30 м, де він заривається в ґрунт і виставляє назовні лише передню частину тіла. Свою назву ланцетник одержав за особливу форму хвостового відділу, схожого на ланцет. Тіло стиснуте з боків. Вздовж спини тягнеться невелика згортка – спинний плавець, яка обрамляє хвостовий відділ тіла, утворюючи ланцетоподібний хвостовий плавець. На передньому кінці тіла, на нижній його частині, розташовується передротова лійка, що несе 10-20 пар щупалець, на дні якої знаходиться ротовий отвір.

*Шкірні покриви* ланцетника, як і у всіх хордових, складаються із двох шарів: епідермального (зовнішнього) і коріуму (внутрішнього). Епідерміс одношаровий, зовні покритий тонким шаром кутикули, утвореної виділеннями епідермальних залоз, що й охороняє ніжну шкіру від ушкоджень. Коріум представлений тонким шаром драглистої сполучної тканини. *Хорда* виконує функцію осевого скелету, проходить від переднього до заднього кінця тіла й називається в ланцетника нотохорд. *Мускулатура* представлена м'язовими сегментами – міомерами, розділеними сполучними перегородками – міосептами.

*Центральна нервова система* представлена товстостінною нервовою трубкою, що лежить над хордою, причому передній її кінець не доходить до кінця хорди (звідси назва класу «Головохордові»). *Органи чуття* прості: світлочутливі утвори представлені невеликою непарною пігментною плямою в головному відділі нервової трубки й вічками Гессе, розташованими по краях невроцеля уздовж усієї нервової трубки; механічні подразнення сприймаються нервовими закінченнями в поверхневому шарі шкіри й ротовими щупальцями, тут же розташовані й хеморецептори, що сприймають хімічні подразнення. На передньому кінці тіла є нюхова ямка Келікера, що представляє орган нюху.

*Живлення та дихання.* Живлення пасивне. Ротовий отвір розташовується на дні, оточеної щупальцями, передротової лійки. Глотка велика і пронизана численними зябровими щілинами (близько 100), які відкриваються в навколозяброву порожнину, що має отвір – атріопор. Зяброві щілини відділені одна від одної тонкими міжзябровими перегородками, які вкриті війчастим епітелієм. Рухом щупалець створюється потік води, який із глотки надходить через зяброві щілини в навколозяброву порожнину й через атріопор у зовнішнє середовище. На дні глотки тягнеться жолобок, вистелений залозистими й миготливими клітинами – ендостиль, функція якого полягає в тому, щоб обволікати виділеним слизом харчові часточки, які надходять в глотку з водою; й спрямовувати харчові маси в кишечник. Різко звужена на задньому кінці глотка переходить у коротку кишку. Кишка пряма, не підрозділяється на відділи. Від черевного боку шлунка іде сліпий печінковий виріст, який гомологічний печінці хребетних тварин, й починається безпосередньо за глоткою. Перетравлювання їжі відбувається як у порожнині печіночного виросту, так і по всій довжині кишечника. Неперетравлені рештки виводяться через анальний отвір.

*Кровоносна система* ланцетника замкнена й представлена рядом судин, що несуть безбарвну кров. Серце відсутнє, потік крові створюється пульсуючою черевною аортою й приносячими зябровими артеріями – «зябровими серцями». Коло кровообігу одне. *Видільна система* представлена численними (до 100 пар) нефридіями, що розташовуються в області глотки. *Репродуктивна система, розмноження й розвиток.* Ланцетники роздільностатеві. Статеві гонади (близько 25 пар) являють собою метамерно розташовані округлі здуття на стінці тіла, пов'язані з атріальною порожниною. Вивідні статеві протоки в безчерепних відсутні. Дозрілі статеві продукти через розрив стінки гонади потрапляють у навколозяброву порожнину, а потім через

атріопор – назовні. Личинки близько трьох місяців живуть у воді, переміщуючись за допомогою коливань ворсинок епідермісу, а пізніше – за допомогою рухів хвоста. Личинка активно харчується. Потім опускається на дно. У результаті метаморфозу навколо рота формується передротова лійка з «віночком» щупалець і всі дефінітивні органи. Статева зрілість настає на 2-3 році життя.

### **Тема лекційного заняття 3. Характеристика підтипу покривників. Особливості організації класів асцидій, сальп і апендикулярій**

Морфологічно регресивна еволюція – спрощення внаслідок пасивного та сидячого способу життя. Порівняльна характеристика головохордових та оборонників. Характеристика класу асцидій. Форма тіла та покриви асцидій.

Ротовий та клоакальний сифони. Будова глотки та ендостилу. Особливості дихання та живлення асцидій. Кровоносна система асцидій. Нервова система асцидій. Органи виділення покривників. Розмноження асцидій. Ембріональний розвиток асцидій. Порівняння будови личинок та дорослих асцидій та ланцетника..

Класифікація оболонників. Класи: асцидій сальп та апендикулярій. Роль у водних біоценозах, теоретичне значення та практичне використання. Тунікати: карлики та гіганти.

Підтип Оболонкові (Tunicata) є характеризується спрощеною організацією і є боковою, тупіковою еволюційною гілкою хордових. Загальними рисами організації підтипу є:

- наявність особливої зовнішньої оболонки – туніки;
- туніка за хімічним складом нагадує рослинну клітковину;
- регресивний тип розвитку;
- наявність хорди і нервової трубки на личинковій стадії розвитку;
- незамкнена лакуарна кровоносна система;
- маятниковподібний тип кровообігу;
- наявність особливої порожнини – атріальної;
- відсутність спеціальних диференційованих органів виділення.

#### Класифікація тунікат

Підтип Оболонкові (Покривники)-Tunicata

Клас Асцидії - Ascidiæ

Ряд Поодинокі Асцидії - Monascidiæ: Асцидія Середньоземноморська *Ascidia Mentula*, Халлоцінтія, Клавеліна, Ціона, Гастероасція;

Ряд Складні, Або Колоніальні Асцидії - Synascidiæ: Ботрілус, Шикозоа, Саркоботрілус;

Ряд Вогнетілкові, Або Піросоми - Pyrosomata: Піросома Звичайна, Піросома Гігантська, Або Пірострема.

Клас Апендикулярії - Appendiculariæ

Ряд Апендикулярії - Appendiculariiformes: Апендикулярія, Ойкоплевра, Фалія.

Клас Сальпи - Salpæ

Ряд Звичайні Сальпи - Desmomyaria: Звичайна Сальпа, Тетис;  
Ряд Діжечники, Або Долюліди - Cyclomyaria: Діжечник.

### Характеристика покривників на прикладі асцидії

Асцидія – *Ascidia mentula* донна тварина, яка веде сидячий образ життя. Прикріплюється до субстрату основою тіла – підошвою (рис. 10).

*Зовнішня будова.* Асцидія має своєрідний захисний панцир – туніку, характерний лише для підтипу покривників. Туніка виникла у зв'язку з переходом до сидячого способу життя. Вона має верхній шар – тонку, тверду кутикулу та нижній – щільну фіброзну сітку, складену з клітинкоподібної речовини - туніцина та кислих муко полісахаридів (рис. 11).

Під тунікою знаходиться друга оболонка – мантия, утворена одношаровим епітелієм. Скелетних утворів асцидія не має. Рухи асцидій обмежені. При подразненні тіло тварини стискується, вода з силою виштовхується з обох сифонів.

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

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

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

*Нервова система* дорослих асцидій має просту будову і представлена гангліями, що розташовуються між сифонами.

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

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

*Органи виділення.* Спеціальних органів виділення в асцидій немає. Їх роль виконують численні міхурці, розміщені по стінках мантиї.

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

*Розвиток і будова личинки.* Запліднена клітина, за дослідженнями О. О. Ковалевського, зазнає повного і майже рівномірного дроблення. Утворена личинка, за формою тіла схожа на пуговолок. Її довжина 0,5 мм. Певний проміжок часу вона веде рухливий спосіб життя, а потім осідає на дно. Після метаморфозу осідає на дно і перетворюється на дорослу форму.

## **Змістовий модуль 2. Круглороті та риби**

### **Тема лекційного заняття 4. Характеристика підтипу хребетних або черепних**

Біологічний прогрес. Диференціація нервової системи, черепно-мозкові нерви. Ускладнення осьового скелета, поява черепа, кінцівок та їх поясів, інші ароморфози. Систематика. Походження хребетних.

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

Загальними ознаками хребетних є:

- центральна нервова система виступає значно вперед порівняно з хордою;
- навколо хорди хрящовий або кістковий скелет;
- скелет представлений хребтовим стовпом;
- хребет має мезодермальне походження;
- центральна нервова система представлена головним та спинним мозком;
- навколо головного мозку є захисна коробка – череп;
- замкнена кровоносна система, завжди є серце;
- органи дихання: зябра у водних форм, легені у сухопутних;
- органи виділення – нирки;
- самостійні диференційовані органи чуття.

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

Підтип ХРЕБЕТНІ - VERTEBRATA, або ЧЕРЕПНІ – CRANIATA

1. Розділ БЕЗЩЕЛЕПНІ – AGNATHA, або ЕНТОБРАНХІАТИ  
ENTOBRANCHIATA

Надклас КРУГЛОРОТІ – CYCLOSTOMES

Клас КРУГЛОРОТІ – CYCLOSTOMATA

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

Надклас РИБИ – PISCES

Клас ХРЯЦОВІ РИБИ – CHONDRICHTHYES

Клас КІСТКОВІ РИБИ – OSTEICHTHYES

Надклас ЧЕТВЕРОНОГІ – TETRAPODA, QUADRUPEDA

Клас ЗЕМНОВОДНІ – AMPHIBIA

Клас ПЛАЗУНИ – REPTILIA

Клас ПТАХИ – AVES

Клас ССАВЦІ – MAMMALIA

### **Тема лекційного заняття 5. Характеристика безщелепних та класу круглоротих.**

Розділ безщелепних. Клас круглоротих – найбільш примітивні хребетні. Особливості будови нервової системи, черепа. Опорно-руховий апарат, міохордальний комплекс та інші системи органів. Розмноження і розвиток, личинки міног “піскорийки”. Характеристика рядів міног і міксин. Їх практичне значення.

Відділ Безщелепні має ще назву Ентобранхіати, оскільки зябра (зяброві мішки) цих тварин вистелені складчастою ентодермою. Він об’єднує викопних і сучасних хребетних, у яких хорда протягом усього життя виконує функцію основного опорного стержня тіла. До відділу належить сучасний клас круглоротих (Cyclostomata).

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

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

#### СИСТЕМАТИКА КЛАСУ

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

Клас КРУГЛОРОТІ - CYCLOSTOMATA

Підклас МІНОГИ - PETROMYZONES



Ряд МІНОГОПОДІБНІ - PETROMYZONIFORMES

Родина МІНОГОВІ - PETROMYZONIDAE

Підклас МІКСІНИ - MIXINI

Ряд МІКСИНОПОДІБНІ - MIXINIFORMES

Родина МІСІНОВІ - MIXINIDAE

Загальна характеристика круглоротих на прикладі міноги

Мінога (*Lampetra mariae*) – представник класу круглоротих (*Cyclostomaia*). Вона належить до найпримітивніших форм сучасних хребетних та має ряд спеціалізованих ознак як у зовнішній, так і у внутрішній будові, що виробились у процесі пристосування до напівпаразитичного способу життя. Циліндричне тіло міноги не має зовнішнього скелета.

Шкіра її гола, вкрита слизом, що постійно виділяється залозистими клітинами багат шарового епідермісу. Парні плавці, або метаплевральні складки, у міноги відсутні.

Непарні – спинний та хвостовий плавці слабо розвинені і підтримуються м'якими хрящовими проміннями – *птеригіофорами*. Органом прикріплення у міноги є широка *ротова лійка*, що оточена по краях шкірною оторочкою. На стінках ротової лійки розташовані рогові «зуби». У глибині ротової лійки розташований м'язистий язик. Язик виконує допоміжну роль під час присмоктування міноги до тіла жертви або іншого предмета. На голові міноги розміщений ряд дрібних отворів *бічної лінії*, які виконують функцію шкірних органів чуття.

Непарна ніздря, що не з'єднана з ротовою порожниною, закінчується сліпо *гіпофізарним* виростом. По боках голови розміщені слабо розвинені *очі*, а далі сім пар зовнішніх *зябрових отворів*.

Осьовий скелет представлений *хордою*, що разом із спинним мозком, стиснутим у дорсовентральному напрямку, оточена міцною сполучнотканинною оболонкою. Парний ряд хрящиків (подвійний для кожного сегмента), що залягає в цій оболонці, являє собою зачатки верхніх невральних дужок хребців.

Череп міноги дуже примітивний. Скелет невального черепа представлений хрящовою *основною пластинкою*, що підстилає головний мозок. З боків до неї примикають слухові капсули, а спереду – хрящова *нюхова капсула*.

Вісцеральний череп представлений *зябровою коробкою*, до якої спереду примикають видозмінені зяброві дуги – парні *стилевидні* та *підочні* хрящі. Позаду цієї системи хрящів розташована хрящова навколосерцева сумка. Зяброва коробка являє собою ніжну хрящову решітку, що утворена дев'ятьма *вертикальними дужками* та чотирма поздовжніми *хрящовими комісурами*. Основу скелета присисального апарата ротової лійки становить *кільцевий хрящ*.

Мозок міног хоч і примітивний, але має всі 5 відділів, властивих всім хребетним тваринам: *передній, проміжний, середній, мозочок та довгастий*. Вони розташовані в одній площині, не утворюючи вигинів, характерних для високоорганізованих хребетних.

Глотка міног поділена на дві частини: вузьку верхню – *стравохід* та широку нижню – *дихальну трубку*. Стравохід переходить у кишку, передня розширена частина якої утворює *шлунок*. Вздовж всієї кишки всередині тягнеться спіральна складка – *спіральний клапан*, що збільшує всисну поверхню кишкового тракту. Виріст переднього відділу кишки – *печінка* функціонує як орган внутрішньої секреції.

Дихальна трубка має по боках сім пар отворів, що ведуть у *зяброві мішки*, які сполучаються із зовнішнім середовищем сьома парами *зябрових отворів*.

Головною ознакою кровоносної системи міног є добре відокремлене двокамерне серце, що складається з трьох відділів: тонкостінної *венозної пазухи*, *передсердя* та *шлуночка*. Від останнього відходить *черевна аорта*, що в своїй основі утворює помітне розширення – *цибулину аорти (bulbus aortae)*.

*Статева система.* У більшій частині черевної порожнини розміщені непарні статеві залози: у самців – *сім'яник*, у самок – *яєчник*. Вони не мають спеціальних вивідних протоків і статеві продукти виводяться назовні однаково. Через розриви стінок залоз вони випадають у порожнину тіла, а звідти через статеві пори, що розташовані на стінках сечостатевого синуса – у воду, де й відбувається запліднення.

Видільна система представлена мезонефричними нирками, що містяться в порожнині тіла ближче до хвостового відділу. Сечоводи (Вольфові канали) з'єднані з сечостатевим синусом, а останній відкривається назовні сечостатевим отвором.

## **Тема лекційного заняття 6. Загальна характеристика надкласу риб, форма тіла та пристосування до життя у воді.**

Первинноводні щелепнороті тварини. Форма тіла, розміри, живлення, розповсюдження. Пристосування до водного середовища, будова плавців, зяброве дихання, поділ тіла на відділи.

Риби – найдавніші первинноводні щелепнороті хребетні, які здатні жити лише у воді. Дихають зябрами; у деяких видів, які населяють водойми з низькою концентрацією кисню, формуються додаткові органи для дихання атмосферним повітрям. У сучасній фауні налічується близько 20-22 тис. видів риб.

### **Загальними ознаками риб є:**

1. Риби – найбільш стародавні первинноводні щелепнороті хребетні, здатні жити лише у воді.

2. Більшість риб – рухливі, добрі плавці, форми тіла різноманітні.

3. Основний тип поступального руху – бічні хвилеподібні рухи всього тіла або тільки потужного хвоста.

4. Парні плавці – грудні й черевні – виконують функцію стабілізаторів, несучих площин, керма і рідше – органів руху; непарні плавці забезпечують стійкість тіла.

5. Висока активність риб, маневреність їх рухів пов'язані не тільки з удосконаленням рухової системи, але і розвитком головного мозку і органів чуття.

6. Травний тракт диференційований: у більшості видів відокремлюються шлунок, кишечник поділяється на тонкий і товстий відділи.

7. Дихають зябрами: у видів, що мешкають у водоймах з браком кисню, формуються додаткові органи дихання, здатні засвоювати атмосферний кисень.

8. Одне коло кровообігу. У дводишних риб намічається утворення другого, легеневого, кола кровообігу.

9. У шкірі виникають захисні кісткові утворення – луски, які іноді мають складну будову; у деяких видів луски редукуються.

10. У шкірі багато слизових залоз.

11. Добре розвинені органи бічної лінії.

У сучасній фауні налічується близько 20-22 тис. видів риб (варіації в числі видів визначаються відмінностями поглядів на видову самостійність окремих форм).

Надзвичайно велика різноманітність форм тіла в обох класах риб і різний спосіб їх життя визначають різноманіття способів руху, коло яких можна звести до *шести основних типів*:

1. Ундулюючий (синусоїдний) рух за допомогою бічних коливальних вигинів усього тіла.

2. Рух за допомогою частих бічних коливальних рухів задньої частини тіла (іноді тільки хвостового стебла) властиво більшості риб.

3. Переміщення за допомогою хвилеподібних рухів лише плавців, характерного для малорухливих пелагічних і особливо придонних риб (скати, камбали).

4. Махаючий рух плавників, особливо грудних, служать додатковим рушієм у багатьох кісткових риб при повільному плаванні. Деякі риби (бички, скорпени та ін.) використовують грудні плавці при повзанні по ґрунту.

5. Летючі риби з ряду сарганоподібних, які планують на нерухомих, широко розставлених подовжених парних плавцях, і використовують їх як несучі поверхні, здатні пролітати 200–400 м.

6. Особливу категорію представляють так звані паразитичні форми руху. Досить широко поширене «лоцманування»: пересування дрібних риб-супутників в шарах води поряд із крупної рибою або іншим тваринам, човном або кораблем.

Тіло риб складається з голови, тулуба та хвоста. Голова нерухомо сполучена з тулубом. Між відділами тіла немає чітких меж. Вони плавно переходять один в одний, що забезпечує обтічну форму тіла. Ротовий отвір оточений верхньою та нижньою щелепами. Нижня щелепа рухома, що дає змогу активно захоплювати здобич. На голові також є очі та органи нюху: парні отвори – ніздрі. З боків голови розміщені зяброві кришки, які прикривають органи дихання – зябра. Плавці забезпечують рух риб або регулюють положення їхнього тіла. Плавці бувають парними та непарними. До парних плавців належать грудні та черевні, до непарних – хвостовий, анальний та

спинний (один або декілька). Шкіра має залози, що виділяють слиз. Він захищає шкіру від проникнення хвороботворних організмів і полегшує плавання, зменшуючи тертя у воді. Тіло покрите лускою.

В одних риб скелет побудований виключно з хрящової тканини, в інших у скелеті є й кісткова тканина. Перший варіант будови скелета притаманний представникам класу Хрящові риби, другий – класу Кісткові. У більшості дорослих риб хорда частково чи повністю заміщена хребцями. До складу черепа входять і зяброві дуги, на яких розміщені зябра. Зовні зябра прикриті кістками зябрової кришки.

М'язи тулуба мають вигляд широких поздовжніх стрічок, є й особливі м'язи, які рухають щелепи, зяброві кришки та плавці. На її дні розташований м'язовий виріст – язик.

Задня частина ротоглоткової порожнини пронизана зябровими щілинами. З ротоглоткової порожнини їжа надходить у довгий стравохід, який у більшості видів переходить у розширення – шлунок. За шлунком розміщений тонкий кишечник, у який відкриваються протоки спеціалізованих травних залоз – печінки та підшлункової залози. В тонкому кишечнику поживні речовини всмоктуються у кров. Далі неперетравлені залишки їжі потрапляють у товстий кишечник, а потім через пряму кишку (чи клоаку) виділяються назовні. У більшості видів кісткових риб є плавальний міхур. Цей тонкостінний виріст стравоходу заповнений газами і допомагає риbam триматися у товщі води. Плавальний міхур є лише у кісткових риб, хрящові риби його не мають.

Органами дихання риб є зябра. Зябра розміщені на зябрових дугах. Зовні кожного краю зябрової дуги розташовані два ряди зябрових пелюсток червоного кольору. В них розгалужуються кровоносні судини й відбувається газообмін. Завдяки рухам зябрових кришок вода проходить через ротовий отвір, глотку та зяброві щілини, омиваючи зяброві пелюстки. Коли ж зяброві кришки повертаються у вихідний стан, вода виходить з-під зябрових кришок назовні. Хрящові риби зябрових кришок не мають, зяброві щілини у них відкриваються назовні самостійними отворами. У деяких риб – дводишних – крім зябер є ще одна чи дві легені, які дають змогу дихати атмосферним киснем.

У серці риб перебуває лише венозна кров. При скороченні передсердя кров надходить у шлуночок, а скороченням шлуночка перекачується до черевної артерії та до зябер. Там венозна кров збагачується киснем і перетворюється на артеріальну. Від зябер артеріальна кров по судинах потрапляє до різних органів, де віддає кисень і насичується вуглекислим газом, перетворюючись на венозну. Від різних тканин та органів венозна кров по венах повертається до серця. Отже, риbam притаманне одне коло кровообігу. Кров риб має червоний колір через наявність гемоглобіну, що міститься в клітинах крові – еритроцитах. У хрящових риб до серця прилягає артеріальний конус та венозний синус.

Головний мозок риб, як і у всіх хребетних, складається з 5 відділів: довгастого, заднього, середнього, проміжного та переднього. Передній мозок

відповідає за складні форми поведінки, у ньому розташований нюховий центр. Мозочок, який належить до заднього відділу, відповідає за узгодженість рухів.

Очі мають кулястий прозорий кришталик – нездатний змінювати ні своє положення, ні свою форму. У кістках черепа риб розміщений орган слуху – внутрішнє вухо. З внутрішнім вухом пов'язаний також орган рівноваги. Є в риб і органи нюху – пара капсул у передній частині голови, які назовні відкриваються отворами – ніздрями. У риб нюх розвинений дуже добре, особливо у хижаків. Органи смаку розташовані переважно на язиці. Але найважливішу роль у житті риб відіграє бічна лінія.

Органами виділення риб є тулубові нирки. Нирки регулюють вміст солей в організмі риби. Водно-сольовий обмін прісноводних риб (гіпотонічне середовище) полягає у видаленні нирками значної кількості води, яка постійно проникає через шкіру, зябра та з їжею..

Статеві залози мають вигляд двох видовжених тіл. У самців сім'яники, а у самок яєчники. Запліднення внутрішнє і зовнішнє. Розвиток з перетворенням та живородіння.

## СИСТЕМАТИКА РИБ

Надклас Риби – Pisces

Клас ХРЯЦОВІ РИБИ – CHONDRICHTHYES

Підклас ПЛАСТИНЧАСТОЗЯБРОВІ – ELASMOBRANCHII

Підклас СУЦІЛЬНОГОЛОВІ, АБО ХИМЕРОВІ – HOLOSERNALI

Клас КІСТКОВІ РИБИ – OSTEICHTHYES

Підклас ПРОМЕНЕПЕРІ – ACTINOPTERYGII

Підклас ЛОПАТЕПЕРІ – SARCOPTERYGII

### Тема лекційного заняття 7. Особливості будови та загальна характеристика класу хрящових риб

Особливості зовнішньої будови – поперечнороті, рухливі щелепи, плакоїдна луска, будова зубів, зябрового апарату. Хрящовий скелет, будова черепа, хребта, плавців та їх скелета. Нервова система та органи чуття – нюху, бічної лінії, зору, слуху. Травна система, роль печінки, об'ємистого шлунку, спірального клапана. Кровоносна система, будова серця. Розмноження і розвиток. Підклас пластинчастозябрових риб, надряди акул і скатів. Підклас суцільноголових, ряд химер. Практичне значення, використання для виробництва вітамінізованого рибачого жиру, медичних препаратів.

Назву ці риби отримали за хрящовий скелет. Скелет у них, як правило, тільки хрящовий, часто просочений вапном. Хрящовий покрив черепа не повністю закриває головний мозок зверху. Хрящові риби мають ознаки, притаманні як нижчим, так і вищим тваринам. Вони мають високоорганізовану нервову систему, органи чуттів і вдосконалену біологію розмноження.

Хрящові риби мають низку специфічних ознак:

- шкіра гола, або вкрита плакоїдною лускою;
- осьовий скелет хрящовий (також може бути представлений хордою);
- хребці амфіцельні, розвинуті дуги хребців;

- череп амфістилічний, гіостилічний, а в суцільноголових – аутостилічний;
- хвостовий плавець гетероцеркальний;
- зябра відкриваються назовні самостійними отворами;
- спільної зябрової кришки немає,
- немає плавального міхура;
- у товстому кишечнику розвинутий спіральний клапан;
- у серці між шлуночком і черевною аортою є артеріальний конус;
- у самців є спеціальні вирости черевних плавців – птеригоподії;
- запліднення лише внутрішнє;
- трапляються яйцекладні, яйцеживородні та живородні форми.

#### СИСТЕМАТИКА ХРЯЦОВИХ РИБ

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

Клас ХРЯЦОВІ РИБИ – CHONDRICHTHYES

Підклас СУЦІЛЬНОГОЛОВІ – HOLOCEPHALI

Ряд ХІМЕРОПОДІБНІ - CHIMAERIFORMES

Підклас ПЛАСТИНОЗЯБРОВІ - ELASMOBRANCHII

Надряд АКУЛИ – SELACHOMORPHA

Ряд БАГАТОЗЯБРОВОПОДІБНІ - HEXANCHIFORMES

Ряд РІЗНОЗУБОПОДІБНІ - HETERODONTIFORMES

Ряд ВОБЕГОНГОПОДІБНІ – ORECTOLOBIIFORMES

Ряд ЛАМНОПОДІБНІ – LAMNIFORMES

Ряд ПИЛОЗУБИ АКУЛИ - CARCHARINIFORMES

Ряд КАТРАНОПОДІБНІ - SQUALIFORMES

Ряд ПИЛОНОСОПОДІБНІ - PRISTIOPHORIFORMES

Ряд СКВАТИНОПОДІБНІ - SQUATINIFORMES

Надряд СКАТИ - BATOMORPHA

Ряд ПИЛКОРИЛОПОДІБНІ – PRISTIOFORMES

Ряд РОХЛЕПОДІБНІ - RHINOBATIFORMES

Ряд РОМБОПОДІБНІ – RALIFORMES

Ряд ХВОСТОКОЛОПОДІБНІ - DASYATIFORMES

Ряд ГНЮСОПОДІБНІ - TORPEDINIFORMES

Особливості організації акул.

Тіло в акули подовжене, торпедоподібної форми. У передній частині воно трохи сплюснене в дорсовентральному напрямку. Без чітких границь воно підрозділяється на три відділи: голову, тулуб і хвіст. Границею між головою й тулубом вважають останню зяброву щілину. Тулубовий відділ починається від останньої зябрової щілини й кінчається отвором клоаки. За ним розташований хвостовий відділ. Голова має подовжене рило – *рострум*. На нижній стороні голови розташовується великий дугоподібний рот. На щелепах добре видні гострі, спрямовані назад зуби. Вони являють собою видозмінені плакоїдні луски. Трохи спереду від рота на нижній поверхні голови розміщуються парні ніздрі. З боків голови розташовані бічні очі. На бічних поверхнях голови добре видні п'ять пар вертикальних зябрових щілин. За очима лежать невеликі отвори – *бризкальця*.

Хвостове стебло закінчується потужним *гетероцеркальним* хвостовим плавцем, у більшу за розмірами верхню лопать якого проходить кінець хребта. На спинній стороні тіла є два непарні спинні плавці. Парні кінцівки в акули представлені парою грудних і парою черевних плавців. Стосовно тулуба вони розташовані горизонтально й служать рулями глибини й повороту. У самців внутрішні частини черевних плавців перетворені в копулятивні органи. Тіло акули покрите численними дрібними плакоїдними лусочками, що несуть спрямовані назад зубчики. На боках тулуба, хвоста й голови в акули помітна бічна лінія – орган, характерний для водних хребетних.

Скелет хрящових риб утворений хрящовою тканиною й розділяється на наступні відділи: осьовий скелет, що включає мозкову частину черепа й хребта, вісцеральний скелет, скелет парних кінцівок (плавців) і їх пояси, скелет непарних плавців. З'являється хребетний стовп, який майже повністю витісняє хорду. Вісцеральний скелет більш диференційований: крім розчленованих зябрових дуг відокремлюються щелепна й під'язична дуги. Осьовий скелет представлений мозковою частиною черепа й хребтом, утвореним хрящовими хребцями. Хорда в значній мірі скорочена. Вона зберігається у вигляді тонкого тяжа тіла, що пронизує хребцеві з'єднання, і розширюється в місцях двох сусідніх хребців. Хребет підрозділяється на два відділи: *тулубовий* і *хвостовий*. Кожний хребець складається з тіла хребця, що має циліндричну форму. Передня й задня поверхні тіла хребця ввігнуті. Такі хребці називаються двоввігнутими, або амфіцельними. Простір, утворений увігнутими поверхнями тіл сусідніх хребців, заповнене хордою. У центрі тіл хребців є вузький наскрізний поздовжній канал, також заповнений хордою. Кожний тулубовий хребець складається з тіла хребця, верхньої й нижньої дуг. Від верхньобічної поверхні тіла хребця відходять парні вирости, що вгорі замикаються один з одним і утворюють верхні дуги сусідніх хребців. Між верхніми дугами є хрящові вставні пластинки. У спинномозковому каналі, утвореному верхніми дугами й вставними пластинками, розташовується спинний мозок. Нижні дуги хребців тулубового відділу короткі і утворюють невеликі поперечні відростки, до яких причленовуються дуже маленькі хрящові ребра. Нижні дуги хребців хвостового відділу замикаються й утворюють гемальний канал, у якому розташовуються хвостові артерія й вени.

Череп акули складається із двох відділів: *осьового (мозкового)* черепа, або мозкової коробки, й *вісцерального* – скелета ротового й зябрового апаратів. Він являє собою цільну хрящову капсулу, що прикриває головний мозок з усіх боків. На передньому кінці черепа перебуває виріст – *рострум*. Із боків попереду черепа в основі рострума, злившись із мозковою коробкою, лежать нюхові капсули, на нижній стороні яких перебувають ніздрі. Вісцеральний скелет представлений серією рухливих розчленованих *хрящових вісцеральних дуг*, що розташовані одна за іншою. *Перша* й *друга* із цих дуг, що розташовуються поперед щелеп, сильно скорочені, видозмінені й утворюють невеликі паличкоподібні губні хрящі. *Третя* дуга складається із двох великих парних хрящів – піднебінноквадратного й Меккелівого. Кожна пара хрящів спереду міцно з'єднується один з одним і несе ряди зубів.

Піднебінноквадратний хрящ виконує функцію верхньої щелепи, а рухливо зчленований з ним Меккелів хрящ виконує функцію нижньої щелепи. На задньому кінці піднебінноквадратні хрящі рухливо зчленовуються із задніми кінцями Меккелівих хрящів. За щелепною дугою розташовується *четверта* дуга – під'язична. Вона складається із двох парних і одного непарного хрящів. Верхні парні хрящі називаються гіомандибулярними і виконують роль підвіска для щелеп. Своєю верхньою частиною гіомандибулярні хрящі рухомо прикріплюються до слуховому відділу осьового черепа. До нижнього кінця гіомандибулярів кріпиться щелепна дуга й нижній парний хрящ – гіоїд. Нижній непарний під'язичний хрящ має назву копула. Таким чином, в акулкових риб щелепна дуга з'єднується з мозковим черепом через верхній елемент під'язичної дуги – гіомандибулярний хрящ. Такий тип з'єднання щелепної дуги з осьовим черепом називається гіостилічний, а тип черепа – гіостилічним. За під'язичною дугою розташовуються п'ять пар зябрових дуг.

*Плечовий пояс* акули у вигляді хрящової дуги (напівкільця) лежить вільно в товщі тулубової мускулатури. Одна частина поясу називається коракоедним відділом, а інша частина, яка розташована вище, – лопатковим відділом. В основі грудного плавця – розташовано три паличководні базальні хрящі (базалії). Базалії, у свою чергу, несуть більш дрібні, паличкоподібні хрящики, або радіалії, розташовані у два-три ряди. Інша частина лопаті плавця підтримується еластоїдиновими нитками. Хвостовий плавець акул гетероцеркальний.

Травна система. Рот акули представлений рухливими *хрящовими щелепами*, на яких розміщуються *зуби*. Ротова щілина веде в ротову порожнину, яка переходить у велику *глотку*. Стравохід переходить в об'ємистий U-подібний *шлунок*, який складається із двох частин: кардіальної і пілоричної. Поблизу шлунка на брижі підвішена селезінка. Від шлунка відходить диференційований на відділи кишечник. Передній відділ тонкої кишки називають дванадцятипалою кишкою. Тонка кишка переходить у широку товсту кишку, за якою іде пряма, або задня, кишка. Пряма кишка відкривається в клоаку. Від середньої частини прямої кишки відходить порожній пальцеподібний виріст – ректальна залоза (орган сольового обміну). Через стінку товстої кишки просвічує особлива складка слизової оболонки, що робить у порожнині кишки ряд обертів. Це *спіральный клапан*, що сповільнює проходження їжі, що й збільшує внутрішню всмоктувальну поверхню кишки. З травних залоз акули найбільшою є дволопатева печінка.

Органами дихання в хрящових риб слугують *зябра*. Зябровий апарат складається із трьох елементів: зябрової дуги, міжзябрової перетинки й зябрових пелюсток. Кровоносна система. *Двокамерне серце* розташовується в навколосерцевій порожнині, відділеної від порожнини тіла вертикальною перегородкою – перикардієм. Товстостінний шлуночок вершиною спрямований уперед. Передсердя знаходиться над шлуночком і частково охоплює його з боків. До вершини шлуночка прилягає невеликий артеріальний конус. Ще один відділ серця – *венозний синус*. Від артеріального конуса вперед відходить *черевна аорта*. Від черевної аорти до зябер направляється п'ять пар приносних



з'ябрових артерій з венозною кров'ю. Збагачена киснем кров збирається у виносні з'яброві артерії. Виносні з'яброві артерії лівої й правої сторони зливаються та утворюють два корені аорти, які ближче до тулуба зливаються в спинну аорту. *Спинна аорта* розташовується під хребтом і переходить в кінці тіла у хвостову артерію. *Венозна кров* з голови збирається в парні передні кардинальні вени, а з тулуба й хвоста – у задні вени. Передні й задні кардинальні вени кожної сторони зливаються в кюв'єрові протоки, що впадають у венозну пазуху, а з неї кров попадає в передсердя. Хвостова вена, що несе кров від задньої частини тіла, входить у черевну порожнину й утворює зворотні вени нирок, що впадають у задні кардинальні вени. Вени, які збирають кров від органів травного тракту і селезінки, утворюють зворотню вену печінки. Потім кров із цього органу збирається в короткі парні печінкові вени, а з них – у венозну пазуху.

В акул функціонують *тулубові* або *мезонефричні нирки*. У самок *парні яєчники*. У самців *парні сім'яники* являють собою пухкі подовжені тіла. *Головний мозок* хрящових риб у порівнянні з головним мозком круглоротих більш розвинений, що виражається, в першу чергу, у великих розмірах переднього мозку й мозочка. Нюхові частки переднього мозку відносно великі. Поверхня мозочка утворює систему звивин. В акули, як і в інших хребетних, головний мозок складається з п'яти відділів.

## **Тема лекційного заняття 8. Особливості будови та загальна характеристика класу кісткових риб**

Особливості зовнішньої будови. Осьовий скелет. Череп, кістки справжні і накладні. Внутрішня будова. Плавальний міхур, його функції. Дихання з'яброве, шкіряне та легеневе. Кровоносна система, особливості її будови. Травна та видільна системи. Нервова система та органи чуття. Статева система, розмноження, розвиток.

Клас Кісткових риб включає більш 20 тис. сучасних видів. Незважаючи на велику зовнішню й систематичну різноманітність, усім кістковим риbam властиві характерні риси, що відрізняють їх від риб хрящових.

що становлять більш 90% нині живучих видів риб.

1. Скелет кісткових риб тією чи іншою мірою кістковий покривного або хондронального походження.

2. Тіло вкрите космоїдною, ганоїдною або кістковою лускою.

3. У переважної більшості видів скорочені міжз'яброві перетинки і з'яброві пелюстки знаходяться безпосередньо на з'ябрових дугах.

4. З'ябровий апарат прикритий з'ябровою кришкою.

5. Утворюються вторинні щелепи з верхньощелепних і міжщелепних покривних кісток.

6. Мозок з усіх боків захищений черепом, який складається з покривних шкірних кісток.

7. Є плавальний міхур – важливий гідростатичний орган.

8. Запліднення в більшості кісткових риб зовнішнє, ікра дрібна.

Клас Кісткових риб об'єднані в 451 родину, 51 ряд.

Клас Кісткові риби – Osteichthyes

Підклас Лопатепері риби – Sarcopterygii

Надряд Кистепері риби – Crossopterygomorpha

Надряд Дводишні риби – Dipneustomorpha

Підклас Променепері риби – Actinopterygii

Надряд Ганоїдні – Ganoidomorpha

*Характеристика кісткових риб*

Тіло кісткових риб, як і хрящових, ділиться на голову, тулуб і хвіст. Поділком між головою й тулубом служить зяброва щілина, а між тулубом і хвостом – анальний отвір. Рот у кісткових риб розташований на передньому кінці голови, тому таких риб називають кінцеворотими на відміну від поперечноротих акулорих риб. Шкіра кісткових риб тонка і пронизана великою кількістю залоз. Тіло вкрите кістковою лускою. Майже у всіх кісткових риб луска представлена двома формами: циклоїдною та ктеноїдною. Парні кінцівки - плавці, рот із хапальними щелепами, на яких можуть міститися зуби. Зяброві дуги з прикріпленими до них зябровими пелюстками заховані під спільну кришку, через що зовнішніх зябрових щілин є лише по одній з кожного боку. Ніздрі парні. У внутрішньому вусі є три півколові канали. Гідростатичний орган - плавальний міхур - утворюється як спинне відгалуження стравоходу (у дводишних риб, як черевне відгалуження, утворюється «легеня»). У скелеті є кісткова тканина; луска також кісткова.

Осьовий скелет кісткових риб утворюється кістковими хребцями і поділяється лише на 2 відділи: тулубовий і хвостовий. У черепі коропа розрізняють два відділи: осьовий або невральний, що створює черепну коробку, і вісцеральний. Кістки неврального відділу черепа відповідно згруповані в потиличній, слуховій, очній та нюховій областях. Вісцеральний скелет костистих риб у порівнянні з вісцеральним скелетом акули значно ускладнюється за рахунок збільшення окремих окостенінь хряща та наявності великої кількості покривних кісток. Новоутвореннями у вісцеральному черепі костистих риб є вторинні щелепи та зяброва кришка. У коропових риб присутній особливий глотковий апарат, який використовується для перетирання рослинної їжі. Плечовий пояс складається з первинного пояса грудних плавців, утвореного лопаткою та коракоїдом (дрібні кістки, відіграють роль втрачених базалій), та вторинного поясу більш масивного, приєднаного до мозкового черепа. Тазовий пояс представлений лише непарною кістковою пластинкою. Плавці можуть бути бісеріальними (радіалії з обох боків базальних елементів) або унісеріальними (радіалії лише з одного боку). Інші кісткові риби в ході еволюції втратили базалії. В черевних плавцях немає і радіалій. Вільна площа парних та непарних плавців утворена лепідотрихіями, які у деяких риб перетворені на міцні гострі колючки. Занурена частина скелета непарних плавців утворена загостреними донизу хрящовими або кістковими променями – птеригіофорами. Хвостовий плавець личинок кісткових риб має симетричну будову (його вісь утворена хордою), його називають протоцеркальним. В осетроподібних, як у хрящових риб, кінець хвоста загинається догори, а черевна лопать розростається; утворюється

нерівнолопатевий, гетероцеркальний плавець. У більшості костистих риб черевна лопать ще більша, ззовні плавець має симетричні форми, але закінчення хребта заходить у верхню лопать - гомоцеркальний тип будови.

## **Тема лекційного заняття 9. Основні систематичні групи кісткових риб. Походження риб.**

Екологічні групи риб. Міграції та їх причини. Систематика класу.

Характеристика основних систематичних груп: променепері, лопастнопері, кистепері та дводишні риби. Іхтіостегіди, поява ознак будови, здатних забезпечити вихід на сушу. Цінні промислові та ставові риби. Значення кісткових риб в рибальстві і рибництві

Скам'янілі останки стародавніх риб, знайдені в старіших шарах осадових порід земної кори, за будовою нагадують сучасних безщелепних. До цього часу вважалося, що найбільш древні відомі безщелепні тварини, що нагадують риб, відомі з раннього ордовіка (близько 450-470 мільйонів років тому). Проте в 1999 році в китайській провінції Юньнань були знайдені скам'янілості рибоподібного істоти *Haikouichthys* з групи безщелепних віком близько 530 мільйонів років (ранній кембрій). Можливо, подібні форми були предками всіх хребетних. Виявлені рештки кистеперимі риби *Osteolepis macrolepidotus* з середини відомі девонського періоду (Великобританія).

З розвитком щелеп з однієї з зябрових дуг з'явилися перші риби. Крім щелеп, риби мають парні плавці, внутрішнє вухо з трьома напівколовими каналами і зяброві дуги. Незважаючи на появу перших щелепноротих риб ще в ордовіке, вони займали підлегле становище аж до девону. Таким чином, риби та безщелепні існували більше 100 000 000 років в умовах переважання безщелепних, на відміну від теперішнього часу.

Стародавні риби мали широке тіло, вкрите кістковими пластинами. Ймовірно, вони жили біля самого морського дна. Риби з повним скелетом і щелепами з'явилися набагато пізніше. Вже 400 мільйонів років тому вони розділилися на два основні класи: хрящові риби (акули, скати і химери) і кісткові.

Перші знахідки хрящових риб датовано 220–265 млн. років тому. Предки сучасних акул у той час мали досить високу організацію. Найдавніші викопні акули знайдені в багатих морських вапнякових відкладах Огайо (США). Там виявили декілька зубів, подібних до зубів сучасних акул. Завдяки іншій, клівлендській знахідці, - добре збереженим решткам тіла, а також деяких органів - зроблено реконструкцію первісної акули. Особина мала розміри 45–120 см. Предки сучасних акул вимерли в пермський період, коли подальшого розвитку набув гібодонт - тварина, подібна до сучасної акули, яка мала в передній частині щелеп гострі зуби, а в глибині рота - широкі, придатні для перемелювання черепашок моллюсків. Гібодонти жили в постійній конкуренції з предками костистих риб і м'ясоїдними рептиліями. Поступово гібодонти почали поступатися місцем новим видам акул, один з яких - різнозуба акула - досі живе поблизу Австралії. Протягом юрського періоду, в добу динозаврів,

акули успішно еволюціонували. Тоді сформувалося багато родин, у тому числі предки сучасних скатів. Наприкінці міоцену акули були в числі найбільш поширених тварин, які населяли моря. Інша гілка давніх хрящових дала початок класам щелепнозябрових та кісткових риб. Сучасні хрящові риби представлені двома підкласами: пластинозябровими й суцільноголовими, або химерами. Сучасні пластинозяброві виникли близько 150 млн років тому.

Хрящові риби з'явилися на рубежі силуру і девону, близько 420 мільйонів років тому, і досягли розквіту в карбоні. Кісткові риби водяться в світових океанах як мінімум з девону; не виключено, що вони існували вже в силурі. Біла акула біля берегів острова Гваделупа (Мексика)

Більше половини всіх живуть нині видів хребетних, а саме, згідно бази даних FishBase, близько 31 тисячі видів, відносяться до риб. Число визнаних видів продовжує змінюватися внаслідок відкриттів нових видів, а також таксономічних ревізій окремих груп риб. Нині живуть риби представлені двома класами: хрящові риби (Chondrichthyes) і кісткові риби (Osteichthyes). Сучасних хрящових риб ділять на дві великі групи - Holosephali (цельноголових), і Elasmobranchii (пластиножаберних, куди входять акули і скати). Нині існує 900-1000 видів хрящових риб. Кісткові риби діляться на два підкласи: Лопастепері і Променепері.

### **Змістовий модуль 3. Земноводні та плазуни.**

#### **Тема лекційного заняття 10. Характеристика і особливості будови надкласу четвероногих тварин та класу земноводних**

Порівняння будови личинок амфібій з рибами. Неотенія. Систематика класу, характеристика хвостатих, безногих та безхвостих амфібій. Практичне значення. Жаба – основний об'єкт лабораторних досліджень.

Земноводні, або амфібії, це перші примітивні наземні хребетні тварини, які належать до групи анамній. Для їх індивідуального розвитку характерна зміна середовища проживання: початкові фази розвитку відбуваються у воді, а дорослі тварини пристосовані до життя на суші. У зв'язку з цим земноводні ведуть водно-наземний спосіб життя. Схожість амфібій з водними тваринами:

1. подібний розвиток яєць;
2. відсутність зародкових оболонок;
3. наявність личинки;
4. дихання личинок і багатьох водних амфібій відбувається за допомогою зябер;
5. подібна будова кровоносних систем личинок амфібій і риб;
6. наявність артеріального конуса і артеріальних дуг;
7. подібна будова видільної системи: у личинок – протонефрична, у імаго – мезонефрична;
8. пойкилотермія;
9. шкіра слизиста і водопроникна;

10. однакова кількість головних нервів (10 пар).

Особливості організації земноводних:

1. втрата зовнішнього скелета;
2. череп платибазальний, аутостилічний (піднебінноквадратний елемент зростається з черепною коробкою і рухомо з'єднується з хребтом двома потиличними відростками), значно полегшується;
3. трубчаста будова важільних кінцівок;
4. кістковий мозок, який виробляє значну кількість гемоглобіну;
5. система м'язів-згиначів і м'язів-розгиначів;
6. середнє вухо з однією кісточкою;
7. шкіряно-легеневий тип дихання;
8. рухомі повіки очей;
9. змішана кровоносна система з двома нерозділеними колами кровообігу;
10. трикамерне серце – два передсердя і один шлуночок, з артеріальним конусом;
11. дві півкулі переднього мозку;
12. мозкове склепіння – архіпаліум.

Сучасні земноводні групуються у три ряди:

- Безногі (*Gymnophiona*),
- Хвостаті (*Caudata*),
- Безхвості (*Anura, seu Salientia*).

Жаба належить до першого класу наземних тварин (*Amphibia*). Короткий широкий тулуб жаби з великою плескатою головою позбавлений будь-якого зовнішнього скелета. Тіло її завжди вологе через наявність у шкірі великої кількості багатоклітинних залоз. На голові перед очима добре помітні ніздрі, що замикаються клапанами і з'єднані з нюховими капсулами, а останні мають отвори всередину ротової порожнини, що зветься хоани, або внутрішні ніздрі. По боках голови розміщені великі очі, які мають характерні для наземних тварин верхні та нижні повіки. Крім того, око закривається третьою повікою, що розташована під нижньою і зветься миготливою. Позаду очей розташовані округлі отвори, зтягнуті тоненькими барабанными перетинками. На відміну від самок, у самців жаб у задніх кінцях рота є голосові мішки – резонатори, що відкриваються в ротову порожнину. Короткі передні чотирипалі кінцівки у жаб помітно менші за великі задні п'ятипалі, між пальцями яких натягнуті плавальні перетинки. Всі пальці позбавлені кігтів. На передніх кінцівках у самців в основі першого (внутрішнього) пальця є великий бугор, що досягає особливого розвитку в період розмноження, допомагаючи триматись за самку під час запліднення ікри. На задньому

кінці тіла розміщений єдиний вивідний отвір – клоака. На відміну від риб, шкіра жаби сполучається з тілом лише на певних ділянках, між якими розташовані великі порожнини, заповнені лімфою – лімфатичні мішки. Дрібні конусовидні зуби розміщені у жаб не лише на верхньощелепних та щелепних кістках, а й на леміші. У задніх кутах піднебіння в ротоглотковій порожнині розташовані евстахієві труби, що є внутрішнім отвором слухового апарата. На нижній стінці ротової порожнини розміщений язик, за яким є отвір – гортанна щілина, що оточена парними черпалоподібними хрящами, на яких натягнуті дві згортки слизової оболонки – голосові зв'язки. Скелет жаби поділений на відділи і, крім характерних для риб тулубового та хвостового відділів, має ще по одному хребцю в шийному та поперековому відділах. Хвостовий відділ – уростиль, ембріонально закладається у вигляді окремих хребців (до 12 шт.), які потім зростаються. На відміну від риб, у яких хребці двовгнуті – амфіцельні, у амфібій вони передньовгнуті – процельні (за винятком 8 та 9-го хребців). Значно ускладнені і краще розвинені пояси кінцівок. Череп сучасних земноводних характеризується наявністю меншої кількості кісток у порівнянні з черепом риби. Він має два відділи: вісцеральний та осьовий, або невральний. Верхній відділ щелепової дуги приростає до осьового черепа (аутостилія), а нижній (гомолог Меккелевого хряща) зберігає функцію нижньої щелепи. Верхній відділ під'язикової дуги (підвісок) перетворюється у слухову кісточку (стовпчик), один кінець якої упирається в овальне вікно слухової капсули, другий – у барабанну перетинку; нижній відділ під'язичної дуги разом із зябровими дугами утворює під'язиковий апарат. Осьовий череп земноводних, як і у риб, платибазальний, тобто має широку основу. Більшість кісток черепа хрящові.

Топографія внутрішніх органів у амфібій порівняно з рибами має свої особливості в зв'язку з виходом на сушу. Зміни торкнулися всіх систем, особливо дихальної та кровоносної. Органи дихання починаються ніздрями, які з'єднані з ротовою порожниною хоанами. За язиком є отвір – гортанна щілина, що оточена парними черпаловидними хрящами. Легені – тонкостінні мішки, стінки внутрішньої поверхні яких утворені комірками. Травна система починається ротоглотковою порожниною переходить в короткий стравохід, а далі в шлунок. За шлунком іде дванадцятипала кишка, яка переходить у тонкі, а далі – в пряму кишку, що закінчується клоакою. У петлі дванадцятипалої кишки розташована підшлункова залоза. Праворуч від шлунка залягає велика печінка. Кровотворним і лімфотворним органом є селезінка. У дорослих тварин є парні тулубові нирки з

вивідними протоками (вольфові канали) та тоненький сечовий міхур, який є вип'ячуванням черевної стінки клоаки.

Кровоносна система замкнута, трикамерне серце міститься в тоненькій перикардіальній сумці. Серце складається з двох передсердь правого і лівого і одного шлуночка. Крім того, до серця прилягає венозний синус та артеріальний конус. Від артеріального конуса відходять три парні дуги аорти. Частина крові залишається артеріальною – в сонних артеріях, частина – венозною – в шкірно-легеневих артеріях, решта – змішаною – в дузі аорти. Нервова система складається з тих самих відділів, що й у риб. Передній мозок розвинений краще, мозочок – гірше. З органів чуття у водних земноводних є бічна лінія. Очі земноводних пристосовані для життя на суходолі, але сприймають тільки ті об'єкти, які рухаються. Захищені очі повіками, в жаб розташовані над поверхнею голови, що дозволяє їм спостерігати за тим, що відбувається над поверхнею води. Органи слуху: внутрішнє та середнє вухо. Смакові рецептори, розташовані на язичі і в ротовій порожнині. Клітини шкіри сприймають хімічні речовини, механічні подразники, зміни температури.

Жаби – це роздільностатеві тварини, запліднення у яких зовнішнє. Статеві органи самців представлені парними жовтуватими – білими сім'яниками, що прилягають до черевної поверхні нирок, та жирових тіл. Статеві продукти з сім'яників потрапляють по каналцях у нирку, а далі по вольфових протоках у сім'яний пухирець, звідки в клоаку і назовні. У самок органи розмноження складаються з парних зернистої будови яєчників та парних яйцепроводів – мюллерових каналів, що відкриваються в порожнину тіла розширенням – лійкою. Над яєчниками, як і у самців, розвинені жирові тіла. Яйця, що потрапили через розрив у порожнину тіла, по яйцепроводу проникають у клоаку, а звідти – назовні. Запліднення зовнішнє. Розвиток з перетворенням.

## **Тема лекційного заняття 12. Особливості будови та загальна характеристика плазунів**

Перші справжні наземні тварини. Зовнішня будова: шкіра, кінцівки. Легеневе дихання, будова скелета. Нервова система, неопаліум, удосконалення органів чуття. Кровоносна система, будова серця та головні кровоносні судини. Травна система, поява твердого піднебіння. Будова нирок. Статеві органи, розмноження і розвиток

Зовнішній шкірний покрив плазунів внаслідок потовщення і ороговіння утворює лусочки або щитки. У ящірок рогові лусочки перекривають один одного, нагадуючи черепицю. У черепаха зрощені щитки формують суцільний

міцний панцир. Щільна і суха шкіра містить пахучі залози. Слизові залози відсутні.

В осьовому скелеті помітні чотири відділи: шийний, тулубовий, крижовий і хвостовий. Загальна кількість хребців різна у різних видів (50-80, у змії зростає до 140-435). З хребців шийного відділу (від 7 до 10) два передніх (атлант і епістрофей). У тулубовому відділі від 16 до 25 хребців, кожен з парою ребер. Перші кілька хребців прикріплюються до грудини, утворюючи грудну клітину (відсутня у змії). У крижовому відділі всього два хребці, до широких поперечних відростків яких приєднується таз. Хвостовий відділ складається з кількох десятків (15-40), що поступово зменшуються в розмірах, хребців. Останні хвостові хребці представляють собою невеликі паличкоподібні кісточки. У деяких групах рептилій осьовий скелет має відмінності. У змії хребет чітко ділиться лише на тулубовий і хвостовий відділи, грудина відсутня. У черепах хребці тулубового відділу зростаються зі спинним щитом панцира, внаслідок чого стають нерухомі.

Череп плазунів значно більше скостенілий, ніж у земноводних. Лише в нюхової капсулі і слуховій області міститься невелика кількість хряща. Осьовий і вісцеральний відділи черепа ембріонально формуються окремо, але у дорослих особин зростаються в єдине утворення. До складу черепа входять як хрящові, так і численні шкірні кістки. Пояс передніх кінцівок подібний до поясу земноводних, відрізняючись лише більш сильним розвитком окостеніння. Передня кінцівка рептилій складається з плеча, передпліччя і кисті. Задня – зі стегна, гомілки та стопи. На фалангах кінцівок розташовані кігті. М'язова система плазунів представлена жувальною, шийною мускулатурою та мускулатурою черевного преса, а також мускулатурою згиначів та розгиначів. Присутні характерні для амніот міжреберні м'язи, які грають важливу роль при акті дихання. Підшкірна мускулатура дозволяє змінювати положення рогових лусок.

Плазуни є групою тварин, які повністю оволоділи життям на суші. Цьому сприяли удосконалення всіх систем організму рептилій. Дихальна система плазунів всмоктувального типу за рахунок розширення та звуження грудної клітини за допомогою міжреберної та черевної мускулатури. Повітря через гортань надходить у трахею, яка на кінці ділиться на бронхи, що ведуть у легені. У плазунів легені мають мішкоподібну будову, хоча їх внутрішня структура набагато складніша. Внутрішні стінки легеневих мішків мають складчасту пористу будову, що значно збільшує дихальну поверхню.

У плазунів трьохкамерне серце, що складається з одного шлуночка і двох передсердь. Шлуночок розділений неповною перегородкою на дві половини: верхню і нижню. У протигагу загальному артеріального стовбуру земноводних, у рептилій спостерігається три самостійних судини: легенева артерія, права і ліва дуги аорти. Дуги аорти огинають серце і на спинному боці позаду нього об'єднуються в непарну спинну аорту. Спинна аорта забезпечує кров'ю всі органи задньої частини тіла. Від правої дуги аорти, що відходить від лівого артеріального шлуночка, відгалужуються загальним стовбуром права і ліва сонні артерії, від правої ж дуги відходять і обидві підключичні артерії, що



несуть кров до передніх кінцівок. Повного поділу на два незалежних кола кровообігу у плазунів (включаючи крокодилів) не відбувається, оскільки венозна й артеріальна кров змішуються в спинній аорті.

Травна система внаслідок різноманітності доступної для живлення їжі є більш розвиненою, травний тракт у плазунів набагато більш диференційований, ніж у земноводних тварин. Шлунок має товсті м'язові стінки. На межі між тонкою і товстою кишкою знаходиться сліпа кишка, якої немає в амфібій. Велика печінка рептилій має жовчний міхур. Підшлункова залоза у вигляді довгого щільного тіла лежить в петлі дванадцятипалої кишки. Кишечник закінчується клоакою. Видільна система плазунів представлена тазовими нирками, сечоводами і сечовим міхуром. Нирки плазунів істотно відрізняються від нирок риб і амфібій, яким доводиться вирішувати завдання позбавлення від постійного надлишку води в організмі. Замість тулубових нирок амфібій (мезонефрос), нирки рептилій (метанефрос) розташовуються в тазовій області з черевної сторони клоаки і по її боках. Нирки з'єднуються з клоакою через сечоводи. Тонкостінний стебловий сечовий міхур з'єднується з клоакою тонкою шийкою на її черевній стороні. У деяких плазунів сечовий міхур недорозвинений (крокодили, змії, деякі ящірки).

Як і у більшості хордових тварин, нервова система плазунів представлена головним і спинним мозком. Головний мозок розташований всередині черепа. Ряд важливих особливостей відрізняє головний мозок плазунів від головного мозку земноводних. Виділяють п'ять відділів головного мозку плазунів.

У плазунів є шість основних органів чуття. Орган зору – очі, влаштовані складніше, ніж у жаб. Поперечносмугаста мускулатура, яка дозволяє не тільки переміщати кришталік, а й змінювати його форму і таким чином здійснювати більш ефективну акомодацию. Зовнішні повіки і мигальна перетинка виконують захисну функцію. У змії і деяких ящірок повіки зростаються, формуючи прозору оболонку. Орган нюху представлений внутрішніми ніздрями - хоанами. У порівнянні з будовою земноводних, хоани розташовані ближче до глотки, що дає можливість вільно дихати в той час, коли їжа знаходиться в роті. Нюх розвинений краще, ніж у земноводних, дозволяючи багатьом ящіркам знаходити їжу, що знаходиться під поверхнею піску на глибині до 6-8 см. Орган смаку – смакові цибулини, розташовані в основному в глотці. Орган теплової чутливості знаходиться на лицьовій ямці між оком і носом з кожної сторони голови. Особливо розвинений у змії. Орган слуху близький до органу слуху жаб, він містить внутрішнє та середнє вухо, забезпечене барабанною перетинкою, слуховий кісточкою – стременом і евстахієвою трубою. Роль слуху в житті плазунів порівняно невелика, особливо слабкий слух у змії, що не мають барабанної перетинки і сприймають коливання, що поширюються по землі або у воді. Тактильні відчуття виражені чітко, особливо в черепах, які можуть відчувати навіть легкий дотик до панциру.

Плазуни – роздільностатеві тварини. Чоловіча статева система складається з пари сім'яників, які розташовані з боків поперекового відділу хребта. Від кожного сім'яника відходить сім'яний канал, який впадає у вольфів канал. З

появою тулубової нирки у плазунів вольфів канал у самців виступає лише як сім'япровід і повністю відсутній у самок. Вольфів канал відкривається в клоаку, утворюючи сім'яний пухирець.

Жіноча статева система представлена яєчниками, які підвішені на брижі до спинної сторони порожнини тіла з боків хребта. Яйцепроводи (Мюллерові канали) також підвішені на брижі. У передню частину порожнини тіла яйцепроводи відкриваються щілеподібними отворами – лійками. Нижній кінець яйцепроводів відкривається в нижній відділ клоаки на її спинній стороні. Запліднення внутрішнє. Розвиток зародка прямий відбувається в яйці.

### **Тема лекційного заняття 13. Походження та систематичне положення плазунів**

Походження плазунів. Пермський період. Мезозой – ера ящерів, причини розквіту та загибелі фауни. Сучасні плазуни: першоящери, черепахи, крокодили, лускаті. Змії та ящірки. Значення у природі та в еволюції хордових.

В кінці палеозою склалися умови, які сприяли розвитку наземних тварин, зокрема плазунів. Відділення плазунів від земноводних предків почалося раніше, можливо, в середньому карбоні, коли від примітивних емболомірних стегоцефалів - антракозаврів, відокремились форми, що мали пристосування до наземного життя, хоча ще мали зв'язок з вологими біотопами і водоймами. Живилися дрібними водними і наземними безхребетними, були рухливими, мали трохи більший мозок. Можливо, в них уже почалось зроговіння покривів. В середньому карбоні від подібних форм виникає нова гілка - сеймуріоморфи (*Seymouriomorpha*). Їхні залишки виявлені у верхньому карбоні - нижній пермі. Вони займають перехідне положення між земноводними і плазунами; деякі палеонтологи відносять їх до амфібій. Хребці забезпечували велику гнучкість та міцність хребта; намітилось перетворення двох перших шийних хребців в атлант і епістрофей. Для наземних тварин це давало значні переваги в орієнтації, здобуванні рухомого корму та захисті від ворогів. Скелет кінцівок та їх поясів повністю скостенів. Череп мав потиличний відросток. Не з'ясовано часу виникнення розмноження і розвитку яйця у повітряному середовищі. Вважають, що це відбулось в карбоні під час становлення котилозаврів - *Cotylozauria*. Покрівля черепа була суцільною і складалася з кісток, характерних для сучасних плазунів. Утворились атлант і епістрофей. Кінцівки у деяких форм піднімали тіло над землею. Траплялися дрібні, подібні на ящірок форми, які жились різними хребетними, а також великі (довжиною до 3 м) - рослиноідні.

Частина котилозаврів вела напівводний спосіб життя, інші, можливо стали справжніми наземними мешканцями. Теплий і зволожений клімат карбону сприяв земноводним. В кінці карбону - на початку пермі інтенсивне гороутворення (підняття гір Уралу, Карпат, Кавказу, Азії та Америки - герцинський цикл) супроводжувалось розчленуванням рельєфу, посиленням зональних контрастів (похолодання у високих широтах), зменшенням площі

зволожених біотопів. Це сприяло становленню наземних хребетних. Котилозаври досягли розквіту в пермі, вимерли уже в середині тріасу, можливо, під дією конкурентів - різних прогресивних груп плазунів, що відділились від них. У пермі від котилозаврів відділились також черепахи - *Chelonia*.

У верхньому карбоні від котилозаврів виникли два підкласи плазунів, які перейшли жити у водне середовище. Зокрема, це ряд мезозаври, який охоплював дрібних крокодилоподібних тварин із довгими і тонкими зубами. Вони жили у водоймах, харчувались, ймовірно, рибою; могли виходити на сушу. Ряд іхтіозаврів з'явився в тріасі; рештки представників трапляються у відкладах верхньої крейди. В морях мезозойської ери вони займали нішу сучасних китоподібних, і за зовнішнім виглядом нагадували риб або дельфінів (веретеноподібне тіло, витягнуті щелепи, озброєнні численними зубами, великий дволопатевиий хвіст; парні кінцівки - ласти. Довжина їх тіла сягала від 1 до 14 м. Живились водними безхребетними і рибою; більші іхтіозаври поїдали дрібніших.

У пермі від котилозаврів відділилась велика гілка діапсидних плазунів, в черепі яких утворились дві виличні ямки. Ця група пізніше розпалася на два підкласи: лепідозаврів і архозаврів. Тоді ж і виникли дзьобоголові - *Rhynchoserpalia*. Вони мали великі виличні ямки, невеликий дзьоб на кінці верхніх щелеп та гачкоподібний відросток на ребрах. Дзьобоголові вимерли в кінці юри, але один вид - новозеландська гатерія - збереглася до нашого часу. *Squamata* (ящірки) стали численними й різноманітними у крейді. В кінці цього періоду від ящірок виникли змії.

Розквіт лускатих припадає на кайнозойську еру, хоча й сьогодні до них належить більшість плазунів. Найбільш різноманітним за формою та екологічною спеціалізацією в мезозойську еру був підклас *Archosauria*. Архозаври заселяли сушу, водойми і завойовували повітря. Вихідною групою архозаврів були текодонти - *Thecodontia* (або псевдозухії), які відокремились від еозухій, можливо, у верхньому пермі і досягли розквіту в тріасі. Вони нагадували ящірок довжиною від 15 см до 3–5 м. Більшість з них вели наземний спосіб життя, задні кінцівки мали довші за передні. Друга половина текодонтів перейшла до напівводного способу життя; від них в кінці тріасу виникли крокодили - *Crocodylia*.

В середині тріасу від тектодонтів виникли літаючі ящери, або птерозаври - *Pterosauria*; на початку юри траплялися спеціалізовані форми розміром від горобця до гіганта з розмахом крил до 7–8 м. Подібності до птахів їм надавали широка грудина з кілем, пневматичність кісток, зростання кісток черепа, великі очі. Частина видів мала зуби, в інших вони редукувались, щелепи вкривав роговий чохлик (дзьоб).

У верхньому тріасі від хижих псевдозухій, що пересувались переважно на задніх кінцівках, відокремились дві групи: ящеротазові - *Saurischia* і птахотазові - *Ornithischia* динозаври. Згадані групи розвивались паралельно; в юрському і крейдовому періодах вони дали надзвичайну різноманітність видів розмірами від кролика до велетнів масою 30–50 т. Заселяли сушу і прибережні зони водойм. В кінці крейди вимерли. Більша частина ящеротазих була хижаками,

мали великі розміри (до 10–15 м) Їхні щелепи були озброєні великими зубами; на пальцях задніх кінцівок мали міцні кігті. Частина ящеротазих перейшла до харчування рослинною їжею і пересування на обох парах кінцівок. Сюди відносяться найбільші наземні рептилії - диплодоки (*Diplodocus*). Вони мали довгий хвіст, рухливу шию з маленькою головою; довжина тіла сягала 30 м, а маса - 20–25 т.

Птахоотазові динозаври, ймовірно, були рослиноїдними. Частина з них пересувалися на задніх кінцівках, передні лапи були вкороченими. У цій групі траплялись і гіганти довжиною 10–15 м (ігуанодони - *Iguanodon*).

Ще одна гілка плазунів - підклас тероморфи або синапсиди - Theromorpha, seu Synapsida Вони відділились від примітивних кам'яновугільних котилозаврів, населяли зволожені біотопи і зберігали багато рис амфібій (збагачена залозами шкіра, будова кінцівок і ін.). У верхньому карбоні і в пермі виникли форми, які об'єднувались в ряд пелікозаврів - Pelicosauria. Вони мали амфіцельні хребці, череп з однією ямкою і одним потиличним виростком, зуби на піднебінних кістках і великі черевні ребра. Зовні нагадували ящірок із довжиною тіла до 1 м, лише окремі види досягали 3–4 м. В кінці пермі вони вимерли. Раніше від них відділились звірозубі плазуни - Терапсиди.

Таким чином, під час адаптивної радіації в кінці пермі - на початку тріасу існувала багатоманітна фауна плазунів у складі 13–15 рядів. Протягом мезозою (біля 150 млн. років тому) вони займали панівне положення у водних і наземних біотопах.

В кінці крейди на Землі розпочався новий могутній цикл гороутворення (альпійський), який супроводжувався значними перетвореннями ландшафтів і перерозподілом морів та суші, зростанням загальної сухості клімату, збільшенням його контрастів, як за сезонами року, так і за природними зонами. Одночасно змінюється рослинність: панування саговиків і хвойних змінюється домінуванням флори покритонасінних, плоди і насіння котрих володіють високою кормовою цінністю. Такі зміни не змогли не відбитись на тваринному світі, так як в цей час уже сформувались два нових класи теплокровних хребетних - птахи і ссавці. Плазуни, які дожили до цього часу не могли пристосуватись до змінених умов життя. Так, як в їхньому вимиранні активну роль відіграла зростаюча конкуренція з більш дрібними, це активними птахами і ссавцями. Представники цих класів володіли здатністю до терморегуляції тіла, мали високий рівень метаболізму і більш складну поведінку, що привело до збільшення їх чисельності і значення в угрупованнях. Вони швидко і ефективно пристосувались до життя в змінних ландшафтах, швидше освоювали нові місця перебування, інтенсивно використовували нові корми.

Розпочалась сучасна кайнозойська ера, в якій домінуюче положення зайняли птахи і ссавці, а серед плазунів збереглись лише малі і рухливі лускаті (ящери і змії), добре захищені черепахи і невелика група водних архозаврів - крокодилів.

#### Змістовий модуль 4. Птахи та ссавці.

#### Тема лекційного заняття 14. Загальна характеристика та особливості будови класу птахів

Походження птахів. Археоптерикс. Ящерохвості (зубаті) та віялохвості птахи. Будова пір'я та пристосування до терморегуляції. Рептильні ознаки будови птахів. Нервова система і органи чуття. Пристосування птахів до польоту, вплив на будову тіла і системи органів нового способу руху. Сезонні явища у житті птахів. Насиджування, виводкові та нагніздні птахи.

Пристосування до польоту обумовила відносну одноманітність форми тіла. Тулуб компактний, більш-менш округлий. Голова невелика, шия довга й рухлива. Передні кінцівки – крила – у спокійному стані складені й притиснуті до боків тіла. Оперення забезпечує обтічність тіла. Видові варіації в розмірах і формі дзьоба й голови, довжині шиї, довжині й формі крил і хвоста, довжині задніх кінцівок і формі їх пальців забезпечують при збереженні загальної одноманітності пристосування до різних типів руху й живлення.

Шкіра птахів тонка, суха, практично позбавлена шкірних залоз. Поверхневі шари клітин епідермального шару роговіють. Сполучнотканинний шар шкіри підрозділяється на тонку, але досить щільну власне шкіру, у якій проходять кровоносні судини, очин контурного пера й розташовані пучки гладеньких м'язових волокон, що міняють положення пір'я, підшкірну клітковину – пухкий шар, який безпосередньо прилягає до тулубової мускулатури; у ньому відкладаються запаси жиру. Єдина шкірна залоза – куприкова, лежить на хвостових хребцях. Розростання ороговілого епідермального шару шкіри утворює роговий покрив дзьоба – рамфотеку. Рогові лусочки рептильного типу покривають пальці, цівку, а іноді й частину гомілки. Останні фаланги пальців ніг покриті роговими кігтями. У самців деяких птахів (наприклад, у фазанових) на цівці утворюється кістковий виріст, покритий гострим роговим чохлам, – шпора.

Специфічний для птахів пір'яний покрив – теж рогові утвори епідермального шару шкіри. Основний тип пера – контурне перо. Воно складається з міцного й пружного рогового стовбура, з боків якого розташовані м'які зовнішнє й внутрішнє опахала. Частина стовбура, до якої прикріплюються опахала, називають стрижнем; на поперечному розрізі він має чотиригранну форму. Нижня, позбавлена опахал частина стовбура називається очинком і має округлий переріз. Основа очина занурена в шкіру і укріплена в пір'яній сумці. Кожне опахало утворене подовженими роговими пластинками – борідками першого порядку, від яких у свою чергу відходять численні більш тонкі борідки другого порядку (борідочки) з розташованими на них дрібними гачечками. Гачечки, зчіплюючись із сусідніми борідками, утворюють пружну пластинку опахала. Якщо, наприклад при ударі, гачечки розійдуться й опахало «розірветься», птах, дзьобом поправляючи перо, змусить гачечки знову зчепитися, і структура пера відновиться. Звичайно в самій нижній частині пера борідки більш тонкі й пухнаті, без гачків; це пухова частина опахала, функція якої – утримувати в шкірі шар повітря. В осілих птахів зимове перо має більш розвинену пухову частину, чим літнє.

Різноманітне забарвлення птахів забезпечується як нагромадженням у клітинах пера в період його формування пігментів, так і мікроскопічними особливостями структури пера. Основні типи пігментів – меланіни й ліпохроми. Кристали меланіну обумовлюють чорне, буре й сіре забарвлення. Ліпохроми у вигляді жирових крапель або пластівців залягають у роговій речовині, забезпечуючи червоне, жовте й зелене забарвлення.

Контурне пір'я на тілі птаха розміщується в шкірі на особливих полях – птериліях, розділених аптеріями – ділянками шкіри, на яких пір'я не росте. Довге й особливо міцне пір'я, що утворює площину крила, називається маховими. Першорядні махові прикріплюються до заднього краю скелета кисті, другорядні – до ліктьової кістки. Махове пір'я розташоване так, що зовнішнє опахало покриває лише частину більш широкого внутрішнього опахала сусіднього пера. При опусканні крила пера утворюють суцільну площину, що давить на повітря. При підніманні крила махові трохи повертаються й між ними утворюються щілини, через які проходить повітря. Довге й міцне пір'я, що утворювало площину хвоста, називають кермовими. Під контурним пір'ям лежить пухове пір'я; у них тонкий стрижень, а борідки не несуть гачечків, тому не утворюється зчеплене опахало. Пух – це пухове перо, у якого різко вкорочений стрижень і довгі, сильно опушені борідки відходять пучком від кінця очина. У багатьох птахів по всьому тілу розташоване ниткоподібне пір'я з тонким стовбуром і рідкими короткими борідками. Вони служать датчиками, що сигналізують про потік повітря під пір'яним покривом. У кутах рота в багатьох птахів розташовані щетинки; це пір'я із пружним стрижнем без борідок. Вони виконують тактильну функцію, а у птахів, що живляться в повітрі (дрімлюги, ластівки, стрижі), збільшують розміри ротового отвору.

Опорно-рухова система й основні типи руху. Рух птахів різноманітний: ходьба, стрибки, біг, лазіння, плавання, пірнання, політ. Вони забезпечуються як змінами опорно-м'язової системи, так і перетвореннями інших систем органів, що здійснюють координацію рухів і орієнтування в просторі завдяки необхідним енергетичним резервам. Своєрідна особливість скелета птахів – добре виражена пневматичність кісток.

Скелет птахів підрозділяється на осьовий скелет і пов'язану з ним грудну клітину, череп, скелет кінцівок і їх поясів. Осьовий скелет – хребетний стовп підрозділяється на п'ять відділів: шийний, грудний, поперековий, крижовий і хвостовий. Перший хребець – атлас або атлант, має форму кісткового кільця, а другий – епістрофей, зчленовується з ним зубоподібним відростком. Інші шийні хребці птахів гетероцельного типу, довге тіло кожного хребця попереду й позаду має сідлоподібну поверхню (у сагітальному розрізі хребці опістоцельні, а у фронтальному – процельні). У птахів шийні ребра зростаються із шийними хребцями, утворюючи канал, по якому проходить хребетна артерія й шийний нерв.

Грудних хребців у птахів 3-10. Вони зростаються один з одним, утворюючи спинну кістку, і дуже тугим суглобом з'єднуються зі складним куприком. Завдяки цьому тулубовий відділ осевого скелета стає нерухомим, що важливо при польоті. До грудних хребців рухливо причленовуються ребра. Кожне ребро складається із двох відділів – спинного й черевного, що рухливо зчленовуються один з одним і утворюють кут, вершиною спрямований назад. Велика грудина має вигляд тонкої широкої й довгої пластинки, на якій у всіх птахів (крім страусоподібних) розташований високий кіль.

Усі поперекові, крижові (їх два) і частина хвостових хребців нерухомо зростаються один з одним у монолітну кістку – складний куприк. З ним нерухомо зростаються кістки тазового поясу. Це забезпечує нерухомість тулубового відділу й створює міцну опору для задніх кінцівок. Число вільних хвостових хребців не перевищує 5-9. Останні 4-8 хвостових хребців зливаються в сплюснену з боків куприкову кістку, до якої віялом прикріплюються основи кермового пір'я. Череп птахів схожий на череп рептилій і може бути віднесений до діапсидного типу зі скороченою верхньою дугою. Верхня частина дзьоба – надкльов'я утворене верхньощелеповими кістками. Піднебінні кістки кінцями налягають на дзьобоподібний відросток парасфеноїду й суглобом з'єднуються з парними крилоподібними костями, які у свою чергу суглобом пов'язані із квадратними костями відповідної сторони. Така будова кісткового піднебіння має важливе значення для властивого більшості птахів кінетизму (рухливості) наддзьобку. У зоні перегину наддзьобку кістки дуже тонкі, а в деяких видів (гусині та ін.) тут утворюється суглоб. Під'язичний апарат складається з подовженого тіла, що підтримує основу язика. Пристосування до польоту чітко виражені і в поясі передніх кінцівок. Потужні коракоїди розширеними нижніми кінцями міцно з'єднуються малорухомими суглобами переднього кінця грудини.

Вузькі й довгі лопатки зростаються з вільними кінцями коракоїдів, утворюючи глибоку суглобну западину для голівки плеча. Ключиці зростаються у вилокку, розташовану між вільними кінцями коракоїдів і виконуючу роль амортизатора, що зм'якшує поштовхи при змахах крила. Задні кінцівки й тазовий пояс дозволяють переносити всю вагу тіла на задні кінцівки. Скелет задньої кінцівки утворений потужними трубчастими кістками. Загальна довжина ноги навіть в «коротконогих» видів перевищує довжину тулуба.

Дистальний (нижній) ряд кісточок заплесно (tarsus) і всі елементи плесно (metatarsus) зливаються в єдину кістку – цівку. До дистального кінця цівки прикріплюються фаланги пальців. Як і у всіх наземних хребетних, тазовий пояс птахів складається із трьох пар кісткових елементів. Широка й довга клубова кістка зростається зі складним куприком, до якого приростає сіднична та

паличкоподібна лобкова кістка. Усі три кістки беруть участь в утворенні вертлюжної впадини, в яку входить голівка стегна. Лобкові й сідничні кістки в птахів не зростаються один з одним по середній лінії тіла. Такий таз називають відкритим. Він дає можливість відкладати великі яйця та сприяє інтенсифікації дихання. Велика поверхня таза і його міцне з'єднання з осьовим скелетом забезпечують опору заднім кінцівкам і створюють можливості для прикріплення потужних ножних м'язів. Довгі міцні кістки кінцівок, різкий рельєф їх суглобних поверхонь поряд з розвинутою мускулатурою та диференціацією лап забезпечують інтенсивний рух у різноманітних умовах.

Мускулатура птахів диференційована сильніше, а її відносна маса більша, ніж у плазунів. Це пов'язане з більшою рухливістю птахів і різноманітністю їх рухів. Компактність тіла, обумовлена вимогами аеродинаміки, у значній мірі досягається тим, що найбільш потужні м'язи, які здійснюють рухи кінцівок, розташовані на тулубі, а їх сухожилля йдуть до кінцівок. Дуже складна мускулатура шиї, що забезпечує високу рухливість голови при захопленні жертви і орієнтації в польоті. З м'язів передньої кінцівки в першу чергу слід назвати два. Підключичний м'яз, який прикріплюється до коракоїда, тіла і гребеня грудини, а її сухожилля кінчається на голівці плеча. Скорочення цього м'яза піднімає крило. Над ним лежить грудний м'яз, прикріплюючись до грудини і до кіля та коракоїда. Обидва грудні м'язи складають від 10 до 25% від загальної маси птаха й перевищують масу підключичних м'язів в 3-20 раз. Особливо ці м'язи великі в птахів, що літають стрімким, маневреним польотом. Крім цього, роботою крила в польоті управляють ще кілька десятків більш дрібних м'язів, що розташовуються на тулубі, плечі та передпліччі.

Рух задніх кінцівок здійснюються завдяки скороченню більше 30 м'язів. Більшість із них широкими основами прикріплюються до кісток таза. Дрібні м'язи розташовані на стегні та гомілці. Розташований на задній поверхні гомілки глибокий згинач пальців утворює сухожилля, що проходить по задній стороні інтартарзального суглобу й цівки, потім розділяється на чотири гілки і закінчується на нижній поверхні кінцевих фаланг пальців. Поверхня кінцевих сухожилів і дно широких сполучнотканинних каналів, по яких вони рухаються, є ребристими. Коли птах сідає на гілку й стискає пальці, під тиском маси тіла сухожилля притискаються до стінки каналів, і їх ребра зчіплюються. Таким чином, птах може сидіти на гілці та спати не втрачаючи м'язової енергії. Для розщеплення цього «автоматичного замка», потрібне скорочення м'язів – розгиначів пальців.

Мускулатура також сприяє процесу дихання. Дихальні рухи грудної клітини здійснюються за допомогою міжреберних і інших м'язів стінок тіла. Кількома м'язами здійснюється рух хвоста. У порівнянні із плазунами, у птахів



краще розвинена підшкірна мускулатура, що дозволяє міняти положення пір'я на значних ділянках тіла. Дрібні мускульні пучки коріуму міняють положення окремого пір'я. Для птахів характерне нагромадження в м'язах міоглобіну, що дозволяє створювати резервний запас кисню, який використовується у період інтенсивної роботи. Найвища концентрація міоглобіну спостерігається у великому грудному м'язі, м'язах шлунка та серця. Концентрація м'язового гемоглобіну вище у пірнаючих птахів і птахів високогір'я.

### **Тема лекційного заняття 15. Походження та систематика класу птахів**

Палеонтологічних матеріалів, що стосуються походження птахів, є мало, тому уявлення про ранні етапи еволюції цього класу тварин існують, в основному, у вигляді гіпотез. Згідно найбільш поширених уявлень, птахи відокремились від архозаврів - багаточисельної та різноманітної групи діапсидних птахів, які існували у мезозойську еру. Безпосередніми предками птахів вважають найбільш давню групу архозаврів - псевдозухій, або текодонтів, від яких походять і інші групи архозаврів. Псевдозухії мали невеликі розміри і нагадували ящірок, вели наземний спосіб життя. У частини видів задні кінцівки були дещо довшими, ніж передні, і при пересуванні ці тварини, очевидно, спиралися тільки на задні кінцівки.

Існує ряд гіпотез про те, яким чином відбувалась еволюція псевдозухій у напрямку до птахів. Згідно однієї з гіпотез, деякі псевдозухії поступово переходили до життя на деревах і політ розвинувся у них як стрибок-планування з використанням усіх чотирьох кінцівок. Розростання рогових лусок з обох боків тіла і хвоста та заднього краю кінцівок дозволило подовжити стрибки з гілки на гілку. Згідно іншої гіпотези, здатність птахів до польоту пов'язують із походженням від двоногих предків, що добре бігали та стрибали, які перейшли до польоту з землі. Подальша спеціалізація та відбір привели до формування скелетно-м'язової структури, розвитку оперених крил та відповідних перетворень у інших системах органів, що забезпечило можливість спочатку плануючого, а потім активного польоту. Оперення тіла, можливо, розвивалося спочатку як пристосування до термоізоляції, а пізніше забезпечило і обтікання тіла. Воно сформувалося ще до появи здатності до польоту. У деяких псевдозухій на тілі були подовжені луски з подовжнім гребенем і дрібними поперечними ребрами. Можливо, з них шляхом розділення і утворилося перо. Якщо дотримуватися першої гіпотези, то реконструкцію шляхів виникнення польоту у птахів легко уявити. Однак, у такому випадку причини виникнення такої своєрідної дихальної системи і покрову залишаються без переконливого пояснення.

На основі другої гіпотези можна сказати, що побудова можливих шляхів виникнення польоту виглядає інакше. Відомо, що вже серед архозаврів, які були широко поширені на всій земній кулі від початку тріасового періоду, траплялися представники, що активно заселяли відкриті простори. Про це

свідчать залишки форм, що були пристосовані до бігу та стрибків за допомогою лише задніх кінцівок. Така форма пересування могла бути найбільш вигідною в умовах відкритого ландшафту. У будь-якому випадку, зв'язок птахів з двоногими рептиліями, що ходили та стрибали по землі, не викликає сумніву. Згідно третьої гіпотези, предки птахів були рептиліями, що жили на деревах, але були здатні бігати. У них одночасно розвинулись пристосування до лазіння по деревах і відбулося перетворення передніх кінцівок на крила.

Існує також уявлення, що об'єднує попередні гіпотези. Згідно цієї точки зору, давні предки птахів були біпедальними рептиліями, що перейшли до лазячого способу життя, а пізніше - до планеруючого польоту. Крім цих уявлень, була висунена ще одна гіпотеза формування організації птахів. Відомо, що перехід до біпедальності (ходіння на задніх кінцівках) викликає редукцію передніх кінцівок. Така редукція не могла призвести до виникнення крил - органа, що здатний відірвати тіло тварини від землі в умовах рівнинного ландшафту. Однак у горах передні кінцівки рептилій, що були частково редуковані під час переходу до біпедальності, могли спочатку використовуватись для балансування під час бігу зі схилів гір. Подібне балансування під час бігу застосовує велика кількість сучасних птахів, зокрема, страуси, дрохви, журавлі, улари. Останні часто використовують балансування під час бігу догори крутими схилами. Пізніше таке балансування могло бути використаним під час планування зверху вниз, що у подальшому могло призвести до виникнення польоту, завдяки маховим рухам передніх кінцівок. Такий вид польоту вимагав збільшення швидкості метаболізму, посилення газообміну і, відповідно, подальшого прогресивного розвитку органів дихання і кровообігу. Біг схилами при балансуванні передніми кінцівками приводив до редукції хвоста, який, за такого руху, був зайвою протизагою. Задні ж кінцівки, з розвитком здатності до польоту, на цьому етапі не зазнавали редукції.

Вважають, що відокремлення птахів від рептилій відбулося вже в кінці тріасового - на початку юрського періоду (190-170 млн. років тому). У відкладах юрського періоду (вік - близько 150 млн. років) були знайдені відбитки пір'я і п'ять різного ступеня збереження відбитків скелету й оперення найбільш давнього з відомих нам птахів - археоптерикса (*Archaeopteryx lithographica*). За розмірами археоптерикс приблизно відповідає сороці. Його відносять до окремого підкласу ящірохвостих птахів - Archaeornithes, оскільки, на відміну від сучасних птахів, він мав довгий, утворений приблизно з 20 хребців, хвіст. До бічних поверхонь кожного хребця були прикріплені парні пера. Добре розвинене оперення крил, оперене і все тіло. Плече подібне до пташиного, три добре розвинені вільні пальці закінчуються гострими кігтями. Ключиці зросли у вилочку, лопатка шаблеподібна. Задня кінцівка пташиного типу, але з примітивними рисами - розвинена мала гомілкорова кістка, не закінчене утворення цівки. Як і в багатьох птахів, у археоптерикса були черевні ребра. Череп рептильного типу, але з деякою подобою дзьоба, і складається із збільшених кісток, має очниці. На верхній і нижній щелепах у альвеолах сидять зуби. Очевидно, археоптерикси були здатні лише перепурхувати з гілки на гілку або плануєчим польотом перелітати від дерева до дерева. При

переміщеннях у кронах дерев вони, очевидно, використовували добре розвинені рухливі пальці крил. Незважаючи на велику кількість рис, що роблять їх подібними на рептилій, археоптерикси, без сумніву, птахи. Археоптерикса вважають примітивною, але спеціалізованою бічною гілкою давніх птахів. Предками сучасних птахів, очевидно, були ще більш примітивні ящірохвости птахи. З точки зору теорії гірського походження птахів, археоптерикса можна вважати мешканцем гірських лісів незначних абсолютних висот. Якщо він мав повітряні мішки, то, імовірно, у нерозвиненому стані. Допускають, що ця гілка відокремилась після виникнення у рептилій на значних висотах гір примітивного пір'яного покриву, що можливо відбувалося паралельно з розвитком специфічної дихальної системи. У подальшому ці тварини заселили ліси нижніх поясів гір. Сучасні і всі інші відомі на теперішній час птахи відносяться до підкласу справжніх, або віялохвостих, птахів.

### **Тема лекційного заняття 16. Зовнішня будова та скелет ссавців**

Походження ссавців. Перевага теплокровності у пристосуванні до умов життя. Будова шкіри, її похідні. Волосяний покрив. Скелет ссавців.

Тіло ссавців розділено на головний, шийний, тулубовий та хвостовий відділи. На голові розміщується рот. Ротовий отвір обмежений м'якими, рухомими *губами*. На верхньому боці голови розміщені великі вушні раковини. Передні кінцівки чотирипалі, задні п'ятипалі. Тіло ссавців вкрите шкірою. Вона відзначається значною товщиною і дуже розвинутими залозами та наявністю рогових утворів. Шкіра складається з двох добре відокремлених шарів: порівняно тонкого, верхнього ектодермального – *епідермісу*, та більш товстого нижнього мезодермального – *коріуму*. Нижній шар епідермісу – *мальпігієвого шару*. Ближче до поверхні ці клітини втрачають ядра і здатність ділитися. Набуваючи все більш плескатої форми, вони роговіють, утворюючи мертвий зовнішній шар. З епідермісу розвиваються багато похідних шкіри: волосся кігті, нігті, копита й інші рогові утвори, а також різноманітні шкірні залози.

Верхня частина коріуму є *сосочковим шаром*, який впирається в мальпігієвий шар, постачаючи його кров'ю. Нижню частину коріуму представляє пухкий шар *підшкірної клітковини*, між волокнами якого відкладаються жирові клітини. У багатьох ссавців, зокрема у водних тварин, (китів, тюленів, моржів), жир залягає товстим шаром, виконуючи термоізоляційну функцію. Найбільш характерне рогове епідермічне утворення ссавців – *волосяний покрив*. Відсутність його у деяких видів – вторинне явище. Закладка волоса відбувається шляхом енергійного поділу окремих груп клітин епідермісу, які глибоко занурюються в товщу коріуму. Розростаючись і диференціюючись, цей зачаток дає початок *волосяній цибулині*, в дно якої входить виступ коріуму з кровоносними судинами і нервами – *волосяний сосочок*. Розмноження клітин волосної цибулини обумовлює ріст волосини. Волосина складається зі *стрижня*, який піднімається над поверхнею шкіри, та *кореня*, що залягає у волосяній сумці. Внутрішню поверхню волосної сумки

утворює *волосяна піхва*, а зовнішню – *волосяний мішок*. У волосяну сумку відкриваються протоки сальних залоз, секрет яких зберігає еластичність волосини. Центральну частину волосини займає *серцевинний шар*, назовні від нього лежить *корковий шар*, а поверхня волосини вкрита тонким *лускатим шаром*. За гістологічною, будовою, розміром і формою волосся ссавців поділяють на дві основні категорії: *ость* і *підпушок*. Остьовий волос має довгий прямий стрижень з добре розвиненою серцевиною. Підпушок – навпаки, має короткий, покручений стрижень з майже повністю редукованою серцевиною. Для переважної більшості ссавців характерна двох ярусність хутра, що складена з ості і підпушка. У деяких ссавців волосяний покрив переважно або повністю складається з волоса лише однієї категорії, наприклад, у оленів (у літній час) – з ості, а у крота та сліпака – майже виключно з підпушка.

Видозміною волоса є *вібриси*, *щетина* та *голки*. Вібриси, або дотикове волосся, дуже довгі і жорсткі. Вони розміщуються на голові (навколо рота, на щоках, підборідді, над очима). Волосяні мішки вібрисів голови інервуються гілками трійного нерва і мають власні поперечносмугасті м'язи. Голки утворюють своєрідний захисний колючий панцир. Вони характеризуються сильним розвитком коркового шару, який вростає поздовжніми перетинками в серцевину. Голки дуже міцні, пружні і закінчуються дуже гострою верхівкою. Щетина це перехідний тип між волоссям і голками. Вона є у ссавців, які мають голковий панцир, найбільшого розвитку досягає у диких кабанів.

Деякі ссавці мають лускатий шкірний покрив. *Луска* ссавця – це епідермальне утворення, яке в процесі еволюції було поступово витіснено волосом. Як основний покрив луска зустрічається у ящерів і панцирників. Кіготь складається з рогової *кігтевої пластинки*, яка прикриває кінцеву фалангу зверху і з боків, *підшовної пластинки*, яка межує з *подушечкою пальця*. *Ніготь* приматів відрізняється більш плескатою кігтевою пластинкою, значною редукцією підшовної пластинки і значним розвитком подушечки пальця. *Копито*, навпаки, має сильно розвинуту кігтеву і підшовну пластинки і ороговілу подушечку пальця, які разом складають своєрідний утвір, що захищає з усіх боків кінцеву фалангу пальця.

До шкірних утворень слід віднести і роги ссавців. За своїм походженням роги копитних можна поділити на 3 типи. Чисто епідермальне походження мають роги носорога. Вони утворюються з суцільної рогової маси волосоподібних ниточок, що утворюють конусоподібний утвір. У порожнисторогих копитних роги мають вигляд рогових чохлаїв, які сидять на кісткових стрижнях, останні дуже рано зростаються з лобними кістками. Далі воно розростається і утворює кістковий стрижень, або *пеньок рога*. Такий ріг називається *справжнім*. У оленів на відміну від порожнисторогих, шкіру мають лише молоді роги. Після закінчення формування рогів шкіра відмирає і відпадає. Такий ріг за будовою виключно кістковий, тому він називається *несправжнім*.

Скелет ссавців складається з осьового скелета (хребет, скелет голови), скелета вільних кінцівок та їх поясів. Хребет ділиться на шийний, грудний,

поперековий, крижовий і хвостовий відділи. Характерна риса в будові хребта – плоскі зчленовані поверхні хребців (платицельні хребці), між якими розташовані міжхребцеві диски. Шийний відділ хребта майже всіх ссавців утворений сімома хребцями (винятком є лише деякі тропічні види, наприклад, лінивці, що мають 6-10 хребців). Якою б не була довжина шиї – довгою, як у жирафа, або майже невираженою, як у крота чи дельфіна, – кількість шийних хребців у цих видів тварин однакова, різна тільки їхня довжина. Для шийного відділу характерні два видозмінені перші хребці, які забезпечують рухливість голови, що властиво взагалі всім амніотам.

До передніх грудних хребців прирастають ребра, сполучені з грудиною. Решта грудних хребців несуть ребра, що не доходять до грудини. У кажанів і у звірів із добре розвинутими для риття передніми кінцівками грудина несе кіль, що служить, як і у птахів, для прикріплення грудних м'язів.

Скелет парних кінцівок зберігає основні риси будови п'ятипалої кінцівки наземних хребетних. Проте у зв'язку з різноманітністю умов існування деталі їх будови неоднакові. Наприклад, у звірів, що швидко бігають, передплесно, плесно, зап'ясток і п'ясть розташовуються прямовисно, і тварини ці спираються тільки на пальці (собаки). У найбільш досконалих бігунів – копитних скорочується число пальців: тварини ступають або на однаково розвинені III і IV пальці (парнокопитні), або на III палець (непарнокопитні). У кажанів II-V пальці сильно подовжені, між ними розташована шкіряста перетинка, яка утворює поверхню крила. Ссавці можуть пересуватися достатньо швидко. Заєць біжить зі швидкістю 55-70 км/год., лев – 50, газель – 40-50 км/год., африканський слон розвиває швидкість до 40 км/год. Найбільш швидко бігає гепард – 105-112 км/год.

Череп ссавців майже повністю кістковий (хрящ зберігається лише в нюховій та слуховій капсулах). У потиличному відділі черепа бокові потиличні кістки утворюють разом з основною потиличною кісткою парні потиличні бугри. Останні утворилися з непарного потиличного бугра плазунів шляхом редукції його середньої частини. В слуховій капсулі вушні кістки зростаються в кам'янисту. З нею тісно зв'язана покривна барабанна кістка, яка характерна тільки для ссавців. Сконева область черепа прикрита однією скроневою дугою. Тверде піднебіння ссавців утворюється за рахунок піднебінних відростків передщелепових, щелепових і піднебінних кісток, що сходяться на середній лінії і утворюють шов. Нижню щелепу утворює (з кожного боку) лише одна зубна кістка. Особливістю будови черепа ссавців є те, що такі елементи, як квадратна, язиково-щелепова та зчленівна кістки занурюються в порожнину середнього вуха і утворюють слухові кістки: наковальня, стремінце і молоточок.

Верхня і нижня щелепи ссавців озброєні зубами (за деякими винятками), які сидять у лунках (текодонтний тип). Зуби є шкірним окостенінням,

гомологічним плакоїдній лусці. Головну масу зуба становить дентин. Верхню його частину вкриває емаль, у корені кісткова речовина – цемент. В середині зуба є порожнина, виповнена зубною м'якоттю – пульпою, в яку проникають нерви і кровоносні судини.

Зубна система ссавців гетеродонтна, тобто представлена кількома категоріями зубів. Передні зуби, або різці мають звичайну долотоподібну форму і служать переважно для захвачування їжі. За ними розташована пара конічних іклів, за допомогою яких їжа утримується і розривається на частини. Останні дві категорії зубів – передкутні і кутні відрізняються широкою горбкуватою або складчастою поверхнею і служать для перетирання їжі. Будова, форма і кількість зубів у різних видів набуває значних варіацій, які служать систематичною ознакою. Для визначення структури зубної системи користуються зубними формулами, в яких позначається кількість зубів різних категорій у верхній і нижній анатомічних щелепах.

### **Тема лекційного заняття 17. Внутрішня будова ссавців**

Внутрішньоутробний розвиток, молочні залози. Нервова система – кора головного мозку: звивини, борозни. Органи чуття, удосконалення їх будови. Кровоносна система, порівняння з птахами, еритроцити, міоглобін. Дихальна система, діафрагма. Удосконалення травної системи: губи, передротова камера, зуби, язик, будова шлунку (різні типи), тонкий, товстий кишечник, травні залози. Видільна система. Залози внутрішньої секреції. Нейрогуморальна регуляція фізіологічних процесів. Статева система, розмноження у різних підкласів ссавців.

Особливість внутрішньої будови ссавців полягає у високій спеціалізації та досконалості будови всіх систем органів. Травний тракт ссавців починається ротовим отвором, відмежованим губами, характерними лише для представників цього класу. Між губами і зубами утворюється передротовий простір, за яким розміщується *ротова порожнина*. Майже всю ротову порожнину займає рухомий *м'язовий язик*. У ротову порожнину відкриваються численні протоки *слинних залоз*, що розміщуються в стінках ротової порожнини. Серед них найголовніші такі: *язикові, піднебінні, щічні, губні* тощо. Склепіння ротової порожнини утворює *тверде піднебіння*, яке має на своїй поверхні поперечні піднебінні валики. На задньому боці піднебіння розташоване *м'яке піднебіння*. За м'яким піднебінням міститься *глотка*, в яку відкриваються отвори *хоан* та *євстахієвих труб*. Безпосередньо за глоткою починається *стравохід*, відділ кишкової трубки, який служить виключно для проходження їжі.

Шлунок ссавців відзначається особливим розвитком і диференціацією залоз. У різних груп ссавців шлунок буває різної форми і досягає різного ступеня диференціювання. За шлунком йде кишковий тракт, який складається з двох відділів: тонкої та товстої кишок. Передня частина тонкої кишки має назву *дванадцятипалої*, у петлі якої розміщується велика дифузна *підшлункова залоза*. Дванадцятипала кишка переходить у тонку. Остання поділяється на *порожню* та *клубову*, які практично маловідмінні одна від одної. В місці

переходу тонкої кишки в товсту у рослиноїдних ссавців утворюється досить містка *сліпа кишка*. Товста кишка переходить у *коротку пряму*, а остання відкривається анальним отвором назовні. З внутрішніх органів заслуговує на увагу велика п'ятилопатева *печінка* з трьома вивідними протоками, що об'єднуються в загальний *печінковий*. На одному з вивідних протоків розміщений *жовчний міхур*. У пацюків жовчний міхур відсутній. Характерною особливістю ссавців є *легеневе дихання* і лише частково – *шкірне*. Поступає повітря в легені через повітроносні шляхи носової порожнини, носоглоточні канали, гортань, трахею і бронхи.

Для гортані ссавців характерна поява спереду її *надгортанника (epiglottis)* та *щитовидного хряща*. З інших хрящів гортані слід назвати *персневидний* та пару *черпаловидних*. Ці хрящі з'єднані між собою рухомо. Між щитовидним і черпаловидними хрящами у вигляді згорток елізової оболонки розміщуються *голосові зв'язки*. Стінки трахеї і бронхів не збігаються завдяки хрящовому скелету, що складається з кількох Хрущевих півкілець. Бронхи, даючи бокові паростки, розгалужуються на все тонкіші *бронхіоли*, які переходять в *альвеолярні ходи* з тонкостінними пухирцями (*альвеолами*), мішковидно поширеними на своїх кінцях. Альвеолярні ходи і альвеоли становлять масу, яка утворює *легені*. У пацюка, як і у інших ссавців, легені поділені на частки, ліва – на дві, права – на три. Легені розміщені в грудній порожнині, яка відділена мускульною *діафрагмою* від черевної. *Серце* у ссавців, як і у птахів, чотирикамерне, вкрите серозною оболонкою, що являє собою внутрішній листок. Від *лівого шлуночка* відходить єдина *дуга аорти*, яка йде прямо вгору, потім загинається вліво і назад. У пацюка *ліва підключична* і *сонна артерії* відходять від дуги аорти самостійно, праві – від *безім'янного стовбура*.

Залози внутрішньої секреції, які добре помітні під час розтину ссавців, такі: *щитовидна*, що розміщена спереду верхньої частини гортані. Гормон цієї залози – *тироксин* впливає на процеси обміну речовин, ріст та розвиток тварин, дводоль-часту *зобну залозу*, велика частка якої лежить, над серцем. У молодих тварин під час їх росту ця залоза досягає значних розмірів, але з віком вона інволює; *навколонишкові залози* топографічно пов'язані з нирками. *Підшлункова* і *статеві залози* функціонують частково, як залози внутрішньої секреції. У ссавців, як і у всіх амніот, процес виведення з організму кінцевих продуктів обміну речовин здійснюється парною *метанефричною ниркою*, яка має гладеньку поверхню і являє собою бобовидний компактний орган. У нирці відрізняють зернисту зовнішню *коркову (сечовидільну)* речовину і серцевинну *мозкову (вивідну)* речовину. Остання сосочком відкривається в резервуар – *ниркову лоханку*. Звідси починається *сечоточник*, що впадає в *сечовий міхур*. Назовні сеча у самиць виводиться через коротке переддвер'я піхви, а у самців – через сечостатевий канал, що відкривається на кінці копулятивного органа.

Статеві органи самця мають парні *сім'яники*, які у пацюка перед розмноженням опускаються в *мошонку*. Безпосередньо до сім'яників прилягають їх *придатки*, від яких відходять *сім'япроводи*. Парні сім'япроводи відкриваються в сечовидільний канал. У своїй кінцевій частині сім'япроводи розширюються в *сім'яні пухирці*. Навколо шийки сечового міхура розташована

часточка – *передміхурова залоза*. У пацюка статевий член складається з трьох печеристих тіл і має всередині невелику кісточку. Статевий апарат самки ссавців складається з пари *яєчників* та пари *фаллопієвих труб (яйцеводи)*, які сполучаються з *маткою*. Кожний ріг її відкривається в порожнину піхви самостійним отвором, тому таку матку звать *подвійною*. У інших видів ссавців у залежності від ступеня зростання яйцеводів розрізняють матки: *дворогі, двороздільні* та *прості*. Якщо самка пацюка вагітна, то місця прикріплення зародку в матці помітно гіпереновані (*червоні*). На розрізі такої матки добре видно дисковидну плаценту і зародкові оболонки. *Плацента – послід* – спеціальний тимчасовий орган зв'язку плода з тілом матері. Він закладається зростанням зовнішньої зародкової оболонки, або *хоріона*, із стінкою матки. Ембріон через плаценту одержує з крові матері кисень та поживні речовини і виділяє в неї продукти розпаду і вуглекислоту. Після родів у стінці матки на місці імплантації ембріонів залишаються так звані *плацентарні плями*, кількість яких свідчить про число малят у приплоді.

### **Тема лекційного заняття 18. Походження та систематика класу ссавців**

Найдавніші ссавці - нащадки цинодонтів - відомі з пізнього тріасу (близько 200 млн років тому); тоді, ймовірно, виникли форми, які відносять до підкласу Аллотерії (*Allotheria* - дослівно "інші звірі"), зокрема, Багатогорбкозубі (*Multituberculata*), названі так через безліч горбків на корінних зубах, розташованих у два паралельних ряди. Іноді ці тварини не мали, зате виділялися довгими різцями і займали, швидше за все, ту ж екологічну нішу, що і сучасні гризуни. У той же час багато рис будови відрізняють їх від сучасних ссавців, які ніяк не можуть бути їх нащадками. Існували вони, як вважають, з середини Юрського періоду (160 млн років тому) до нижнього олігоцену (35 млн років тому). Інша гілка ссавців зв'язана з Сімметродонтами (*Symmetrodonta*) - тваринам, що придбали характерну для ссавців будову корінних зубів з буграми, розташованими у формі трикутника; ці тварини, мабуть, стали предками нині живучих підкласів Першозвірів (*Prototheria*) і Звірів (*Theria*), а також вимерлого підкласу, представленого родиною Кунеотеріід (*Kuehneotheriidae*).

Що стосується першозвірів - то вже наприкінці юрського періоду з'явилися Однопрохідні (*Monotremata*), найдавніший викопний предок яких тейнолофос (*Teinolophos*), згідно палеонтологічними даними, мешкав в Австралії вже 120 млн. років тому. Звірі ж продовжували дивергенціювати, розділившись протягом юрського і крейдяного періодів на кілька інфракласів. Першими відділилися вимерлі триконодonti (*Triconodonta*), далі також вимерлі Дріолестоїди (*Dryolestoidea*), і, нарешті, існуючі нині Сумчасті (*Metatheria*) і Плацентарні (*Eutheria*) - останні три інфракласи об'єднуються в групу Кладотерій (*Kladotheria*). Поділ на сумчастих і плацентарних відбулося на початку крейдяного періоду. В Китаї виявлені викопні *Sinodelphis* і *Eomaia* - примітивні сумчастий і плацентарний ссавці, які мешкали 120-110 млн років



тому. Спочатку обидва ці інфракласи були досить поширені, проте надалі еволюція сумчастих змістилася в Австралію і Південну Америку, які тривалий час перебували в ізоляції від інших континентів. В Австралію плацентарні так і не потрапили, а в Південній Америці виявилися лише деякі їх представники, які є при цьому хижакими; цей факт дозволив сумчастим відносно спокійно існувати і розвиватися.

До кінця крейдяного періоду існувало безліч їх рядів, як вимерлих, так і сучасних. На території ж Євразії та Північної Америки ранні представники сумчастих зникли, не витримавши конкуренції з плацентарними. З нині живих рядів сумчастих найбільш древніми вважають Американських опосумів (*Didelphimorphia*), що виникли на території Північної Америки і згодом мігрували до Південної; інша гілка продовжила міграцію через Антарктиду до Австралії, де успішно розвивалася в умовах відсутності конкурентів і дала початок п'яти загонам, об'єднуються в надзагін Австралійських сумчастих (*Australidelphia*). Плацентарні ж спочатку представляли собою дрібних комахоїдних тварин, подібних до сучасних кротів, їжаків і землерийок. Це були перші Комахоїдні (*Insectivora*).

За сучасними уявленнями, найдавніші плацентарні розділилися спочатку на дві гілки - Атлантичні і Північні (*Atlantogenata* і *Boreoeutheria*). Перші своїм походженням зобов'язані берегах Атлантичного океану; спочатку від них, мабуть, відокремилися представники надряду неполнозубость (*Xenarthra*), представлені нині рядами Броненосцевих (*Cingulata*) і Муравьедообразних (*Pilosa*) і перебралися в Південну Америку. Решта ж в Африці склали надряд Африканських звірів (*Afrotheria*). Друга гілка плацентарних пов'язана походженням з древніми Євразією і Північною Америкою; тут також намітилися дві гілки - Лавразійські (*Laurasiatheria*) і Евархонтоглірові (*Euarchotheria*), які пізніше також розділились на декілька рядів. Генетичні дослідження показали, що різні групи плацентарних, які зовні схожі один на одного, придбали свої риси не в результаті походження від загального предка, а в результаті конвергенції. Навпаки, близькі по генах ряди абсолютно різні як за будовою, так і за способом життя. Парнокопитні і непарнокопитні, звичайно, родичі, але відносно далекі. До парнокопитних, як це не парадоксально, найближчі родичі китів, а до непарнокопитних - вовки і кажани. Згідно з палеонтологічними і генетичними даними, більшість нині живучих рядів ссавців існували вже наприкінці крейди – палеоцені. В наступні епохи відбувся поділ їх на родини і більш дрібні таксономічні групи.