

**А.И. Ятусевич, Н.И. Олехнович, А.М. Субботин,  
Т.В. Медведская, О.В. Кузьмич, Л.Е.Трофимчик.**

# **ЗООЛОГИЯ**

**Допущено в качестве учебника для студентов учреждений,  
обеспечивающих получение высшего образования по специальностям  
«Ветеринарная медицина», «Зоотехния», «Ветеринарная фармация»,  
«Ветеринарная санитария и экспертиза»  
(2-е издание, переработанное и дополненное)**

**г. Витебск, 2017 г.**

УДК 591.1/.9 (075.8)

ББК 28.6я73

3

*Рецензенты:*

кафедра зоологии «Белорусского государственного университета»  
(кандидат биологических наук, доцент *Ж. Е. Мелешко*)

*А. В. Хандогий* – доцент кафедры морфологии и физиологии  
человека и животных «Белорусского государственного педагогического  
университета имени Максима Танка»

**А.И. Ятусевич, Н.И. Олехнович, А.М. Субботин, Т.В. Медвед-  
ская, О.В. Кузьмич, Л.Е. Трофимчик.**

Зоология. - Витебск, 2017.- 370 с.: ил. – (Учебник для студентов учреждений, обеспечивающих получение высшего образования по специальностям «Ветеринарная медицина», «Зоотехния», «Ветеринарная фармация», «Ветеринарная санитария и экспертиза»).

ISBN -----

Изложены основные теоретические положения в зоологической науке, общие характеристики, наружное и внутреннее строение, развитие живых организмов. Приведена систематика и эволюция животного мира. Роль многих живых организмов в жизнедеятельности человека, патологии животных.

Предназначен для студентов по специальностям «Зоотехния», «Ветеринарная медицина», «Ветеринарная фармация», «Ветеринарная санитария и экспертиза», будет полезен специалистам агропромышленного комплекса, учащимся профильных средних учебных заведений, преподавателям биологических дисциплин ветеринарных, медицинских и педагогических университетов.

УДК 591.1/.9 (075.8)

ББК 28.6я73

ISBN -----

© УО ВГАВМ, 2017

## ВВЕДЕНИЕ

Зоология – наука о строении, развитии, жизнедеятельности, отношении к среде обитания, географическом распространении, происхождении и других свойствах каждой из всех групп животных, существующих в настоящее время или живших прежде на Земле. Термин «зоология» образован из двух греческих слов: «зоон» - животное, «логос» - слово, учение.

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

К первой группе зоологических дисциплин относятся: **протозология** - наука об одноклеточных животных, **гельминтология** — наука о паразитических червях, **малакология** — наука о моллюсках, **арахнология** — наука о паукообразных, **энтомология** — наука о насекомых, **ихтиология** — наука о рыбах, **герпетология** - наука о земноводных и пресмыкающихся, **орнитология** — наука о птицах, **териология, или маммология** - наука о млекопитающих и др. Причем все эти науки объединяются в два раздела: зоологию позвоночных, изучающую всего один тип - хордовых, и зоологию беспозвоночных, исследующую свыше 30 типов животных.

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

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

**История зоологии.** Достоверные сведения о зарождении зоологии как науки связаны с первыми письменными научными обобщениями. Первые обстоятельные научные трактаты по биологии написаны великим древнегреческим философом и естествоиспытателем Аристотелем (384—322 гг. до н.э.): многотомный труд «История животных» (в 10 томах), «Возникновение животных», «О частях животных». Он описал около 520 видов животных и создал первую систему, в которой подразделил всех животных на две группы: с кровью и без крови. Большую ценность представляют труды Аристотеля по анатомии животных, в том числе семь атласов. Он

впервые описал жевательный аппарат иглокожих - «аристотелев» фонарь, улитку во внутреннем ухе млекопитающих, рудиментарный глаз у крота и многое другое.

В Древнем Риме развиваются научные традиции Афинской школы. Римский ученый Гай Плиний Старший (23—79 гг. н.э.) подготовил многотомную «Естественную историю», в основу которой были положены сведения из трудов Аристотеля. В эпоху Возрождения интерес к изучению живой природы возрастает. Наряду с описанием видов животных развиваются анатомические исследования в связи с запросами медицины. Параллельно развивается физиология животных.

В XVII в. голландский ученый Антони Левенгук (1632—1723) изобрел микроскоп, что привело к открытию одноклеточных животных, половых клеток многих животных и человека, эритроцитов крови и изучению микроструктуры многих органов животных. Однако К. Хаусман утверждает, что настоящий микроскоп с объективом и окуляром был создан уже около 1590 г. голландскими оптиками Гансом и Захарием Янсенами.

В эпоху Великих географических открытий происходит интенсивное накопление новых сведений о животных и растениях из разных стран, создаются музейные коллекции животных, что способствует развитию систематики.

Большое значение для становления систематики сыграли работы английского ученого Джона Рея (1627—1705), который ввел понятие «вид», определяя его как группу морфологически сходных особей, подобных потомству одних родителей. Однако основоположником систематики заслуженно считают знаменитого шведского ученого Карла Линнея (1707—1778). Его основной труд «Система природы» вышел в свет в 1735 г. Он сформулировал важнейшие принципы систематики: предложил иерархию систематических категорий: класс, порядок (у животных — отряд), род, вид; ввел бинарную номенклатуру для вида (двойное название, включающее название рода и вида); единый для систематики латинский язык, правило авторского приоритета в названии вида. В систему животных К. Линней обосновал шесть классов: Mammalia — млекопитающие, Aves — птицы, Amphibia — гады, Pisces — рыбы, Insecta — насекомые и Vermes — черви.

Следующий крупный этап в развитии зоологии определили блестящие работы французских ученых Жоржа Кювье и Жана Батиста Ламарка.

Жорж Кювье (1769—1832) — основоположник сравнительной анатомии и палеонтологии. Он выделил наиболее крупные систематические группы животных с разным планом строения. В дальнейшем за этими группами утвердилось название **типы**. Ж. Кювье выделил 4 типа строения у животных: позвоночные, членистые, моллюски и лучистые.

Жан Батист Ламарк (1744—1828) - создатель первой естественной системы животных и эволюционной теории. Он усовершенствовал систематику животного мира с учетом повышения их организации и

преимущества в эволюционном развитии и изложил первую эволюционную теорию. Основными факторами эволюции по Ламарку были изменчивость под влиянием среды, наследуемость приобретаемых свойств и стремление к прогрессу и самоусовершенствованию.

В первой половине XIX в. успехи биологии и других естественных наук подготовили появление научно обоснованной эволюционной теории Ч. Дарвина (1809—1882). Он внес существенный вклад в развитие зоологии, биогеографии, палеонтологии, эмбриологии, но его основная заслуга — создание эволюционной теории, основные положения которой изложены в основном труде «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» (1859). Ч. Дарвином был обоснован основной движущий фактор эволюции — естественный отбор, что дало естественнонаучное обоснование приспособительному характеру видообразования.

В XX в. развитие зоологии тесно связано с использованием электронной микроскопии, радиоизотопных, биохимических, биофизических методов исследования. Огромное влияние на развитие современной зоологии оказали экология, генетика, микроморфология, биохимия и синтетическая теория эволюции. Зоология превратилась в сложную систему дисциплин, как уже отмечалось выше. Сформировалось множество научных направлений и школ, руководимых плеядой крупных ученых. Начало развития естественных наук в России связано с эпохой Петра I. В это время открываются Академия наук в Петербурге (1725), Московский университет (1755), где возникают первые научные школы естествоиспытателей. Начало развитию зоологии положили фаунистические исследования XVIII—XIX вв. В XVIII в. были организованы первые научные экспедиции в Сибирь и другие районы России для сбора растений и коллекций зверей и птиц. В XIX в. продолжались научные экспедиции по изучению природы России, организованные К.М. Бэр, Н.А. Северцовым, А.П. Богдановым, Н.М. Пржевальским, П.К. Козловым, П.П. Семеновым-Тян-Шанским и др.

Н.М. Пржевальский (1838—1888) совершил знаменитые экспедиции по Центральной Азии, открыв новые горные хребты и собрав неизвестные науке виды растений и животных. Открытый им вид дикой лошади получил в его честь видовое название — лошадь Пржевальского. Н.Н. Миклухо-Маклай (1846—1888) изучал животных Канарских островов, коралловых рифов Красного моря, провел исследования в Новой Гвинее, Малаккском полуострове. Морских животных Черного и Средиземного морей изучали И.И. Мечников, А.О. Ковалевский, А. Дорн.

Русские ученые-зоологи XIX и начала XX в. представляли собой выдающуюся плеяду исследователей с широкой мировой известностью. Возникли научные школы орнитологов (Н.А. Северцов, М.А. Мензбир), энтомологов (Н. А. Холодковский, Г.Я. Якобсон), морфологов (А.О. Ковалевский, А.Н. Северцов), океанологов (Н.М. Книпович), зоогеографов (П.П. Семенов-Тян-Шанский, Н.М. Пржевальский), эмбриологов (К.М. Бэр), палеонтологов (К.Ф. Рулье, В.О. Ковалевский),

физиологов (И.И. Сеченов) и др.

В послереволюционное время отечественная наука переживает большой подъем. Этому способствовало возникновение множества научных центров в разных городах: научно-исследовательских институтов, университетов, других вузов, а также заповедников, заказников.

Центром развития систематики животных и фаунистических исследований является Зоологический институт в Санкт-Петербурге. Важнейшее достижение систематиков страны — это многотомные издания «Фауна СССР», «Животный мир СССР». Центром морфологических, экологических и эволюционных исследований в зоологии стал Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова в Москве. В нем работали такие корифеи зоологической науки как А.Н. Северцов, И.И. Шмальгаузен, Д.М. Федотов, М.С. Гиляров и др. Ведущую роль в разработке проблем цитологии, эмбриологии животных, генетики, молекулярной биологии занимает Институт биологии развития в Москве.

Крупные научные школы развиваются в новых центрах зоологической науки в Новосибирске, Екатеринбурге, Владивостоке, а также в столицах сопредельных республик СНГ.

В области **протистологии** крупные научные направления создали В.А. Догель и Ю.И. Полянский. В.А. Догелем и его учениками выполнены крупные исследования по паразитическим и симбиотическим простейшим, заложены основы почвенной протистологии. Широко известны труды В.А. Догеля в области протистологии. Учение В.А. Догеля об олигомеризации гомологичных органов вошло в сокровищницу эволюционной теории.

Большие успехи были достигнуты в области **гельминтологии**. Под руководством академика К.И. Скрябина создан Институт гельминтологии в Москве, выполнено изучение фауны гельминтов и создано учение о **девакации** — полном истреблении гельминтов. Развитие **медицинской энтомологии** и акарологии позволило сформулировать основные положения учения о природной очаговости трансмиссивных заболеваний (академик Е.Н. Павловский), о биологии насекомых-переносчиков и борьбе с ними (В.Н. Беклемишев). Основы почвенной зоологии были заложены трудами академика М.С. Гилярова: «Почва как среда обитания и ее роль в эволюции насекомых», «Зоологический метод диагностики почв», «Определитель почвообитающих личинок насекомых», отмеченные государственными премиями.

Одной из лидирующих дисциплин в зоологии беспозвоночных оказалась малакология. Крупные обобщения по легочным моллюскам сделали В.И. Жадин, И.М. Лихарев (1962). Сухопутные легочные моллюски детально изучались Н.Н. Акромовским, П.В. Матекиным.

Используются новые биохимические методы в систематике и филогении животных (академик А.Н. Белозерский). Морфофизиологические закономерности эволюционного процесса на зоологическом материале изучали академики А.Н. Северцов, И.И. Шмальгаузен. Эмбриология беспозвоночных в связи с филогенией получила дальнейшее развитие в

трудах В.Н. Беклемишева, В.А. Догеля, А.А. Захваткина, Н.А. Ливанова, Д.М. Федотова.

В нашей стране огромный вклад в развитие зоологической науки, изучение и охрану животного мира Беларуси, в дело подготовки ветеринарных и медико-биологических специалистов и популяризацию зоологических знаний внесли известные ученые А.В. Федюшин, И.Н. Сержанин, А.И. Ятусевич, Н.Ф. Карасев, М.В. Якубовский, Т.Г. Никулин, И.Т. Арзамасов, Е.И. Бычкова, Е.И. Анисимова, В.М. Каплич, С.В. Похненко, Г.Г. Винберг, О.И. Мержевская, В.Ф. Терехович, Л.М. Суцня, М.М. Пикулик, А.М. Дорофеев, И.С. Жариков, А.М. Субботин, В.А. Герасимчик и др.

**Система животного мира и некоторые понятия в зоологии.** Систематика - наука о разнообразии живой материи, занимается классификацией организмов для построения системы, отражающей их родственные, или генеалогические, связи. В современной систематике животных используются не только морфологические особенности, но и физиологические, генетические, биохимические, экологические, географические. Таким образом, систематика, с одной стороны, базируется на достижениях многих биологических дисциплин, а с другой - способствует их развитию.

Основными систематическими категориями в классификации животного мира, начиная с XIX в., приняты: тип (Phylum), класс (Classis), отряд (Ordo), семейство (Familia), род (Genus) и вид (Species). В дальнейшем прибавились высшие категории: разделы (Divisio), царства (Regnum). По мере усложнения системы животного мира понадобилось введение дополнительных систематических категорий, с приставкой *sub* — под и *super* — над, например: надкласс (Superclassis), подкласс (Subclassis) и т. п.

Выделение самых высших систематических категорий базируется на признаках уровня организации (одноклеточные - многоклеточные; первичнополостные — вторичнополостные). Характеристика типов животных включает план строения, т.е. особенности симметрии и общей морфологической архитектоники.

Основной систематической единицей или таксоном является *вид*, для обозначения которого используют бинарную номенклатуру К. Линнея.

В данном учебнике мы рассматриваем следующие типы:

Царство Протисты (Protista)

Тип Корненожки (Rhizopoda)

Тип Фораминиферы (Foraminifera)

Тип Хлорофиты (Chlorophyta)

Тип Эвгленовые (Euglenozoa)

Тип Кинетопластиды (Kinetoplastida)

Тип Полимастиготы (Polymastigota)

Тип Переднекомплексные (Apicomplexa)

Тип Инфузории (Ciliophora)  
Царство Животные (Animalia)  
Подцарство Паразои (Parazoa)  
Тип Губки (Porifera, или Spongia)  
Подцарство Настоящие многоклеточные (Eumetazoa)  
Раздел Лучистые (Radiata)  
Надтип Кишечнополостные (Coelenterata)  
Тип Стрекающие (Cnidaria)  
Тип Гребневики (Ctenophora)  
Раздел Двустороннесимметричные (Bilateria)  
Тип Плоские черви (Plathelminthes)  
Тип Круглые (Nematoda)  
Тип Скребни (Acanthocephala)  
Тип Кольчатые черви, или Кольчецы (Annelida)  
Тип Моллюски (Mollusca)  
Тип Членистоногие (Arthropoda)  
Тип Иглокожие (Echinodermata)  
Тип Хордовые (Chordata)

Все многоклеточные животные, развиваясь, проходят стадии зиготы, однослойного зародыша, или бластулы, двухслойного зародыша, или гастролы. Последняя представляет собой мешок, состоящий из двух слоев клеток (экто- и энтодермы). Внутренняя полость гастролы имеет отверстие, называемое бластопором или первичным ртом зародыша. В дальнейшем у одних он становится ртом взрослого животного (первичноротые животные – плоские, круглые, кольчатые черви, членистоногие, моллюски), а у других зарастает или превращается в анальное отверстие, а рот возникает на противоположной стороне тела (вторичноротые животные – иглокожие и хордовые).

Животные являются *гетеротрофами*, т.е. питаются готовыми органическими веществами растительного и животного происхождения. Своеобразным исключением являются некоторые жгутиконосцы, обладающие хлоропластами, т.е. они могут использовать энергию солнечного света, осуществлять реакцию фотосинтеза (*автотрофы*). Но в отличие от растений эти организмы, попадая в места, лишенные солнечного света, начинают питаться готовыми органическими веществами, т.е. гетеротрофно. Чередование автотрофного и гетеротрофного питания называется *миксотрофным*, или *автогетеротрофным*.

Способы же питания различают следующие: *голофитный* – как типичное растение, с помощью реакции фотосинтеза; *голозойный* – как типичное животное, питание готовой пищей.

Типов размножения у животных два: бесполое и половое. К бесполому относят: деление на 2 части (у большинства простейших), мерогония, или шизогония – множественное деление (споровики, вольвокс, полистомелла) и



почкование – встречается редко у некоторых сосущих инфузорий и кишечнополостных. К половому относят копуляцию – слияние гамет с образованием зиготы (это обычное половое размножение у большинства видов животных) и конъюгацию – половой процесс, заключающийся в обмене частями генетической информации (отмечается только у инфузорий). Конъюгация называется половым процессом, а не размножением, так как в результате этого процесса не происходит увеличения количества особей. Но конъюгацию относят к половому размножению, так как все же происходит перемешивание генов и возникновение новых генотипов, что повышает вероятность выживания организма в природе.

**Охрана животного мира. Красная книга.** Разнообразие животных чрезвычайно важно, прежде всего, для основного процесса – биотического круговорота веществ и энергии. Один вид не способен в любом биогеоценозе расщепить органическое вещество растений до конечных продуктов. Каждый вид использует лишь часть растений и некоторые содержащиеся в них органические вещества. Так складываются цепи и сети питания, последовательно извлекающие вещества и энергию из фотосинтезирующих растений.

Самая разнообразная и многочисленная группа животных – насекомые – имеет и наибольшее значение в биогеоценозах. Без них на земле господствовали бы хвойные и другие голосеменные растения, папоротники и мхи, так как большинство цветковых видов опыляется насекомыми. Ими питаются многие рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы и звери. Большую роль насекомые играют в формировании почв, разложении отмерших животных и растительных остатков. Лиственные леса, например, ежегодно теряющие свой зеленый убор, без деятельности насекомых могут задохнуться в собственном опаде, так как чем толще и плотнее слой лесной подстилки, тем меньше воздуха проникает в почву.

Большое и разнообразное значение имеют в экосистемах и другие беспозвоночные. Общеизвестна роль дождевых червей в улучшении аэрации почвы, распределении гумуса в ней, создании ее структуры. Повышению плодородия почвы способствуют также земляные клещи, нематоды, мокрицы, многоножки и многие другие виды. Моллюски служат источником корма для других животных, фильтраторами воды, обеспечивающими ее очищение.

Среди позвоночных неоспорима значимость рыб в водных экосистемах как самых массовых и подвижных организмов на различных трофических уровнях. С каждым годом проявляется все большая роль земноводных и пресмыкающихся в биогеоценозах лесов, лугов, пустынь и тропических ландшафтов.

Птицы истребляют вредных насекомых, а также способствуют распространению семян, в частности древесных пород. Велика их роль в круговороте биогенных веществ. Например, морские птицы переносят огромные количества фосфора на сушу (залежи гуано). Важное значение в повышении плодородия почвы имеют землерои.

Животные активно формируют целые ландшафты, например бобры,

устраивая запруды на водоемах. Термиты создают особый рельеф в Экваториальной Африке, сурки неузнаваемо преобразуют облик горных степей, копытные в саваннах поддерживают устойчивые и очень продуктивные растительные ассоциации. Животными сформированы известняки и коралловые рифы.

Все биологические виды, возникшие в процессе эволюции, полезны для биосферы. Каждый вид занимает только ему присущую экологическую нишу, повышая продуктивность и устойчивость биогеоценоза, создавая своим существованием предпосылки для появления новых экологических ниш. Этот процесс гарантирует бесконечность эволюции в пространстве и во времени.

Роль животных в жизни человека определяется, прежде всего, значением их в биосфере.

Много сил, средств и времени затрачивают на борьбу с животными, причиняющими ущерб. Вредные в сельскохозяйственном и медико-санитарном отношении виды животных (мыши, крысы, мухи, тараканы и др.) распространились и имеют высокую численность в связи с тем, что рядом с человеком находят благоприятные экологические условия.

Понятие «вредное животное» появилось с началом хозяйственной деятельности человека. Причем очень часто усиление вредности того или иного вида определяется ее интенсификацией в каком-либо регионе в определенный период. Например, большинство вредителей культурных злаков до распашки степей обитало на выбросах рыхлой почвы из нор грызунов. В результате распашки почвы и введения монокультуры создались крайне благоприятные условия для их массового размножения и расселения. Появление стад беззащитных домашних животных повлекло за собой резкое увеличение численности волков.

Кроме того, в зависимости от места, времени, условий и численности один и тот же вид животного может быть вредным или полезным. Отдельные виды саранчовых в умеренном климатическом поясе страны не наносят заметного вреда сельскохозяйственным культурам, в некоторые благоприятные для них годы могут причинять значительный ущерб в Центрально-Черноземной зоне. Постоянными вредителями они являются лишь на юге. В степной зоне полевой воробей уничтожает большую долю урожая проса, в средней же полосе он полезен, кормясь насекомыми и семенами сорняков. Жаворонок, черный дрозд, чечетка и ряд других птиц, полезных в Европе, будучи завезенными в Новую Зеландию, оказались здесь вредителями полей и садов.

Чем больше мы познаем закономерности жизни биогеоценозов, особенности экологии отдельных видов, тем больше оказывается полезных животных.

Еще недавно пернатых хищников относили к вредным и истребляли, однако сейчас они взяты под охрану, поскольку выяснена их огромная роль в уничтожении многих вредных или в оздоровлении популяций полезных животных. Доказано положительное значение рыбацких птиц, хищных рыб, в том числе щуки, многих наземных хищников. Даже волк не подлежит

полному истреблению, необходим лишь контроль за их численностью.

Среди насекомых доля так называемых истинных вредителей составляет менее 1% видов. Несомненно, что численность этих насекомых, как и ряда видов клещей, паразитарных червей, грызунов-вредителей, носителей опасных инфекций человека и домашних животных, необходимо контролировать.

Человек, овладев огнем и оружием, еще в палеолите, т.е. более 250 тыс. лет назад, стал оказывать заметное влияние на животный мир. Крупные животные, обычно немногочисленные, как и обитатели островов, стали первыми его жертвами. В различных районах Земли это произошло в разное время.

В 1948 г. группа ученых и общественные организации разных стран, объединившись, создали Международный союз охраны природы и природных ресурсов (МСОП). Задача Союза – содействие сохранению и разумному использованию широких природных богатств. В настоящее время более ста государств принимают участие в этой организации.

До 1600 г. не было научных описаний, подтвержденных документально. Начиная с этой даты, по данным МСОП, на Земле вымерло 94 вида (1,9%) птиц и 63 вида (1,48%) млекопитающих и 450 видам грозит исчезновение. Еще больше исчезло подвидов птиц и зверей. Из этого количества, по данным Д. Фишера, гибель более 75% видов млекопитающих и 86% птиц связана с деятельностью человека.

**Охрана животного мира.** Широко понимая проблему охраны животного мира, включая и управление численностью, охране подлежат все животные. Потери любого биологического вида – крайне нежелательное явление для биосферы в целом.

МСОП одной из первых своих задач поставил изучение состояния видов животных, находящихся на грани исчезновения, обобщение опыта спасения редких видов, разработку методов их охраны. На основе этих материалов МСОП дает рекомендации правительствам стран, где такие животные обитают, а также подготавливает проекты международных конвенций и соглашений по охране редких видов. Для выполнения этой задачи создана специальная постоянная Комиссия по редким видам.

Основной задачей комиссии с первого года ее организации стало создание мирового аннотированного списка животных (позднее и растений), которым грозит исчезновение. Эта фундаментальная работа получила название Красная книга, поскольку красный цвет – сигнал опасности. Подготовка первого издания потребовала 14 лет напряженной работы крупнейших специалистов многих стран мира. За первым изданием в 1963 г. последовали другие, все более совершенные; в 1978-1980 гг. вышло четвертое издание, а в 1982 г. начали выходить первые тома пятого издания.

Начиная со второго издания было установлено четыре категорий редких видов, включенных в Красную книгу.

1. *Находящиеся на грани исчезновения* виды – Наивысшей национальной природоохранной значимости, включает таксоны, имеющие очень низкую или быстро сокращающуюся численность, спасение которых

невозможно без осуществления комплекса специальных мер, а также таксоны, национальная популяция которых имеет высокую международную значимость (страна несет ответственность за сохранение значительной доли от глобальной или европейской популяции. Среди животных, попавших в эту категорию охраны, такие виды, как европейская норка, бурый медведь, большой подорлик, беркут, сапсан.

2. *Исчезающие* виды – включает таксоны, в настоящее время не находящиеся под прямой угрозой исчезновения на территории страны, но имеющие неблагоприятный международный или европейский охранный статус, низкую численность, тенденцию к неуклонному сокращению численности и/или ареал и прогнозируемое в ближайшем будущем ухудшение статуса. К редким видам животных этой категории относятся европейская рысь, барсук, горностай, малая выпь, орлан белохвост, скопа.

3. *Уязвимые* виды – включает таксоны, не находящиеся под прямой угрозой исчезновения, но подверженные риску вымирания в перспективе в силу морфофизиологических и/или поведенческих особенностей, делающих их уязвимыми при любых, даже незначительных изменениях окружающей среды. Из животных, относящихся к данной категории, можно отметить европейского зубра, малую вечерницу, обыкновенного хомяка, садовую соню, малого подорлика, черного коршуна, черного аиста.

4. *Потенциально уязвимые* виды – объединяет таксоны, не относящиеся к трем предыдущим категориям, но близкие к ним, имеющие неблагоприятные тенденции на окружающих территориях или зависящие от осуществляемых мер охраны. В группу животных здесь попали орешниковая соня, серый ушан, северный кожанок, сизая чайка, трехпалый дятел.

В четвертое издание Красной книги МСОП включено 202 вида диких животных, в том числе: 1 вид пиявок; 6 – ракообразных; 1 – паукообразных; 1 – двупарноногих многоножек; 87 – насекомых; 2 – двустворчатых моллюсков; 1 – миног; 9 – костных рыб; 2 – амфибий; 2 – рептилий; 70 – птиц; 20 млекопитающих. Последнего варианта ее в принципе быть не может, так как условия обитания животных постоянно изменяются.

Первое издание Красной книги Беларуси было предпринято в 1981 г. В то время на ее страницы попало 80 видов животных и 85 редких и исчезающих видов растений. Второе издание Красной книги вышло в 1993 г. В нее включено уже 182 вида животных, 180 – растений, 17 – грибов и 17 видов лишайников. Все виды животных и растений, попавшие на страницы Красной книги, сгруппированы по разделам: млекопитающие, птицы, рептилии, амфибии, рыбы, насекомые, двустворчатые моллюски, ракообразные. Каждый вид охарактеризован с точки зрения его статуса, то есть категории охраны. Таких категорий четыре.

Выход в свет Красной книги Беларуси не означает, что уже приняты действенные меры охраны. Сведения, содержащиеся в ней, – это только ориентир на охрану включенных в нее видов. Выход в свет Красной книги – это лишь постановка задачи. И от нас с вами зависит, как эта задача будет решаться.

**Заповедные и другие охраняемые территории.** Наиболее совершенная форма охраны живой природы – заповедный режим.

Идея сохранения уголков нетронутой природы с целью сбережения природных ресурсов возникла не в наше время. Сохранились сведения, что еще до нашей эры правители некоторых развитых государств принимали природоохранительные законы.

Республика Беларусь является сторонником Конвенции о биологическом разнообразии с 1993 года и приняла на себя обязательства по сохранению естественных экологических систем, биологического и ландшафтного разнообразия для настоящего и будущих поколений. Одним из эффективных механизмов сохранения биологического разнообразия является формирование и обеспечение функционирования системы особо охраняемых природных территорий.

Работу по развитию системы особо охраняемых природных территорий осуществляет Министерство природных ресурсов и охраны окружающей среды и его территориальные органы совместно с Национальной академией наук и с привлечением других научных и общественных организаций. Показатель – количество и площадь особо охраняемых природных территорий от территории страны является одним из критериев национальной безопасности Республики Беларусь в экологической сфере.

Начало планомерного формирования системы особо охраняемых природных территорий в Беларуси относится к 1983 году, когда на уровне Правительства была утверждена первая схема рационального размещения охраняемых природных территорий по Белорусской ССР на период до 1990 года. На начало разработки схемы на территории республики располагались 58 особо охраняемых природных территорий общей площадью 884532 га, что составляло около 4,3 % территории республики.

В Республике Беларусь как суверенном и независимом государстве активная деятельность по дальнейшему развитию системы ООПТ продолжилась в 1995 году после принятия новой Схемы рационального размещения особо охраняемых природных территорий Республики Беларусь. В дальнейшем была утверждена Схема рационального размещения особо охраняемых природных территорий республиканского значения до 1 января 2015 г. и на данный момент утверждена и действует такая Схема до 1 января 2025 г.

С учетом принятого постановления Совета Министров Республики Беларусь 4 февраля 2015 г. № 71 «О республиканских заказниках» площадь особо охраняемых природных территорий в Республике Беларусь составляет 8,6 процента от территории страны, в том числе в разрезе областей: Брестская – 14,1%, Витебская – 9,3%, Гомельская – 7,5%, Гродненская – 9,8%, Минская – 7,2%, Могилевская – 4,4% от территории области.

За период с 2014 года по настоящее время площадь особо охраняемых природных территорий возросла на 181,8 тыс. га и составила 1797,24 тыс. га от территории страны. В стране функционирует 1240 особо охраняемых природных территорий, из них Березинский биосферный заповедник, 4 национальных парка, 94 заказника республиканского значения, 267

заказников местного значения, 306 памятников природы республиканского значения и 568 памятников природы местного значения, что на 27 больше, чем в 2014 году, в том числе в Брестской области - 128 особо охраняемых природных территорий, Витебской – 324, Гомельской – 121, Гродненской – 256, Минской – 255, Могилевской – 159, г. Минск – 3.

Постановлением Совета Министров Республики Беларусь от 4 февраля 2015 г. №71 «О республиканских заказниках», которого ждало не только Минприроды, но и все неравнодушные к охране природы люди, объявлено 9 новых заказников республиканского значения «Гайно-Бродня», «Белая Русь», «Вороничский остров», «Дрожбитка-Свина», «Янка», «Борисовский», «Старый Жаден», «Свислочно-Березинский», «Пойма реки Сож» на площади 64,9 тыс. га и преобразовано 5 заказников республиканского значения «Выгонощанское», «Освейский», «Стиклево», «Тресковщина», «Швакшты» на площади 91,9 тыс. га.

Работа по развитию системы особо охраняемых природных территорий будет продолжаться в рамках Государственной программы развития системы особо охраняемых природных территорий на 2015-2019 годы и Схемы рационального размещения особо охраняемых природных территорий республиканского значения до 1 января 2025 г.

Согласно Схеме рационального размещения особо охраняемых природных территорий республиканского значения до 1 января 2025 г. предусматривается объявить три заказника республиканского значения, а также преобразовать 18 особо охраняемых природных территорий. В этот список должен войти и новый Национальный парк «Свислочно-Березинский» (Кличевский и Осиповичский районы) – научные исследования по преобразованию одноименного заказника будут проведены в 2019-2020 годах.

Кроме того, согласно региональным схемам размещения особо охраняемых природных территорий местного значения к 2020 году будет объявлено еще 14 новых заказников местного значения и преобразовано более 50 существующих.

Одним из самых старых заповедников Европы является Беловежская пуца. Охрана ее природных богатств велась с начала XI века. Первый в мире национальный парк был создан в США в 1872 г. (Йеллоустонский национальный парк). В Европе первые национальные парки были организованы в Швеции (Сарек, Стора Сейфаллет и Пелекайсе).

В 1913 г. в Швейцарии состоялась конференция по проблеме международной охраны природы. На ней впервые была обоснована необходимость организации в различных природных зонах крупных заповедников, в которых охранялись бы основные компоненты биоценоза – животный и растительный мир.

В настоящее время выделяется несколько видов заповедных объектов, подлежащих охране.

*Заповедники* – особо охраняемые пространства, полностью исключенные из любой хозяйственной деятельности ради сохранения в нетронутом виде природных комплексов, а также охраны редких и исчезающих видов

растений и животных. Предназначены для сохранения в естественном состоянии типичных ландшафтов и экосистем. Подчинены строгому режиму охраны, который запрещает всякую деятельность человека, не связанную с задачами заповедника.

*Национальные парки* – обширные участки территории, включающие охраняемые природные ландшафты, выделенные для охраны природы в оздоровительных, эстетических, научных и культурно-просветительских целях. В пределах национального парка выделяют зоны заповедного режима, умеренного (щадящего) хозяйственного и рекреационного использования и интенсивного хозяйственного и рекреационного использования. В настоящее время в мире организовано более 2300 национальных парков, в Европе – более 160. Среди национальных парков Беларуси — «Браславские озера», «Припятский», «Нарочанский». А первым национальным парком стала Беловежская пуца.

*Резерваты природы* – природные охраняемые территории с заповедным или заказным режимом. Резерваты обычно невелики по площади и создаются с целью охраны зонально или азонально встречающихся редких растительных группировок и биотопов животных. Особенно много резерватов создано в островных экосистемах, где флора и фауна особо легко уязвимы.

*Памятники природы* - природные достопримечательности, имеющие научное или культурно-эстетическое значение, а также объекты природы, связанные с какими-либо историческими событиями или лицами. Обычно это охраняемые территории небольшого размера – памятные, исторически ценные или вековые деревья, водопады, пещеры, геологические обнажения, ледниковые валуны, отдельные водоемы, места исторических событий, старинные аллеи и парки и т.п.

*Заказники природы* – участки природной территории, где временно или постоянно запрещены отдельные формы хозяйственной деятельности человека. Представляют интерес в научном, познавательно-воспитательном и культурном отношении. Организация заказников – это целевая форма охраны природных компонентов природных экосистем, один или многие виды живых существ, ценные объекты живой природы или живописные типы ландшафта. Обычно заказники организуются для увеличения численности диких животных в природных условиях и для восстановления ресурсов ценных растений – лекарственных эфиромасличных, декоративных и др. В заказниках устанавливается частичный режим охраны и допускается деятельность человека, не наносящая ущерба объектам охраны.

В Беларуси порядка 85 заказников республиканского значения, около 350 — местного, более 300 памятников природы государственного и 540 регионального уровня. Их общая площадь составляет около 8% территории страны.

Всего же территории ограниченного природопользования занимают около 4,5 млн га — это более 20% от площади Республики Беларусь.

*Ландшафтные парки* – искусственно созданные или окультуренные

охраняемые антропогенные ландшафты, отличающиеся природными достопримечательностями и высокой эстетичностью. Территория ландшафтного парка обычно имеет благоприятные климатические условия, ценные для оздоровления, отдыха, туризма, и чаще всего используется в рекреационных целях.

В 1970 г. на XVI сессии Генеральной конференции ЮНЕСКО (ООН по вопросам образования, науки и культуры) была создана сеть охраняемых природных территорий, называемых биосферными заповедниками.

**Биосферные заповедники** – охраняемые, наиболее характерные эталонные участки биосферы, созданные в различных географических зонах Земли. Считается, что территория биосферного заповедника практически не испытывает локальных воздействий преобразованных человеком окружающих ландшафтов. Главное предназначение биосферных заповедников – сохранение в естественном виде природных экосистем и их генофонда, а также постоянный и всесторонний контроль за состоянием и ходом различных изменений, протекающих в биосфере (экологический мониторинг).

Основные задачи биосферных заповедников заключаются в сохранении разнообразия и целостности сообществ растений и животных в пределах природных экосистем, генетического разнообразия генофонда, проведении долгосрочных научных исследований в измененных к естественным условиям.

Все биосферные заповедники мира проектируются по единой принципиальной схеме, обязательной для всех заповедников такого ранга. Модель биосферного заповедника включает три зоны.

В центре – ядро заповедника, в котором охраняется биологическое разнообразие животных и растений. Здесь эволюция растительных и животных видов может происходить по возможности естественным способом. Это абсолютно заповедная территория, где запрещаются все виды хозяйственной деятельности и обеспечивается естественное развитие природных процессов. Всякое вмешательство человека, кроме проведения научных исследований, запрещено.

Вокруг ядра формируется более широкая буферная, или научно управляемая зона. В этой охраняемой зоне частично разрешены те виды деятельности, которые совместимы с развитием устойчивых природных экосистем. Здесь ведется наблюдение за структурой и функционированием экосистемы, когда она подвергается различным видам антропогенного воздействия и использования. Чаще всего эта зона совпадает с границами заповедника.

За буферной идет охранный, или переходный, зона для снижения негативного влияния прилегающих хозяйственных территорий на природные комплексы заповедника. Режим ведения хозяйства в буферной зоне согласуется с администрацией заповедника.

Первые биосферные заповедники были организованы во второй половине семидесятых годов. К 1984 г. их число в 58 странах мира составило 226, к 1985 г. их стало 243 (60 стран), а к 1995 г. – 325 (82 страны мира). Как



видно, число абсолютно заповедных участков на Земле постоянно растет.

В Беларуси проблемы охраны природной среды стали подниматься только в 20-е годы прошлого столетия. 30 января 1925 г. в 100 км севернее г. Минска в верхнем течении реки Березина был создан Березинский государственный заповедник. В 1939 г., после воссоединения с Западной Белоруссией, государственным заповедником была объявлена белорусская часть Беловежской пуши. В 1991 г. на базе Государственного заповедно-охотничьего хозяйства Беловежская пуша создан первый белорусский национальный парк с одноименным названием. «Беловежская пуша» характеризуется наибольшим богатством видового состава сосудистых растений (885 видов).

В 1969 г. был организован Припятский ландшафтно-гидрологический заповедник площадью 60,3 тыс. га. В 1997 г. на базе Припятского ландшафтно-гидрологического заповедника организован национальный парк «Припятский».

В 1979 г. Березинский заповедник в числе первых в бывшем СССР получил статус биосферного и включен в мировую сеть биосферных заповедников. На базе Березинского заповедника в 1983 г. был проведен I Международный конгресс по биосферным заповедникам.

В 1995 г. вслед за национальным парком «Беловежская пуша» был создан национальный парк «Браславские озера».

В 1999 г. с целью охраны уникальных ландшафтов вокруг жемчужины Беларуси – озера Нарочь создан национальный парк «Нарочанский».

Постановлением Совета Министров Республики Беларусь от 4 февраля 2015 г. №71 «О республиканских заказниках» были созданы новые

#### **Республиканские заказники:**

Республиканский гидрологический заказник «Гайно-Бродня» объявлен в Смолевичском районе Минской области на площади 1196,22 гектара.

Республиканский ландшафтный заказник «Белая Русь» объявлен в Логойском районе Минской области на площади 4460,0 гектаров .

Республиканский водно-болотный заказник «Вороничский остров» объявлен в Пуховичском районе Минской области на площади 828,44 гектара.

Республиканский водно-болотный заказник «Дрожбитка-Свина» объявлен в Полоцком районе Витебской области на площади 6727,25 гектара.

Республиканский водно-болотный заказник «Янка» объявлен в Шарковщинском районе Витебской области на площади 5848,0 гектаров.

Республиканский ландшафтный заказник «Борисовский» объявлен в Борисовском и Смолевичском районах Минской области на площади 2731,4 гектара.

Республиканский водно-болотный заказник «Старый Жаден» объявлен в Житковичском и Лельчицком районах Гомельской области на площади 17048,39 гектара.

Республиканский ландшафтный заказник «Свислочно-Березинский» объявлен в Осиповичском, Кличевском, Кировском районах Могилевской области на площади 17480,54 гектара.

Республиканский водно-болотный заказник «Пойма реки Сож» объявлен в

Буда-Кошелевском, Ветковском, Чечерском районах Гомельской области на площади 8563,72 гектара.

**Преобразованные заказники:**

Республиканский ландшафтный заказник «Выгонощанское» объявлен постановлением Совета Министров Республики Беларусь от 27 декабря 2007 г. № 1833, площадь заказника уменьшилась на 436,06 га и составила 54611,34 гектара.

Республиканский ландшафтный заказник «Освейский» объявлен постановлением Совета Министров Республики Беларусь от 3 января 2000 г. № 4, в результате площадь заказника увеличилась на 2813,38 гектара и составила 30567,38 гектара.

Республиканский биологический заказник «Стиклево» объявлен постановлением Совета Министров Республики Беларусь от 29 декабря 2001 г. № 1886, площадь заказника увеличилась на 16 гектаров и составила 428.

Республиканский биологический заказник «Тресковщина» объявлен постановлением Совета Министров Республики Беларусь от 5 марта 2001 г. № 310, площадь заказника уменьшилась на 51,11 га и составляет 745,39 гектара.

Республиканский гидрологический заказник «Швакшты» объявлен постановлением Кабинета Министров Республики Беларусь от 25 сентября 1996 г. № 631, площадь заказника уменьшилась на 85,97 га и составила 5517,03 га.

Самую высокую сохранность экосистем обеспечивают заповедники, так как на их территории из хозяйственного оборота полностью изымаются природные комплексы, типичные и редкие ландшафты.

## Раздел I

# ЦАРСТВО ПРОТИСТЫ (PROTISTA)

### Общая характеристика протист

Большинство протист - это организмы, состоящие из одной клетки и их следует рассматривать как более примитивный исходный этап в эволюции по сравнению с многоклеточными. Царство Protista включает более 120 тыс. видов. Основная определяющая и самая характерная особенность протистов — одноклеточность. Клетка сочетает в себе все функции самостоятельного организма, ее основу составляют ядро и цитоплазма с различными органоидами и включениями. Физиологически клетка Protista аналогична не отдельным клеткам многоклеточных животных, а целому многоклеточному организму.

Протистам свойственны все функции, присущие любым живым организмам: питание, обмен веществ, выделение, восприятие внешних раздражений и реакция на них, движение, рост, размножение и смерть.

Размеры тела большинства протист микроскопические. Наиболее мелкие из них (паразитические протисты в эритроцитах крови млекопитающих из рода *Leishmania*, *Piroplasma*) в поперечнике 2 - 4 мкм. Наиболее обычные размеры протист 50 - 150 мкм, встречаются и «гиганты». Так, инфузории рода *Spirostomum* достигают 1,5 мм в длину, грегарина *Poroospora gigantea* (паразит кишечника жуков) — до 1 см. У некоторых фораминифер раковина имеет 5—6 см в диаметре.

Тело протист всегда покрыто клеточной мембраной, играющей важную роль в регуляции поступления веществ в клетку и выхода их из клетки. Ядра протист состоят из хроматинового материала, ядерного сока, содержат ядрышки и ядерную оболочку. Ядерная оболочка состоит из двух мембран, пронизанных многочисленными мельчайшими порами. Большинство протист содержат лишь по одному ядру, но имеются и многоядерные формы. При этом ядра могут быть одинаковыми (многоядерные амёбы из рода *Pelomyxa*, многоядерные жгутиковые *Polymastigida*, *Opalinida*) или различаться по форме и функции. В последнем случае говорят о ядерной дифференцировке, или ядерном дуализме. Так, всему классу инфузорий и некоторым фораминиферам свойствен ядерный дуализм, т. е. неодинаковые по форме и функции ядра.

Цитоплазма протист жидкая, но вязкость ее различна у разных видов и изменяется в зависимости от состояния организма и окружающей среды. В цитоплазме располагаются органоиды — постоянные структуры, которые выполняют определенные функции в жизни клетки. Различают органоиды движения, питания, восприятия световых и иных раздражений, выделительные и т. п.

Органоидами движения у Protista служат псевдоподии, или ложноножки, жгутики и реснички. Псевдоподии образуются большей частью в момент движения и могут исчезать, как только простейшее прекращает

движение. Псевдоподии — это временные плазматические выросты тела простейших, не имеющих постоянной формы. Их оболочка представлена очень тонкой (70—100 А) и эластичной клеточной мембраной. Псевдоподии характерны для саркодовых, некоторых жгутиковых и споровиков.

Жгутики и реснички представляют собой постоянные выросты наружного слоя цитоплазмы, способные к ритмическим движениям. Свободная часть жгутика или реснички отходит от поверхности клетки. Внутренняя часть погружена в эктоплазму и называется базальным тельцем или кинетосомой. На ультратонких срезах жгутика или реснички можно различить 11 продольных фибрилл, 2 из которых расположены в центре, а 9 двойных — по периферии. Мембрана жгутика переходит в мембрану тела простейшего. Несмотря на близость строения ресничек и жгутиков, характер их движения различен. Если жгутики совершают сложные винтовые движения, то работу ресничек проще всего сравнить с движением весел.

Кроме базального тельца, в цитоплазме некоторых протист имеется парабазальное тельце. Базальное тельце является основой всего опорно-двигательного аппарата; кроме того, оно регулирует процесс митотического деления протист. Парабазальное тельце играет роль в обмене веществ протист, временами оно исчезает, а затем может появляться вновь.

Протисты обладают способностью определять интенсивность света (освещенность) с помощью светочувствительного глазка - стигмы.

В связи с различными типами питания у протист весьма велико разнообразие пищеварительных органелл: от простых пищеварительных вакуолей или пузырьков до таких специализированных образований, как клеточный рот, ротовая воронка, клеточная глотка, порошица (цитопий или цитопрокт).

У протист имеются выделительные органоиды — сократительные вакуоли. Главная функция сократительной вакуоли — регуляция осмотического давления. Кроме этого, сократительная вакуоль участвует в выделении растворенных в воде метаболитов, а также в дыхании. Многие морские протисты, кроме инфузорий, и паразитические формы лишены сократительных вакуолей. Жидкие продукты обмена веществ выводятся у них диффузно всей поверхностью тела.

Большинству протист свойственна способность к перенесению неблагоприятных условий среды (пересыхание временных водоемов, жара, холод и т. п.) в форме цист. Готовясь к инцистированию, простейшие выделяют значительное количество воды, что ведет к повышению плотности цитоплазмы. Выбрасываются остатки пищевых частиц, исчезают реснички и жгутики, втягиваются псевдоподии. Понижается общий обмен веществ, формируется защитная оболочка, часто состоящая из двух слоев. Образованию цист у многих форм предшествует накопление в цитоплазме запасных питательных веществ.

Протисты не теряют жизнеспособности в цистах очень долго. В опытах эти сроки превышали 16 лет. В форме цист простейшие переносятся ветром на значительные расстояния, что объясняет однородность фауны протист на всем земном шаре. Таким образом, цисты не только несут защитную

функцию, но и служат основным средством расселения протист.

Протисты на нашей планете распространены повсеместно. Наибольшее количество их видов живет в соленых (морья, океаны) и пресных водах. Они входят в различные биоценозы, в том числе в состав планктона и бентоса, и играют важную роль в круговороте веществ в биосфере. Обитая в почве, они существенно влияют на плодородие. Очень многие протисты от свободного образа жизни перешли к обитанию в других организмах и стали паразитами. Часть из них — возбудители тяжелых заболеваний человека, животных и растений. Многие протисты имеют минеральные скелеты из карбоната кальция или оксида кремния. Эти скелеты после гибели протист опускаются на дно и образуют мощные донные отложения (мел, известняк и др.)

Царство протист (Protista) систематизировано на более 20 типов. В основу выделения типов положены основные черты их строения, устройство двигательных органоидов, строение крист митохондрий и особенности размножения. Мы рассмотрим представителей 8 типов, имеющих наибольшее значение в ветеринарной медицине: Корненожки (Rhizopoda), Фораминиферы (Foraminifera), Хлорофиты (Chlorophyta), Эвгленовые (Euglenozoa), Кинетопластиды (Kinetoplastida), Полимастиготы (Polymastigota), Переднекомплексные (Apicomplexa), Инфузории (Ciliophora).

## Глава 1. УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ ЖГУТИКОНОСЦЕВ

Жгутиконосцы характеризуются наличием одного или нескольких жгутиков, являющихся органоидами передвижения. Жгутики представляют собой тончайшие волосовидные выросты цитоплазмы, длина которых иногда значительно превосходит длину тела. Активное и быстрое движение жгутиков обуславливает движение простейшего. Механизм работы жгутиков различен. В основе его лежит винтообразное движение. При помощи жгутиков организм как бы ввинчивается в окружающую жидкую среду. Количество оборотов жгутика в среднем от 10 до 40—50 в 1 с. Число жгутиков может быть различным (чаще один, нередко два, а иногда восемь). Имеются виды, число жгутиков у которых может достигать нескольких десятков и даже сотен. По ультраструктуре жгутик состоит из двух частей: наружная часть - выдающаяся в окружающую среду и совершающая двигательные движения; базальное тельце, или кинетосома, погруженная в толщу эктоплазмы. Снаружи жгутик покрыт мембраной, представляющей собой продолжение наружной мембраны клетки. Внутри жгутика, заполненного жидким содержимым, располагаются 11 фибрилл: две центральные (опорные) и девять двойных периферических (двигательные). У некоторых жгутиковых (отряд Rhizomastigida), кроме постоянных жгутиков, имеются псевдоподии, что указывает на близость классов жгутиковых и саркодовых.

Тело жгутиконосцев снаружи покрыто плотной эластичной оболочкой — пелликулой, которая определяет постоянную форму тела. Однако у некоторых жгутиконосцев пелликула очень тонкая, и они способны в довольно широких пределах менять форму тела, а некоторые виды сохраняют даже способность образовывать ложные ножки (псевдоподии). У некоторых видов образуется панцирь, состоящий из клетчатки или из хитиноидного органического вещества. В ряде случаев жгутиконосцы выделяют пластинки из минеральных веществ на поверхность клетки.

Размножение жгутиковых чаще бесполое, путем продольного деления, реже наблюдается половое размножение с образованием гамет и последующей копуляцией.

По типу питания жгутиконосцы разделяются на *автотрофные*, *гетеротрофные* и *миксотрофные* (совмещающие первый и второй способы питания) организмы. По характеру питания и обмена веществ жгутиконосцев делят на две группы: группу типов *автотрофных жгутиконосцев* и *гетеротрофных жгутиконосцев*. Автотрофные жгутиконосцы сочетают в себе признаки как растений, так и животных. Их тело может быть одето оболочкой из клетчатки. Питание у них автотрофное. Встречаются колониальные формы.

Жгутиконосцы включают более 8000 видов разнообразных простейших. Наряду со свободноживущими, существуют и паразитические виды, вызывающие заболевания у животных и человека.

### 1.1. Группа типов автотрофных жгутиконосцев

Эта группа объединяет множество представителей жгутиконосцев с автотрофным и миксотрофным типом питания. Морфологически они характеризуются наличием хроматофоров с хлорофиллом. Иногда среди них встречаются виды с гетеротрофным питанием.

**Тип Эвгленовые (Euglenozoa).** Типичным представителем фитомастигофор служит эвглена зеленая (*Euglena viridis*). Она имеет веретенообразную форму тела, заостренного сзади и округлого спереди (рис. 1). Снаружи эвглена покрыта тонкой эластичной и плотной оболочкой, похожей на пелликулу и определяющей форму ее тела. Последняя может изменяться при сокращении, вытягивании или изгибании животного. Пелликула — это покровная структура, состоящая из плазмолеммы и расположенных под ней альвеол, окруженных собственной мембраной, клеточная стенка ребристая. На переднем конце эвглены заметен длинный *жгутик*, находящийся в непрерывном, винтообразном движении, благодаря чему обеспечивается направленное движение. Однако у большинства видов 2 гетероконтных гетеродинамичных жгутика, выходящих из дна *жгутикового резервуара* на переднем конце тела. Жгутиковый резервуар ведет в округлой формы *резервуар сократительной вакуоли*. Сбоку от резервуара располагается *стигма*, или *светочувствительный глазок* красноватого цвета из-за присутствия в нём каротиноидов. Установлено, что в прилегающей к глазку зоне содержится родопсин (светочувствительный пигмент), играющий

важную роль при ориентации эвглен на свет. Поэтому жгутиковые, имеющие стигму, обнаруживают положительную реакцию на свет или гелиотаксис, т.е. обычно передвигаются по направлению к источнику света. Несколько ниже стигмы находится единственная *сократительная вакуоль*, выполняющая те же функции, что и у саркодовых. Вокруг сократительной вакуоли находится несколько маленьких *приводящих вакуолей*. Цитоплазма эвглены, как и у амебы, делится на *эктоплазму* и *эндоплазму*. В последней находятся *хроматофоры*, заполненные хлорофиллом, и поэтому имеют зеленый цвет. Форма хроматофоров может быть различной. Хлорофилл, заполняющий хроматофоры, может быть нескольких видов, а его комбинации обеспечивают при наличии каротиноидов различные вариации окраски фотосинтезирующих жгутиковых.

Эвглена содержит в своих хроматофорах хлорофиллы **a** и **b**, бета-каротин, поэтому окраска у нее изумрудно-зеленого цвета. Ближе к задней части тела в цитоплазме находится *ядро* крупных размеров. В результате фотосинтеза образуется углевод *парамил*, близкий по химическому составу к крахмалу.

Избыток парамила скапливается в цитоплазме, формируя т.н. *парамилловые зёрна*. По способу питания эвглена относится к *миксотрофным организмам* (в определенных условиях она переходит с автотрофного питания на гетеротрофное, и наоборот). На свету эвглена питается автотрофно, как растение, а минеральные соли поступают внутрь клетки осмотически. Если эвглену поместить в темноту, фотосинтез становится невозможен и она переходит с автотрофного питания на гетеротрофное, как типичное животное. Хлорофилл обесцвечивается, а хроматофоры сильно уменьшаются в размерах. В этом случае питание осуществляется не заглатыванием оформленных частиц пищи, а поглощением растворенных в окружающей среде органических питательных веществ через оболочку. Если эвглену вновь поместить на свет, то фотосинтетическая деятельность восстанавливается. Таким образом, эвглена может питаться как типичное растение (*голофитное питание*) и как типичное животное (*голозойное*

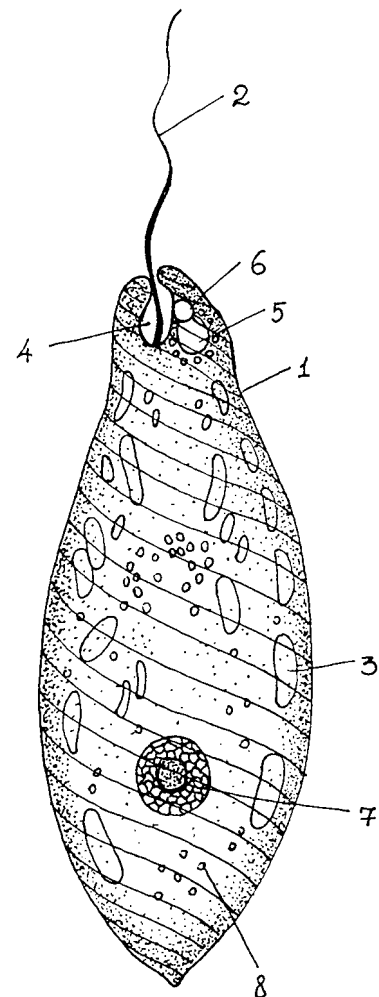


Рис. 1. Эвглена (по Е.И. Лукину):  
1 – пелликула; 2 – жгутик; 3 – хроматофоры; 4 – резервуар сократительной вакуоли; 5 – сократительная вакуоль; 6 – стигма; 7 – ядро; 8 – зерна парамила

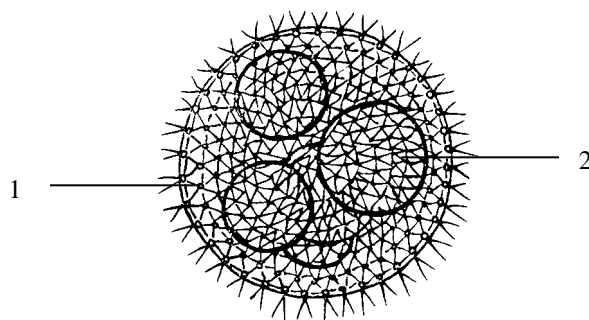
питание). Питание путем осмотического поглощения органических веществ называется *сапрофитным*.

Размножаются эвглены продольным делением. После митотического деления ядра начинается деление цитоплазмы. На передней части клетки образуется углубление, жгутик отбрасывается и начинается рост новых, уже двух жгутиков. Все органоиды делятся, перешнуровка цитоплазмы заканчивается, и образуются две самостоятельные дочерние особи. При делении жгутиковых, имеющих хроматофоры, последние также делятся и распределяются по дочерним клеткам. У некоторых жгутиковых делению предшествует инцистирование, при этом деление происходит уже под оболочкой цисты

При неблагоприятных условиях внешней среды эвглены *инцистируются*. Жгутик отбрасывается, тело эвглены округляется и на ее поверхности выделяется *циста*. В состоянии цисты эвглена также может размножаться путем деления. Такие цисты называются *цистами размножения*. Инцистирование помогает организму простейшего переносить резкие изменения температуры и недостаток влажности и представлять собой приспособление, обеспечивающее распространение животных. В благоприятных условиях эвглены *эксцистируются*.

Обитают эвглены в небольших, мелководных пресных водоемах, богатых органическими веществами (лужах, канавах, прудах) и часто вызывают образование зеленой пленки на поверхности — "цветение воды".

**Тип Хлорофиты (Chlorophyta).** Среди автотрофных жгутиконосцев встречаются и колониальные формы. Наиболее широко распространенными следует считать два представителя: вольвокс золотистый (*Volvox aureus*) - диаметр колоний равен 500—850 мкм и вольвокс глобатор (*Volvox globator*) - размеры колоний достигают 2 мм (рис. 2).



*Рис. 2.* Вольвокс (по Б. А. Кузнецову):  
1 – материнская колония; 2 – дочерние колонии

Вольвоксы представляют собой шаровидные колонии, состоящие из нескольких тысяч клеток. Стенка колонии образована сетью тончайших цитоплазматических волоконцев, связывающих между собой двужгутиковые одноклеточные организмы (до 20 тыс. клеток), одетые прозрачной слизистой оболочкой. Каждая особь имеет ядро, хроматофор, стигму, две сократительные вакуоли и два жгутика равной длины, направленные наружу.



В колонии вольвокса отдельные особи не изолированы друг от друга а представляют единое целое. Основная масса колонии состоит из студенистого вещества, а центральная часть заполнена полужидким содержимым.

Движение вольвокса осуществляется благодаря синхронизированному биению жгутиков. В воде колония может не только "перекатываться", но и ориентированно двигаться: она плывет вперед тем полюсом, на котором стигмы развиты сильнее.

Размножение вольвокса происходит иначе, чем эвглены. В колонии имеется всего около 10 клеток, обладающих способностью к делению. Эти клетки носят название *вегетативных*. Они располагаются в нижней части колонии, где стигмы наименее развиты. При делении этих клеток внутри материнской колонии вольвокса развиваются дочерние колонии. Когда их размеры увеличатся настолько, что материнская колония не сможет их вмещать, она разрывается и погибает, а дочерние колонии выходят наружу. При благоприятных условиях внутри дочерних могут развиваться и внучатые колонии.

При половом размножении часть клеток – особей колонии - дают начало крупным неподвижным женским макрогаметам и мелким многочисленным мужским микрогаметам. У более крупного *Volvox globator* макро- и микрогаметы образуются в одной колонии, а у более мелкого *Volvox aureus* — в разных. Таким образом, у различных представителей жгутиковых наблюдаются как бы различные ступени эволюции полового процесса — от изогамной копуляции до настоящей оогамии, что представляет интерес для понимания происхождения полового процесса у многоклеточных.

Микрогаметы освобождаются от оболочки, выходят в воду и сливаются с макрогаметами. Этот процесс называется *копуляцией*. В результате образуются зиготы, дающие начало новым колониям.

Вольвокс может рассматриваться как пример переходной формы от одноклеточных животных к многоклеточным. Чертами многоклеточного организма в строении вольвокса являются: соединение клеток колонии между собой протоплазматическими нитями; дифференциация клеток по выполняемым функциям: вегетативные и генеративные клетки.

## 1.2. Группа типов гетеротрофных жгутиконосцев

Настоящие животные никогда не содержат хроматофоров. Среди *зоомастигофор* имеется значительное количество видов, живущих в морской и пресной воде и питающихся сапрофитно либо заглатыванием оформленных частиц пищи (анимальное питание). Из свободноживущих гетеротрофных жгутиконосцев интересны в теоретическом отношении *воротничковые жгутиковые* (тип Хоанофлагеллаты (*Choanoflagellida*)). Это — сидячие одиночные или колониальные жгутиконосцы, у которых на переднем конце имеется тонкий цитоплазматический воротничок, окружающий основание жгута. Движением жгутика создаются

фонтанообразные потоки воды. Пищевые частицы (бактерии) приносятся током воды к наружной поверхности воротничка, они скользят по наружной поверхности воротничка, спускаются к его основанию, где образуются псевдоподии для захвата пищевых частиц, которые погружаются в цитоплазму клетки и перевариваются в пищеварительных вакуолях. Непереваренные остатки пищи выбрасываются внутрь воротничка и током воды выносятся наружу. Воротничковые жгутиконосцы широко распространены в пресной и морской воде, часть из его представителей живет в кремнезёмных домиках. У морских видов имеются массивные силикатные иглы, образующие раковинку или домик. Имеют морфологическое сходство с клетками губок — хоаноцитами, и так же, как губки, вырабатывают кремниевую кислоту и образуют колонии. Однако большая часть гетеротрофных жгутиконосцев перешла к паразитическому образу жизни в различных растительных и животных организмах.

**Тип Кинетопластиды (Kinetoplastida).** Название типа связано с наличием у относящихся к нему жгутиконосцев особого образования — *кинетопласта*. Кинетопласт представляет собой овальное тельце, содержащее ДНК и расположенное вблизи *базального тельца жгутика*. Внутри кинетопласта находятся митохондрии, поэтому принято считать, что он участвует в обмене веществ клетки и вырабатывает энергию для работы жгутика. К кинетопластидам также относятся гетеротрофные жгутиконосцы, ведущие паразитический образ жизни. Наиболее известны среди них трипаносомы и лейшмании.

Трипаносомы ("trypanum" — бурав, "soma" — тело) — очень мелкие жгутиконосцы (15- 30 мкм в длину), паразитирующие в крови позвоночных животных: рыб, амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих и человека. Вызывают опасные заболевания под общим названием *трипаносомозы*. Тело трипаносомы плоское, лентовидное, заостренное с обоих концов, дугообразно изогнутое (рис. 3). *Жгутик* начинается в задней части клетки от *базального тельца* и продолжается к передней части. С клеткой трипаносомы он соединен тонкой цитоплазматической мембраной в виде волнообразной перепонки — *ундулирующей мембраны*. При волнообразном движении жгутика колеблется и ундулирующая мембрана, что позволяет паразиту двигаться в такой вязкой среде, как кровь. Непосредственно за базальным тельцем жгутика располагается *кинетопласт*. В средней части клетки трипаносомы находится крупное *ядро* овальной или округлой формы. Трипаносомы — очень хорошо приспособленные к хозяевам паразиты, поражающие человека и животных. Они проходят определенный цикл развития, который характеризуется сменой хозяев и жизненных форм. Трипаносомы избегают иммунной защиты своего хозяина путем изменения своих свойств.

В XIX веке было описано заболевание человека под названием "сонная болезнь", распространенное в Африке. Возбудителем этой болезни является одна из трипаносом — *Trypanosoma gambiense*. В Западной Африке этот вид трипаносом постоянно обитает в крови антилоп, но существенного

вреда им не приносит. Антилопы служат постоянными носителями трипаносом — резервуарными хозяевами. Каким же образом проникают трипаносомы в кровь человека? Оказалось, что переносчиками трипаносом являются кровососущие мухи цеце (*Glossina palpalis*), в одинаковой степени нападающие как на антилоп, так и на человека.

При сосании крови от больного "сонной болезнью" человека или антилопы муха поглощает и трипаносом, которые начинают размножаться в ее кишечнике. Через некоторое время трипаносомы мигрируют в слюнные железы мухи. Заражение человека трипаносомами происходит тогда, когда трипаносомы локализуются в слюнных железах мухи, т.е. в момент укуса паразиты со слюнной жидкости попадают в кровь. Заболевание человека начинается с приступов лихорадки, сменяющейся нервнопаралитическими явлениями, когда трипаносомы проникнут в спинномозговую жидкость. Затем наступает сонливость, резкое истощение и смерть. В настоящее время разработано лечение "сонной болезни" человека с помощью медицинских препаратов (германина и др.). "Сонная болезнь" — это типичный пример трансмиссивного (передающегося через переносчика) заболевания с природной очаговостью.

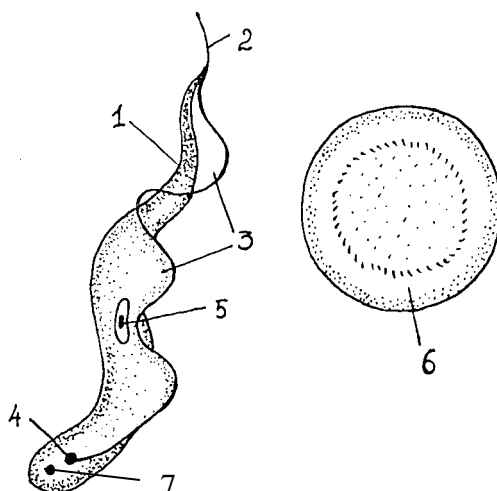


Рис. 3. Трипаносома (по Е.И. Лукину):

1 — пелликула; 2 — жгутик; 3 — ундулирующая мембрана;  
4 — базальное тело; 5 — ядро; 6 — эритроцит; 7 — кинетоласт

В Африке, Индии, Австралии, Центральной и Южной Америке, Азии известно заболевание жвачных, лошадей и собак, вызываемое другим видом трипаносом — *Trypanosoma pinnacohljakimowi* (*T. evansi*), под названием сурра (су-ауру). Переносчиками этих трипаносом являются слепни рода *Tabanus* и мухи рода *Stomoxys*. Болезнь характеризуется лихорадкой, отеками и малокровием.

В Южной Америке трипаносома *Trypanosoma cruzi* вызывает у человека и домашних животных болезнь Чагаса. Переносчиками трипаносом являются клопы родов *Triatoma* и *Rhodnius*. Симптомы заболевания проявляются в виде отеков, миокардита и поражения центральной нервной системы.

В Южной Африке муха цеце является переносчиком *Trypanosoma brucei*, вызывающей заболевание под названием «нагана» у жвачных, лошадей, свиней и грызунов. Болезнь характеризуется лихорадкой, менингоэнцефалитом и параличами.

*Trypanosoma equiperdum* вызывает случную болезнь лошадей в Средиземноморье, Индии, Киргизии, Казахстане. Заражаются животные во время случки, при искусственном осеменении кобыл спермой, содержащей возбудителя, через предметы ухода. Симптомами болезни являются отёки половых органов, параличи.

К этому отряду относятся и лейшмании, вызывающие заболевания у человека и животных. Это мелкие жгутиконосцы длиной 4-7 мкм и шириной 3-4 мкм в виде овальных телец. Каждый паразит имеет одно ядро и палочковидный кинетопласт, от которого к периферии отходит тонкий жгутик. Лейшмании находятся внутри клеток и на этой стадии являются безжгутиковыми. Только в организме переносчиков они имеют типичный для жгутиконосцев вид.

Характеристика кинетопластид представлена в таблице.

#### Кинетопластиды — паразиты человека и животных (Шарова, 1999)

Вид паразита	Заболевание	Хозяин	Переносчик	Регион распространения
<i>T. gambiense</i>	Сонная болезнь	Человек	Муха цеце ( <i>Glossina palpalis</i> )	Восточная Африка
<i>T. cruzi</i>	Болезнь Чагаса	Человек, домашние животные	Клопы ( <i>Triatoma, Rhodnius</i> )	Южная Америка
<i>T. brucei brucei</i>	Нагана	Лошади, жвачные	Муhy ( <i>Glossina</i> )	Африка
<i>T. evansi</i>	Сурра	Лошади, жвачные, верблюды,	Слепни ( <i>Tabanus</i> )	Азия, Африка
<i>T. equiperdum</i>	Случная болезнь	Лошади	—	Средиземноморье, Азия, Африка
<i>Leishmania tropica</i>	Пендинка (кожный лейшманиоз)	Человек, грызуны	Москиты ( <i>Phlebotomus</i> )	Средиземноморье, Средняя Азия
<i>L. donovani</i>	Кала-азар (висцеральный лейшманиоз)	Человек, собаки	Москиты ( <i>Phlebotomus</i> )	Азия, Южная Америка

*Leishmania tropica* описана в 1898 г. в Ташкенте П.Ф. Боровским. Вызывает кожный лейшманиоз у человека и собак, проявляющийся в образовании язв на коже, которые медленно заживают и оставляют на своем месте обезображивающие рубцы. Переносчиками лейшманий являются

москиты из рода *Phlebotomus*. Резервуарными хозяевами лейшманий в Средней Азии служат песчанки, суслики и ушастые ежи.

*Leishmania donovani* — возбудитель висцерального (внутреннего) лейшманиоза, распространенного на Ближнем Востоке, в Индии, Средней Азии и Южной Америке. Заболевание известно под названием кала-азар. Переносчик — москиты. При укусе москитами в кровь человека попадают лейшмании со жгутиками, а затем они разносятся по кровеносным сосудам к внутренним органам (печень, селезенка), где паразитируют внутри клеток. После внедрения в клетки паразиты теряют жгутик. При этом тяжелом заболевании поражаются селезенка и печень, появляются кровоизлияния в коже и на слизистых оболочках. В крови отмечается лейкопения (малое содержание лейкоцитов). Пораженные органы увеличиваются, а человек без лечения погибает от лихорадки и общего истощения. В настоящее время существуют эффективные препараты для лечения лейшманиозов.

*Leishmania brasiliensis* — возбудитель лейшманиоза слизистых оболочек, заболевания, распространенного в Бразилии, Мексике, Перу. Поражаются кожа, слизистые оболочки, человек часто теряет зрение.

**Тип Полимастиготы (*Polymastigota*).** Типичным представителем типа может служить лямблия кишечная (гиардия, жиардия) (*Giardia intestinalis*), паразитирующая в верхних отделах тонкого кишечника человека. Лямблия имеет грушевидную форму тела, сужающуюся к задней части. В длину достигает 15 мкм. На передней части брюшной поверхности имеется углубление, выполняющее функцию присоски, благодаря чему паразит плотно удерживается на верхушках эпителиальных клеток кишечника. Имеется 4 пары жгутиков. В области присоски справа и слева лежат два ядра. Тело сильно сплющено сверху вниз. Чаще всего лямблии встречаются у детей, реже — у взрослых, вызывая кишечные расстройства. Во внешнюю среду лямблии попадают в состоянии цист, которыми человек и заражается. Лямблии найдены и у животных, но заразиться от них человек не может, так как у каждого хозяина выявлен свой, строго специфический вид паразита. Нередко заражение ими проходит без каких-либо болезненных симптомов. Вместе с тем известны многочисленные случаи, когда заражение лямблиями сопровождалось кишечными расстройствами. Они могут встречаться в виде столь плотных популяций, что блокируют поступление питательных веществ в организм хозяина.

Представитель типа Полимастигота - *Trichomonas hominis* паразитирует в толстом кишечнике человека. В длину достигает до 15 мкм, тело грушевидной формы, на переднем конце снабжено четырьмя жгутиками. Три из них направлены вперед, а один назад и прикреплен к краю ундулирующей мембраны. Внутри клетки проходит аксостиль. Он представляет собой опорную эластичную нить, которая является внутренним скелетом простейшего. Наличие его свойственно и многим другим паразитическим жгутиконосцам. Одно ядро помещается на переднем конце тела. Ядро одно, находится в передней части. Патогенное значение этого вида до сих пор не выяснено.

Другой вид трихомонад — *Trichomonas vaginalis* — обитает в мо-

чеполовой системе человека (во влагалище у женщин, в уретре и простате у мужчин), вызывая заболевание трихомоноз, передающееся половым путем. При хроническом течении болезни следствием может явиться половое бессилие (импотенция) у мужчин и бесплодие у женщин.

Два другие вида — *Trichomonas foetus* и *Trichomonas suis* — паразитируют в половых органах крупного рогатого скота и свиней, вызывая аборт и бесплодие.

## Глава 2. УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ САРКОДОВЫХ

К саркодовым относятся простейшие, в течение всего жизненного цикла или большей его части обладающие органоидами движения — псевдоподиями. Саркодовые включают более 11 000 видов - обитателей моря и пресных водоемов. Некоторые саркодовые приспособились к обитанию в почве и в моховых подушках торфяных болот и лесов. Паразитические формы относительно редки, не превышают 1,3% от свободноживущих.

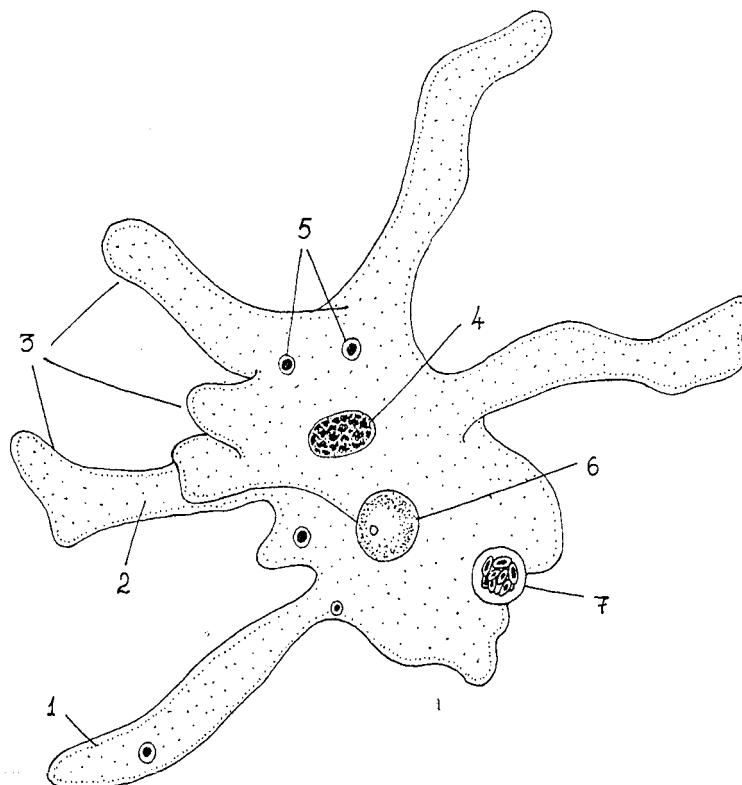
Среди саркодовых в этом учебнике мы рассмотрим два типа: тип Корненожки, тип Фораминиферы (*Foraminifera*).

**Тип Корненожки (*Rhizopoda*).** Типичным представителем является амeba протей (*Amoeba proteus*) – обитатель пресных вод, небольших прудов, канав с илистым дном. Это одна из крупных свободноживущих амeb, с размером тела до 0,5 мм (рис. 4). Она постоянно образует несколько длинных псевдоподий. Псевдоподии все время меняют форму, часть их втягивается внутрь, часть, напротив, удлиняется, иногда разветвляется. Тело амebы как бы перетекает в псевдоподии, которые в нескольких точках прикрепляются к субстрату, и благодаря этому амeba двигается. Псевдоподии служат не только для движения, но и для заглатывания пищи: наталкивается на какую-либо органическую частицу (водоросль, мелкое простейшее и т. п.), она «обтекает» ее со всех сторон и включает внутрь цитоплазмы вместе с небольшим количеством жидкости (по типу фагоцитоза). Таким образом, в цитоплазме образуются пузырьки с пищевыми включениями, которые называют пищевыми вакуолями. В них происходит переваривание пищи (внутриклеточное пищеварение), и такую вакуоль называют пищеварительной. Непереваренные остатки пищи через некоторое время выбрасываются наружу. Место приема пищи и место, в котором происходит удаление переваренных частиц, у амeb не связано с определенной частью тела.

Вся цитоплазма амebы подразделена на два слоя: наружный, светлый, вязкий, всегда лишенный пищеварительных вакуолей (эктоплазма); внутренний, зернистый, жидкий, несущий многочисленные пищевые включения (эндоплазма). В состав псевдоподий входят оба слоя цитоплазмы.

Снаружи тело амebы покрыто тончайшей эластической мембраной (толщиной менее 1 мкм), называемой плазмоллемой. Она проницаема для газов и воды и непроницаема для большинства органических соединений,

обладающих крупными молекулами, а также многих неорганических соединений. Плазмолемма играет важную роль в регуляции проникновения в клетку веществ и выхода их в окружающую среду.



*Рис. 4.* Амеба протей (по Б.А. Кузнецову):

1 – эктоплазма; 2 – эндоплазма; 3 – псевдоподии; 4 – ядро;  
5 – пищеварительная вакуоль; 6 – сократительная вакуоль; 7 – захват пищи

Концентрация растворенных органических и неорганических веществ в теле амебы выше, чем в окружающей среде, поэтому в силу законов осмоса вода проникает в цитоплазму амебы. Если бы вода не выводилась из тела животного, то амеба лопнула бы от излишка постоянно проникающей в цитоплазму воды. Функцию регуляции осмотического давления выполняет периодически возникающий органоид в виде светлого пузырька - *сократительная вакуоль*. Достигнув определенного размера, сократительная вакуоль подходит ближе к плазмалемме и через разрыв последней выпускает свое содержимое во внешнюю среду. У большинства морских амеб сократительные вакуоли отсутствуют, т.к. внутриклеточное осмотическое давление меньше или равно по сравнению с давлением окружающей среды (морские амебы). Кроме осморегулирующей, сократительная вакуоль выполняет еще выделительную и дыхательную функции. Первая заключается в выведении вместе с избытком воды продуктов обмена веществ. Дыхательная функция связана с поступлением вместе с водой растворенного кислорода и удалением из клетки углекислого газа.

Как и во всякой эукариотической клетке, в теле амебы есть ядро. У нее оно довольно крупное, расположено в эндоплазме, примерно в центре тела.

Размножаются амёбы обычным делением надвое в свободноподвижном состоянии. При обильном питании и температуре 20-24 °С амёба делится один раз в течение 1 — 2 суток.

При действии неблагоприятных факторов внешней среды (изменение рН, температуры, солёности и др.) амёба втягивает псевдоподии, округляется, эктоплазма начинает выделять тонкую, но прозрачную оболочку, затвердевающую в воде — *цисту*. Химический анализ стенок цист показал, что наиболее распространёнными материалами для постройки цист являются: хитин, целлюлоза и соединения кремния. Растворение стенок цисты является следствием действия специальных ферментов.

В кишечнике человека и домашних животных обитает множество видов амёб. Часть из них не причиняют вреда хозяевам, так как являются их квартирантами (комменсалами). К таким безвредным сожителям человека относится *Entamoeba coli*, питающаяся содержимым кишечника и обитающими в нём бактериями.

Среди саркодовых встречаются и паразитические формы. В толстом кишечнике человека обитает несколько видов паразитических амёб, из которых один - *дизентерийная амёба (Entamoeba histolytica)* при наличии патологических процессов в кишечнике может вызвать тяжелое заболевание — амёбиаз, или кровавый понос. Дизентерийные амёбы достигают размера 20 - 30 мкм, эктоплазма и эндоплазма у них четко разграничены, псевдоподии короткие, широкие и немногочисленные. Заболевание регистрируется не часто и приурочено к тропическим регионам, тогда как в умеренном поясе известно только паразитительство (возбудитель присутствует в организме, но заболевания не вызывает). Известны две формы существования дизентерийной амёбы — просветная или непаразитическая (комменсальная) и тканевая. Первая имеет меньшие размеры и обитает в просвете кишечника, питается бактериями. При некоторых условиях, например, наличии патологических процессов в кишечнике, просветная форма внедряется в стенку кишечника, нарушая ее целостность и начинает заглатывать эритроциты. Здесь амёбы превращаются в паразитическую, или тканевую, форму. Они увеличиваются в размерах до 20—60 мкм, начинают питаться тканями хозяина и эритроцитами, что приводит к образованию характерных кратерообразных язв на стенках толстых кишок. При этом амёбы интенсивно размножаются и проникают в кровеносные сосуды. Током крови дизентерийные амёбы могут быть занесены в другие органы: печень, мозг, легкие и т. д. Здесь возникают местные очаги размножения амёб, вызывающие образование нарывов, или абсцессов. Если не прибегать к лечению, то амёбиаз переходит в хроническую форму и, вызывая тяжелое истощение и обезвоживание организма, может привести к смертельному исходу. Заражение дизентерийными амёбами происходит путем попадания в организм человека цист, которые амёбы образуют в нижнем отделе толстого кишечника. После инцистирования ядро амёбы дважды делится и образуются четырехъядерные цисты, которые и попадают во внешнюю среду, сохраняя жизнеспособность до трех месяцев. В распространении амёбиаза участвуют мухи, тараканы и другие членистоногие. Попадая вместе с водой и пищей



(алиментарным путем) в кишечник человека, амеба эксцистируется, происходит деление цитоплазмы, в результате чего образуются четыре одноядерные амебы, которые путем митотического деления дают начало новым особям.

*Entamoeba polecki* и *Entamoeba deblickei* паразитируют в толстом отделе кишечника свиней, вызывая тяжело протекающее заболевание под названием «амебная дизентерия свиней». Чаще всего болеет молодняк. Эти амебы являются сравнительно крупными (6-18 мкм) малоподвижными паразитами округлой формы. Эктоплазма и эндоплазма хорошо различимы, ядро сферической формы, величиной от 2 до 5 мкм. Различают вегетативную (подвижную) и инцистированную (неподвижную) формы энтамеб.

Кроме амебы протей, в пресных водах встречаются корненожки с органическим или дополнительно инкрустированным минеральными частицами скелетом. Часть тела этих корненожек заключена внутри раковинки, играющей роль защитного образования. В раковинке есть отверстие (устье), через которое наружу выдаются псевдоподии.

У *арцеллы* (*Arcella*) раковинка имеет форму блюдечка (рис. 6). Устье арцеллы расположено в центре. Раковинка, часто желтоватой окраски, состоит из органического вещества, напоминающего по консистенции рог. Выделяется она веществом цитоплазмы подобно тому, как выделяется оболочка цисты.

У *диффлюгии* (*Diffugia*) раковинка чаще грушевидная (рис. 5). Она состоит из песчинок — мелких посторонних частичек, заглоченных, а затем отложенных на поверхности тела.

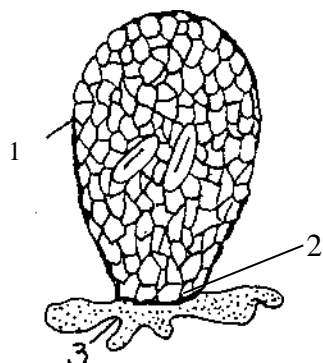


Рис. 5. Диффлюгия (по В.Ф. Натали):

- 1 – стенка раковины, инкрустированная песчинками; 2 – устье раковины;
- 3 – псевдоподии

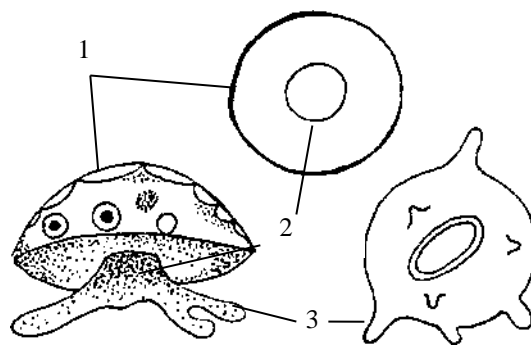


Рис. 6. Арцелла (по В.Ф. Натали):

- 1 – стенка раковины; 2 – устье раковины (вид сверху); 3 – псевдоподии

У *эуглифы* (*Euglypha*) раковинка башневидная, но, в отличие от диффлюгии, она слагается из кремневых пластиночек правильной овальной формы. Эти пластиночки образуются в толще цитоплазмы корненожек, а затем выделяются на поверхность.

Размеры раковинных корненожек невелики. Обычно они варьируют в пределах 50—150 мкм.

Питание и передвижение раковинных корненожек аналогично таковым

процессам у голых амёб.

В связи с наличием раковины несколько видоизменяется, по сравнению с амёбами, способ бесполого размножения — деления. Процесс деления раковинных корненожек связан с развитием новой раковины: в начале половина цитоплазмы выступает из устья, вокруг этой части образуется новая раковинка. Одновременно с этим процессом делится ядро и одно из ядер переходит в дочернюю особь. На этой стадии обе особи оказываются еще связанными друг с другом мостиком цитоплазмы и обе раковинки (старая и вновь образовавшаяся) направлены одна к другой устьями. Вскоре после этого цитоплазматический мостик между особями утончается, перешнуровывается и обе корненожки переходят к самостоятельному существованию.

**Тип Фораминиферы (Foraminifera).** Самыми распространенными обитатели моря являются представители типа Фораминифер, которых в составе современной морской фауны известно свыше 4000 видов.

Подобно раковинным корненожкам, все фораминиферы имеют раковину. Она может быть двух типов: у одного типа раковины состоят из песчинок (агглютинированные). Такие фораминиферы заглатывают посторонние частицы, а затем выделяют их на поверхности тела, где они закрепляются в тонком наружном кожистом слое цитоплазмы (представители родов *Nuerammia*, *Astorluza* с размером тела до 2—3 см.; у второго типа раковины состоят из карбоната кальция ( $\text{CaCO}_3$ ).

Эти раковины выделяются цитоплазмой корненожек, которые обладают замечательной особенностью концентрировать в своем теле кальций, содержащийся в морской воде в небольших количествах. Размеры известковых раковин разных видов фораминифер могут варьировать от 20 мкм до 5 см.

Среди известковых раковин фораминифер можно различить две группы. Однокамерные фораминиферы имеют одну полость внутри раковины, которая сообщается с наружной средой устьем. Форма однокамерных раковин разнообразна: напоминает бутылочку с длинным горлышком, спирально закрученная раковина и т.д.

У многокамерных - внутренняя полость раковины поделена перегородками на ряд камер, число которых может достигать несколько десятков и сотен. Перегородки между камерами не сплошные, в них имеются отверстия, благодаря чему протоплазматическое тело корненожки не расчленено на части, а представляет собой единое целое. Стенки раковинок не у всех, но у

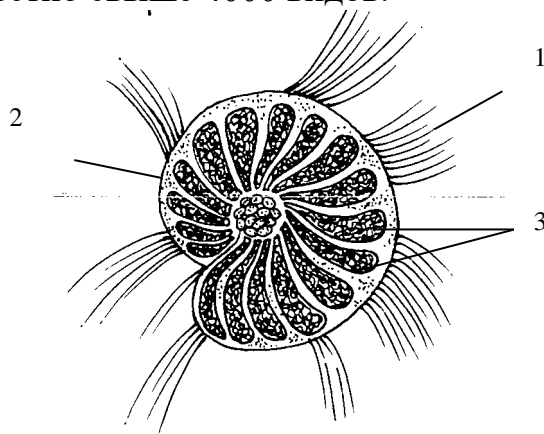


Рис. 7. Полистомелла  
(по В.Ф. Натали):

1 – ризоподии; 2 – раковина; 3- камеры раковины

многих фораминифер пронизаны мельчайшими порами, которые служат для выхода наружу псевдоподии. Камеры могут быть расположены в один прямой ряд, иногда же их расположение двурядное, но *наиболее широко* распространена спиральная форма раковины, когда отдельные камеры расположены по спирали, причем по мере приближения к камере, несущей устье, размеры их возрастают. Биологическое значение столь сложного строения многокамерных раковинок корненожек заключается в том, что многокамерные раковинки по сравнению с однокамерными обладают гораздо большей прочностью. Основное биологическое значение раковинки — защита мягкого протоплазматического тела корненожки.

Внутренняя полость раковины заполнена цитоплазмой. Внутри раковинки помещается и ядерный аппарат. Ядер может быть одно или несколько. Из раковинки через устье наружу выдаются многочисленные очень длинные и тонкие псевдоподии, ветвящиеся и анастомозирующие между собой. Эти особые свойственные фораминиферам ложные ножки называют ризоподиями. Последние образуют вокруг раковинки тончайшую ловчую сеть, в которую попадают мелкие организмы, служащие фораминиферам пищей, ее общий диаметр обычно значительно превосходит диаметр раковинки (рис. 7).

Вдоль ризоподии в центростремительном (к раковине) и центробежном (от раковины) направлениях довольно быстро текут токи цитоплазмы. По двум сторонам тонкой ризоподии цитоплазма как бы струится в противоположных направлениях. Ризоподии являются органоидами движения и захвата пищи. К ризоподиям «прилипают» различные мелкие пищевые частицы, очень часто это бывают одноклеточные водоросли. Переваривание их может происходить двояко. Если частичка мала, она постепенно как бы «скользит» по поверхности ризоподии и через устье втягивается внутрь раковинки, где и происходит переваривание. Если пищевая частица велика и не может быть втянута внутрь раковины через устье, то переваривание происходит вне раковинки.

Одним из примеров размножения фораминифер является чередование двух разных форм: бесполого и полового.

Бесполое размножение фораминиферы, обладающей маленькой зародышевой камерой в центре спирали (микросферическое поколение) начинается с того, что ядро последовательно несколько раз делится, в результате чего образуется множество небольшого размера ядер (обычно несколько десятков, иногда свыше сотни). Затем вокруг каждого ядра обособляется участок цитоплазмы и все протоплазматическое тело корненожки распадается на множество (по числу ядер) одноядерных амебообразных зародышей, которые выходят через устье наружу. Сразу же вокруг амебовидного зародыша выделяется тонкая известковая раковинка, которая и является первой (эмбриональной) камерой будущей многокамерной раковины. В последующем к этой первой камере начинают добавляться следующие, пока раковина не достигнет характерных для данного вида размеров.

В результате бесполого размножения получается раковинка,

эмбриональная камера которой значительно крупнее, чем у той особи, которая приступала к бесполому размножению. В результате бесполого размножения получаются особи макросферического поколения, которые существенно отличаются от дающего им начало микросферического.

Как и при бесполом размножении, половой процесс начинается с деления ядра. Количество образующихся при этом ядер значительно больше, чем при бесполом размножении. Вокруг каждого ядра обособляется небольшой участок цитоплазмы, и таким путем формируется огромное количество (тысячи) одноядерных клеток, снабженных двумя жгутиками, активно плавающих и являющихся половыми клетками (гаметами). Сливаясь попарно (половой процесс) они образуют зиготу - начало новому микросферическому поколению фораминиферы. Вокруг зиготы сразу же после ее образования выделяется известковая раковина — первая (эмбриональная) камера. Затем - процесс развития и роста раковины, сопровождающийся увеличением числа камер. Раковина получается микросферической потому, что размер зиготы, выделяющей эмбриональную камеру, во много раз меньше одноядерных амебовидных зародышей, образующихся при бесполом размножении. В дальнейшем микросферическое поколение приступит к бесполому размножению.

*Главные особенности размножения фораминифер:*

1) чередование полового и бесполого размножения, называемого метагенезом, и связанное с ним чередование макросферического и микросферического поколений;

2) отсутствие дифференциации половых клеток на мужские и женские;

3) формирование гаплоидного набора хромосом при бесполом размножении у макросферического поколения, тогда как при половом размножении микросферическое поколение имеет диплоидный набор хромосом (единственный пример гетерофазного чередования поколений в животном мире).

### Глава 3. Тип Переднекомплексные (Apicomplexa)

Тип Переднекомплексные включает простейших, ведущих исключительно паразитический образ жизни и вызывающих тяжелые болезни домашних животных и человека, в силу чего имеют большое практическое значение. Их насчитывается около 4800 видов.

В связи с паразитическим образом жизни организация споровиков претерпела значительное упрощение, которое особенно сильно выражено у внутриклеточных паразитов. Исчезли органеллы захвата и приема пищи, пищеварительные и сократительные вакуоли, органеллы активного передвижения (за исключением жгутиков у мужских гамет). Дыхание происходит за счет ферментативного расщепления гликогена, который служит у них основным резервным веществом. У некоторых споровиков наблюдается смена хозяев в жизненном цикле.

Молодые фазы развития апикомплекс — зоиты (мерозоиты, спорозоиты), выполняющие функцию проникновения в клетки хозяина,

имеют сложное и специфическое для типа строение. Подобные фазы развития не имеют аналогов у других типов простейших. Зоиты обладают особым апикальным комплексом органелл на переднем конце клетки. Отсюда название типа — Переднекомплексные (Apicomplexa).

Зоит представляет узкую клетку с крупным ядром, покрытую сложной оболочкой, которая состоит из плазматической мембраны (плазмолеммы) и внутреннего мембранного комплекса. Наружная мембрана непрерывная, а две внутренние прерываются на заостренном переднем конце клетки и в области микропоры. Под мембранами располагается слой продольных микротрубочек, образующих опорный остов клетки. На переднем, заднем концах клетки и в области микропоры этот слой микротрубочек не замкнут. Специфичен апикальный комплекс органелл проникновения. На переднем конце зоита располагается упругая спираль из фибрилл — коноид и два или более узких мешковидных образования — роптрии. В момент проникновения зоита в клетку хозяина коноид оказывает механическое воздействие на стенку клетки, а из роптрии изливается содержимое с растворяющим действием. Вокруг роптрии располагаются извивающиеся тяжи микронемы, функция которых еще не выяснена. Предполагается, что в них, как и в роптриях, вырабатываются вещества, способствующие проникновению зоита в клетку. У некоторых видов в апикальном комплексе имеются полярные кольца.

В цикле развития этих животных наблюдается чередование бесполого (мерогонии или шизогонии), полового размножения (гаметогонии) и образования спор (спорогонии). Образующаяся спора служит для расселения паразита во внешней среде при переходе от одного хозяина к другому.

Для представителей этого типа характерно отсутствие органоидов передвижения, перистомы и пищеварительных вакуолей. Развитие этих паразитов может происходить в одном или нескольких хозяевах. Переднекомплексные паразитируют у представителей почти всех классов многоклеточных животных.

Тип Переднекомплексные (Apicomplexa) подразделяют на два класса: класс Перкинсеи (Perkinsea) со слабо выраженным апикальным комплексом и отсутствием полового процесса и класс Споровики (Sporozoa) — с совершенным апикальным комплексом и наличием полового процесса. Мы остановимся на изучении лишь основного центрального класса этого типа — споровиков, к которым относится множество опасных паразитов человека и животных.

## 2.1. Класс Споровики (Sporozoa)

Класс Споровики (Sporozoa) включает отряды: грегарины (Gregarinida) и кокцидии (Coccidia).

Представители **отряда Грегарины (Gregarinida)** - паразиты беспозвоночных животных. Известно более 500 видов грегаринов. Среди них встречаются крупные виды размером до 16 мм и мелкие внутриклеточные па-

разиты (10—15 мкм).

В жизненном цикле грегарин своеобразен процесс полового размножения, при котором два гамонта соединяются в сизигий, а затем покрываются общей оболочкой, образуя цисту. Бесполое размножение — шизогония - может отсутствовать. Хозяевами грегарин в основном являются насекомые, а также черви, реже - водные моллюски, иглокожие. Тело грегарин состоит из трех отделов: эпимерита, протомерита и дейтомерита. Эпимерит служит для прикрепления к стенке кишки и нередко снабжен крючьями. Прото- и дейтомерит разделены между собой слоем прозрачной эктоплазмы. В дейтомерите расположено ядро. Эндоплазма грегарин перегружена зернами парагликогена — запасного энергетического материала. Грегарины характеризуются анаэробным, т. е. бескислородным, дыханием, при котором парагликоген расщепляется на более простые вещества с выделением энергии, необходимой для обменных процессов. Тело грегарин, обитающих в гонадах и других внутренних органах, не подразделяется на отделы и имеет червеобразную или сферическую форму. Пелликула грегарин плотная, что определяет их относительно постоянную форму тела. Под пелликулой у некоторых грегарин обнаружены кольцевые и продольные мионемы — сократительные волоконца. Их сокращение обеспечивает способность к медленному движению в плотной жидкости. Движению грегарин может также способствовать ундуляция пелликулы. Питаются грегарины сапрофитно, впитывая органические вещества всей поверхностью клетки.

Представители **отряда Кокцидии (Coccidia)** - внутриклеточные паразиты, в основном позвоночных и редко беспозвоночных животных. Всего известно более 400 видов этого подкласса. Клетка кокцидий округлая, недифференцированная на отделы, как у грегарин. Это в основном очень мелкие формы, размеры которых достигают всего нескольких микрометров. Отряд включает несколько подотрядов: подотряд Эймерии (*Eimeriina*), подотряд Кровяные споровики (*Haemosporina*), подотряд Пироплазмы (*Piroplasma*).

Представители **подотряда Эймерий (Eimeriina)** паразитируют только у позвоночных животных, преимущественно у млекопитающих и птиц. Заболевания, вызываемые эймериями, называются эймериозами. Эймериозам подвержены главным образом молодые животные. От них наиболее часто страдают куры, кролики, овцы, телята, поросята. Эймерии паразитируют в клетках стенок кишечника и вызывают кровавый понос, изнуряющий организм хозяина.

Рассмотрим жизненный цикл эймериид на примере *Eimeria magna* — возбудителя эймериоза у кроликов (рис. 8). В кишечник кролика из внешней среды алиментарным путем (т.е. с кормом, водой) попадают зрелые ооцисты, каждая из которых содержит 4 споры с двумя спорозоидами в каждой споре. Спорозоиды — маленькие (8 мкм), веретеновидной формы клетки с одним ядром. Оболочки ооцисты и спор под действием ферментов разрушаются, и спорозоиды внедряются в эпителиальные клетки кишечника. Там они растут и размножаются бесполом путем — мерогонией (шизо-

гонией). Из одного спорозоида образуется многоядерная клетка — меронт (шизонт). Стенки клетки не выдерживают давления растущего меронта и разрываются. Вокруг каждого ядра меронта обособляется участок цитоплазмы, и он распадается на мелкие веретеновидные клетки, имеющие по одному ядру. Эти клетки называются мерозоидами. Они вновь внедряются в эпителиальные клетки кишечника и дают начало второму поколению меронтов. Часть вышедших из клеток мерозоидов вновь приступает к мерогонии, а часть дает начало гаметам. Наступает процесс полового размножения — гаметогонии. Часть мерозоидов не делится, а растет, обогащаясь питательными веществами (макрога-метоциты). В результате их созревания образуются женские половые клетки — макрогаметы. Другая часть мерозоидов также растет, но ядра у них энергично делятся, формируя множество мелких клеток — микрогаметоцитов. После созревания они образуют мужские половые клетки — микрогаметы. Каждая микрогамета снабжена двумя жгутиками, благодаря чему способна к активным движениям. Микрогаметы сливаются с макрогаметами, образовавшаяся зигота выделяет прочную двухслойную оболочку и превращается в незрелую ооцисту. На этом процесс гаметогонии заканчивается и начинается спорогония — образование спор со спорозоидами внутри ооцисты. Незрелые ооцисты выводятся с фекалиями наружу, где и происходит спорогония. Внутри ооцисты ядро делится (у эймерий 2 раза), цитоплазма обособляется вокруг каждого из ядер и формируются 4 споробласта. Они выделяют оболочки и превращаются в спороцисты. Внутри каждой спороцисты образуются по 2 спорозоида. Достигнув этой стадии спороциста становится зрелой, или инвазионной (способной вызвать заболевание у кролика при попадании в его организм). На этом спорогония заканчивается. Таким образом, внутри тела хозяина происходят два процесса: мерогония (бесполое размножение) и гаметогония (половое размножение), а во внешней среде — спорогония (образование и созревание спор).

Биологическое значение мерогонии заключается в увеличении числа особей паразита в теле хозяина. Благодаря гаметогонии образуется стадия паразита (ооциста), способная к расселению. Спорогония делает возможным заражение хозяина и защищает паразита от факторов внешней среды.

Эймерии являются видоспецифическими паразитами. Например, эймерии, паразитирующие у кролика, локализуются, в зависимости от вида, в разных участках кишечника. Эймерии кролика не могут вызвать заболевание у зайца, и наоборот. К ним относятся эймериозы, токсоплазмоз, саркоцистоз, криптоспоридиоз и др. Борьба с эймериозами домашних животных — важная задача ветеринарной медицины. Она базируется на проведении лечебных и профилактических мероприятий.

Представители **подотряда Кровяных споровиков (Haemosporina)** приспособились к паразитированию в крови позвоночных животных. Гемоспоридии являются типичными внутриклеточными паразитами, локализуясь в кровяных клетках. Кровяные споровики имеют важное медицинское значение, т.к. к ним относятся около 10 видов возбудителей малярии человека. Рассмотрим жизненный цикл малярийного плазмодия

(*Plasmodium malariae*) (рис. 9).

Отличительными особенностями цикла развития малярийного плазмодия от такового эймерий состоит в том, что здесь совершенно выпадают стадии развития паразита во внешней среде. Мерогония происходит в теле человека, а гаметогония и спорогония — в теле комара рода Анофелес (*Anopheles*). Кроме того, у малярийного плазмодия отсутствуют защитные оболочки ооцист и спор. Спорозоиты проникают в кровь человека при укусе его заражённым комаром. Спорозоит имеет вид одноядерной клетки веретеновидной формы, длиной 15 мкм и шириной 1 мкм. С током крови спорозоиты попадают в печень, внедряются в ее клетки и превращаются в шизонтов.

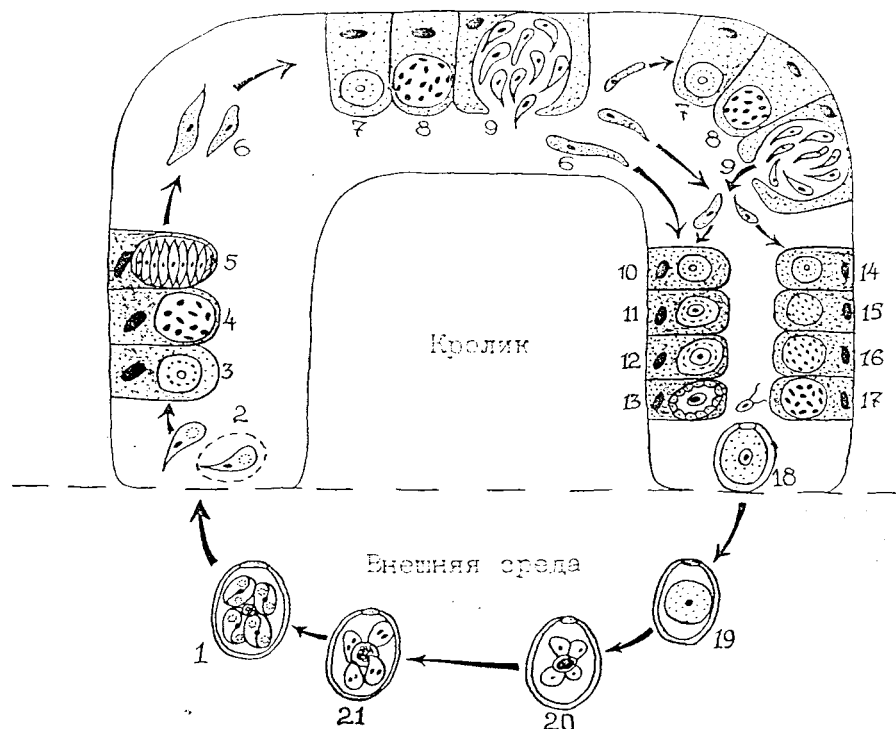


Рис. 8. Схема жизненного цикла эймерий (по Е.И. Лукину):

1 – зрелая ооциста с 4 спорами и 2 спорозоитами в споре; 2 – спорозоиты, вышедшие из споры в кишечнике кролика; 3-5 – рост меронта (шизонта); 6 – распад мерозонта (шизонта) на мерозоиты; 7-9 – повторное образование и рост меронта (шизонта); 10-12 – образование макрогаметоцита; 13 – формирование макрогаметы; 14-16 – образование микрогаметоцита; 17 – формирование микрогаметы; 18 – образование ооцисты (зиготы); 19-21 – процесс созревания ооцисты

Последние распадаются на большое количество мерозоитов, опять внедряющихся в печеночные клетки с последующим повторением процесса мерогонии. Затем часть мерозоитов внедряется в эритроциты крови, где образуют меронты меньших размеров, чем в клетках печени. По завершении мерогонии оболочка эритроцита лопается и мерозоиты выходят в плазму крови. Мерогония у малярийного плазмодия происходит каждые 72 часа.



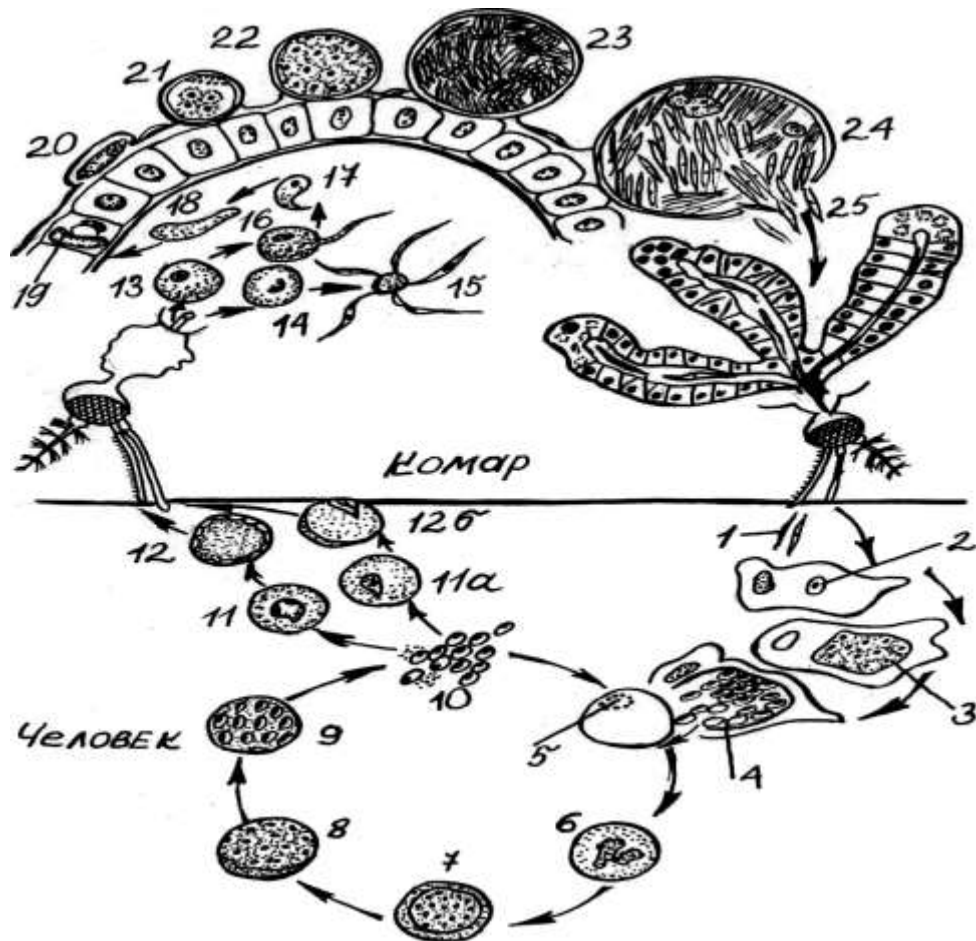


Рис. 9. Цикл развития малярийного плазмодия (по Е.И. Лукину):

1, 2 – спорозоиты, проникающие в клетки кровеносных сосудов печени человека; 3, 4 – мерогония (шизогония) (образование мерозоитов); 5 – проникновение мерозоита в эритроцит; 6 – 9 – рост мерозоита и мерогония (шизогония); 10 – выход мерозоитов из эритроцита (далее эритроцитарный цикл повторяется); 11, 12 – развитие макрогаметоцита; 11а, 12а – развитие микрогаметоцита; 13 – макрогамета; 14 – микрогаметоцит; 15 – образование микрогамет; 16 – копуляция гамет; 17 – зигота; 18 – оокинета; 19 – проникновение оокинеты через стенку желудка комара; 20 – превращение оокинеты в ооцисту; 21–23 – рост ооцисты с образованием спорозоитов; 24 – выход спорозоитов из ооцисты в гемолимфу комара; 25 – спорозоиты, проникшие в слюнные железы комара.

С момента ее завершения у человека появляются характерные клинические симптомы: повышение температуры, озноб. Проявление этих симптомов связано с действием токсинов паразита. Пройдя несколько циклов мерогонии, мерозоиты в эритроцитах превращаются в макро- и микрогаметоциты (начало процесса гаметогонии). Для своего дальнейшего развития они должны попасть в кишечник комара рода анофелес, что и происходит при сосании им крови у больного малярией человека. Каждый микрогаметоцит в желудке комара дает начало 4 - 8 нитевидным подвижным микрогаметам. Макрогаметоциты, созревая, превращаются в макрогаметы.

Слияние гамет происходит в просвете желудка комара. Зигота (называется оокинетой) прободает стенку желудка и закрепляется на его

наружной стороне, превращаясь в ооцисту. Внутри нее происходит многократное деление ядра и увеличение объема ооцисты в сотни раз. Одна ооциста содержит до 10 тысяч спорозоитов. Созревшая ооциста лопается и спорозоиты попадают в полость тела комара, а оттуда, самостоятельно передвигаясь — в слюнные железы. Анофелесы со спорозоитами малярийного плазмодия в слюнных железах являются источниками заражения человека. Чем выше температура, тем быстрее происходит развитие паразитов в теле комара.

Малярия преимущественно распространена в теплых странах с влажным климатом, т.к. для развития комаров анофелесов необходимы мелкие стоячие водоёмы. Известны 4 вида малярийных плазмодиев: *Plasmodium vivax*, *P. malariae*, *P. falciparum*, *P. ovale* — вызывающие разные формы малярии у людей. *P. vivax* — возбудитель трехдневной лихорадки, приступы которой повторяются через 48ч; *P. malariae* вызывает четырехдневную лихорадку с приступами через 72ч; *P. falciparum* — возбудитель наиболее тяжелой, тропической малярии, приступы которой нерегулярны (каждые 24—48ч) и наиболее продолжительны; *P. ovale* — возбудитель лихорадки (приступы через 48ч) — встречается редко в тропиках Африки и Азии, но возможен завоз его в умеренные широты. Малярия — одна из самых распространенных тяжелых болезней человека. В тяжелых случаях больной теряет сознание. Лихорадочное состояние держится в течение нескольких часов и заканчивается обильным потом, резким падением температуры и чрезвычайной слабостью.

Борьба с заболеванием сводится к двум основным путям: лечению больных людей специальными лекарственными средствами (акрихин, хинин, плазмоцид и др.) и уничтожению переносчиков (химические средства борьбы с личинками комаров, заселение водоемов рыбками гамбузиями, питающихся личинками анофелесов). В настоящее время малярия регистрируется в Индии, экваториальной Африке, субтропиках и тропиках Южной Америки.

## Глава 4. Тип Инфузории (Ciliophora, или Infusoria)

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

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

К типу Инфузории (Ciliophora) относятся простейшие, снабженные многочисленными ресничками. Реснички короче и тоньше жгутиков. По данным электронной микроскопии структура ресничек очень сходна со строением жгутиков. Реснички могут склеиваться в пучки — цирры, в пластинки — мембранеллы, или мембраны. Особо сложный ресничный

аппарат расположен около клеточного рта. В зависимости от образа жизни инфузорий их форма тела и адаптации ресничного аппарата сильно варьируют. Инфузории имеют постоянную форму тела благодаря наличию плотной пелликулы и скелетных элементов, образующих кортекс. Организация инфузорий достигает наибольшей сложности среди простейших, т.к. у них имеются скелетные элементы, сложный предротовой аппарат (перистом) и дифференцированные органоиды передвижения (реснички, мембранеллы, щетинки и др.). Ядерный аппарат представлен ядрами двух типов: большим ядром (макронуклеусом) и малым ядром (микронуклеусом). Микронуклеус служит половым, или генеративным, ядром, играющим основную роль в половом процессе. Макронуклеус — соматическое, или вегетативное, ядро, регулирующее все жизненные процессы инфузорий, кроме полового процесса. Бесполое размножение у инфузорий сменяется сложным половым процессом — конъюгацией. Среди инфузорий встречаются как свободноживущие, так и паразитические виды. Инфузории разделяются на два класса: 1. Ресничные инфузории (Ciliata); 2. Сосущие инфузории (Suctoria). Представители ресничных инфузорий обладают ресничками на протяжении всех фаз развития, а сосущие — лишены ресничек на большей части жизненного цикла, и только на ранних фазах развития дочерняя клетка — «бродяжка» снабжена ресничками.

### 3.1. Класс Ресничные Инфузории (Ciliata)

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

Свое название это животное получило в связи со сходством своей формы с дамской туфелькой (рис. 10). Длина парамеций составляет около 0,2 мм. Снаружи тело туфельки покрыто эластичной двойной мембраной — *пелликулой*. Цитоплазма делится на два слоя: наружный — *эктоплазму*, и внутренний — *эндоплазму*. В состав эктоплазмы входит сложная сеть скелетных элементов, получивших название *кортекса*. В нем закрепляются органоиды передвижения инфузорий — *реснички*. В эктоплазме заметны небольшие палочковидные образования, расположенные перпендикулярно к поверхности пелликулы. Эти образования называются *трихоцистами* и выполняют функции защиты и нападения. При раздражении трихоцисты выбрасываются через особые каналцы наружу в виде тончайшей струйки жидкости, застывающей в воде тонкой упругой нитью, поражающей нападающего на инфузорию хищника. Выстреливание множества трихоцист способно поразить врага из микромира, оказывая парализующее действие. Трихоцисты могут также реагировать на изменение химических и физических свойств среды обитания (повышение температуры, солёности и т.д.). Трихоцисты представляют собой мощную защиту. Они располагаются

между ресничками так, что число трихоцист приблизительно соответствует числу ресничек. На месте использованных («выстреленных») трихоцист в эктоплазме туфельки развиваются новые. В средней части брюшной поверхности туфельки заметна глубокая впадина — *предротовая воронка*, или *перистом*. По стенкам перистома, так же как и по поверхности тела, расположены реснички. Они развиты здесь гораздо более мощно, чем на всей остальной поверхности тела. Эти тесно расположенные реснички собраны в две группы. Функция этих особо дифференцированных ресничек связана не с движением, а с питанием. В передней и задней частях клетки располагается по одной *сократительной вакуоли*. Каждая вакуоль имеет *центральный резервуар* и систему *круговых приводящих каналов* (5-7). Вначале продукты диссимилиации поступают в приводящие каналы, а оттуда — в центральный резервуар. По мере наполнения он изливает свое содержимое во внешнюю среду. Частота пульсации сократительной вакуоли зависит от температуры и осмотического давления (при комнатной температуре весь цикл длится 10-15 секунд). У морских и паразитических инфузорий темп пульсации сократительных вакуолей обычно значительно ниже, чем у пресноводных. За 30-45 мин. у туфельки через сократительные вакуоли выводится объем жидкости, равный объему тела инфузории.

Для инфузорий характерен ядерный дуализм. Макро- и микронуклеус располагаются у парамеции на уровне перистома. Микронуклеус отличается от макронуклеуса не только размером, но и числом хромосом. В то время как микронуклеус обладает диплоидным набором хромосом, макронуклеус полиплоиден, т. е. набор хромосом повторен у него много раз. Так, у туфельки *Paramecium caudatum* макронуклеус является 80-плоидным (по другим данным, 160 - плоидным), а у близкого вида *P. aurelia* — 1000 - плоидным. У некоторых инфузорий степень плоидности может достигать до 10—15 тыс. У инфузории туфельки имеется один макронуклеус и один микронуклеус. У других инфузорий может быть по несколько макро и микронуклеусов. Пищей для инфузории-туфельки являются бактерии и взвешенные в воде

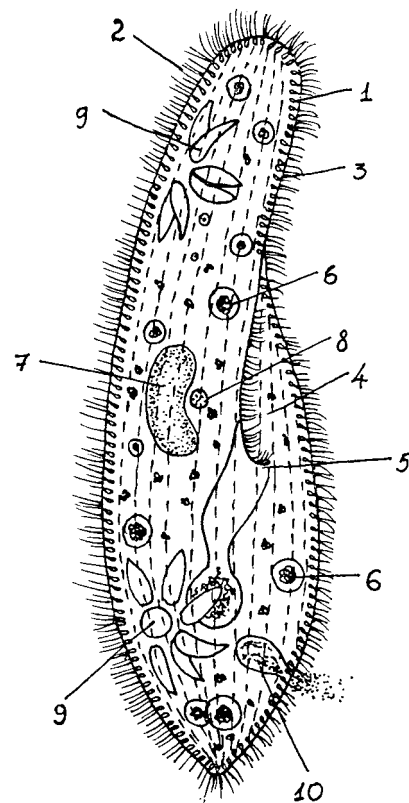


Рис. 10. Инфузория туфелька (по Е.И. Лукину):

1 — пелликула; 2 — реснички; 3 — трихоцисты; 4 — предротовая воронка; 5 — клеточный рот; 6 — пищеварительные вакуоли; 7 — большое ядро (макронуклеус); 8 — малое ядро (микронуклеус); 9 — сократительные вакуоли; 10 — порошица

органические частицы.

Перистомальные реснички создают непрерывный ток воды в направлении ротового отверстия, расположенного в глубине перистома. При помощи ресничек пища загоняется в рот (цитостом), ротовое отверстие инфузории, которое всегда открыто. Пищевые частицы далее заносятся в трубкообразную глотку или цитофаринкс и скапливаются у ее основания. Вместе с небольшим количеством воды пищевые частицы втягиваются в цитоплазму, формируя пищеварительную вакуоль. Инфузория туфелька — одно из самых прожорливых животных: она непрерывно питается и прерывается только в определенные моменты жизни, связанные с размножением и половым процессом. Пищеварительная вакуоль не остается на месте своего образования, а, попадая в токи эндоплазмы, продельывает в теле туфельки определенный путь, называемый циклозом пищеварительной вакуоли. Во время этого довольно длительного (при комнатной температуре занимающего около часа) путешествия пищеварительной вакуоли внутри ее происходят изменения, связанные с перевариванием находящейся в ней пищи. Из окружающей пищеварительную вакуоль эндоплазмы в нее поступают пищеварительные ферменты, которые воздействуют на пищевые частицы. Продукты переваривания пищи всасываются через стенку пищеварительной вакуоли в эндоплазму. Путь пищеварительной вакуоли заканчивается на брюшной стороне тела между перистомом и задней частью клетки. Здесь пищеварительная вакуоль приближается к специальному органу — порошице (цитопрокт), через отверстие которой и происходит выброс непереваренных частиц. Некоторые хищные инфузории обладают ротовым «хоботком», прокалывающим покровы одноклеточной жертвы (*Didinium*).

Инфузории — отличные пловцы. Скорость передвижения инфузории-туфельки составляет 2 - 2,5 мм/сек. Она движется передним концом вперед, вращаясь вдоль продольной оси тела вправо. За 1 секунду каждая ресничка совершает до 30 биений. Во время движения назад ресничка выпрямляется, а при движении вперед — описывает полукруг. Согласованные движения групп ресничек вызывают волнообразные колебания всех ресничек инфузории.

Направление и быстрота движения туфельки не являются величинами постоянными и неизменными. Туфелька, как и все живые организмы, реагирует на перемены внешней среды изменением направления движения. Изменение направления движения простейших под влиянием различных раздражителей называют таксисами. У инфузорий легко наблюдать различные таксисы. Если в каплю, где плавают туфельки, поместить неблагоприятно действующее на них вещество (например, кристаллик поваренной соли), то туфельки уплываюот (как бы убегают) от этого неблагоприятного для них фактора. Перед нами пример отрицательного таксиса на химическое воздействие (отрицательный хемотаксис). Можно наблюдать у туфельки и положительный хемотаксис. Если, например, каплю воды, в которой плавают инфузории, прикрыть покровным стеклышком и подпустить под него пузырек углекислого газа, то большая часть инфузорий

направится к этому пузырьку и расположится вокруг него кольцом.

Очень наглядно таксис проявляется у туфельек под воздействием электрического тока. Если через жидкость, в которой плавают туфельки, пропустить слабый электрический ток, то все инфузории ориентируют свою продольную ось параллельно линии тока, а затем, как по команде, двигаются в направлении катода, в области которого и образуют густое скопление. Движение инфузорий, определяемое направлением электрического тока, носит название гальванотаксиса. Различные таксисы у инфузорий могут быть обнаружены под влиянием самых разнообразных факторов внешней среды.

Большинству инфузорий свойственно бесполое размножение и половой процесс — конъюгация.

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

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

Биологическое значение конъюгации заключается в следующем: во-первых, конъюгация, как и всякий другой половой процесс, при котором происходит объединение в одном организме двух наследственных начал (отцовского и материнского), ведет к повышению наследственной изменчивости, наследственного многообразия. Повышение наследственной

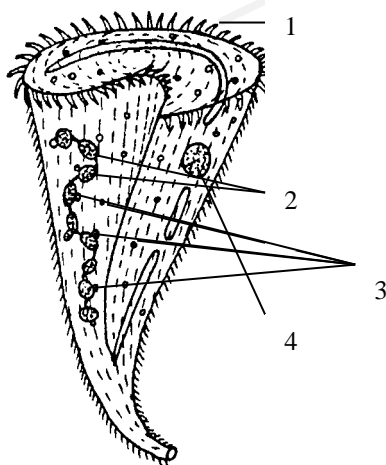
изменчивости увеличивает приспособительные возможности организма к условиям окружающей среды. Во-вторых, вследствие конъюгации развивается новый макронуклеус за счет продуктов деления синкариона и одновременно с этим разрушается старый. Экспериментальные данные показывают, что именно макронуклеус играет исключительно важную роль в жизни инфузорий. Им контролируются все основные жизненные процессы и определяется важнейший из них — образование (синтез) белка, составляющего основную часть протоплазмы живой клетки. При длительном бесполом размножении путем деления происходит как бы своеобразный процесс «старения» макронуклеуса, а вместе с тем и всей клетки: снижается активность процесса обмена веществ, снижается темп деления. После конъюгации (в процессе которой, как мы видели, старый макронуклеус разрушается) происходит восстановление уровня обмена веществ и темпа деления.

При невозможности конъюгации в культуре инфузорий периодически обязательно происходит (через 25—30 бесполок поколений) перестройка ядерного аппарата, в основном аналогичная той, которая наблюдается при конъюгации. Это явление получило название аутогамии, и заключается оно в следующем. Макронуклеус распадается на части и рассасывается, микронуклеус делится на четыре ядра. У некоторых инфузорий три из этих ядер погибают, а одно делится еще раз на два пронуклеуса, которые затем сливаются вместе. Образовавшийся таким образом синкарион далее делится, образуя новый макронуклеус и новый микронуклеус. Процесс аутогамии считают соответствующим процессу самооплодотворения у многоклеточных. У некоторых видов инфузорий реорганизация ядерного аппарата без конъюгации может проходить иначе. Так, у многих видов наблюдается разрушение и рассасывание макронуклеуса и одновременное деление микронуклеуса - 2, реже 1 раз. Часть образующихся ядер резорбируется (рассасывается), а из 1—2 оставшихся восстанавливаются макро- и микронуклеусы без их предварительного слияния, т. е. без кариогамии. Эта форма реорганизации ядерного аппарата инфузорий названа андомиксисом.

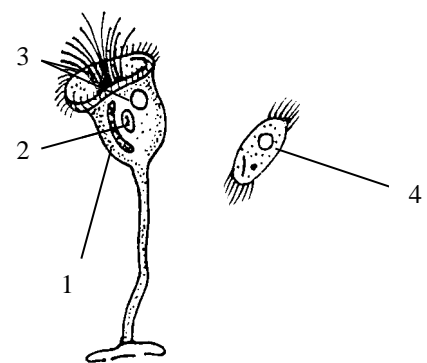
Реснички у представителей подкласса **Кругоресничных (Peritricha)** располагаются только вокруг ротовой воронки, образуя левозакрученную спираль. Сувойка (*Vorticella* sp.) - типичный представитель кругоресничных инфузорий, ведущих прикрепленный образ жизни (рис. 12). По форме клетки она напоминает колокольчик на длинной ножке. Размеры некоторых видов вортицелл могут достигать 150-200 мкм. Перистом в виде круглого диска, образует валик, по краю которого тянутся три мерцательные мембраны, образующие полный оборот спирали. Реснички мембран создают ток воды, направляющийся в воронку перистома к ротовому отверстию, которое открывается в короткую глотку. Недалеко от ротового отверстия располагается единственная сократительная вакуоль. Макронуклеус лентовидной формы, микронуклеус небольшой. Сувойка имеет стебелек, который, сокращаясь, закручивается штопором. При этом перистомальный диск с мембранеллами втягивается внутрь. Питается сувойка, как и туфелька, бактериями. Бесполое размножение сувоек связано с образованием

свободноживущих особей — «бродяжек». Они могут образовываться двойко. В первом случае, на задней части клетки сувойки появляются реснички, отпочковывается участок цитоплазмы, делится органоиды и формируется бродяжка. Она отрывается от материнской клетки и уплывает. Проплавав несколько часов, «бродяжка» прикрепляется к субстрату, образует стебелек и развивается во взрослую инфузорию. Во втором случае сувойка делится поперек, и одна из образовавшихся дочерних особей становится «бродяжкой». Конъюгация осуществляется с участием «бродяжек». Последние (*микрoкoнъюганты*) вступают в контакт со взрослыми особями (*макрoкoнъюгантами*). Сувойки — одиночные сидячие инфузории. Большинство других видов, относящихся к кругоресничным, образуют колонии из нескольких десятков, а то и сотен особей (*Zoothamnium*, *Carchesium* и др.). Колонии кругоресничных инфузорий образуются в результате того, что разделившиеся особи не превращаются в «бродяжек», а сохраняют связь друг с другом при помощи стебельков. При этом основной стебелек колонии, также как и его первые разветвления, не может быть отнесен ни к одной из особей, а принадлежит всей колонии в целом. Иногда колония состоит лишь из небольшого числа особей, у других же видов инфузорий число отдельных особей колонии может достигать нескольких сотен. Однако рост любой колонии не беспределен. По достижении характерных для данного вида размеров колония перестает увеличиваться и образующиеся в результате деления особи развивают венчик ресничек, становятся бродяжками и уплывают, давая начало новым колониям.

Колонии кругоресничных инфузорий бывают двух типов. У одних стебелек колонии несократим: при раздражении сокращаются лишь отдельные особи колонии, втягивая перистом, вся же колония в целом не претерпевает изменений (к такому типу колоний относятся, например, роды *Epistylis*, *Opercularia*).



*Рис. 11.* Трубач (по Б.А. Кузнецову):  
1 – перистомальное поле;  
2 – макронуклеус; 3 – микронуклеус;  
4 – сократительная вакуоль



*Рис. 12.* Сувойка (по Е.И. Лукину):  
1 – макронуклеус; 2 – микронуклеус;  
3 – сократительная вакуоль;  
4 – бродяжка

У других (например, род *Carchesium*) стебелек всей колонии способен сокращаться, так как цитоплазма проходит внутри всех веточек и связывает



между собой всех особей колонии. При раздражении таких колоний они сокращаются целиком. Вся колония в данном случае реагирует как единое целое.

У представителей подкласса **Спиральноресничные (Spirotricha)** спиральная полоса мембранелл, ведущая ко рту, закручена вправо. Питаются, загоняя пищу в рот током воды, создаваемым околоротовыми мембранеллами. Трубоч (Stentor sp.) — представитель спиральноресничных инфузорий, обитающих в пресных водоемах (рис. 11). Тело стентора, действительно, напоминает трубу по внешнему виду, хотя при сокращении округляется. В эндоплазме трубоча могут жить одноклеточные зеленые водоросли, которые и придают ему изумрудную окраску. На передней части клетки находится широкое перистомальное поле, углубляющееся в виде воронки и ведущее в глотку. Тело стентора покрыто продольными рядами коротких ресничек, тогда как по краю перистомального поля находятся мощные мембранеллы (склеенные друг с другом длинные реснички). В соответствии с этой характерной чертой строения отряд инфузорий, к которому относится трубоч, получил название разноресничных инфузорий (Heterotricha). Сократительная вакуоль у трубоча крупная, располагается вблизи перистома. От нее отходят два длинных приводящих канала, тянущихся к заднему краю клетки. Макронуклеус длинный и разделён на отдельные сегменты (четки), связанные между собой узкими перемычками. Микронуклеусы очень мелкие и прилегают к четкам макронуклеуса. Особый интерес представляет регенеративная способность трубоча. Если инфузорию осторожно разрезать на три равные части, то каждая из них через сутки превратится в маленького стентора, с течением времени вырастающего до нормальных размеров. Пищей трубочу служат бактерии, одноклеточные водоросли, мелкие жгутиконосцы. Если тонким скальпелем инфузорию разрезать на множество частей, то каждая из них через короткое время (несколько часов, иногда сутки и более) превратится в полноценный организм. Для завершения восстановительных процессов в регенерирующем кусочке должен быть хотя бы один сегмент четко видимого макронуклеуса.

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

Балантидии паразитируют в толстом кишечнике человека и свиней. *Balantidium coli* вызывает у человека тяжело протекающий колит (воспаление толстого кишечника). Тело балантидия, паразитирующего в кишечнике человека, имеет яйцевидную форму. Размеры варьируют в очень широких пределах: длина 30—150, ширина 20—110 мкм. Эти вариации величины в значительной степени зависят от того, в какой мере инфузория набита пищей. Все тело густо покрыто короткими ресничками, расположенными продольными рядами от переднего конца к заднему. На переднем конце имеется углубление в виде неглубокой щели. Это околоротовое углубление (перистом), на дне которого помещается ротовое отверстие. По краю перистома расположены особые сильно развитые реснички, направляющие пищу в его глубину. Имеются две сократительные вакуоли (одна - в передней трети тела, вторая - на заднем конце). Ядерный аппарат типичный для

инфузорий: бобовидный, расположенный примерно в центре тела макронуклеус и в непосредственном соседстве с ним - один маленький микронуклеус.

Балантидий захватывает разнообразные пищевые частицы из содержимого толстой кишки. Особенно охотно он питается крахмальными зернами. Если балантидий живет в просвете толстой кишки человека, то он питается содержимым кишечника и не оказывает никакого вредного влияния. Это типичное «носительство». Балантидий редко остается «безобидным квартирантом». Он активно внедряется в слизистую кишечника и проникает в толщу его стенки. Здесь балантидий переключается на питание клетками хозяина и особенно «охотно» заглатывает красные кровяные тельца (эритроциты). В результате нарушения целостности внутренней стенки кишечника изъязвляется, и это сопровождается тяжелой формой кровавого поноса. Поскольку паразит внедряется в самую толщу тканей кишечника, лечение балантидиоза очень затруднительно.

Заражение происходит через покоящиеся стадии — цисты. Инцистирование происходит при проникновении паразита в просвет кишечника. Цисты выводятся наружу с фекальными массами. Они долгое время (свыше двух месяцев при комнатной температуре) сохраняют жизнеспособность. Если циста будет случайно проглочена свиньей или человеком, то она проходит в неизменном виде через желудок и тонкие кишки. Когда циста достигает толстой кишки, оболочка ее разрушается и из нее выходит активная стадия балантидия.

Помимо кишечника человека и свиней, *B. coli* может паразитировать (при непосредственном заражении) в кишечнике крыс и человекообразных обезьян. У обезьян, так же как и у человека, балантидии вызывают тяжелую форму колита.

Другой вид — *Balantidium suis* — вызывает *балантидиоз* у свиней. Болезнь сопровождается колитом, анемией, поносом и прогрессирующим исхуданием животных. Кроме свиней, к данному возбудителю восприимчивы крысы, человекообразные обезьяны и человек. До настоящего времени нет четкого видового разграничения между *Balantidium coli* и *Balantidium suis*.

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

карповых и лососевых рыб.

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

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

Тело большинства триходин имеет форму довольно плоского диска, иногда шапочки. Сторона, обращенная к телу хозяина, слегка вогнутая, она образует прикрепительную присоску. По наружному краю присоски расположен венчик хорошо развитых ресничек, при помощи которых главным образом и происходит передвижение (ползание) инфузории по поверхности тела рыбы. На брюшной поверхности (на присоске) у триходин имеется очень сложный опорный и прикрепительный аппарат, способствующий удержанию инфузории на хозяине. Основу его составляет сложной конфигурации кольцо, слагающееся из отдельных сегментов, несущих наружный и внутренний зубцы. Это кольцо образует эластичную и вместе с тем прочную основу брюшной поверхности, выполняющей функцию присоски. Разные виды триходин отличаются друг от друга по количеству сегментов, образующих кольцо, и по конфигурации наружного и внутреннего крючьев. На противоположной от диска стороне тела триходины расположен перистом и ротовой аппарат. Строение его более или менее типично для кругоресничных инфузорий.

Особенно многочисленны и разнообразны инфузории, населяющие кишечный тракт копытных животных. У жвачных (крупный рогатый скот, овцы, козы, антилопы, олени, лоси) они в огромных количествах населяют передние отделы желудка. Желудок жвачных состоит из четырех отделов — рубца, сетки, книжки и сычуга. Из них только сычуг соответствует желудку других млекопитающих: он имеет пищеварительные железы, в него выделяются пищеварительные ферменты и соляная кислота. Первые три отдела не имеют пищеварительных желез. Их внутренняя стенка частично ороговеет. Самый вместительный первый отдел — рубец, куда попадает заглоченная и почти не пережеванная растительная пища. Сюда же попадает большое количество слюны. В этом отделе в огромных количествах живут разнообразные микроорганизмы и масса простейших - очень мелких жгутиконосцев и инфузорий, вызывающих процессы

брожения, которые помогают переваривать пищу. Количество инфузорий в 1 см<sup>3</sup> содержимого рубца достигает 1 млн, а нередко и более. Богатство содержимого рубца инфузориями зависит от характера пищи жвачного. Если пища богата клетчаткой и бедна углеводами и белками (трава, солома), то инфузорий в рубце относительно немного. При добавлении в пищевой рацион углеводов и белков (отруби) их количество резко увеличивается. Существует постоянный отток инфузорий: попадая вместе с жвачкой в сычуг, они погибают. У непарнокопытных (лошадь, осел, зебра) в пищевом тракте тоже имеется большое количество инфузорий, однако локализация их в хозяине иная. У непарнокопытных нет сложного желудка, благодаря чему возможность развития простейших в передних отделах пищевого тракта отсутствует. Зато у непарнокопытных очень сильно развиты толстая и слепая кишка, которые обычно переполнены пищевыми массами и играют существенную роль в пищеварении. В этом отделе кишечника, подобно тому как в рубце и сетке жвачных, развивается очень богатая фауна простейших, преимущественно инфузорий, большинство которых также относится к отряду энтодиниоморф. Однако по видовому составу фауна рубца жвачных и фауна толстого кишечника непарнокопытных не совпадают.

Наибольший интерес представляют собой инфузории семейства *офриосколецид* (Ophryoscolecidae). Общее количество видов инфузорий семейства офриосколецид — около 120. Характерный признак этого отряда — отсутствие сплошного ресничного покрова. Сложные ресничные образования — цирры — расположены на переднем конце тела инфузорий в области ротового отверстия. К этим основным элементам ресничного аппарата могут прибавиться еще дополнительные группы цирр, расположенные либо на переднем, либо на заднем конце тела. Передний конец тела, на котором расположено ротовое отверстие, может втягиваться внутрь. Резко разграничены эктоплазма и эндоплазма. Хорошо видна на заднем конце анальная трубка, служащая для выведения наружу непереваренных остатков пищи.

Пища офриосколецид довольно разнообразна, и у разных их видов наблюдается известная специализация. Самые мелкие виды рода энтодиниев питаются бактериями, зёрнами крахмала, грибами и другими небольшими частицами. Очень многие средние и крупные офриосколециды поглощают частицы растительных тканей, которые составляют главную массу содержимого рубца. Эндоплазма некоторых видов бывает буквально забита растительными частицами. Можно видеть, как инфузории набрасываются на обрывки растительных тканей, буквально разрывают их на кусочки и затем заглатывают, нередко закручивая их в своем теле спиралью. Иногда приходится наблюдать, как само тело инфузории оказывается деформированным благодаря заглоченным крупным частицам.

Иногда у офриосколецид наблюдается хищничество. Более крупные виды пожирают более мелких. Хищничество сочетается со способностью питаться растительными частицами.

Новорожденные жвачные не имеют в рубце инфузорий. Они также отсутствуют, пока животное питается молоком, но как только жвачное

переходит на растительную пищу, вместе с ней в рубце и сетке появляются инфузории, количество которых быстро нарастает. Заражение происходит активными подвижными инфузориями, которые проникают в ротовую полость при отрыгивании жвачки. Если исследовать под микроскопом взятую из ротовой полости жвачку, то в ней всегда имеется большое количество активно плавающих инфузорий. Эти активные формы легко могут проникнуть в рот и далее в рубец других особей жвачного из общего сосуда для поила, вместе с травой, сеном.

Имеются различные предположения о возможном положительном влиянии протозойной фауны рубца на пищеварительные процессы хозяина. Многие миллионы инфузорий, активно плавающие в рубце и размельчающие растительные ткани, способствуют брожению и перевариванию пищевых масс, находящихся в передних отделах пищеварительного тракта. Значительное количество инфузорий, попадающее вместе со жвачкой в сычуг, переваривается, и белок, составляющий значительную часть тела инфузорий, усваивается. Инфузории, таким образом, могут быть дополнительным источником белка для хозяина. Высказывались также предположения, что инфузории способствуют перевариванию клетчатки, составляющей основную массу пищи жвачных, переводу ее в более усвояемое состояние.

## Раздел II

### **ЦАРСТВО ЖИВОТНЫЕ (ANIMALIA)**

Возникновение многоклеточности было важнейшим этапом в эволюции всего царства животных. Размеры тела животных у многоклеточных значительно возрастают за счет увеличения числа клеток и состоит из нескольких слоев клеток, не менее чем из двух. Среди клеток, образующих тело многоклеточных животных, происходит разделение функций. Клетки дифференцируются на покровные, мускульные, нервные, железистые, половые и т. п. У большинства многоклеточных комплексы клеток, выполняющих одни и те же функции, образуют соответствующие ткани: эпителиальную, соединительную, мышечную, нервную. Ткани, в свою очередь, образуют сложные органы и системы органов, обеспечивающие жизненные отправления животного.

Все многоклеточные животные размножаются половым путем. Половые клетки — гаметы — образуются у них весьма сходно, путем клеточного деления — мейоза, — которое приводит к сокращению, или редукции, числа хромосом. Для всех многоклеточных характерен определенный жизненный цикл: оплодотворенная диплоидная яйцеклетка — зигота — начинает дробиться и дает начало многоклеточному организму. При созревании последнего в нем образуются половые гаплоидные клетки — гаметы: женские — крупные яйцеклетки или мужские — очень маленькие сперматозоиды. Слияние яйцеклетки со сперматозоидом — оплодотворение, в результате которого вновь образуется диплоидная зигота, или оплодотворенное яйцо.

## Глава 5. Тип Губки (*Spongia*, или *Porifera*)

Губки — водные сидячие многоклеточные животные, обитающие в основном в морях, но есть и пресноводные виды. Обычно губки имеют форму мешка или глубокого бокала, который своим основанием прикреплен к субстрату, а отверстием обращен вверх. Помимо этого отверстия (устья) стенки губки пронизаны многочисленными тончайшими порами и каналами, ведущими в полость тела.

Размеры губок очень разнообразны: есть карликовые губки, длиной несколько миллиметров, и губки-гиганты - до 1 метра и более в высоту. Многие губки ярко окрашены в коричневый, желтый, зеленый, красный и фиолетовый цвета. Большинство губок - колониальные формы, лишь немногие являются одиночными.

Губки - двухслойные животные: наружный слой – эктодерма (пинакодерма), внутренний - энтодерма (хоанодерма) (рис. 13). Между ними расположен слой неклеточного студенистого вещества – мезоглея с разбросанными в ней клетками. Мезоглея содержит клетки – амебоциты (архециты), имеющие недифференцированный характер и способные превращаться в клетки – скелетообразователи, женские и мужские гаметы, сократительные и пигментные клетки. Скопления этих клеток образуют почки, возникающие то на поверхности, то внутри тела, из них развиваются новые губки. Наружный слой образован плоскими эктодермальными клетками, внутренний — воротничковыми клетками — хоаноцитами, из свободного конца которых торчит длинный жгутик, способный двигаться. Все эти клетки имеют огромное значение для жизни губок.

Скелет состоит из минерального вещества: углекислой извести или кремнезема, или из органического вещества спонгина, напоминающего своими свойствами рог. Химический состав спонгина близок к шелку. Минеральный скелет состоит из тонких игл - спикул. Иглы обычно имеют правильную геометрическую форму и весьма разнообразны, но могут быть сгруппированы в четыре основных типа: одноосные – в виде прямой или изогнутой палочки; трехосные – в виде трех взаимно пересекающихся под прямым углом лучей; четырехосные – четыре луча сходятся в центре так, что между двумя соседними лучами образуется угол в  $120^{\circ}$ ; многоосные – в виде шариков или маленьких звездочек. Иглы каждого типа имеют много разновидностей, а каждый вид губок обладает обычно двумя, тремя или даже более сортами игл.

Некоторые губки лишены скелета, они очень мелкие, так как не могут разрастаться без опорного скелета.

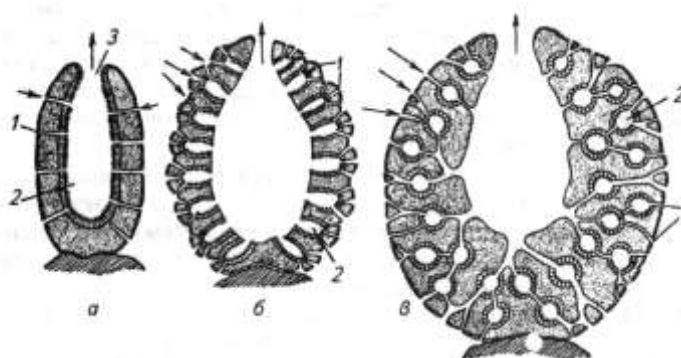
Губки питаются взвешенными в воде мелкими частицами органических веществ и различными микроорганизмами. Частицы пищи с током воды попадают в каналы в стенках тела губки, здесь они захватываются особыми воротничковыми жгутиковыми клетками и передаются амебовидным клеткам, которые находятся в межклеточном пространстве. Внутри этих клеток происходит переваривание пищевых частиц. Не переваренные остатки

с током воды выносятся из них в полость тела. Такой способ питания называется биофильтрацией, а губки, соответственно, являются биофильтраторами. Мелкая губка способна очистить за сутки 3 литра замутненной воды. Непрерывный ток воды через тело губок приносит им кислород, способствует удалению продуктов диссимиляции. Полость губок называется парагастральной и служит только для прохождения воды. В ней пища не накапливается и не переваривается, следовательно, пищеварение у губок внутриклеточное. В связи с этим губки имеют практическое значение в процессах очищения пресных водоемов от гниющих органических остатков, бактерий и планктонных организмов. В реках развивается множество колоний губок, которые образуют своеобразный фильтрационный барьер. Благодаря этому очищается вода во многих реках, протекающих через большие города.

Губки размножаются бесполом и половым способами. Бесполое размножение происходит путем почкования. На поверхности губки появляется бугор, в который продолжают все слои тела. Этот бугор постепенно растет, а затем почка отделяется от материнского организма и переходит к самостоятельной жизни. Полное отделение почки происходит редко; обычно дочерние особи сохраняют связь с материнской и таким образом возникают колонии. Отдельные особи сливаются между собой.

Большинство губок — гермафродиты, некоторые - раздельнополые. Половые клетки формируются в мезоглее из недифференцированных клеток - археоцитов. Оплодотворение перекрестное. Спермии из мезоглеи выходят наружу и с током воды через поры попадают в тело другой губки, затем попадают в мезоглею, где и происходит слияние с яйцеклеткой. Развитие зиготы заканчивается образованием паренхимулы, которая превращается в планктонную личинку, служащую для распространения этих организмов. Затем личинка оседает на дно и превращается во взрослую особь.

Благодаря крайней простоте организации, губки обладают уникальной способностью к регенерации, то есть восстановлению утраченных частей тела. Если протереть губки сквозь тонкую шелковую ткань, она разбивается на мельчайшие комочки из клеток. Освобождающиеся при этом хоаноциты плавают близ дна сосуда, а амебоциты ползают по дну.



*Рис. 13.* Типы строения губок с различной сложностью системы каналов и расположением жгутиковых камер (по Б.А. Кузнецову):

а – аскон; б – сикон; в – лейкон; 1 – поры; 2 – жгутиковые камеры; 3 – устье (стрелками указано направление тока воды в теле губки)

Случайно придя в соприкосновение друг с другом, клетки уже не расходятся, и на дне сосуда образуется множество шариков, каждый из которых может превратиться в крошечную губку, если только он содержит, как хоаноциты, так и амебоциты.

В настоящее время известно около 10 000 видов губок, из них около 50 — пресноводные. В арктических и дальневосточных морях обитает около 350 видов. Наибольшего разнообразия губки достигают в теплых тропических районах Мирового океана. На дне морей губки обитают на различной глубине. Большинство видов — сравнительно мелководные формы, обитающие на глубинах 400—500 метров. Глубже 1500 метров губки встречаются очень редко, хотя их находили даже на дне самых глубоких океанических впадин (до 11км). Губки, обитающие в приливно-отливной зоне моря, хорошо переносят кратковременное пребывание на воздухе. Во время отлива они закрывают устье и поры, что предохраняет их от высыхания, а после прилива открывают свои отверстия и продолжают нормально функционировать.

По составу и строению скелета губки подразделяют на три класса: известковые, стеклянные и обыкновенные.

Практическое значение губок не велико. Туалетные губки – обитатели южных морей, живут в неглубоких местах на камнях, скалах. В медицине используются для изготовления различных тампонов. Также используются как шлифовочный и полировочный материал в различных производствах. Пресноводная губка – бадяга - обитает в озерах, реках, прудах, встречается на камнях, скалах. Сушеную и растертую в порошок бадягу применяют как средство народной медицины при ревматизме, ушибах, из нее изготавливают некоторые гомеопатические препараты.

На пресноводных губках могут жить личинки ручейников и некоторых других насекомых, водяных клещей. Эти животные частично используют губок в пищу. Колонии морских губок служат местом поселения самых разных организмов – кольчатых червей, ракообразных, иглокожих. В свою очередь губки часто поселяются на других, в том числе подвижных, животных, например на панцире крабов, раковинах брюхоногих моллюсков. Пресноводные губки часто находятся в симбиотических отношениях с одноклеточными водорослями - зоохлореллами, которые обуславливают зеленую окраску некоторых видов губок и служат дополнительным источником кислорода.

## **Глава 5. Надтип Кишечнополостные (Coelenterata)**

### **5.1. Тип Стрекающие (Cnidaria)**

Это преимущественно морские животные, и лишь немногие из них живут в пресных водах, а отдельные ведут паразитический образ жизни. Тип кишечнополостных включает около 9000 видов. Кишечнополостные



являются двухслойными животными с лучевой симметрией тела, но у коралловых полипов наблюдаются отклонения в сторону двухлучевой и даже двусторонней, или билатеральной, симметрии. Тело кишечнополостных состоит из эктодермы и энтодермы, между которыми располагается мезоглея, или опорная пластинка. Эктодерма содержит стрекательные клетки (книдобласты).

Стрекательные клетки кишечнополостных — грозное оружие, используемое ими для защиты и нападения (рис. 14). Сила воздействия яда различных кишечнополостных на человека неодинакова: после прикосновения к черноморским актиниям и медузам цианеям ощущается легкое жжение. Сильнее жжется корнерот — обычная для Черного моря беловатая медуза с розовой, фиолетовой или голубоватой каймой по краю зонтика. У моряков, плавающих в тропических водах, дурной славой пользуется красивая сифонофора физалия (вид “португальский кораблик”). Она снабжена большим, до 20 см длиной плавательным пузырем (пневматофором), колышущимся над водой, и длинными, до 30 м ловчими щупальцами. При прикосновении к ней даже хорошо плавающий человек может утонуть от нестерпимой боли и быстро наступающего паралича мышц. По мере угасания паралитических симптомов, пораженные участки опухают, повышается температура тела, затрудняется дыхание, возникает одышка. Эти признаки болезни обычно сохраняются несколько дней.

Тропические медузы хиродропус, хиропсальмус и, особенно, хиронекс (пресловутая морская оса) из класса кубомедуз, нередко являются причиной непонятной гибели людей. Высота колокола морской осы всего 15 см, по его краю сидят четыре разветвленных щупальца, длиной до нескольких метров. Получающий «ожог» медузы человек захлебывается и тонет. Яд этих медуз по своему типу близок к нервно-паралитическому и вызывает поражение дыхательного центра. Распространены эти виды медуз у побережья Австралии.

Нервная система примитивного типа (диффузная), в виде отдельных нервных клеток или их скоплений, связанных между собой. У плавающих медуз наблюдаются концентрация тел нервных клеток и образование органов зрения и равновесия. Скелет наружный или внутренний, в большинстве случаев - известковый, реже, роговой. У некоторых представителей медуз он отсутствует. Пищеварительная система представлена ротовым отверстием и гастральной полостью. Кроме внеклеточного, или полостного, пищеварения, имеет место примитивное внутриклеточное переваривание пищи. Выделение экскрементов происходит через ротовое отверстие. У коралловых полипов впервые образуется передний отдел кишечника — эктодермическая глотка.

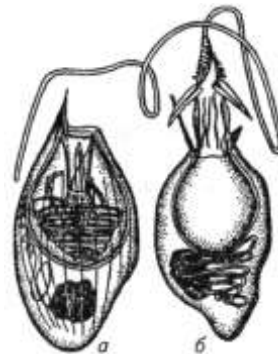


Рис. 14. Стрекательные клетки гидры *Pelmatohydra olidactis* (по Е.И. Лукину):

а — в покоящемся состоянии; б — с выброшенной нитью

Прогрессивной чертой можно считать также увеличение поверхности гастральной полости, что достигается у полипов образованием перегородок, или септ, а у медуз — усложнением гастроваскулярной системы. Кишечнополостные находятся на тканевом уровне организации, т. е. у них имеются настоящие, хотя и малодифференцированные ткани. У более примитивных гидроидных эктодерма и энтодерма образованы преимущественно эпителиально-мышечными клетками. При этом эктодерма совмещает покровную и двигательную функции, а энтодерма — пищеварительную и двигательную. Размножаются как бесполом, так и половым путем. Незавершенное бесполое размножение приводит у ряда видов к образованию больших колоний. Многие кишечнополостные раздельнополы, но встречаются и гермафродиты. Половые продукты развиваются у более примитивных форм (гидроидные) в эктодерме, а у более высокоорганизованных (сцифоидные, коралловые полипы) — в энтодерме, чем обеспечивается их лучшее снабжение питательными веществами. Зрелые половые продукты обычно выводятся в воду, оплодотворение наружное. Развитие со свободноплавающей личинкой, одетой ресничками (планулой), или прямое.

Для кишечнополостных характерны две жизненные формы: сидячий мешковидный полип и плавающая дисковидная медуза. Обе жизненные формы могут чередоваться в жизненном цикле одного и того же вида.

Тип Стрекающие объединяет 4 класса: Гидроидные (Hydrozoa); Сцифоидные (Scyphozoa); Коралловые полипы (Anthozoa); Кубомедузы (Cubozoa).

### **5.1.1. Класс Гидроидные (Hydrozoa)**

Гидроидные представляют собой большую группу, включающую около 2800 видов наиболее примитивно организованных кишечнополостных. Примитивность их организации выражается прежде всего в простоте строения пищеварительной системы. У полипов гастральная полость мешковидной формы и не имеет перегородок. Глотка отсутствует. Оба клеточных слоя — эктодерма и энтодерма — сходятся по краю ротового отверстия (гастральный тип строения). Ткани малодифференцированы: эктодерма и энтодерма образованы преимущественно эпителиально-мышечными клетками, в результате чего совмещаются функции покровных и мышечных тканей. Половые продукты образуются в эктодерме. Нервная система весьма примитивна, диффузного характера. Нервные клетки — нейроны — образуют нервные сети и сплетения. Гидроидные — в подавляющем большинстве морские животные, часто колониальные, лишь немногие виды обитают в пресной воде.

Класс Hydrozoa разделяется на два подкласса: Гидроиды (Hydroidea) и Сифонофоры (Siphonophora).

#### **Подкласс Гидроиды (Hydroidea)**

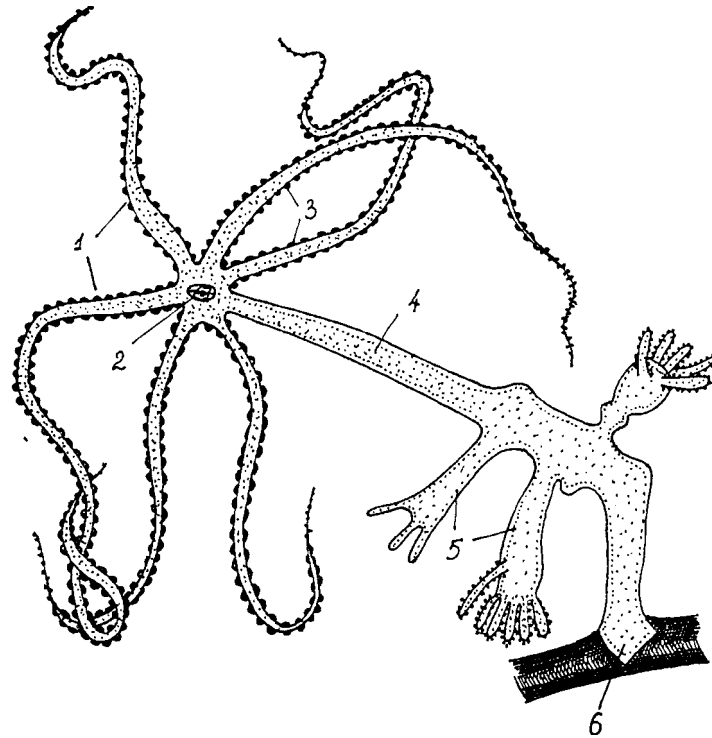
Он включает несколько отрядов, главнейшими из которых являются: 1. Гидры (Hydrida); 2. Морские гидроидные полипы (Leptolida); 3. Трахилиды,

или Трахимедузы (Trachylida).

Наиболее типичным представителем пресных вод являются различные виды, относящиеся к **отряду Гидры (Hydrida)**. Гидра — маленький пресноводный полип длиной 1 см, часто встречающийся в прудах и озерах, тихих заводях рек (рис. 15). Тело гидры имеет вид продолговатого мешочка, прикрепленного к субстрату своим основанием, или подошвой. На противоположном конце тела имеется возвышение — ротовой конус, в центре которого открывается ротовое отверстие. Ротовой конус окружен выростами — щупальцами, число которых обычно равно 6-12. Вся поверхность тела до краев ротового отверстия покрыта наружным клеточным слоем — эктодермой, состоящей из нескольких видов клеток (рис. 16). Из них большинство составляют цилиндрические или кубические эпителиальные клетки. Особенностью в их строении является то, что их основание, прилегающее к базальной мембране (по другим источникам, опорной пластинке), вытянуто вверх и вниз в длинный отросток. Цитоплазма внутри отростка дифференцируется в сократительные мышечные волокна. Поэтому эти клетки называют эпителиально-мышечными (рис. 17). Отростки их формируют слой мышечных образований относительно продольной оси тела гидры. При их сокращении тело полипа сжимается и округляется. В энтодерме мускульные отростки вытянуты в кольцевом направлении, поперек оси тела. Их сокращение оказывает противоположное действие: тело гидры и ее щупальца сужаются и одновременно удлиняются. Таким образом, мускульные волокна эпителиально-мускульных клеток эктодермы и энтодермы, противоположные по своему действию, составляют всю мускулатуру гидры. Между эпителиально-мышечными клетками находятся более мелкие промежуточные (интерстициальные) клетки, за счет которых образуются половые и стрекательные клетки. В состав эктодермы входят также нервные клетки звездчатой формы, соединяющиеся своими отростками между собой и формирующие нервную систему диффузного типа — наиболее простой тип нервной системы у животных организмов. Восприятие раздражений у гидры связано с наличием в эктодерме чувствительных клеток, служащих рецепторами. Это узкие, высокие клеточки, имеющие на внешней стороне волосок. Характерной чертой кишечнополостных является присутствие у них в эктодерме стрекательных клеток, служащих орудием нападения и защиты. Каждая такая клетка имеет стрекательную капсулу, заполненную ядовитой жидкостью. На одном конце капсулы ее стенка впячена внутрь в виде тонкого и полого отростка, закрученного в спираль, называемого стрекательной нитью.

На наружной поверхности стрекательной клетки имеется чувствительный волосок — книдоциль, выдающийся наружу. При прикосновении добычи или хищника книдоциль отклоняется, стрекательная клетка возбуждается и из стрекательной капсулы быстро выворачивается наружу стрекательная нить, расправляясь при этом, словно бич. Поверхность нити усажена загнутыми назад мелкими шипиками, а в ее основании располагаются более крупные шипы. Яд стрекательных клеток парализует мелких животных и отпугивает хищников. После выстреливания нити

стрекательная клетка погибает, а на ее месте из интерстициальной клетки развивается новая стрекательная. Рассмотренные стрекательные клетки относятся к типу пенетрант. Более мелкие — вольвенты — имеют короткие нити, обвивающиеся вокруг различных выступов на теле добычи. Другие — глютинанты — приклеиваются к добыче длинными липкими нитями. Стрекательные клетки обычно, особенно на щупальцах, расположены группами — «батареями».

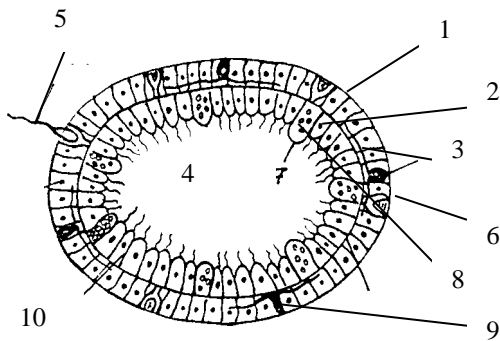


*Рис. 15.* Внешнее строение гидры (по Е.А. Веселову):  
1 — щупальца; 2 — рот; 3 — стрекательные клетки; 4 — тело гидры; 5 — почка;  
6 — подошва

В эктодерме расположены также железистые клетки, выделяющие клейкие вещества. Они концентрируются на подошве и на щупальцах, помогая гидре временно прикрепляться к субстрату. Таким образом, в эктодерме гидры имеются клетки следующих типов: эпителиально-мускульные, стрекательные, интерстициальные, нервные, чувствительные, железистые.

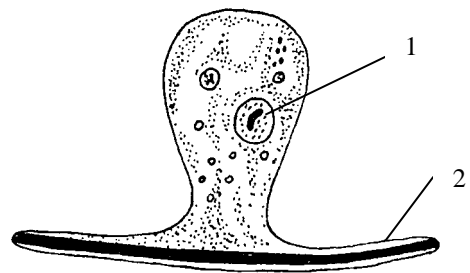
Энтодерма обладает меньшей дифференцировкой клеточных элементов. Если основные функции эктодермы защитная и двигательная, то основная функция энтодермы пищеварительная. В соответствии с этим большая часть клеток энтодермы состоит из эпителиально-мускульных клеток. Эти клетки снабжены 2—5 жгутиками (чаще двумя), а также способны образовывать на поверхности псевдоподии, захватывать ими, а затем переваривать частицы пищи. Кроме этих клеток, в энтодерме имеются особые железистые клетки, выделяющие пищеварительные ферменты. В энтодерме имеются также нервные и чувствительные клетки, но в значительно меньшем количестве, чем в эктодерме. Пищей гидр служат мелкие

беспозвоночные животные (черви, дафнии, циклопы и др.), а также только что выклюнувшиеся мальки рыб. При помощи стрекательных клеток они захватывают, парализуют и убивают добычу. Затем жертва щупальцами подтягивается к сильно растяжимому ротовому отверстию и продвигается в гастральную полость.



*Рис. 16.* Поперечный срез тела гидры (по Е.И. Лукину):

1 – эктодерма; 2 – энтодерма; 3 – опорная пластинка; 4 – гастральная полость; 5 – стрекательные клетки; 6 – эпителиально-мышечные клетки в эктодерме; 7–8 – железистые клетки; 9 – нервная клетка; 10 – эпителиально-мышечные клетки в энтодерме



*Рис. 17.* Эпителиально – мышечная клетка из эктодермы (по Е.И. Лукину):

1 – ядро; 2 – мышечное волокно.

Переваривание пищи у гидры лишь частично происходит внутриклеточно. Это связано с переходом к хищничеству и захватыванием довольно крупной добычи. В гастральную полость выделяется секрет железистых клеток энтодермы, под влиянием которого пища размягчается и превращается в кашу. Затем мелкие частицы пищи захватываются пищеварительными клетками энтодермы, и процесс пищеварения завершается внутриклеточно. Так у гидроидных впервые возникает полостное пищеварение, которое происходит одновременно с более примитивным внутриклеточным. Непереваренные остатки пищи выбрасываются через рот наружу.

Таким образом, в энтодерме также представлено несколько типов клеток: эпителиально-мускульные, железистые, нервные, чувствительные.

Мезоглея у гидры представлена тонкой опорной пластинкой, залегающей между эктодермой и энтодермой.

Размножаются гидры бесполым и половым способами. Бесполое размножение происходит путем почкования. Приблизительно на средней части тела гидры находится т.н. пояс почкования, где периодически

вырастает одна или несколько почек, снабженных зачатками щупалец и ртом. Затем у основания почка перешнуровывается, падает на дно и начинает вести самостоятельную жизнь. С приближением осени гидра переходит к половому размножению. Среди гидр встречаются как гермафродитные, так и раздельнополые виды. Находящиеся в эктодерме интерстициальные клетки дают начало яйцеклеткам (без деления), или многократно делясь — сперматозоидам. В этих местах на теле гидры образуются характерные вздутия покровов (гонады). Яйцеклетки образуются ближе к подошве, а сперматозоиды — к ротовому конусу. Последние попадают в воду, проникают к яйцеклетке и оплодотворяют ее. Зигота в теле гидры окружается плотной оболочкой, тогда как сама гидра с наступлением зимы погибает, а яйцо в таком состоянии сохраняется до весны и с наступлением благоприятных условий из него выходит молодая гидра.

Гидры не все время остаются прикрепленными к субстрату, они могут передвигаться с одного места на другое весьма своеобразно. Чаще всего гидры передвигаются «шагая», подобно гусеницам: гидра наклоняется оральным полюсом к предмету, на котором сидит, прилипает к нему щупальцами, затем подошва отрывается от субстрата, подтягивается к оральному концу и снова прикрепляется. Иногда гидра, прикрепившись к субстрату щупальцами, поднимает стебелек с подошвой вверх и сразу заносит его на противоположную сторону, как бы «кувыркаясь».

**Отряд Морские гидроидные полипы (*Leptolida*).** Среди обитателей морских вод подавляющее большинство гидроидных являются колониальными формами со сложным жизненным циклом. Колонии образуются путем многократного неполного почкования. В результате получается комплекс особей, сидящих на общем стволе и его побочных ветвях. Поэтому колония обычно напоминает бурые наросты мха или кустик, на ветвях которого сидят отдельные особи – гидранты, похожие по строению на гидру. Кишечные полости всех гидрантов сообщаются между собой, т.е. пища равномерно распределяется по всей колонии, что обеспечивает ее выживание. Для устойчивости и прочности за счет выделений эктодермального эпителия полипы образуют органическую оболочку, одевающую не только общий ствол, но и отдельных гидрантов.

Колонии гидроидных полипов способны лишь к бесполому размножению путем почкования (рис. 18). Половые клетки образуются только у медузоидного поколения, ведущего свободный образ жизни. Вначале на определенных местах колонии появляются выросты, напоминающие гидрантов. Затем выросты вытягиваются и превращаются в полые столбики — бластостили, внутри которых почкуются зачатки медуз. Сформировавшиеся медузы отрываются от бластостилия и уплывают. Они растут и, достигнув зрелости, размножаются половым путем. Медузы раздельнополы. Яйца и сперма выбрасываются в воду, где и происходит оплодотворение. Из зиготы развивается личинка — планула, которая, проплавав некоторое время в воде, оседает на дно, прикрепляясь к нему передним концом тела. На задней (верхней) части планулы прорывается рот и формируется венчик щупалец. Так возникает первый полип. Затем он

почкуется и дает начало развитию колонии. На этом жизненный цикл гидроидного полипа заканчивается. Он состоит из правильного чередования двух поколений: полипоидного (ведет прикрепленный образ жизни и размножается только бесполом путем) и медузоидного (ведет свободный образ жизни и размножается только половым путем). Такое чередование поколений, размножающихся различными способами, называется метагенезом.

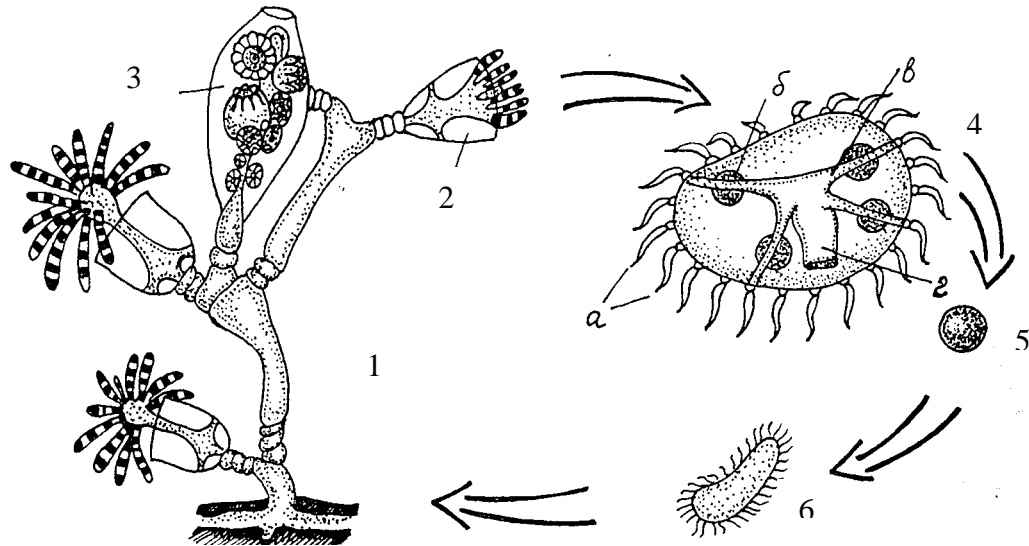


Рис. 18. Морской гидроидный полип обелия (по Е.И. Лукину):

1 – гидроидный полип; 2 – гидрант; 3 – бластостиль; 4 – гидроидная медуза: а - щупальца, б - гонады, в - радиальные каналы, г - ротовой стебелек; 5 – зигота; 6 – планула

Биологическое значение смены поколений и образование свободно-плавающего медузоидного поколения заключается в том, что медузки, переносимые течениями на большие расстояния, обеспечивают тем самым расселение вида. Однако у многих гидроидных полипов чередование поколений осложняется еще тем, что медузы размножаются не только половым путем, но также почкованием, образуя новое поколение медуз.

У многих гидроидных полипов вместо свободноплавающих медуз из медузных почек образуются половые особи, не отрывающиеся от колонии. У различных видов такие особи представляют собой более или менее сильно редуцированных медуз, утративших способность к самостоятельному существованию. Степень упрощения организации остающихся прикрепленными половых особей может быть различна. Если они сохраняют сходство с медузой, но остаются прикрепленными и лишены рта и органов чувств, их называют медузоидами. Если редукция идет далее, их называют гонофорами и споросаками. В простейшем случае споросак представляет собой эктодермический мешочек с энтодермическим стержнем внутри, наполненный созревающими половыми продуктами. Таким образом, половое поколение медуз превращается в своеобразные «половые органы» полиморфной колонии. Как медузы, так и медузоиды, гонофоры и споросаки, образуемые на одной колонии, формируют половые продукты одного

пола: яйцеклетки или сперматозоиды. Зрелые половые клетки освобождаются при разрыве стенок тела медузы или медузоида и выпадают в воду, где и происходит оплодотворение.

Следует отметить, что у некоторых гидроидных полипов в колониях наблюдается не только диморфизм, но и полиморфизм, заключающийся в том, что, кроме типичного гидранта и медузы или медузоида, на ветвях колонии образуются путем почкования еще особые защитные особи — нематофоры, лишенные рта и щупалец, но имеющие большое количество стрекательных клеток.

Медуза обелия имеет вид упрощенного колокола, из внутренней части которого свисает вниз длинный ротовой стебелек с ротовым отверстием на конце. Рот ведет в гастральную полость, состоящую из центрального желудка и расходящихся от него к краям зонтика радиальных каналов, в числе, равном или кратном четырем, и соединенных по краю зонтика общим кольцевым каналом. Желудок и радиальные каналы образуют т.н. гастроваскулярную (желудочно-сосудистую) систему. По свободному внутреннему краю зонтика тянется тонкая, кольцевидная перепонка, суживающая вход в полость колокола. Она называется парусом и является характерной особенностью гидроидных медуз. На краю зонтика располагаются щупальца в числе, также кратном четырем. Мезоглея у медуз развита хорошо и содержит до 97% воды, приобретая студенистый желеобразный вид, благодаря чему все тело медузы почти прозрачно. Нервная система медуз устроена сложнее, чем полипов. По краю зонтика располагается скопление нервных клеток, образуя нервное кольцо. От него иннервируются особые органы чувств, находящиеся по краю зонтика в виде глазков истатоцистов. Глазки — небольшие участки эктодермы у основания щупалец, содержащие клетки двух типов. Одни из них высокие (чувствительные), другие (пигментные клетки) содержат бурые или черные зерна пигмента. Чередуясь друг с другом, эти клетки образуют подобие сетчатки глаза высших животных. Органы равновесия (статоцисты) располагаются по краю зонтика вблизи глазков. Статоцисты имеют вид пузырьков, выстланных изнутри эктодермальным эпителием и заполненных жидкостью. Одна из клеток пузырька впячивается внутрь в виде булавы, внутри которой заключена одна или несколько конкреций углекислой извести. Это статолит — слуховой камешек. Чувствительные эпителиальные клеткистатоциста снабжены выростами — сенсорными волосками, направленными к вершине «булавы». Когда тело медузы изменяет положение, «булава» со статолитом под действием силы тяжести остается висеть отвесно и касается чувствительных волосков, передающих раздражение к эпителиально-мышечным клеткам, вызывая сокращение их мышечных волокон. Существует версия, что статоцисты служат для ритмичной работы эпителиально-мышечных клеток. По своей функции статоцисты медуз более или менее идентичны работе полукружных каналов уха человека.

Половые железы медуз располагаются под радиальными каналами, как у обелии, или на ротовом стебельке в виде скопления половых клеток.



Движение медуз происходит благодаря чередованию фаз сокращения и расслабления зонтика, т.е. реактивным способом путем выталкивания вытягиваемой воды. Плывет медуза скачкообразно, двигаясь вперед выпуклой частью зонтика.

Медузы — хищники, питающиеся различными мелкими животными, которых они парализуют стрекательными клетками щупалец. Некоторые глубоководные медузы привлекают свою добычу благодаря способности к свечению (биолюминесценции).

### **Подкласс Сифонофоры (Siphonophora)**

Сифонофоры - полиморфные колониальные гидроиды. Сифонофоры отличаются от морских гидроидных полипов (Leptolida) тем, что у них разнообразие особей в колонии связано с функциональной дифференцировкой не только полипоидных особей, но и медузоидных. Сифонофоры — исключительно морские плавающие колониальные гидроиды. Они разнообразны по форме и размерам. Наиболее крупные из них достигают 2—3 м в длину, а мелкие — около 1 см.

Каждая колония сифонофор состоит из ствола, на котором располагаются отдельные особи, выполняющие разные функции. Ствол колонии полый и соединяет гастральные полости всех особей в одну гастроваскулярную систему. На вершине колонии располагается воздушный пузырь пневматофор. Это видоизмененная медузоидная особь, выполняющая функцию поплавка, паруса и гидростатического аппарата. Особые газовые клетки внутри пневматофора способны выделять газ, заполняющий его гастральную полость. Состав газа внутри пневматофора близок к воздуху, но в нем выше содержание азота, углекислого газа и ниже — кислорода. Когда пневматофор заполнен газом, колония держится у поверхности воды. Во время шторма стенки пневматофора сокращаются, и газ выделяется через пору наружу. При этом пневматофор спадает, удельный вес колонии увеличивается, и она погружается в глубину. Под пневматофором располагается группа плавательных колоколов — нектофоров. Эти медузоиды без ротового стебелька, щупалец и органов чувств. Их функция — двигательная. Сокращая парус, зонтики некоторых нектофоров то наполняются водой, то выбрасывают порции воды наружу, что обеспечивает «реактивное» движение колонии пневматофором вперед.

На остальной части ствола располагаются комплексы особей с разными функциями — кормидии. В состав кормидии могут входить следующие особи: крышечка, гастрозоид, пальпон, цистозоид, гонофор. Крышечка — видоизмененный уплощенный полип, прикрывающий кормидии. Гастрозоид — кормящий полип со ртом. Его сопровождает полип, видоизмененный в арканчик, усаженный стрекательными клетками. Пища, захватываемая гастрозоидами, затем распределяется по гастро-васкулярной системе между всеми членами колонии. Пальпоны представляют собой видоизмененных полипов без ротового отверстия. В последнее время выяснилось, что они выполняют функцию внутриклеточного пищеварения. Из полости ствола

колонии в пальпоны поступают пищевые частицы, где усваиваются клетками энтодермы. Еще одним производным полипов являются цистозоиды с выделительной порой вместо рта. Это особи с выделительной функцией. Наконец, постоянными членами кормидия являются половые особи — гонофоры. Это видоизмененные медузоиды с половыми железами. Колонии могут быть разнополыми и обоеполыми. У некоторых сифонофор отпочковываются медузы и тогда проявляется чередование поколений: полиморфной колонии и медуз. Оплодотворение наружное. Половые клетки выходят в воду. Из плодотворенных яиц развиваются планулы, которые преобразуются вначале в одиночную особь, а затем в колонию.

Типичным представителем сифонофор является португальский кораблик — физалия (*Physalia*).

### 5.1.2. Класс Сцифоидные (*Scyphozoa*)

Сравнительно небольшой класс сцифоидных включает около 200 видов исключительно морских животных. У большинства сцифоидных имеет место чередование поколений: полипоидного — бесполого и медузоидного — полового. Типичным представителем сцифоидных медуз является аурелия ушастая (*Aurelia aurita*).

Внешне сцифоидные медузы напоминают гидроидных медуз (рис. 19). Но в отличие от гидроидных медуз сцифомедузы не имеют паруса. Сцифоидные медузы обладают, по сравнению с гидромедузами, более высокой организацией и иным жизненным циклом. Особенности организации сцифомедуз заключаются в более сложном строении гастроваскулярной системы, в большей степени гистологической дифференцировки клеток и в большем развитии нервной системы и органов чувств и, наконец, в расположении половых желез в энтодерме. Тело медузы имеет вид упрощенного зонтика.

Рот обычно имеет квадратную форму и окружен четырьмя ротовыми лопастями, расположенными по его углам. Рот ведет в энтодермальный желудок. Желудок образует четыре симметрично расположенных кармана, отделенных друг от друга вдающимися в желудок перегородками. В карманах желудка расположены щупальцевидные гастральные нити, содержащие большое количество железистых клеток. Пищеварение начинается в желудке под влиянием ферментов, выделяемых железистыми клетками энтодермы, внутри которых заканчивается переваривание пищи. От желудка отходят радиальные каналы в числе 8 или кратном 8. Например, у ушастой медузы имеется 16 радиальных каналов. При этом 4 канала начинаются от желудка в местах подхода перегородок. Эти каналы ветвятся на пути к кольцевому каналу, проходящему по краю зонтика. Еще 4 канала начинаются от средней части карманов желудка, они также ветвятся и впадают в кольцевой канал. Между этими ветвящимися восемью каналами помещаются 8 других каналов, которые не ветвятся и также соединяются с кольцевым каналом. Вся система каналов выстлана мерцательными

клетками, снабженными ресничками. Движение ресничек обуславливает постоянный ток жидкости, содержащей пищевые вещества, по каналам гастроваскулярной системы. При этом по неветвящимся каналам ток жидкости идет из желудка в кольцевой канал, а по разветвляющимся каналам — в обратном направлении. Такая разветвленность системы гастральных каналов обеспечивает снабжение пищей часто довольно большое тело медузы, а также доставку с водой кислорода и удаление из тела продуктов диссимиляции.

Движение сцифоидных медуз осуществляется путем сокращения зонтика, которое обеспечивают развитые мускульные волокна. Различают 8 радиальных мускульных лент, идущих по нижней стороне зонтика, и кольцо мускульных волокон, опоясывающих зонтик по его краю. Мускульные волокна образуются, как и у гидроидных, за счет эпителиально-мускульных клеток.

Край зонтика сцифоидных медуз не сплошной, как у гидромедуз, а расчленен на 8—16 краевых лопастей. С их нижней стороны свешиваются щупальца, которых может быть различное число. Эктодерма щупалец содержит большое количество стрекательных клеток. Очень много стрекательных клеток также на складчатых ротовых лопастях, свешивающихся по бокам рта.

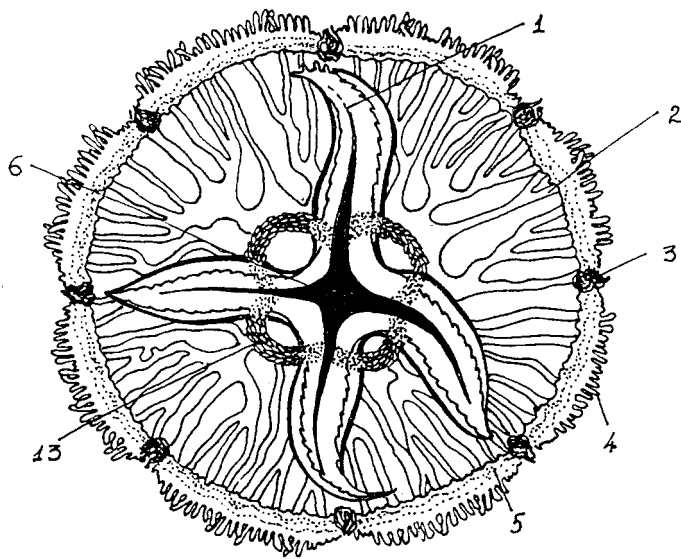


Рис. 19. Сцифомедуза аурелия (Е.И. Лукину):

1 — ротовые лопасти; 2 — радиальные каналы; 3 — ропалии; 4 — щупальца; 5 — кольцевой канал; 6 — рот; 7 — подошва; 8 — септы (перегородки); 9 — глотка; 10 — подошвенная пластинка; 11 — склеросепты, выпячивающие мягкие ткани полипа; 12 — чашечка полипа; 13 — гастральные нити карманов желудка с гонадами

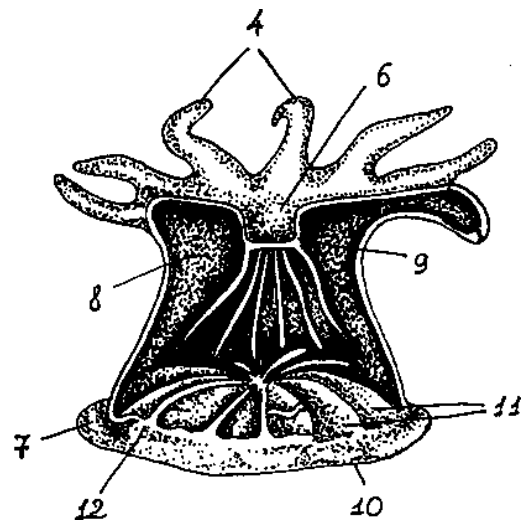


Рис. 20. Строение кораллового полипа (по А.А. Мигулину):

Части щупалец превратились в краевые тельца, или ропалии. Каждый ропалий содержит одинстатоцит и несколько глазков различной степени сложности строения. У каждого ропалия находится скопление нервных клеток (ганглиев), равное восьми.

Главную массу тела сцифомедуз составляет студенистая мезоглея, содержащая до 98% воды.

В цикле развития сцифомедуз имеет место метагенез (рис. 21). Медузы раздельнополы. Половые железы у них образуются из энтодермы нижней части карманов желудка, а созревшие половые клетки выходят через рот в воду, где и происходит оплодотворение. Из зиготы формируется планула, которая оседает на дно и прикрепляется передним концом тела к субстрату. На задней (верхней) части тела открывается рот, ведущий в гастральную полость и окруженный щупальцами. Эта стадия носит название сцифистомы. Она активно питается, заглатывая не только мелких планктонных животных, но и планулы своего вида (каннибализм).

Сцифоидные полипы, или сцифистомы — микроскопически мелкие животные, достигающие лишь нескольких миллиметров высоты. большей частью они одиночны, и при обычном почковании дочерние сцифистомы отделяются от материнской особи, но имеются также виды, образующие небольшие колонии.

Тело сцифистомы разделяется на чашечку со щупальцами, окружающими рот, и стебелек, или ножку. Стебелек прирастает к субстрату и может иметь наружный скелет, напоминающий перидерму гидроидных. Как и у гидроидных полипов, стенка тела сцифистомы состоит из двух слоев — эктодермы и энтодермы — с тонкой прослойкой мезоглеи между ними. Гастральная полость, образованная энтодермой, разделена четырьмя неполными перегородками, или септами, на 4 камеры и центральный желудок.

Сцифистомы могут размножаться бесполом способом путем почкования, образуя подобных себе полипов. Весной со сцифистомой происходят сильные изменения. Ее щупальца укорачиваются, на теле появляются кольцевидные перетяжки, образуя подобие стопки вложенных друг в друга тарелок. На этой стадии развития полип называется стробилой, а сам процесс ее образования — стробилиацией. Образовавшиеся при стробилиации дисковидные особи являются молодыми медузами (эфирами). Они постепенно, начиная с верхней, отрываются от стробила, переворачиваются выпуклой стороной кверху и переходят к плавающему образу жизни.

Сравнивая циклы развития гидроидных и сцифоидных, необходимо отметить, что для первых типичным является поколение полипов, тогда как для вторых — поколение медуз.

В водах Черного моря обитает еще один интересный представитель сцифоидных — медуза корнерот (*Rhizostoma pulmo*). Ее зонтик полусферической формы с закругленной вершиной. Цвет медузы беловатый, а по краю зонтика проходит яркая голубая, розовая или фиолетовая кайма. Щупалец у корнерота нет, но зато его ротовые лопасти развиты очень сильно.

Их боковые стороны образуют многочисленные складки и срастаются между собой. Концы ротовых лопастей не имеют складок и заканчиваются восемью корневидными выростами, за что медуза и получила свое название. Питаются корнероты мелкими планктонными организмами, заглатывая их вместе с водой. Купальщикам следует остерегаться корнерота, т.к. неосторожное прикосновение к нему может вызвать сильный ожог.

Класс сцифоидных медуз разделяется на четыре отряда, наиболее важные из них: Дискомедузы (*Discomedusae*);

Ставромедузы, или Люцернарии (*Stauromedusae*, или *Lucernaria*). Большинство медуз, например упомянутая выше *Aurelia*, светящаяся *Pelagia*, гигантская полярная медуза и др., относятся к отряду дискомедуз.

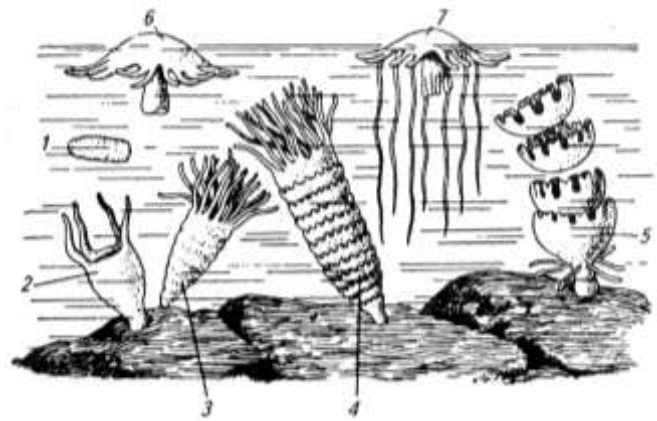


Рис. 21. Схема развития сцифоидной медузы аурелии (по Е.И. Лукину):

1 – личинка планула; 2 – полип сцифистомы; 3, 4 – стадии стробилиации сцифистомы; 5 – отделение от сцифистомы личинок эфир; 6 – молодая медуза-эфира; 7 – взрослая медуза

### 5.1.3. Класс Коралловые Полипы (*Anthozoa*)

Коралловые полипы представляют собой самую большую группу кишечнополостных, свыше 6000 видов относятся к этому классу.

Коралловые полипы - исключительно морские животные, ведущие сидячий образ жизни. Большинство коралловых полипов колониальны, но среди них много и одиночных форм, как, например, многочисленные актинии. Во внутреннем строении коралловых полипов проявляются нарушения радиальной (лучевой) симметрии в сторону двухлучевой, или билатеральной (двусторонней), симметрии.

Размеры тела полипов очень различны. Наряду со сравнительно мелкими формами, диаметр которых измеряется несколькими миллиметрами, есть и крупные, особенно среди одиночных форм, достигающие в диаметре десятков сантиметров, а отдельные виды - до 1 м.

Кораллы представлены только полипоидными формами, у них нет смены поколений (рис. 20). Все формы, свойственные медузоидной стадии, отсутствуют: ни медуз, ни медузондон, ни гонофоров или споросаков не образуется. По общему плану строения коралловые полипы близки к гидроидным и особенно к сцифоидным полипам. Однако имеется ряд существенных различий в их организации. Внешне коралловые полипы отличаются от гидроидных более коротким и относительно широким (толстым) цилиндрическим телом и не подразделяются на туловище и ножку. У колониальных форм основание полипа погружено в общее тело колонии, а у одиночных полипов имеет подошву для прикрепления к субстрату.

Щупальца внутри полые и в зависимости от их количества класс коралловых полипов делят на два подкласса: Шестилучевые (Hexacorallia) и Восьмилучевые (Octocorallia). У первых число щупалец шесть или кратно шести, у вторых — восемь или кратно восьми. Между щупальцами располагается ротовой диск, в середине которого лежит ротовое отверстие в виде щели. Последнее ведет в сжатую с боков глотку, выстланную эктодермой. Вдоль глотки проходит желобок с ресничным эпителием, благодаря которому создается ток воды внутрь гастральной полости. Она разделена продольными перегородками (септами) на камеры. Этим достигается значительное увеличение поверхности гастральной полости полипа, что приводит к интенсификации пищеварения. В септах есть отверстия, посредством которых камеры сообщаются между собой. В нижней части гастральной полости септы не срастаются между собой, а их свободные края утолщены и называются мезентериальными нитями. В них сосредоточены железистые клетки, выделяющие пищеварительные ферменты. Число септ и камер всегда соответствует или кратно числу щупалец. Мышечные клетки коралловых полипов формируют в мезоглее слой продольных (под эктодермой) и поперечных (под энтодермой) мышечных волокон. У шестилучевых кораллов мезоглея представлена тонкой опорной пластинкой, а у восьмилучевых кораллов мезоглея развита достаточно хорошо. У одиночных коралловых полипов скелет чаще отсутствует, тогда как колониальные формы имеют хорошо сформированный скелет из рогоподобного вещества или углекислого кальция, который может быть внутренним (у восьмилучевых кораллов), развивающимся в мезоглее в особых клетках — склеробластах и образующим своеобразный стержень всей колонии, или наружным (у шестилучевых кораллов), выделяемым непосредственно эктодермой полипов в подошвенной области. Скелет мадрепоровых кораллов обеспечивает существование огромных колоний (рис. 22), образующих три основных типа коралловых построек: береговые рифы, барьерные рифы и коралловые острова, или атоллы. Береговые рифы представляют собой результат деятельности кораллов в непосредственной близости от берега, в приливно-отливной зоне. Во время отлива колонии кораллов, окрашенные в яркие цвета (красный, синий, оранжевый и др.), обнажаются. Барьерные рифы представляют собой более мощные сооружения. Эти рифы расположены часто на значительном расстоянии от берега, отделенные от него иногда довольно глубоким водным коридором. Барьерный риф, расположенный вдоль восточного берега Австралии, тянется на 1400 км.

Коралловые полипы размножаются бесполом и половым способами. Одиночные мягкие актинии размножаются почкованием, реже — делением тела. Половые продукты кораллов развиваются в энтодерме, как и у сцифоидных, что обеспечивает лучшее снабжение их питательными веществами. Коралловые полипы раздельнополы или гермафродитны. Зрелые половые клетки попадают в гастральную полость. Сперматозоиды выносятся наружу, а яйца у большинства кораллов остаются в гастральной полости, где и оплодотворяются. В гастральной полости происходит

развитие яиц. Планула выносятся через рот в окружающую воду и после прикрепления передним концом к субстрату превращается в полипа. Впрочем, у некоторых актиний превращение планулы в полипа происходит в гастральной полости матери.

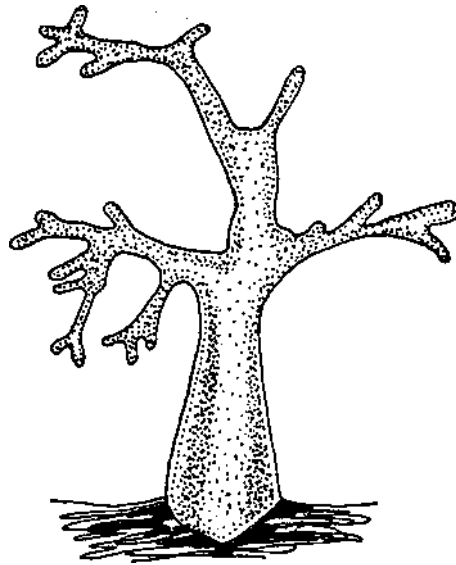


Рис. 22. Скелет коралла (по Е.И. Лукину):

Некоторые кораллы (зоантарии) вырабатывают очень сильный яд, называемый палитоксином (от названия производящего его полипа *Palythoa*). Отравление им сказывается на деятельности сердца и всей системы кровообращения позвоночных животных. Яд зоантарий оказался в 100 раз сильнее яда кобры.

## Глава 7. Тип Плоские черви (*Plathelminthes*)

К типу плоских червей относятся наиболее низкоорганизованные трехслойные билатеральные животные, ведущие разнообразный образ жизни.

Тип Плоские черви подразделяется на девять классов, из которых три включают свободноживущих червей, а шесть — исключительно паразитических. Наиболее многочисленными являются класс Ресничные черви (*Turbellaria*), класс Сосальщикообразные (*Trematoda*), класс Моногенеи (*Monogenea*) и класс Ленточные черви, или Цестоды (*Cestoda*). К ресничным червям относятся свободноживущие формы, обитающие в морских и пресных водах. К остальным классам относятся паразитические формы. Для всех плоских червей характерны общие черты организации:

- тело сильно сплющено в дорзовентральном (спинно-брюшном) направлении и вытянуто в длину;
- нет полости тела. Все промежутки между органами заполнены особой рыхлой тканью, называемой паренхимой;
- органы пищеварения состоят из двух отделов: передней кишки, чаще

называемой глоткой, выстланной внутри эктодермой, и средней кишки, энтодермического происхождения, часто разветвленной и заканчивающейся слепо. Задней кишки и анального отверстия нет. У большой группы паразитических форм (ленточные черви) пищеварительная система полностью редуцирована.

У плоских червей появляется выделительная система. Она представлена протонефридиями — особыми канальцами, начинающимися в паренхиме звездчатыми клетками и открывающиеся наружу выделительным отверстием.

Нервная система - типа ортогон, которая состоит из парного мозгового ганглия и отходящих от него нескольких пар нервных тяжей, соединенных между собой кольцевыми тяжами - комиссурами. В целом нервная система напоминает решетку.

Органы чувств наиболее развиты у свободноживущих видов. У многих из них имеются глазки, органы равновесия —статоцисты и многочисленные сенсиллы: осязательные клетки и органы химического чувства.

У всех плоских червей нет кровеносной и дыхательной систем. Свободноживущие плоские черви дышат через кожу. Эндопаразитические виды обладают анаэробным дыханием.

Половая система очень сложная, она характеризуется не только присутствием половых желез, но и наличием половых протоков и дополнительных частей полового аппарата, связанных с обеспечением яиц питательным материалом, образованием оболочек яйца и коконов, а также с наличием совокупительного аппарата. За редким исключением все плоские черви — гермафродиты.

Оплодотворение чаще внутреннее. Развитие, особенно паразитических видов, сложное, протекающее со сменой хозяев.

## **6.1. Класс Ресничные черви, или Турбеллярии (Turbellaria)**

Ресничные черви, или турбеллярии, живут в морях, океанах и пресных водах. Большинство турбеллярий ведет донный (бентосный) образ жизни. Обычно они ползают по дну или по водным растениям. Среди турбеллярии есть и такие, которые живут в почве и на ее поверхности — под листвой и т.п. Многие турбеллярии — хищники, и лишь, немногие приспособились к паразитическому образу жизни. Турбеллярии насчитывается около 3000 видов. Типичный представитель — молочная планария (*Dendrocoelium lacteum*).



Своё название она получила за цвет тела, достигая в длину до 3 см (рис. 23). Однако среди турбеллярий имеются и более крупные черви. Так, байкальский червь *Polycotylus* достигает 30 см, а некоторые наземные тропические формы имеют длину 50—60 см. Головная часть тела более широкая, задняя — заострена. Спереди расположена пара глаз в виде чёрных точек, а по бокам — выросты в виде лопастей, под которыми с брюшной стороны находится присасывательная ямка, выполняющая роль органа фиксации червя. На середине брюшной стороны тела имеются два отверстия: ротовое и половое. Последнее несколько смещено кзади. На спинной стороне открываются 8 пар выделительных отверстий.

Передвигаясь, эти животные могут удлинять и сокращать тело, некоторые могут и плавать. Типичный способ передвижения планарии — это скольжение по субстрату, напоминающее ползание улиток, но более быстрое. Движения обусловлены, с одной стороны, движением ресничек, покрывающих тело турбеллярий, а с другой — сокращением мускулатуры. Все планарии — хищники и главными компонентами их рациона являются мелкие ракообразные, черви, личинки насекомых.

Поверхность тела турбеллярий покрыта однослойным мерцательным эпителием. Под ним расположены одноклеточные (реже многоклеточные) слизистые, клейкие и белковые железы, протоки которых открываются наружу среди эпителиальных клеток. Слизистые железы выделяют слизь, облегчающую скольжение турбеллярий. Выделения клейких желез застывают в виде нитей, на которых животные могут временно подвешиваться на поверхностной пленке воды или подводных предметах. Белковые железы образуют ядовитый секрет, имеющий защитное значение.

Многие эпителиальные клетки содержат рабдиты — сильно преломляющие свет палочки, расположенные внутри клеток. Они представляют собой «оформленный секрет» клеток. При малейшем раздражении рабдиты выбрасываются из клеток наружу и расплываются в слизистую массу. Они могут состоять из ядовитых веществ и представляют собой средство защиты и нападения. Во всяком случае, известно, что многие турбеллярии несъедобны для других животных.

Клетки эпителия располагаются на базальной мембране, отделяющей

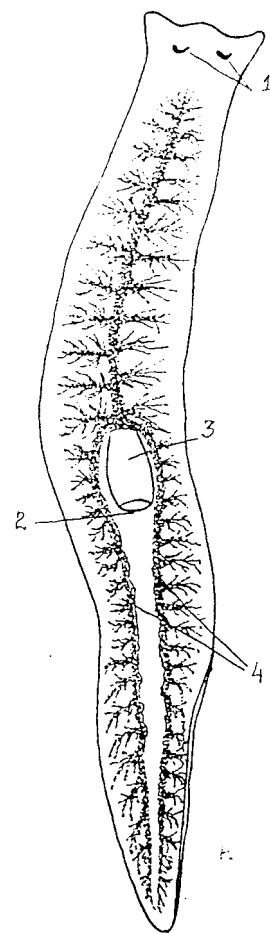


Рис. 23. Молочно-белая планария (по Е.А. Веселову):  
1 — глазки; 2 — рот; 3 — глотка;  
4 — ветви кишечника

его от слоя мышц. Под базальной мембраной находится слой поперечных мышечных волокон. Под ним — слой косых (диагональных) мышечных волокон и продольные мышцы, развитые наилучшим образом. Кроме того, всю толщу тела пронизывают спиннобрюшные (дорзовентральные) мышечные пучки. Вся мускулатура представлена гладкой мышечной тканью.

Мерцательный эпителий, базальная мембрана и слои мышц формируют кожно-мускульный мешок, в котором помещаются все внутренние органы животного.

Внутреннее пространство между стенками мешка заполнено паренхимой, состоящей из клеток соединительной ткани. От каждой паренхиматозной клетки тянется несколько отростков, переплетающихся между таковыми соседних клеток, формируя своеобразную сетчатую структуру синцитиального типа. В паренхиматозных клетках образуются рабдиты, накапливаются запасные питательные вещества, за счёт этих клеток происходят регенеративные процессы.

На брюшной стороне тела ближе к задней его части располагается ротовое отверстие, снабжённое запирательными мышцами. Рот ведёт в расширенную полость, где размещается глотка, способная вытягиваться наподобие хоботка изо рта и захватывать добычу. Глотка продолжается в кишечник, имеющий три ветви (отсюда название отряда). Одна из ветвей кишечника направлена к головной части тела, а две других — к задней. Каждая ветвь делится на вторичные, третичные, четвертичные и т.д. разветвления, что многократно увеличивает всасывательную поверхность кишки. Клетки эпителия кишечника колбообразной формы, обладают способностью захватывать пищевые частицы и переваривать их (т.н. пищеварительный фагоцитоз). Непереваренные продукты выделяются в полость кишечника, откуда сильными сократительными движениями мышц удаляются наружу через ротовое отверстие.

У многих планарий наблюдается и внекишечное пищеварение. Нередко планарии нападают на довольно крупные жертвы (моллюсков, рачков — водяных осликов). В тело жертвы они выделяют пищеварительные ферменты, а затем всасывают полупереваренную пищу.

Дыхательная система у молочной планарии отсутствует. Дыхание осуществляется диффузно через покровы тела.

Нервная система состоит из парных головных нервных ганглиев и отходящих от них нервных стволов. Головные ганглии, соединяясь между собой, формируют т.н. «головной мозг». От него вперед отходят короткие разветвленные головные нервы. Назад от головных ганглиев тянутся два наиболее развитых брюшных нервных ствола и менее развитые спинные. Брюшные стволы соединяются между собой посредством поперечных кольцеобразных перетяжек (комиссур), охватывающих при этом и спинные нервные стволы. Такой тип нервной системы получил название лестничной, или ортогона. Кроме того, от брюшных стволов отходят многочисленные боковые нервные тяжи.

Органы чувств представлены парой глаз и головными лопастями. Осязательным чувством обладает вся кожа, а также головные лопасти.

Химические раздражения воспринимаются длинными неподвижными ресничками, разбросанными по всему телу планарии. К ресничкам подходят чувствительные отростки нервных клеток. Органами зрения являются глаза, состоящие из пигментного бокала, в полость которого вдается светочувствительная часть рецепторов. От них отходят нервные волокна, идущие к мозгу. Пигментный бокал обращён своей вогнутой стороной к поверхности тела, поэтому свет вначале проходит через рецепторы, а затем уже через их светочувствительные части. Такие глаза называются обращенными, или инвертированными. У некоторых наземных планарий имеется более 1000 пар глаз. У многих турбеллярий (бескишечных) в тесной связи с головным ганглием расположенстатоцист, в виде замкнутого пузырька состатолимом внутри. Статоцист служит органом ориентации животного в пространстве. При изменении положения тела червя сигнал отстатоциста передается через нервную систему мускулатуре турбеллярий до тех пор, пока последняя не примет нормального положения.

Выделительная система представлена протонефридиями (от греч. «протос»- простой, первичный и «нефрос»- почка). Начинаются они особыми (пламенными) клетками, от которых отходят выделительные каналы (по одному от каждой клетки). Внутри клетки, в начальную часть канала вдается пучок ресничек, при движении напоминающий игру пламени. Через истонченную клеточную стенку продукты диссимиляции поступают в канал с током жидкости, возбуждаемой движениями пучка ресничек. Затем продукты выделения поступают в главные выделительные каналы, образованные путем слияния каналов, открывающиеся наружу выделительными отверстиями. Описанные органы выделяют из тела избыток воды, а также жидкие продукты диссимиляции. Протонефридии имеют эктодермальное происхождение, а их функция заключается больше в регуляции осмотического давления, чем в выделении продуктов обмена веществ. Этим объясняется отсутствие протонефридий у морских турбеллярий, продукты выделения которых удаляются особыми клетками — амёбоцитами, которые выходят наружу через покровы тела.

В половом отношении молочная планария - гермафродит. Мужская половая система состоит из 200-300 пузырьковидных семенников, расположенных ближе к бокам тела. Выносящие каналы семенников впадают в семяпроводы, сливающиеся в семенной пузырь. В его нижней части начинается семяизвергательный канал, проходящий через совокупительный орган — циррус и открывающийся на его конце. Циррус помещен в особом вместилище — сумке цирруса, или кармане цирруса. Женская половая система состоит из двух яичников, их выводных протоков и придаточных желез (желточников, копулятивной сумки, половой клоаки, семяприемников). От яичников, расположенных вблизи головной части тела, отходят длинные яйцеводы, соединяющиеся в непарном влагалище. Последнее открывается наружу у сумки цирруса половой клоакой. Кроме того, имеется копулятивная сумка, служащая для наполнения спермой партнера при перекрестном оплодотворении. Некоторые турбеллярии, в том числе и молочная планария, способны к бесполому размножению путем

деления тела на метамерные части.

Оплодотворение у планарии внутреннее. При перекрестном оплодотворении каждый партнёр вводит свой циррус в копулятивную сумку другого, из которой сперма поступает в половую клоаку, где происходит оплодотворение яиц. Комплект таких яиц покрывается секретом желточных клеток, который затвердевает и образует кокон, прикрепляемый червем к подводным предметам. Кокон имеет округлую форму и содержит от 5 до 42 яиц.

Развитие у пресноводных и наземных форм прямое, без метаморфоза. У описанной выше молочной планарии в коконе, помимо яиц, содержится около 80—90 тыс. желточных клеток. Последние окружают каждую яйцеклетку, а позднее сливаются и образуют синцитий. Бластомеры оказываются разобщенными и погруженными в общую массу желтка. Они образуют три группы клеток, две из которых обеспечивают поглощение желтка зародышем, а из третьей формируется сам зародыш. В конце развития из кокона отрождаются маленькие планарии. У морских турбеллярий из яйца выходит мюллеровская личинка, обладающая на ранних этапах развития радиальной симметрией. Такая личинка ведет планктонный образ жизни, и этим обеспечивается расселение морских турбеллярий. Личинки морских турбеллярий переносятся морскими течениями на большие расстояния и постепенно превращаются во взрослых животных. При этом их рот сдвигается вперед, окологотовые лопасти уменьшаются, а все тело сплющивается. Личинка опускается на дно и окончательно приобретает билатеральную симметрию.

## **6.2. Класс Дигенетические сосальщики (Trematoda или Digenea)**

Класс дигенетических сосальщиков (Trematoda) полностью состоит из паразитов беспозвоночных и позвоночных животных, насчитывая около 4900 видов. Дигенетические сосальщики представляют большой интерес потому, что по своей организации они типичные плоские черви, имеющие много общего с турбелляриями, в то же время они обладают большим количеством особенностей, развившихся в условиях паразитического существования. Эти особенности заключаются в следующем. У взрослых форм полностью исчезает ресничный покров. При этом теряется возможность передвижения, как у турбеллярий, при помощи ресничек. Тело сосальщиков покрыто синцитиальным эпителием - тегументом.

У трематод дыхание анаэробное. Жизненный цикл значительно усложняется в связи с возникновением смены хозяев. Половые продукты образуются в огромном количестве, чем компенсируется очень большая смертность паразитов на разных этапах их жизненного цикла.

В длину сосальщики достигают от нескольких миллиметров до 1,5 метра (эти последние найдены у акул). Форма тела чаще листовидная или лентовидная. На переднем конце тела с вентральной стороны имеется ротовая присоска в виде мускулистого валика округлой формы (рис. 24).

Вторая присоска — брюшная, которая имеется у большинства трематод и располагается ближе к средней части тела червя. Эта присоска служит исключительно органом прикрепления. Присоски — это органы фиксации трематод в теле хозяина. На дне ротовой присоски открывается рот, но первоначально считали, что обе присоски ведут в рот, почему и возникло неправильное название этих животных — двуустки (*Distoma*).

Покровы трематод носят название тегумента. Наружная, поверхностная пленка тегумента содержит вещества, инактивирующие пищеварительные ферменты хозяина. Таким образом, тегумент предотвращает переваривание живых паразитов в организме хозяина. Эпителий не имеет ресничек, клеточных оболочек и ядер, но содержит большое количество митохондрий и плотные образования — кутикулярные шипики, являющиеся дополнительными органами фиксации. Эпителий располагается на базальной мембране, пронизанной цитоплазматическими тяжами, соединяющими его со слоем погруженного эпителия. Клетки последнего имеют четкие границы и содержат ядра. Под базальной мембраной находится слой кольцевых и продольных мышц. Паренхима, заполняющая пространство между внутренними органами в кожно-мышечном мешке, устроена аналогично таковой ресничных червей.

Пищеварительная система трематод представлена ротовым отверстием, которое находится на дне ротовой присоски. Обычно за ртом расположена небольшая предглоточная полость, а затем — мускулистая глотка, к которой прикрепляются идущие от спинной части кожно-мышечного мешка пучки мышечных волокон, втягивающих глотку. Присоска, предглоточная полость и глотка представляют собой сосательный аппарат, весьма характерный для сосальщиков. Насасывание пищи в кишечник происходит следующим образом: глотка при помощи мышцы оттягивается назад и, как поршень, втягивает пищу в предглоточную полость. Затем рот закрывается, а глотка вдвигается обратно в предглоточную полость, при этом пища поступает в глотку. Далее сокращением мускулатуры глотки пища проталкивается в пищевод, переходящий в двуветвистую слепозаканчивающуюся среднюю кишку, тянущуюся по бокам тела. У некоторых трематод средняя кишка имеет боковые выпячивания, что увеличивает ее всасывательную поверхность. Степень разветвленности кишечника различна и находится в зависимости от размеров животного. Кровеносная и дыхательная системы у сосальщиков отсутствуют. Нервная система сходна с нервной системой турбеллярий, но развита слабее. У дигенетических сосальщиков она состоит из парного мозгового ганглия, от которого отходят нервные тяжи. К задней части тела тянутся три пары нервных стволов: брюшные, спинные и боковые, соединяющиеся между собой поперечными комиссурами. Поэтому нервная система трематод, также как и турбеллярий, ортогонального типа. Из всех нервных тяжей наилучшим образом развиты брюшные.

Органы чувств представлены кожными. Условия жизни эндопаразитов, живущих в полной темноте, привели к редукции органов зрения. Поэтому у взрослых дигенетических сосальщиков органы зрения отсутствуют. Слаборазвитые глазки имеются лишь у свободноживущих личинок (мирацидиев и церкариев). Выделительная система протонефридиального типа и состоит из пары главных выделительных каналов, ветвящихся на боковые каналы, которые заканчиваются звездчатыми клетками (артроцитами) с пучками мерцательных ресничек. Главные каналы в задней части тела соединяются, образуя мочевой пузырь (не у всех трематод), который открывается наружу отверстием выделительной системы. Половая система трематод имеет сложное строение. В подавляющем большинстве сосальщики являются гермафродитами, лишь единичные виды раздельнополые. Мужская половая система представлена двумя округлыми, лопастными или древовидно разветвленными семенниками с отходящими от них семяпроводами. Последние сливаются и образуют семяизвергательный канал.

Он проходит через совокупительный орган (циррус) и открывается на его конце.

Как и у турбеллярий, циррус трематод размещается в совокупительной сумке и способен выпячиваться наружу из мужского полового отверстия. Женская половая система состоит из непарного яичника, в котором формируются яйца, и из желточников, где образуются богатые питательными веществами желточные клетки. Проток яичника — яйцевод и протоки желточников впадают в небольшой резервуар — оотип. В нем происходит оплодотворение яиц, которые затем окружаются желточными клетками, поступающими по желточным протокам. В оотип открывается семяприемник, где хранится сперма, полученная от других особей при перекрестном оплодотворении. В стенке оотипа находятся скопления телец Мелиса, которые выделяют секрет, способствующий процессу

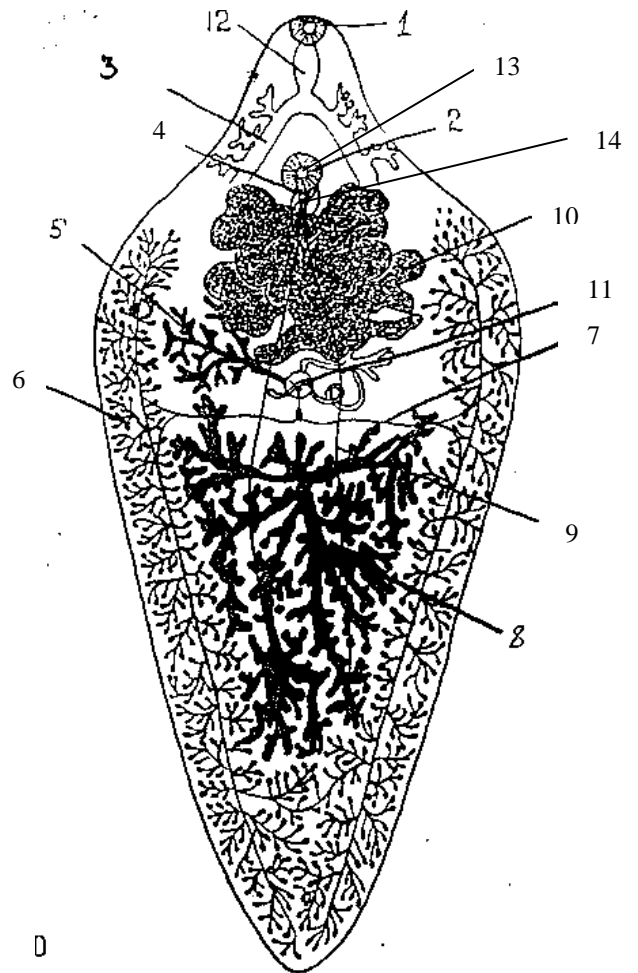


Рис. 24. Печеночный сосальщик (по Е.А. Веселову):

- 1 — ротовая присоска; 2 — брюшная присоска; 3 — кишечник; 4 — совокупительный орган (циррус) в сумке; 5 — яичник; 6 — желточники; 7 — желточные протоки; 8 — семенники; 9 — семяпроводы; 10 — матка; 11 — оотип; 12 — глотка; 13 — семяприемник; 14 — семяизвергательный канал

оплодотворения и формирования яиц. Яйца из оотипа поступают в длинный проток — матку. Она открывается наружу женским половым отверстием рядом с таковым копулятивного органа. Накапливающиеся в оотипе трематод избытки спермы и желточных клеток выбрасываются во внешнюю среду через короткий проток — лауреров канал, открывающийся на спинной стороне тела червя.

При спаривании трематод циррус вводится через женское половое отверстие в матку. Сперма проникает далее в оотип, куда поступают также и зрелые яйцеклетки. Там происходит оплодотворение. Оплодотворенное яйцо окружается поступающими в оотип желточными клетками, затем покрывается скорлупой и продвигается вперед к женскому половому отверстию.

У многих видов в яйцах, находящихся в матке, начинается эмбриональное развитие личинок, поэтому во внешнюю среду попадает яйцо с уже сформировавшейся личинкой. Это выгодно в том отношении, что развивающиеся личинки выходят уже вполне готовыми к самостоятельной жизни.

Оплодотворение у сосальщиков перекрёстное, гораздо реже отмечается самооплодотворение. Представители семейства Schistosomatidae, паразитирующие в кровеносной системе млекопитающих, являются раздельно-полами. Более крупный самец носит самку в особом “кармане”, который образован складками краев его тела.

Необходимую для жизнедеятельности энергию трематоды получают в результате расщепления откладываемого в их тканях гликогена, составляющего иногда до 65% от массы тела.

Жизненный цикл сосальщиков сложен, так как связан со сменой хозяев и чередованием личиночных стадий развития самих паразитов.

Печеночный сосальщик (*Fasciola hepatica*) паразитирует в желчных протоках мелкого и крупного рогатого скота, лошадей, свиней, верблюдов, диких млекопитающих, а также человека. Фасциолы продуцируют огромное количество яиц, которые с желчью попадают в двенадцатиперстную кишку, а затем с фекалиями — во внешнюю среду. Для дальнейшего развития личинок необходимо наличие кислорода, оптимальной температуры (15-30 °С), влажности и света. В том случае, если яйца фасциолы не попадут в воду, личинки погибают. При благоприятных условиях через две недели из яйца выходит мирацидий — микроскопическая личинка, покрытая ресничками. На переднем конце тела мирацидия имеются головной ганглий, глазок и особая железа, секрет которой помогает мирацидию проникнуть в промежуточного хозяина. Протонефридии простые, состоят всего из одной-двух пар плазматических клеток и извитых канальцев, открывающихся порами. Внутри мирацидия можно различить так называемые зародышевые шары. Это яйцевые клетки, которые, развиваясь партеногенетически, дадут новое поколение личинок. Проплавав некоторое время в воде и найдя промежуточного хозяина — брюхоногого пресноводного моллюска малого прудовика (*Lymnaea truncatula*), мирацидий внедряется в его тело и мигрирует в печень. Там он сбрасывает реснички и превращается в половозрелую

паразитическую стадию — спороцисту, размножающуюся партеногенетически (рис. 25). Она имеет мешковидную форму и содержит внутри зародышевые клетки, из которых затем развивается следующее поколение личинок — редии. Внутри редий путём партеногенеза формируются церкарии. Церкарии снабжены хвостовым придатком, часто превышающим длину самой личинки в 2 раза, с его помощью они плавают. Цикл развития от яйца до церкарии продолжается 70—100 дней. Из моллюска церкарии выходят в воду, свободно плавают, затем прикрепляются к подходящему субстрату (прибрежные растения, поверхностная плёнка воды) и инцистируются. При этом тело церкария округляется, а хвостовой отросток отпадает. Эта стадия называется адолескарий и является инвазионной, т. е. стадия, в которой происходит заражение (инвазия). Дефинитивные хозяева заражаются при водопое, поедании прибрежной растительности, свежего сена, где имеются адолескарии. В кишечнике окончательного хозяина оболочки цисты адолескария растворяются и последние внедряются в стенку кишечника, попадают в кровеносные сосуды и заносятся в печень, где внедряются в её паренхиму и превращаются в молодых фасциол. Через 35-40 дней они проникают из паренхимы печени в желчные протоки и становятся половозрелыми. Заболевание, которое вызывают фасциолы, называется фасциолёз.

Таким образом, жизненный цикл печеночного сосальщика и других дигенетических сосальщиков характеризуется следующими особенностями: 1) сменой хозяев, заключающейся в том, что половозрелая стадия живет в теле одного животного — окончательного хозяина, тогда как личиночные стадии паразитируют в теле другого вида, служащего промежуточным хозяином; 2) партеногенетическим размножением на личиночных стадиях (в спороцистах из зародышевых шаров образуются редии, в редиях — церкарии).

Такая смена поколений, при которой одно поколение размножается обычным половым путем с оплодотворением, а другое также половым, но партеногенетически, без оплодотворения, называется гетерогонией, в отличие от метагенеза у гидроидных полипов, при котором происходит чередование бесполого и полового поколений. При этом у сосальщиков размножение происходит не на взрослой, а на личиночной стадии, т. е. наблюдается явление педогенеза. Типичные редии имеют вытянутое цилиндрическое тело с парой локомоторных, или двигательных, выростов, расположенных в его задней части и одну ротовую присоску. Молодые редии весьма подвижны. Они активно питаются, поглощая плотные ткани и кровь хозяина.

Однако, оставаясь паразитами моллюсков, редии нередко ведут себя как настоящие хищники. Они пожирают более мелких редий своего же вида или питаются спороцистами — “конкурентами”. Путем партеногенеза внутри редий развиваются дочерние редии, сильно заселяя организм моллюска-хозяина.



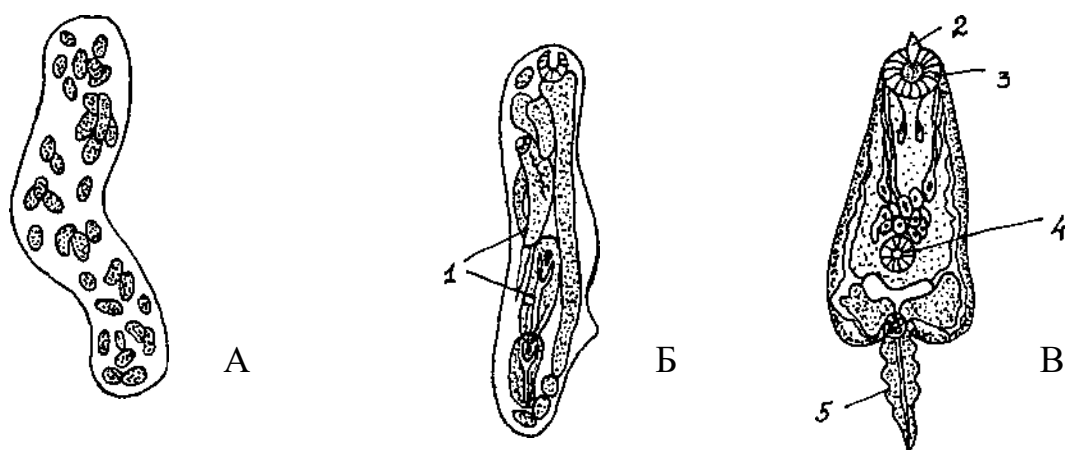


Рис. 25. Личиночные стадии трематод (по А.И. Ятусевичу):  
 А - спороциста, Б - редия, 1 – молодые церкарии; В - церкария, 2 – стилет;  
 3 – ротовая присоска; 4 – брюшная присоска; 5 – хвостовой придаток

Обычно они держатся на поверхности или в толще печени, питаясь её тканями. В летнее время редии образуют церкариев. Покидая редию, церкарии на некоторое время задерживаются в кровеносных лакунах моллюска, накапливая в своем теле необходимые запасы гликогена.

Церкарии — свободноживущие, плавающие в воде личинки. Они имеют ротовую и брюшную присоски, развитый головной ганглий, более развитую выделительную систему, зачатки половых органов, пищевод и кишечник. По бокам тела располагаются цистогенные (выделяющие цисту) железы. Их тело несет на заднем конце хвостовой придаток — орган передвижения. Продолжительность свободной жизни церкариев определяется тремя условиями: количеством накопленного гликогена, температурой воды, которая регулирует скорость его потребления, и особенностями поведения самих церкариев. Чем прохладнее вода, тем дольше могут прожить личинки. Поиски хозяина, необходимого для дальнейшего развития, не всегда завершаются успехом. По мере того, как расходуется гликоген, основные запасы которого сосредоточены в хвосте, движения церкариев становятся все более вялыми. Они теряют способность плавать и опускаются на дно, где живут еще некоторое время за счет остатков гликогена.

У некоторых церкариев для облегчения проникновения в тело хозяина в ротовой присоске находится особый копьевидный орган — стилет, орудием которым, церкарии разрывают покровы хозяина и внедряются в него. После купания в водоеме, где много стилетных церкариев, человек может ощущать жжение и зуд на коже, ее покраснение, напоминающее крапивницу (церкариоз). Такое явление уже несколько лет подряд отмечается на озерах Нарочь, Мясро, Баторино, Мядель и др. Это признаки «атаки» на кожу человека стилетными церкариями, хотя особой опасности это не представляет.

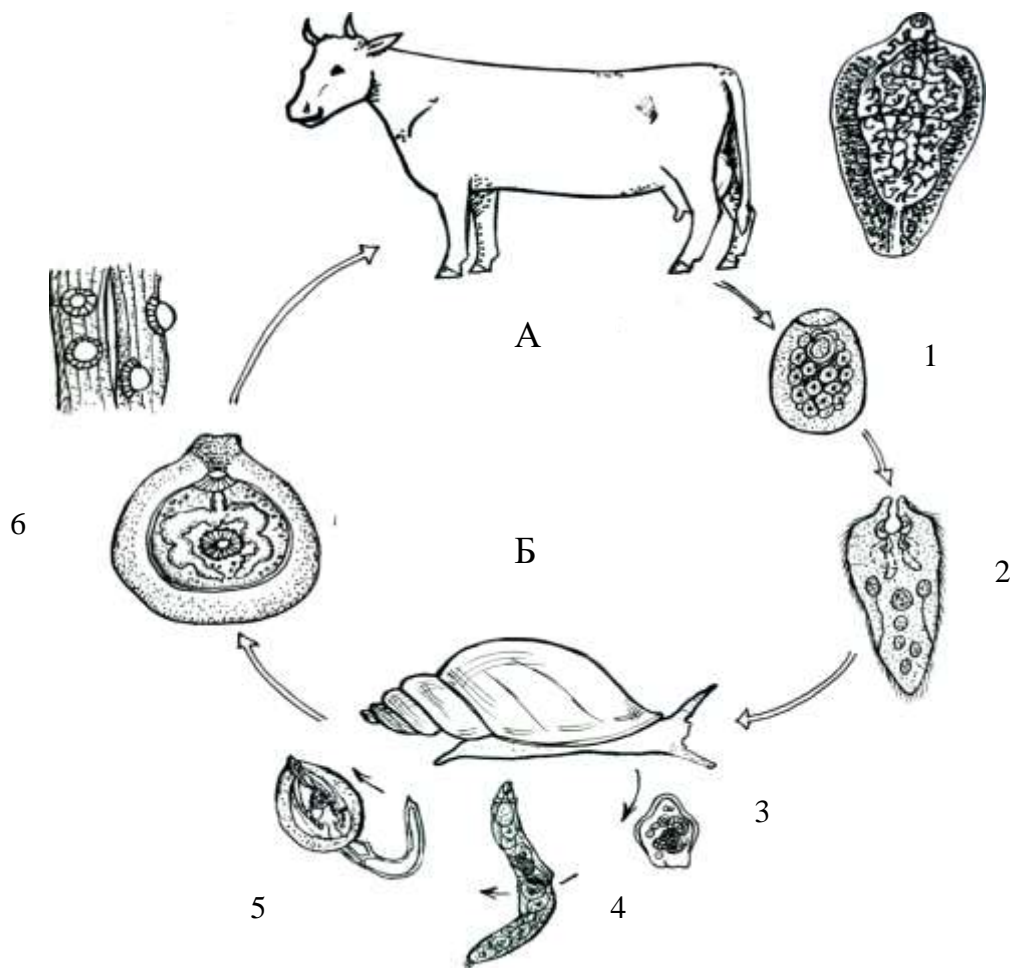


Рис. 26. Цикл развития печеночного сосальщика (по А.И. Ятусевичу):  
 А - дефинитивный хозяин, Б - промежуточный хозяин (малый прудовик),  
 1 – яйцо, 2 – мирацидий, 3 – спороциста, 4 – редия, 5 – церкарий, 6 – подросток

В случаях индивидуальной предрасположенности может возникнуть аллергическая реакция, что более серьезно.

Паразитические черви отличаются от свободноживущих плоских червей чрезвычайной плодовитостью. Откладывая в день несколько тысяч яиц, они в течение жизни продуцируют десятки и сотни миллионов яиц. Эту особенность следует рассматривать как приспособление, обеспечивающее сохранение численности вида в условиях паразитического существования (рис. 26).

Ланцетовидный сосальщик (*Dicrocoelium lanceatum*) паразитирует в желчных протоках и желчном пузыре более чем у 70 видов домашних и диких млекопитающих, преимущественно у жвачных (рис. 27). Встречаются дикроцелиумы и у человека. Яйца паразита с уже развитыми мирацидиями попадают во внешнюю среду, где их заглатывают различные виды наземных брюхоногих моллюсков. В кишечнике последних из яйца выходит мирацидий, проникает в печень, где превращается в материнскую спороцисту.

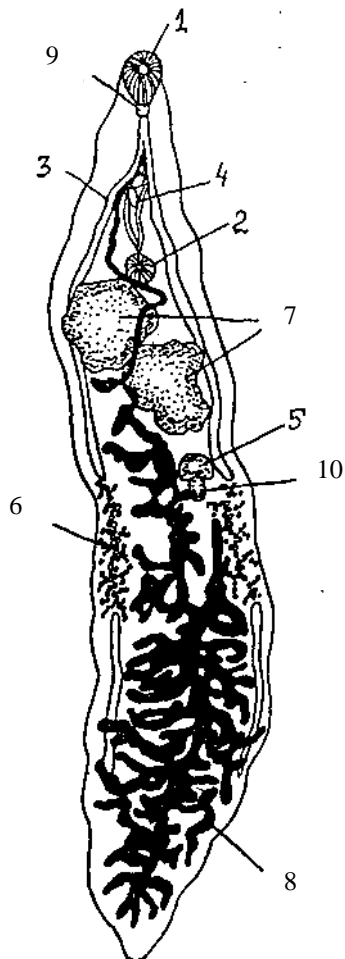


Рис. 27. Ланцетовидный сосальщик  
(по А.И. Ятусевичу):

1 – ротовая присоска; 2 – брюшная присоска; 3 – кишечник; 4 – совокупительный орган (циррус) в сумке; 5 – яичник; 6 – желточники; 7 – семенники; 8 – матка; 9 – глотка; 10 – семяприемник

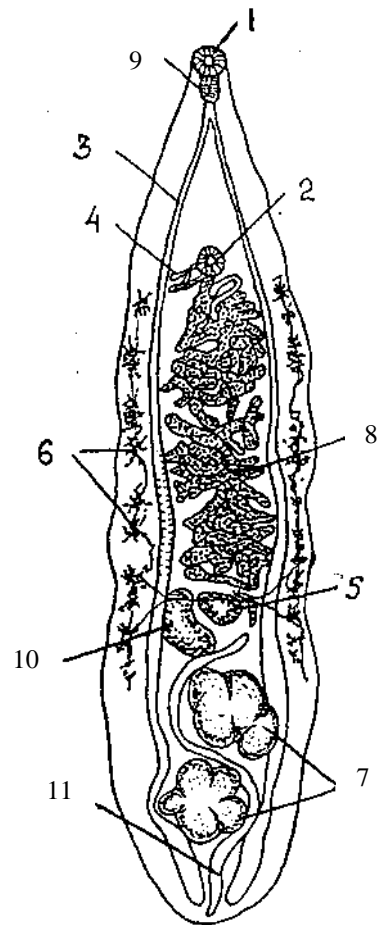


Рис. 28. Кошачий сосальщик  
(по А.И. Ятусевичу):

1 – ротовая присоска; 2 – брюшная присоска; 3 – кишечник; 4 – совокупительный орган (циррус) в сумке; 5 – яичник; 6 – желточники; 7 – семенники; 8 – матка; 9 – глотка; 10 – семяприемник; 11 – экскреторный (выделительный) канал

Она путем партеногенетического размножения дает множество дочерних спороцист, в которых, в свою очередь, формируются церкарии. Они заносятся с кровью в дыхательную полость моллюска, где обволакиваются слизью и выталкиваются наружу. Во внешней среде слизистые комочки с церкариями поедаются различными видами муравьев (выступают в роли дополнительных хозяев). Из кишечника муравья церкарии проникают в полость его тела, теряют хвост, инцистируются и превращаются в метацеркариев. Дефинитивные хозяева заражаются во время пастьбы, проглатывая вместе с травой инвазированных метацеркариями муравьев (рис. 29). После переваривания муравьев метацеркарии проникают в печень животного и через три месяца становятся половозрелыми. Заболевание, вызываемое ланцетовидным сосальщиком, называется дикроцелиоз.

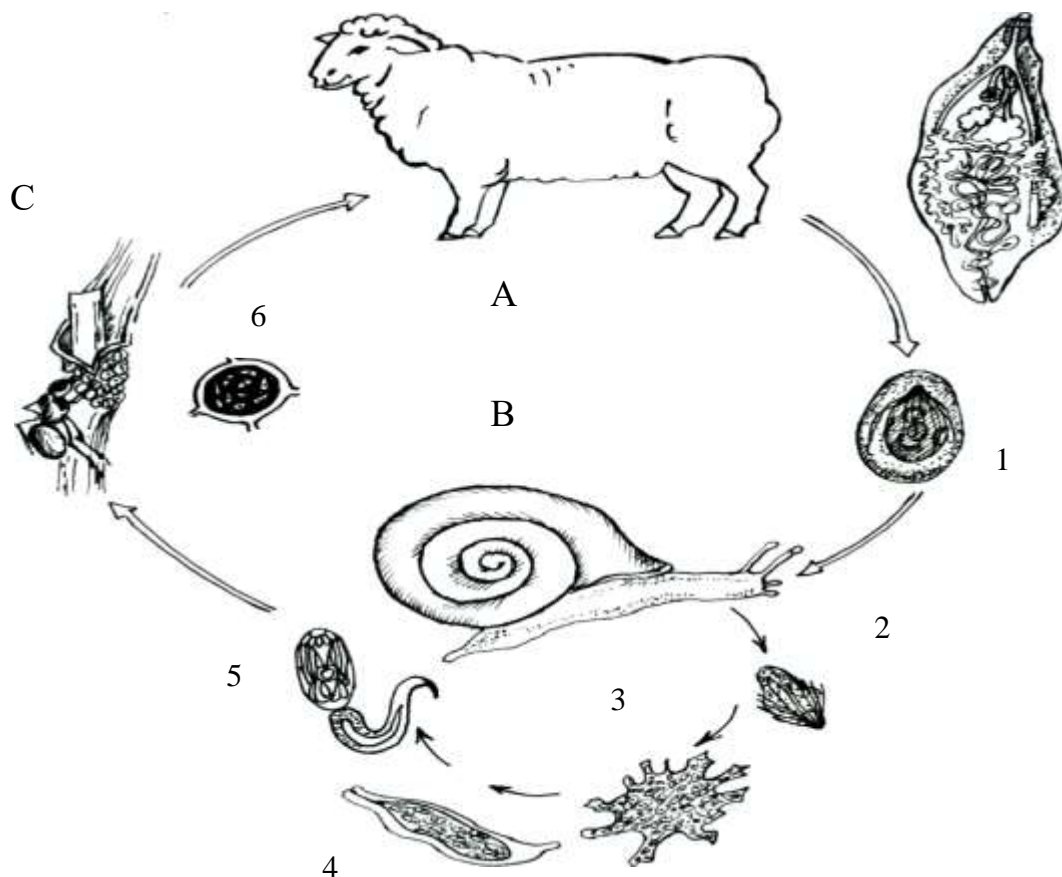


Рис. 29. Цикл развития ланцетовидного сосальщика (по А.И. Ятусевичу):  
 А - окончательный хозяин, В - 1-й промежуточный хозяин, С - 2-й промежуточный хозяин, 1 - яйцо с мирацидием, 2 - мирацидий, 3 - спороциста, 4 - дочерняя спороциста, 5 - церкарий, 6 - метацеркарий

Кошачий сосальщик (*Opisthorchis felinus*) паразитирует в желчных протоках, желчном пузыре, в протоках поджелудочной железы у собак, кошек, пушных зверей, реже — у свиней и человека (рис. 28). Он имеет двух промежуточных хозяев (рис. 30). Во внешнюю среду попадают яйца паразита со сформировавшимися мирацидиями. Промежуточным хозяином описторхиса является пресноводный брюхоногий моллюск Битиния личи (*Bithynia leachi*), который заглатывает яйца с мирацидиями. Последние в теле моллюска превращаются в спороцисты. Через 1 месяц спороциста партеногенетически образует редии, а они — церкарии. Церкарии выходят из тела моллюска в воду и плавают у дна водоема, где нападают и вбуравливаются (с помощью секрета желез проникновения) в кожу карповых рыб (язя, плотвы, линя, ельца, леща и др.), служащих вторыми промежуточными, или дополнительными, хозяевами. Церкарии проникают в мускулатуру рыб, где инцистируются, превращаясь в метацеркарий. Через 6 недель они становятся инвазионными. Дефинитивные хозяева заражаются при поедании сырой, мороженой или вяленой рыбы, инвазированной метацеркариями. Заболевание, вызываемое кошачим сосальщиком, называется описторхоз.

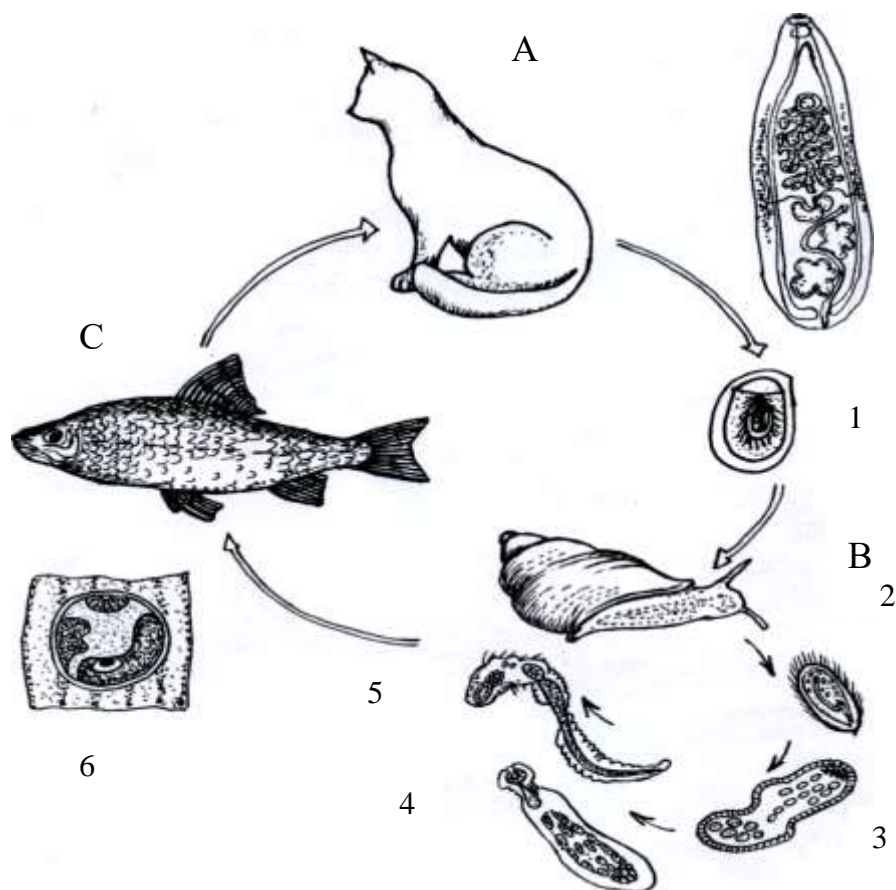


Рис. 30. Цикл развития кошачьего сосальщика (по А.И. Ятусевичу):

А - окончательный хозяин, В - 1-й промежуточный хозяин, С - 2-й промежуточный хозяин, 1 – яйцо с мирацидием, 2 – мирацидий, 3 – спорциста, 4 – редия, 5 – церкарий, 6 – метацеркарий

Имеется группа трематод, паразитирующих в кровяном русле млекопитающих и птиц. В крупных венах брюшной полости и мочевого пузыря человека паразитирует опасный кровяной сосальщик (*Schistosomum haematobium*), вызывающий серьезное заболевание — шистозоматоз. Это один из немногих раздельнополых сосальщиков. Самец (10—15 мм длины) имеет вдоль брюшной стороны тела желобок, в котором сидит более длинная и тонкая самка. Самка откладывает одиночные яйца, вооруженные острым шипом. Последний помогает им проникать через стенку кровеносных сосудов в просвет кишечника или мочевого пузыря. Это вызывает воспалительный процесс мочевого пузыря и его изъязвление. Яйца с мочой выносятся наружу. Из них выходят мирацидии, которые внедряются в тело промежуточного хозяина — пресноводного моллюска, где и превращаются в спорцисты. Образующиеся позднее церкарии выходят в воду и самостоятельно вбуравливаются в кожу рук или ног людей, работающих на рисовых полях или купающихся в водоемах. Теряя хвост, церкарий попадает в кровяное русло человека, где в скором времени достигают половой зрелой. Длительность паразитоносительства велика и достигает подчас 28—29 лет.

Все заболевания, вызываемые дигенетическими сосальщиками, называют трематодозами. Они являются предметом изучения ветеринарной и медицинской гельминтологии.

### 6.3. Класс Моногенетические сосальщики (Monogenea)

Моногенетические сосальщики (Monogenea) являются экто- и эндопаразитами рыб, амфибий и рептилий и объединяют около 1500 видов.

Большинство из них обладает вытянутым и уплощенным телом, на заднем конце которого находится особый прикрепительный аппарат в виде диска с присосками, крючьями и клапанами. На переднем конце тела также имеются органы фиксации — небольшие присоски и лопасти.

Покровы тела моногенетических сосальщиков принципиально не отличаются от таковых трематод.

Пищеварительная система представлена ртом, мускулистой глоткой, коротким пищеводом и разветвленным, либо неразветвленным кишечником.

Нервная система устроена по типу ортогона, органы чувств развиты слабо.

Выделительная система состоит из протонефридиев и экскреторных каналов, заканчивающихся двумя выделительными порами в передней части тела.

В половом отношении моногенеи — гермафродиты. Имеется один или несколько семенников, от которых отходят семяпроводы. Сливаясь между собой, они образуют семенной пузырек. Женская половая система состоит из одного яичника, хорошо развитых желточников, короткой матки, оотипа и влагалища. В передней части тела червя располагается половое отверстие, в которое открываются матка и мужской совокупительный орган, вооружённый хитиноидными иголочками и крючочками.

Моногенетические сосальщики развиваются без смены хозяев, и у них отсутствует чередование поколений. Последнее определяет название класса — моногенетические.

Лягушачий сосальщик (*Polystoma integerrimum*) паразитирует в мочевом пузыре лягушек (рис. 31). Этот паразит становится половозрелым на третий год своей жизни. Лягушка приступает к размножению также на третий год жизни. Одновременно с хозяином откладывают яйца и полистомы. Их личинки по выходе из яиц прикрепляются к жабрам еще совсем маленьких головастика. Атрофия жабр у головастика принуждает полистом по коже мигрировать в клоаку, а оттуда — в мочевой пузырь головастика, где через три года сосальщики превращаются в марит. Так происходит переход полистом от эктопаразитизма к эндопаразитизму. Дактилогирусы (*Dactylogyrus*) паразитируют на жабрах рыб, преимущественно карпообразных. Это мелкие черви длиной 1-3 мм. Они откладывают яйца на протяжении всего года. Вылупившиеся личинки имеют две пары глаз, на заднем конце тела располагаются мелкие эмбриональные крючочки.

Личинки дактилогирусов оседают на кожу рыб и через 7-9 дней становятся половозрелыми. Низкие зимние температуры воды препятствуют размножению этих червей. Вызывают заболевания рыб под общим названием дактилогирозы.

Гиродактилюсы (*Gyrodactylus*) паразитируют на коже карпообразных и лососеобразных рыб. В длину эти черви достигают 0,6-1 мм. На переднем конце тела имеются две лопасти, глаз нет. Задняя часть тела снабжена прикрепительным диском, несущим пару центральных (наиболее крупных) и 16 краевых крючьев. Особенностью размножения гиродактилюсов является то, что в матке взрослой особи развивается только одно яйцо. После оплодотворения оно превращается не в личинку, а во взрослого паразита.

В матке этой нерожденной дочерней особи закладывается еще одно яйцо, которое без оплодотворения развивается во внучатую особь. В матке последней, партеногенетически, развивается правнучатая, дающая, в свою очередь, особь следующего поколения. Своеобразный жизненный цикл гиродактилюса представляет собой гетерогонию — чередование половых поколений с партеногенетическими. Эти паразитические черви вызывают заболевания рыб под названием гиродактилёзы.

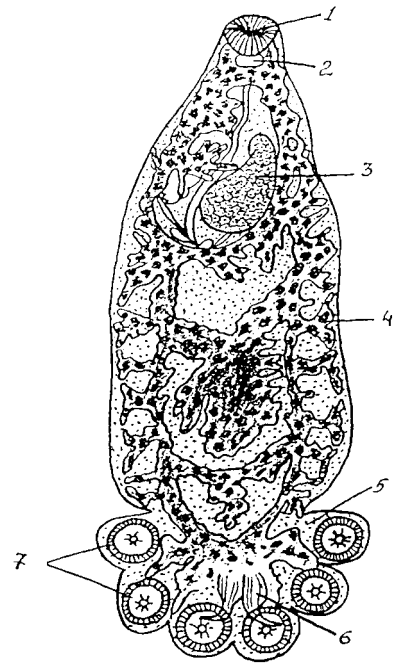


Рис. 31. Лягушачий сосальщик (по Е.И. Лукину):

- 1 – рот; 2 – глотка; 3 – яичник;  
4 – кишечник; 5 – прикрепительный диск;  
6 – крючья; 7 – присоски

#### 6.4. Класс Ленточные черви (Cestoda)

Ленточные черви (цестоды) являются эндопаразитами, преимущественно позвоночных животных и человека. Известно около 3400 видов ленточных червей. По организации они представляют собой класс животных, обладающих характерными свойствами для плоских червей. Тело их сплющено в дорзовентральном направлении. Как и другие плоские черви, ленточные черви — паренхиматозные животные: полости тела у них нет — она заполнена паренхимой. Выделительная система протонефридиального типа. Нервная система устроена так же, как и у других плоских червей.

В то же время на организацию ленточных червей, или цестод, по сравнению с сосальщиками паразитический образ жизни наложил значительно больший отпечаток. Они более специализированы и имеют ряд особых приспособлений, связанных с паразитизмом. К числу таких



признаков следует, прежде всего, отнести следующие:

1) своеобразное строение головки — сколекса и органов прикрепления; 2) расчленение тела у большинства ленточных червей на членики — проглоттиды, их число может колебаться от 3 до нескольких тысяч. Лишь у немногих видов, как, например, у ремнеца, гвоздичника, тело цельное, не подразделенное на членики; 3) обычно повторяющийся в каждом членике половой аппарат; 4) редукцию пищеварительной системы; 5) сложность жизненного цикла, проходящего у большинства видов со сменой хозяев. Развитие ленточных червей чаще протекает в организмах окончательных и промежуточных хозяев, значительно реже один организм выступает в роли и окончательного и промежуточного хозяина.

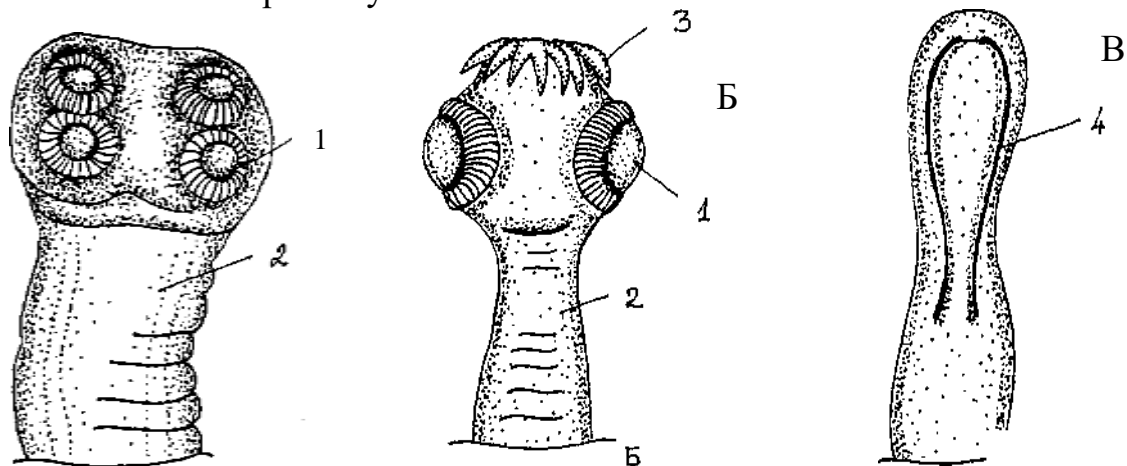


Рис. 32. Сколексы ленточных червей (по Е.И. Лукину):

А - сколекс невооруженного цепня, 1 – присоски; 2 – шейка; Б - сколекс вооруженного цепня, 1 – присоски; 2 – шейка; 3 – венчик хитинизированных крючьев; В - сколекс лентеца, 4 – присасывательные щели (ботрии)

Ленточные черви, или Цестоды (*Cestoda*) получили своё название за форму тела, напоминающего ленту. В половозрелом состоянии все цестоды паразитируют в пищеварительном тракте позвоночных животных. Наиболее характерная черта цестод — утрата ими пищеварительной системы. Поселяясь в организме животных и человека, ленточные черви вызывают заболевания, называемые *цестодозы*.

Тело ленточных червей состоит из *головки (сколекса)*, *шейки* и собственно тела, или *стробила*. На сколексе располагаются органы прикрепления — *присоски*, *венчик хитинизированных крючьев*, *хоботки*, *ботрии (присасывательные щели)* и *ботридии (щели с перегородками)*. Для каждого вида цестод характерен свой прикрепительный аппарат, что является важнейшим признаком при систематическом определении (рис. 32). При помощи органов фиксации ленточные черви удерживаются на внутренней стенке кишечника окончательного хозяина. Шейка — несегментированный участок тела позади сколекса, является зоной роста, формируя стробилу. Последнее состоит из отдельных фрагментов — *члеников*, или *проглоттид*. Длина тела ленточных червей достигает от нескольких миллиметров до десятков метров, а число члеников стробилы составляет от 2-5 до нескольких сотен и тысяч. Форма проглоттид различна



в разных частях тела. Например, у бычьего цепня молодые проглоттиды вблизи шейки короткие, средние проглоттиды имеют квадратную форму, а по мере продвижения назад они увеличиваются в размерах и длина их значительно превышает ширину. Однако у других ленточных червей, например у широкого лентеца, конечные проглоттиды короткие и широкие. Созревшие проглоттиды обычно отрываются и с фекалиями хозяина выносятся наружу.

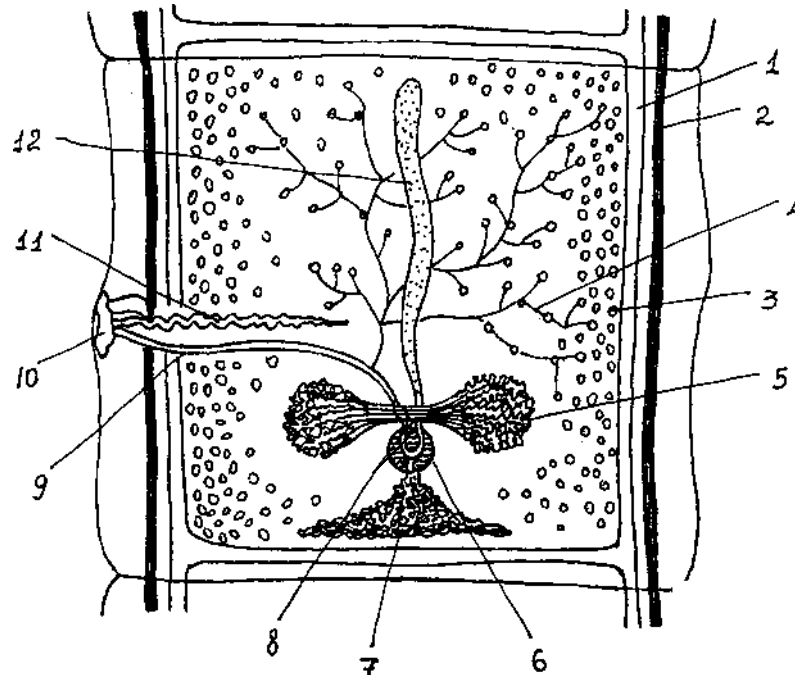


Рис. 33. Гермафродитный членик цепня (по Б.А. Кузнецову):

1 – канал выделительной системы; 2 – нервный ствол; 3 – семенники; 4 – семявыносящие каналцы; 5 – яичник; 6 – оотип; 7 – желточник; 8 – яйцевод; 9 – влагалище; 10 – половая клоака; 11 – семяизвергательный канал; 12 – матка

Тело цестод покрыто типичным кожно-мышечным мешком, сходным по строению с таковым трематод (тегумен, базальная мембрана, слой кольцевой и продольной мускулатуры). На поверхности наружного цитоплазматического слоя имеется бесчисленное количество волосковидных выростов (*микротрихий*). Они выполняют функцию фиксации и используются для мембранного пищеварения с помощью ферментов хозяина. Под базальной мембраной располагается *кольцевой* и *продольный* слои гладких мышечных волокон. У многих цестод имеются и спинно-брюшные мышечные пучки. Пространство между внутренними органами заполнено *паренхимой*, состоящей из клеток соединительной ткани.

Кровеносная и дыхательная системы, как у всех плоских червей, отсутствуют.

У ленточных червей, как правило, анаэробное дыхание, представляющее собой один из видов брожения. Анаэробное дыхание лентецов и других паразитических червей происходит главным образом за счет ферментативного расщепления гликогена.

Выделительная система протонефридиального типа. Она состоит из множества рассеянных в паренхиме мерцательных клеток, с отходящими от них *выделительными канальцами*. Они впадают в четыре *главных продольных канала*, соединяющихся между собой перемычками в каждом членике стробилы. Продольные каналы открываются на конце последнего членика.

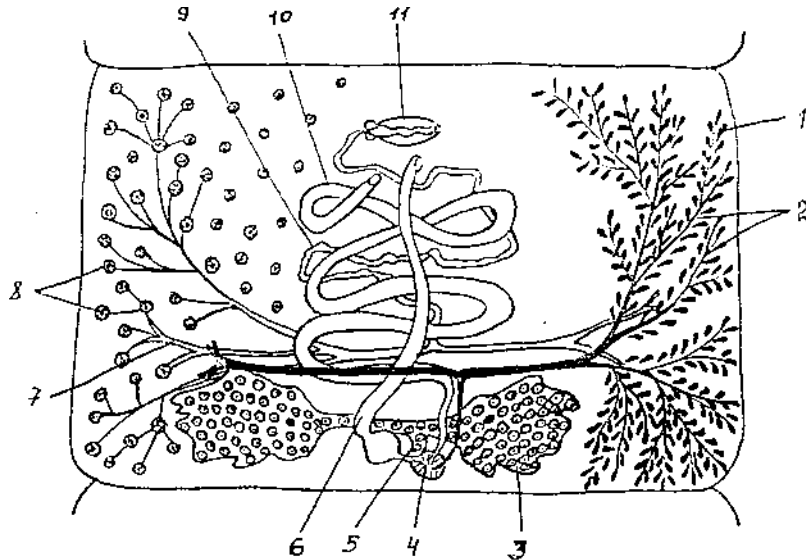


Рис. 34. Гермафродитный членик лентеца (часть половой системы удалена) (по Е.И. Лукину):

1 – желточники; 2 – протоки желточников; 3 – яичник; 4 – оотип; 5 – яйцевод; 6 – влагалище; 7 – семявыносящие канальца; 8 – семенники; 9 – семяизвергательный канал; 10 – матка; 11 – совокупительный орган (циррус) в сумке

Нервная система ленточных червей представлена парным *головным ганглием* с отходящими от него вперед и назад *продольными нервными стволами* (5 пар). Наиболее развита пара *брюшных стволов*, проходящих вблизи каналов выделительной системы. Продольные стволы соединяются между собой *поперечными комиссурами* (типичная система ортогона). Органы чувств представлены только чувствительными нервными клетками, связанными с кожными бугорками и ямками. Органы зрения отсутствуют.

Половая система цестод гермафродитная и напоминает таковую сосальщиков. В отдельном членике стробилы, как правило, имеется по одному женскому и мужскому комплекту половых органов. Реже в одном членике бывает по два и более комплектов. В члениках верхней части стробила половые органы не развиты (*незрелые членики*). В члениках средней части формируются мужская и женская половые системы, поэтому эти членики называются *гермафродитными*. В задней части стробила находятся *зрелые членики* с сильно разросшейся маткой, заполненной яйцами, и атрофировавшимися остальными органами половой системы. В гермафродитных члениках вначале развивается мужская половая система, а затем женская. Мужская половая система состоит из *семенников* (от одного до нескольких сотен). От каждого семенника отходят *семявыносящие канальцы*, сливающиеся в общий *семяизвергательный канал*, который

проходит через *совокупительный орган (циррус)* и открывается *мужским половым отверстием*. Перед циррусом семяизвергательный канал образует особые расширения — *семенные пузырьки*, где накапливается сперма. Циррус и семенные пузырьки заключены в особую мышечную сумку — *бурсу цирруса*. Женская половая система устроена более сложно. В задней части членика находится *яичник*, от которого отходит *яйцевод*, переходящий во *влагалище*, которое открывается *женским половым отверстием* рядом с мужским в особом впаивании покровов — *половой клоаке*. В проксимальной части влагалище расширяется и образует *семяприемник*. Из яичника в яйцевод поступают яйцеклетки, из семяприёмника — сперматозоиды. После оплодотворения зиготы поступают по яйцеводу в *оотип*, куда впадает *желточный проток* и *протоки многочисленных желез (тельца Мелиса)*. *Желточники* продуцируют питательные вещества, а секрет тельца Мелиса способствует процессу оплодотворения и формирования яиц. Из оотипа сформировавшиеся яйца попадают в *матку*. У цепней матка *закрытого типа*, т.е. не имеет выводного отверстия и во внешнюю среду попадают зрелые членики, заполненные яйцами. У лентецов матка *открытого типа*, т.е. она открывается выводным отверстием на брюшной стороне членика, а во внешнюю среду поступают только яйца (рис. 33, 34 и 35).

Наиболее крупные из цестод образуют в течение своей жизни колоссальное количество яиц. Так, бычий цепень за 20 лет жизни производит около 11 млрд. яиц.

Оплодотворение у ленточных червей происходит различно, в зависимости от того, сколько червей находится в кишечнике хозяина — один или несколько. В первом случае, как это обычно бывает у широкого лентеца, свиного и бычьего солитеров, оплодотворение происходит взаимно между различными проглоттидами одной и той же особи. У некоторых видов цестод самооплодотворение является даже правилом. При наличии двух или нескольких червей может происходить перекрестное оплодотворение между различными особями.

Оплодотворенное яйцо окружается желточными клетками и скорлупой и продвигается из оотипа в матку. У цепней яйца развиваются, находясь в матке (свиной, бычий цепни); у лентецов яйца начинают развиваться в матке, но заканчивают развитие во внешней среде, обычно в воде (широкий лентец).

Для всех цестод характерно строение личинки первой стадии, выходящей из яйца в организме промежуточного хозяина или в воде. Это микроскопически маленький шаровидный или овальный зародыш с 6 (реже 10) подвижными крючьями и железой проникновения. Шестикрючная личинка называется онкосферой, а десятикрючная личинка — ликофорой. Все цестоды являются биогельминтами, т.е. их развитие происходит с участием одного (цепни) или двух (лентецы) промежуточных хозяев.

В организме последних цестоды находятся в виде личинок, имеющих различное строение. Основными типами личинок ленточных червей (финн) являются: цистицерк, ценур, эхинококк, альвеококк, цистицеркоид и плероцеркоид (рис. 36).

Цистицерк — пузырчатое образование, заполненное прозрачной жидкостью и окруженное соединительнотканной капсулой. Внутри пузыря к его стенке прикреплен один зародышевый сколекс с присосками и крючьями или без них. Ценур — пузырь аналогичного строения с той разницей, что на его внутренней оболочке располагается не один, а множество сколексов.

Эхинококк — однокамерный пузырь с плотными стенками, состоящими из нескольких оболочек. Внутренняя оболочка продуцирует дочерние пузыри с образующимися в них внучатыми и т.д. Сколексы располагаются как на внутренних стенках пузырей, так и в жидкости, заполняющей финну.

Альвеококк — пузырь размером с грецкий орех, с тонкими стенками, заполненный конгломератом мелких пузырьков неправильной формы, с зародышевыми сколексами на их стенках.

Цистицеркоид — микроскопическая личинка, имеющая расширенную переднюю часть с завернутым внутрь (инвагинированным) сколексом. Задняя часть — церкомер — в виде хвостового придатка несет эмбриональные крючочки.

Процеркоид — личинка лентецов с удлинённым телом, имеющая на переднем конце эмбриональные ботрии, а на заднем — церкомер с крючочками.

Плероцеркоид — личинка лентецов, иногда до 1 м длиной, с ботриями на переднем конце тела.

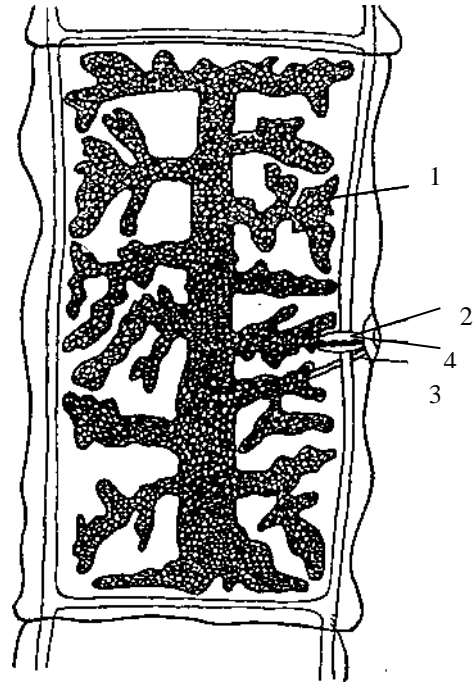


Рис. 35. Зрелый членик цепня  
(по А.И. Ятусевичу):

1 — матка, заполненная яйцами; 2 — циррус в сумке; 3 — влагалище; 4 — половая клоака

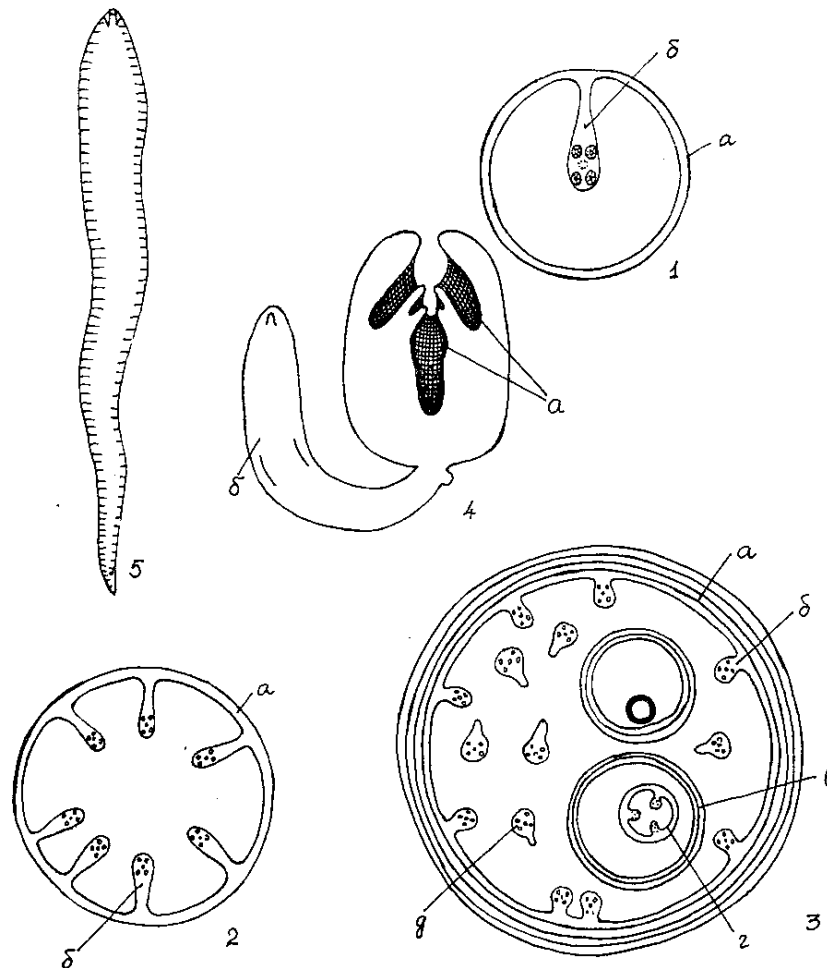


Рис. 36. Типы личинок ленточных червей (по Е.И. Лукину):

1 – цистицерк (а - соединительнотканная оболочка; б - ввернутый сколекс); 2 – ценур (а – соединительнотканная оболочка; б - сколексы); 3 – эхинококк (а - многослойная соединительнотканная оболочка; б - сколекс; в - дочерний пузырь; г - внучатый пузырь; д - свободноплавающие сколексы); 4 – цистицеркоид (а - церкомер; б - хвостовой придаток); 5 – плероцеркоид

К **отряду Цепней (Cyclophyllidea)** относится большая часть всех цестод. Это наиболее совершенная и специализированная группа ленточных червей. Цепни паразитируют преимущественно у теплокровных животных — птиц и млекопитающих. Несколько видов паразитирует у человека.

Развитие цепней протекает в большинстве случаев при смене двух хозяев: промежуточного и окончательного. У представителей подотряда мезоцестоидат (Mesocestoidata) есть и второй промежуточный хозяин. Роль промежуточного хозяина для одних видов выполняют беспозвоночные, главным образом ракообразные, и насекомые, для других — позвоночные животные. Есть цестоды, личинки которых могут паразитировать в различных органах человека. Они служат причиной очень опасных болезней.

Семейство тении (Taeniidae) — наиболее важная в практическом отношении группа цестод. Среди них ряд очень опасных паразитов человека, а также животных, в том числе домашних и промысловых. У человека тенииды вызывают самые тяжелые заболевания, какие вообще

могут причинять паразитические черви. Они часто сопровождаются сильными страданиями и нередко заканчиваются гибелью больного. Причиной болезни могут быть взрослые паразиты и их личиночные стадии.

Бычий, или невооруженный цепень (*Taeniarhynchus saginatus*) в половозрелом состоянии паразитирует в кишечнике человека (рис. 37). Промежуточным хозяином для бычьего цепня является крупный рогатый скот.

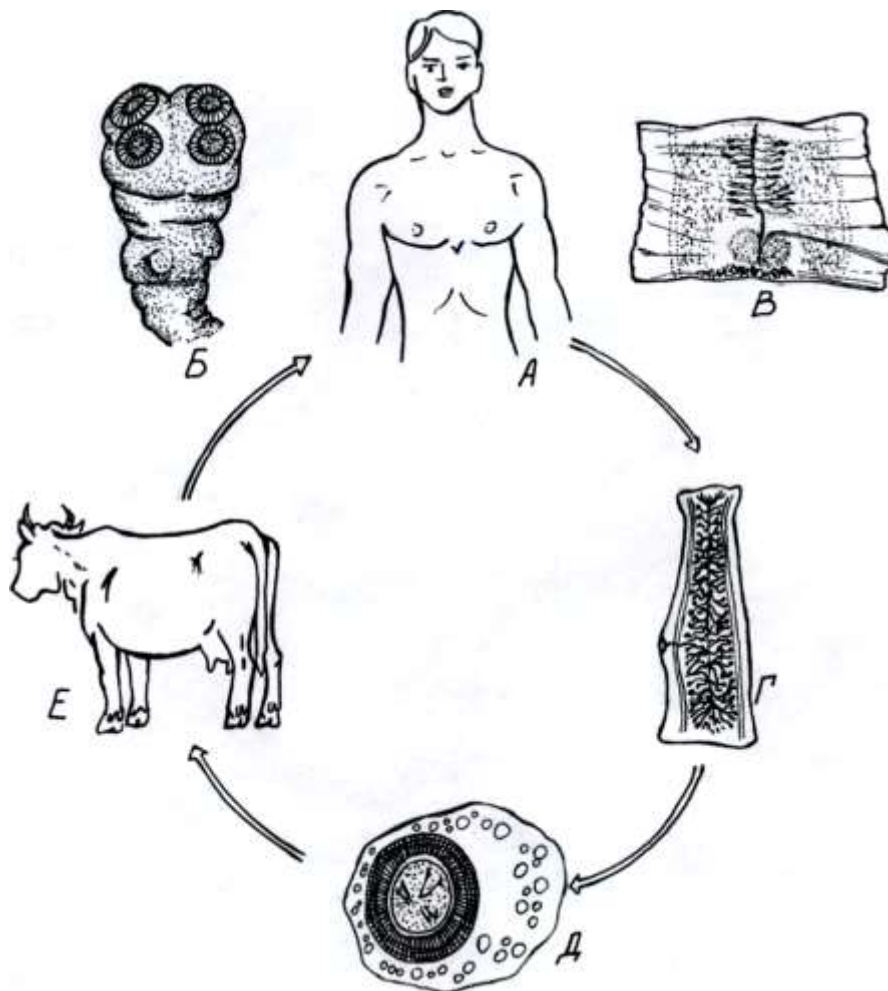


Рис. 37. Цикл развития бычьего цепня (по А.И. Ятусевичу):

А - дефинитивный хозяин, Б - сколекс, В - гермафродитный членик, Г - зрелый членик, Д - яйцо, Е - промежуточный хозяин, инвазированный цистицерками (крупный рогатый скот).

Паразит распространён во всех странах мира. Длина взрослого червя может достигать 4-10 м при ширине около 1 см. Сколекс с четырьмя присосками, без крючьев. В зрелых члениках матка имеет 15-38 боковых ответвлений, в одном членике содержится около 175 тыс. яиц. Из организма человека с фекалиями зрелые членики попадают во внешнюю среду. Покинувшие кишечник человека членики могут самостоятельно передвигаться и рассеивать яйца. За сутки больной человек выделяет до 28 члеников, содержащих около 5 млн, яиц. Продолжительность жизни бычьего цепня составляет около 10 лет. Крупный рогатый скот заражается, заглатывая вместе с травой яйца паразита. Внутри яйца находится личинка

*онкосфера* с шестью крючьями. В кишечнике животного онкосфера выходит из яйца и вбуравливается в стенку кишечника, проникая в капилляры. Затем током крови она заносится в мышцы и другие органы, где превращается в следующую личиночную стадию — *цистицерк*. Он имеет вид пузырька размером с горошину. Внутри него находится сколекс, ввёрнутый внутрь напоподобие пальца перчатки. Заражение человека происходит при употреблении сырой и термически плохо обработанной говядины с цистицерками. У человека, страдающего *тениаринхозом*, проявляются такие симптомы, как тошнота, боли в животе, неустойчивый стул, рвота, бессонница, головокружения, припадки, сходные с эпилептическими. Борьба с тениаринхозом заключается в выявлении и лечении больных людей, проведении ветеринарно-санитарной экспертизы туш убойных животных. Эти мероприятия направлены на разрыв цикла развития между окончательным и промежуточным хозяевами.

Свиной, или вооружённый цепень (*Taenia solium*), отличается от бычьего меньшей длиной тела (2-8 м), строением сколекса (4 присоски и венчик с крючьями) и зрелого членика (7-12 боковых ответвлений матки). Дефинитивным хозяином для свиного цепня является человек, а промежуточным — домашние и дикие свиньи (рис. 38). Последние заражаются при поедании корма, в котором находятся яйца паразита. Цистицерки свиного цепня по строению сходны с цистицерками бычьего, локализуются в мышцах промежуточных хозяев. Человек заражается при употреблении в пищу свинины с финнами. При рвоте у больного человека яйца свиного цепня попадают в желудок и тонкий кишечник, где вышедшие из яиц онкосферы гематогенным путем заносятся в мышцы и дают начало цистицеркам. Таким образом, у человека развивается заболевание *цистицеркоз* на фоне *тениоза*. Тяжесть цистицеркоза зависит от места локализации финн. Наиболее тяжёлые случаи отмечаются при локализации цистицерков в мозгу. Мероприятия для борьбы с тениозом и цистицеркозом аналогичны, как и при тениаринхозе.

Эхинококк (*Echinococcus granulosus*) — небольшая цестода длиной до 5-6 мм. Ее стробило имеет всего 3-4 проглоттиды. Сколекс вооружен венчиком крючьев и четырьмя присосками. Зрелым является только самый последний членик паразита. Половозрелые цестоды локализуются в тонком кишечнике дефинитивных хозяев, которыми являются собаки, лисы, волки и другие плотоядные. С фекалиями окончательных хозяев зрелые членики эхинококка попадают во внешнюю среду. Промежуточные хозяева — жвачные, свиньи, лошади, верблюды, грызуны — заражаются при поедании травы и сена с яйцами эхинококка (рис. 39). Человек также может выступать в качестве промежуточного хозяина, когда в его пищеварительный тракт попадут яйца паразита. Чаще всего такое заражение возможно от пастушьих и бродячих собак, на шерсти которых могут находиться яйца эхинококка.

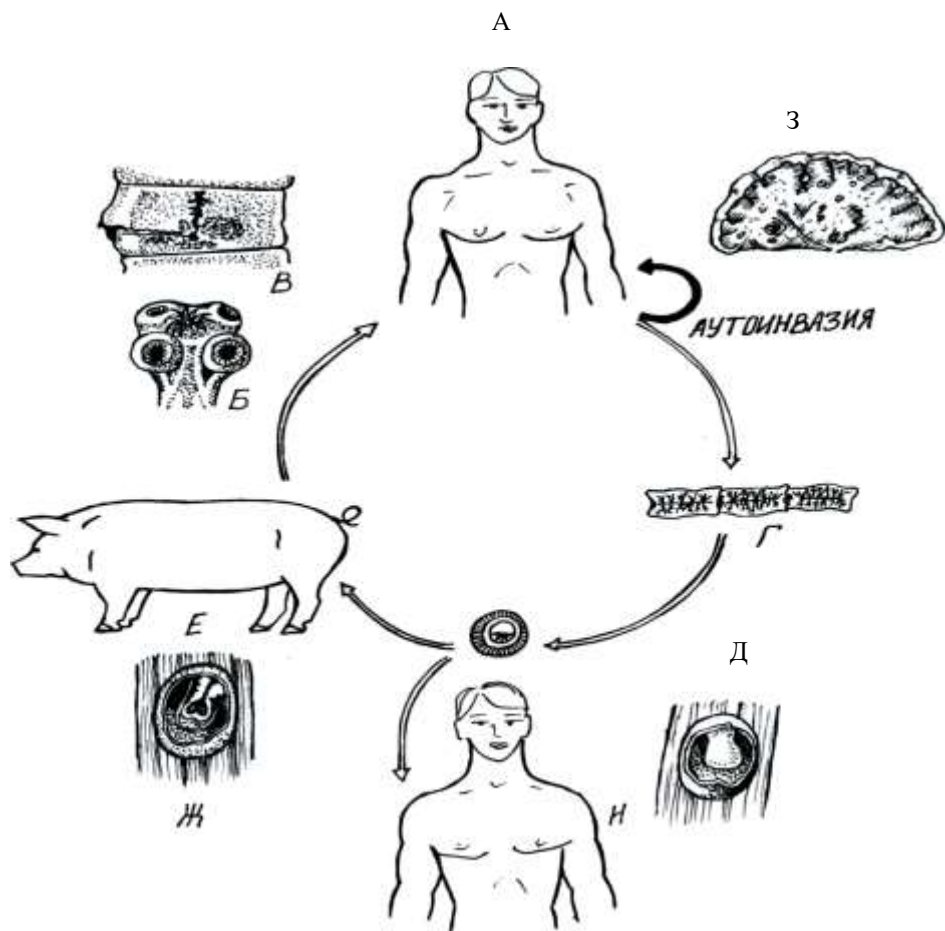


Рис. 38. Цикл развития свиного цепня (по А.И. Ятусевичу):

А - дефинитивный хозяин – человек, Б - сколекс, В - гермафродитный членик, Г - группа зрелых члеников, Д - яйцо, Е - промежуточный хозяин, инвазированный цистицерками, Ж - цистицерк в мясе, З - цистицеркоз мозга при аутоинвазии человека, И - человек в роли факультативного промежуточного хозяина

Из проглоченного яйца в пищеварительном тракте промежуточного хозяина выходит онкосфера, которая током крови заносится в разные органы, но чаще в печень, легкие и селезенку. Здесь онкосфера превращается в финну — *эхинококк*. Она представляет собой толстостенный пузырь, заполненный бесцветной жидкостью. Внутри материнского эхинококкового пузыря могут находиться дочерние пузыри, а внутри них — внучатые и правнучатые. На внутренней поверхности стенок пузырей располагаются зародышевые сколексы, каждый из которых при попадании в тело окончательного хозяина превратится в половозрелую цестоду. Отмечен случай, когда масса эхинококкового пузыря из печени коровы достигла 60 кг. Финны эхинококка могут развиваться в теле промежуточного хозяина длительное время — 20-30 лет. Заражение окончательных хозяев происходит при поедании ими внутренних органов промежуточных хозяев с эхинококковыми пузырями. В кишечнике дефинитивного хозяина паразит становится половозрелым через 3 месяца после заражения. Комплекс мероприятий по борьбе с *эхинококкозом* включает: обследование и лечение больных собак, недопущение скармливания собакам боенских отходов, отлов бродячих собак, утилизация пораженных личинками эхинококка внутренних органов животных, проведение просветительской работы среди



населения. Лечение эхинококкоза человека проводится хирургическим путем. Успех лечения зависит от места локализации эхинококковых пузырей и их количества. В Беларуси эхинококкоз среди домашних животных распространен повсеместно.

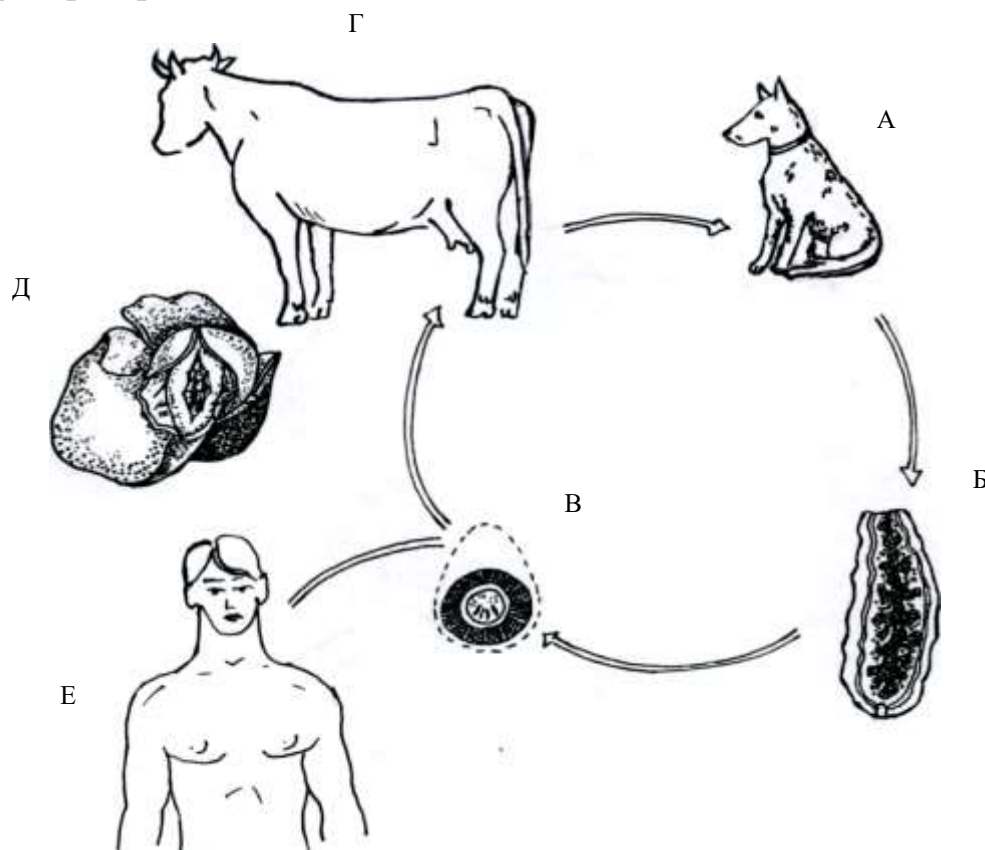


Рис. 39. Цикл развития эхинококка (по А.И. Ятусевичу):

А - дефинитивный хозяин – плотоядные животные, Б - зрелый членик, В - яйцо, Г - промежуточный хозяин – сельскохозяйственные животные, Д - эхинококковый пузырь в печени, Е - факультативный промежуточный хозяин – человек

Альвеококк (*Alveococcus multilocularis*) по строению взрослой цестоды сходен с эхинококком, но в отличие от последнего имеет 4-5 проглоттид. Личинка альвеококка имеет вид пузыря размером с грецкий орех, внутри которого находится конгломерат мелких пузырьков неправильной формы с зародышевыми сколексами на их стенках. Окончательными хозяевами для альвеококка являются лисицы, волки, собаки и другие, в основном, дикие плотоядные. Промежуточными хозяевами являются грызуны, редко — человек. У последнего альвеококкоз протекает тяжелее, чем эхинококкоз. Финна альвеококка (имеет одноименное название) неудержимо разрастается, проникая из одного органа в другой, напоминая рост раковой опухоли. Меры борьбы с альвеококкозом животных и человека такие же, как и с эхинококкозом. Зарегистрированы случаи заболевания альвеококкозом животных в Беларуси.

Мозговик овечий (*Multiceps multiceps*) в половозрелом состоянии достигает длины до 1 м и ширины 5 мм. Паразитирует эта цестода в тонком

кишечнике собак, лисиц, волков и других псовых (рис. 40). Сколекс вооруженный, матка в зрелом членике имеет 9-26 ответвлений. Промежуточные хозяева (овцы, козы, крупный рогатый скот, реже - свиньи, лошади, иногда - человек) заражаются алиментарным путем. Из яйца в кишечнике выходит онкосфера, которая проникает в кровеносные сосуды и заносится током крови в головной мозг, превращаясь в финну *ценур*. Она имеет вид пузыря размером с голубиное яйцо, заполненного жидкостью. На внутренней стенке ценура имеются зародышевые сколексы. Заболевание промежуточных хозяев носит название *ценуроз*.

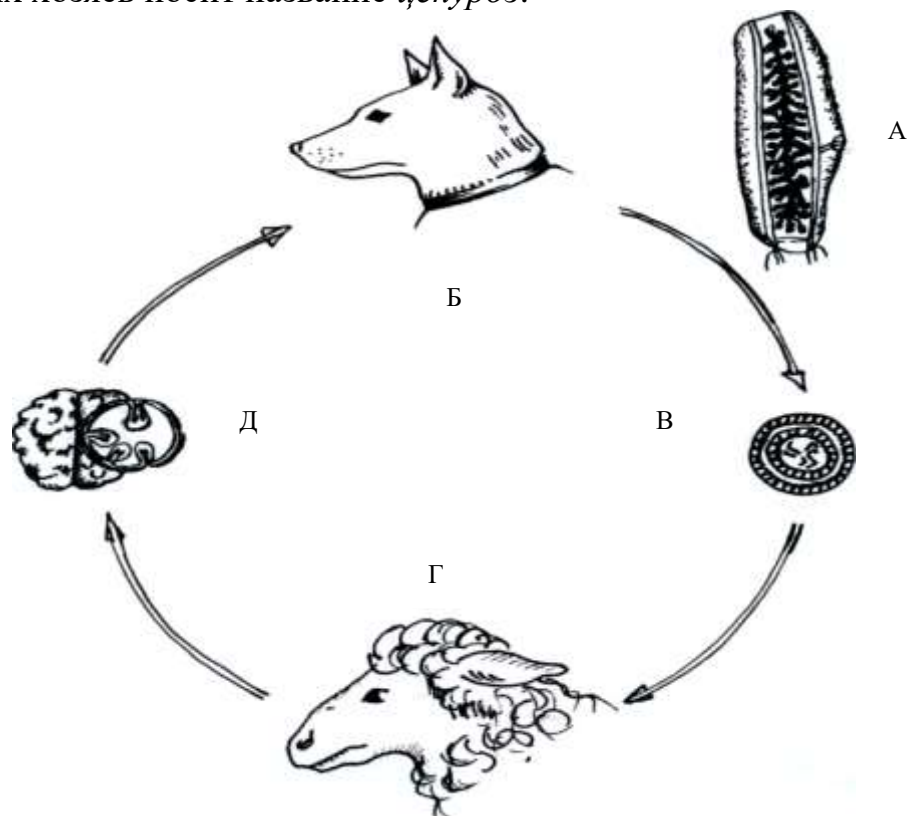


Рис. 40. Цикл развития овечьего мозговика (по А.И. Ятусевичу):

А - зрелый членик, Б - окончательный хозяин, В - яйцо, Г - промежуточный хозяин, Д - ценур в мозгу у овцы

Локализуясь в мозге, ценур давит на мозговую ткань, вызывая ее отмирание. В зависимости от того, в какой части мозга находится ценур, болезнь проявляется по-разному. Народное название — вертячка — заболевание получило за то, что больные животные совершают вращательные движения вокруг своей оси. В ветеринарной хирургии разработан метод удаления ценурозных пузырей. Для профилактики заболевания среди животных необходимо обследовать собак на наличие половозрелых гельминтов и не скармливать им головы больных ценурозом животных.

Огуречный цепень (*Dipylidium caninum*) паразитирует в тонком кишечнике собак, кошек, пушных зверей и других плотоядных, редко — у человека и вызывает заболевание *дипилидиоз* (рис. 41). Этот паразит достигает длины 70 см и имеет вооруженный сколекс. Членики по форме

напоминают огуречное семя, за что цепень и получил свое название. Половой аппарат в каждом членике двойной. Промежуточными хозяевами являются блохи и власоеды, которые заражаются, заглатывая яйца цепня. В кишечнике насекомых из яиц выходят онкосферы и проникают в полость тела, где превращаются в *цистицеркоиды*.

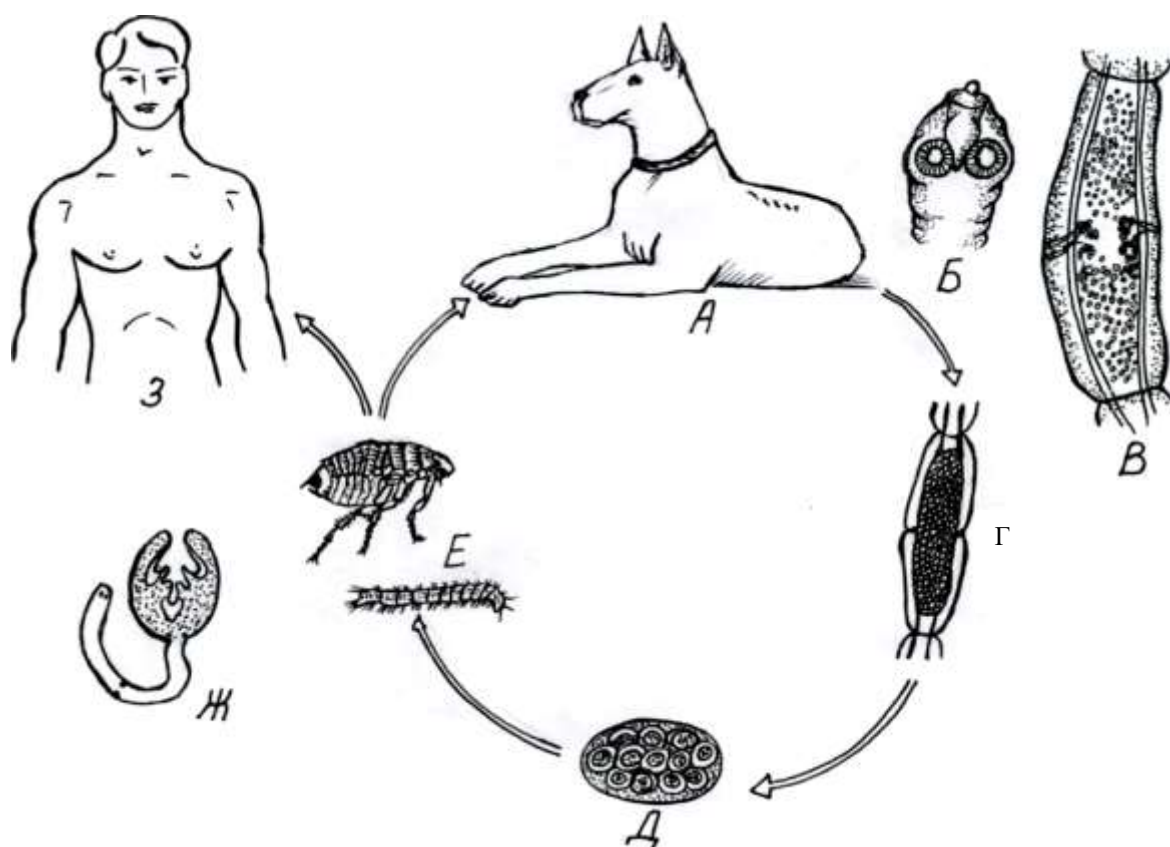


Рис. 41. Цикл развития огуречного цепня (по А.И. Ятусевичу):

А - дефинитивный хозяин – собака, Б - сколекс, В - гермафродитный членик, Г - зрелый членик, Д - яйцевой кокон с яйцами, Е - промежуточный хозяин – насекомое, Ж - цистицеркоид, З - факультативный промежуточный хозяин – человек

Дефинитивные хозяева заражаются при проглатывании инвазированных цистицеркоидами блох и власоедов. Для борьбы с дипилидиозом проводят дегельминтизацию дефинитивных хозяев и уничтожение промежуточных.

Мониезия (*Moniezia expansa*) паразитирует в тонком кишечнике мелкого и крупного рогатого скота, диких жвачных. Длина паразита составляет 1-5 м (рис. 42). Сколекс невооруженный, с четырьмя присосками. В каждом членике имеется двойной половой аппарат. С фекалиями яйца паразита и зрелые членики попадают во внешнюю среду, где яйца заглатываются орибатидными клещами, которые выступают в качестве промежуточных хозяев. В теле клещей развиваются *цистицеркоиды*. Вместе с травой в пищеварительный тракт дефинитивных хозяев попадают и инвазированные цистицеркоидами орибатидные клещи. Из цистицеркоидов

развиваются половозрелые мониезии. *Мониезиоз* часто регистрируется в овцеводческих хозяйствах Беларуси.

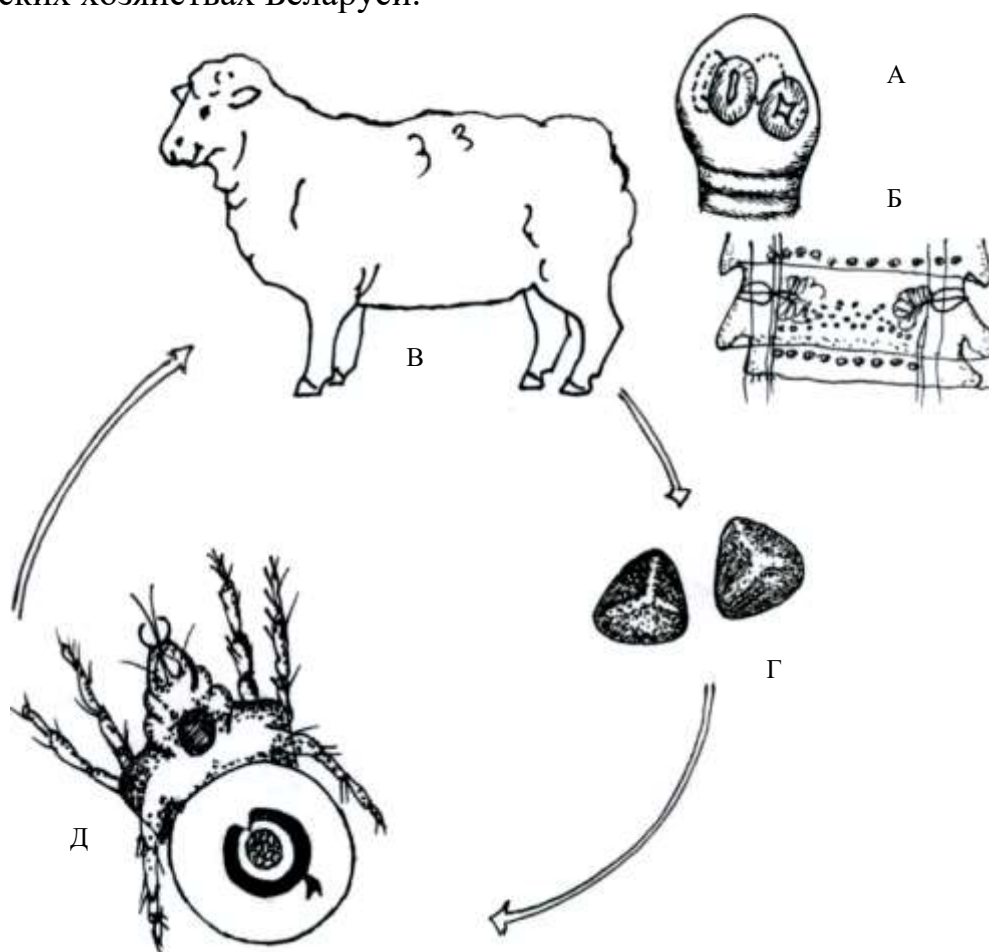


Рис. 42. Цикл развития мониезии (по А.И. Ятусевичу):

А - сколекс, Б - гермафродитный членик, В - дефинитивный хозяин, Г - яйца, Д - промежуточный хозяин – оribатидный клещ с цистицеркоидом

Карликовый цепень (*Hymenolepis nana*) вызывает у человека заболевание *гименолепидоз*. В длину этот гельминт достигает 1 см. Отличается от других цестод тем, что человек является для него одновременно и окончательным и промежуточным хозяином. Из онкосфер в ворсинках тонкого кишечника развиваются *цистицеркоиды*, которые, попадая в полость кишечника, прикрепляются к его слизистой оболочке и превращаются во взрослых червей. Весь цикл развития составляет немногим более 20 дней.

Среди **отряда Лентецов (Pseudophyllidea)** встречаются гельминты, достигающие гигантских размеров. Например, *Polygonoporus giganticus* из кишечника кашалота достигает длины до 30 м. Цикл развития лентецов происходит с участием промежуточных и окончательного хозяев.

Большинство лентецов имеют четко выраженную сегментацию тела, однако, есть и такие, у которых сегментация не выражена. Это представители семейств *Ligulidae*, *Triaenophoridae*, *Syathocephalidae*. Сколекс лентецов имеет *присасывательные щели (ботрии)*, иногда вооружен хитинизированными крючьями. Стробила может состоять из 3-4

тысяч члеников. Матка у лентецов *открытого типа*, располагается в средней части проглоттиды. Семенники и желточники многочисленные.

Семейство лентецов (*Diphyllobothriidae*) включает паразитов животных и человека, наибольшую опасность среди которых представляет лентец широкий (*Diphyllobothrium latum*). Распространён этот гельминт в северной части Евразии, Сибири, Северной Америки. Половозрелый паразит может достигать длины 15 м и более. Ширина зрелых члеников больше длины, в каждом членике имеется только один комплект половых органов. Матка компактная, в виде розетки. Паразитируя в кишечнике человека, собак, кошек и других хищных млекопитающих, лентец выделяет яйца, которые с фекалиями попадают во внешнюю среду (рис. 43). Для дальнейшего развития яйца должны попасть в воду, где в них формируется личинка *корацидий*. Она покидает яйцо через открывшуюся крышечку и плавает в воде с помощью ресничек. Корацидий заглатывается веслоногими рачками циклопами или диаптомусами, являющимися промежуточными хозяевами. В теле веслоногого рачка корацидий превращается в следующую личинку — *процеркоид*. Заражённых рачков проглатывают рыбы — дополнительные хозяева. Чаще всего это щуки, окуни, лососи, сиги и хариусы. Из желудка рыбы процеркоид проникает в полость её тела, мышцы и превращается в *плероцеркоид*. Он имеет удлинённое тело (0,5-1 см), беловатого цвета, зародышевые ботрии. Заражение человека и животных происходит при употреблении в пищу сырой, мороженой или плохо термически обработанной рыбы с плероцеркоидами. Через 5-6 недель лентец широкий достигает половой зрелости. Симптомами *дифиллоботриоза* у человека являются: тошнота, боли в области живота, нарушение аппетита и перистальтики кишечника, головные боли, слабость, раздражительность. Чаще дифиллоботриозом болеют рыбаки и рабочие рыбокомбинатов, употребляющие в пищу сырую рыбу. В Беларуси отмечаются единичные случаи заболевания человека дифиллоботриозом.

Семейство ремнецов (*Ligulidae*) включает крупных гельминтов с ремневидным, несегментированным на проглоттиды телом. Ремнец обыкновенный (*Ligula intestinalis*) — наиболее широко распространённый паразит. Окончательными хозяевами для него являются рыбацкие птицы, в основном, чайки. Яйца лигулы попадают в воду, где из них выходят корацидии. Их заглатывают веслоногие рачки, в теле которых корацидий превращается в процеркоида. Инвазированных процеркоидами рачков поедают карповые рыбы (вторые промежуточные хозяева), в полости тела которых формируются плероцеркоиды (инвазионная личиночная стадия). Длина плероцеркоидов может достигать 10-160 см. По мере их роста брюшко рыбы вздувается. Больная рыба теряет способность управлять своим телом, держится у поверхности воды и становится легкой добычей для птиц.



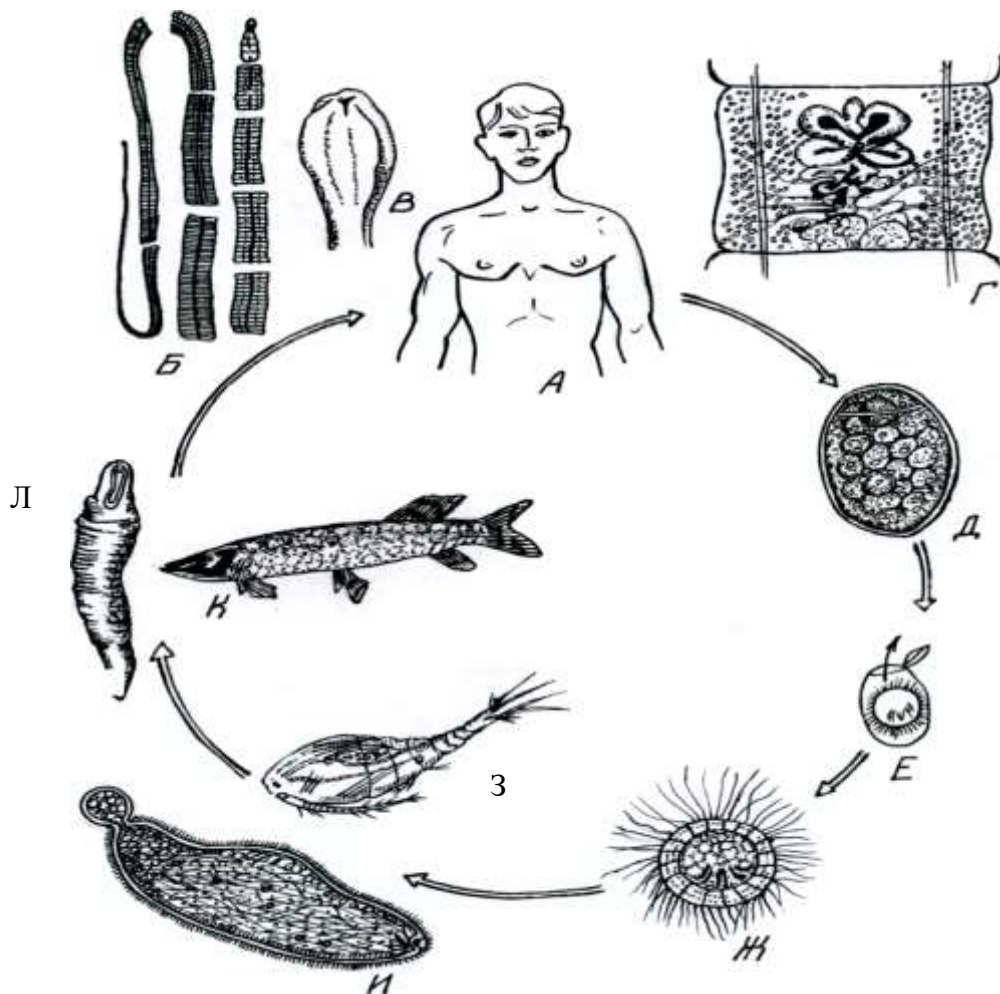


Рис. 43. Цикл развития лентеца широкого (по А.И. Ятусевичу):

А - дефинитивный хозяин, Б - стробила, В - сколекс, Г - гермафродитный членик, Д - незрелое яйцо, Е - зрелое яйцо с корацидием, Ж - корацидий, З - первый промежуточный хозяин – рачок с процеркоидом, И - процеркоид, К - 2-й промежуточный хозяин – хищные рыбы, Л - плероцеркоид

Иногда под давлением большого количества растущих плероцеркоидов брюшко рыбы разрывается и личинки выпадают в воду, а рыба погибает. В кишечнике птицы, съевшей инвазированную рыбу, плероцеркоиды развиваются во взрослого половозрелого гельминта за 35-60 ч. Через 2-4 дня лигула погибает, но успевает сформировать большое количество яиц. Лигулёз причиняет большой вред рыбоводству. В Беларуси регистрируется часто и повсеместно.

## Глава 8. Тип Круглые черви (Nematoda)

К типу круглых червей относится класс Нематоды (Nematoda).

Характерными признаками для круглых червей являются: 1) наличие пространства между внутренними органами, называемого первичной полостью тела (схизоцель). Появление первичной полости тела в эволюции

беспозвоночных животных представляет прогрессивное событие. Главная функция схизоцеля - транспортная. По полости тела значительно быстрее осуществляется транспорт питательных веществ и продуктов обмена, чем по паренхиме, что ускоряет обмен веществ. В полости тела поддерживается гомеостаз внутренней среды организма: 2) наличие задней кишки и анального отверстия; 3) расположение ротового отверстия на переднем конце тела; 4) частичная редукция кожно-мускульного мешка или полное отсутствие его у некоторых групп; 5) отсутствие дыхательной и кровеносной систем; 6) большинство видов раздельнополые, редко встречаются гермафродиты, размножение только половое; 7) тело не разделено на сегменты; 8) выделительная система либо отсутствует, либо представлена шейными железами; 9) нервная система устроена по типу ортогона, органы чувств весьма специфичны; 10) развитие паразитических видов происходит как с участием промежуточных хозяев (биогельминты), так и без них (геогельминты).

Подробно рассмотрим класс нематоды, т.к. он имеет огромное значение для ветеринарных специалистов и в медицинской практике.

### 7.1. Класс Нематоды (Nematoda)

Нематоды - один из самых многочисленных классов животного мира, включающий до 500 тыс. видов, хотя описано всего 100 тыс. видов свободноживущих и паразитирующих нематод.

Свободноживущие нематоды распространены по всему земному шару. Их места обитания: морское дно, грунт пресных и солоноватых водоемов и разнообразные типы почвы.

Многие виды перешли к сапробиотическому существованию или стали паразитами растений и животных.

Свободноживущие нематоды - обычно очень маленькие животные, до 1 мм, лишь отдельные виды достигают 50 мм. Паразитические формы тоже могут быть мелкими, но многие паразиты достигают 20—40 см, а некоторые даже 2—8 м.

Лошадиная аскарида (*Parascaris equorum*) ведет паразитический образ жизни в тонком кишечнике лошади, питаясь продуктами расщепления питательных веществ. Этот гельминт достигает длины до 37-40 см. Самки длиннее самцов, хвостовой конец у последних загнут на брюшную сторону.

Тело аскариды веретеновидной формы, круглое на поперечном разрезе. Передняя и задняя части тела сужены. Снаружи тело покрыто многослойной *кутикулой*, напоминающей по составу коллаген, и поэтому очень эластичной. Образование кутикулы происходит в результате деятельности клеток *гиподермы* (видоизмененный однослойный эпителий). Кутикула состоит из нескольких слоев клеток, причем нижний слой имеет волокнистое синцитиальное строение. Под гиподермой лежит *базальная мембрана* — неклеточная структура, отграничивающая эпителиальный слой от мышечного. Вдоль тела у большинства нематод проходят 4 продольные

линии: две по бокам и по одной на спинной и брюшной сторонах. На внутренней поверхности гиподерма образует утолщения в виде 4 *валиков*, соответствующих продольным линиям. В *боковых валиках гиподермы* проходят каналы выделительной системы, а в *спинном и брюшном* — главные нервные стволы.

Под базальной мембраной залегает слой *продольных мышц*. Мускульные клетки - очень крупные клетки, состоящие из вытянутого веретеновидного сократимого волокна, в средней части которого расположен саркоплазматический мешок, содержащий ядро клетки. От саркоплазматического мешка ответвляются многочисленные плазматические отростки, идущие к гиподерме и другим мышечным клеткам. Сократимые волокна мышечных клеток прилегают к гиподерме и образуют корковый слой продольной мускулатуры. Саркоплазматический слой вдается в полость тела.

Валиками гиподермы мышечный слой разделен на 4 продольные ленты. Плазматические отростки мышечных клеток направлены либо в сторону спинного, либо брюшного валика гиподермы. Поэтому принято считать, что мышечный слой делится на спинные и брюшные мышцы-антагонисты. При сокращении спинных мышц происходит расслабление брюшных, и наоборот. Тело аскариды при этом изгибается в дорсовентральном направлении. Из последовательности таких движений и складывается передвижение этих животных во внутренних органах хозяина. Ввиду наличия только продольных мускульных клеток движения нематод гораздо более однообразны по сравнению с движениями плоских червей. Круглые черви при помощи мышц могут только изгибать тело. Выпрямление тела происходит при расслаблении мышц вследствие давления полостной жидкости и упругости кутикулы.

Кутикула, гиподерма и слой продольных мышц составляют кожно-мускульный мешок нематод. Внутри него образуется первичная полость тела, где располагаются органы пищеварительной и половой систем. Первичная полость тела нематод не представляет собой просто сохранившуюся первичную полость, а образовалась путем распада паренхимы, занимавшей эту полость у их предков. Внутри первичная полость заполнена жидким содержимым. Полость тела выполняет, кроме транспортной функции, и опорную. В полости поддерживается высокий тургор полостной жидкости, что в сочетании с продольной мускулатурой способствует передвижению червей в субстрате.

*Полостная жидкость* содержит органические кислоты (масляную, валериановую, капроновую и др.), образующиеся в результате анаэробного расщепления гликогена. Первичнополостная жидкость создает в теле аскариды избыточное давление и если по каким-то причинам внутри тела хозяина происходит разрыв стенки тела аскариды, то вылившаяся полостная жидкость гельминта вызывает мучительные боли.



Пищеварительная система аскариды состоит из *передней, средней и задней кишки* (рис. 44). Передняя кишка начинается *ртом*, находящимся на переднем конце тела и окруженным тремя *губами*. Рот ведет в *глотку*, выстланную кутикулой (эктодермального происхождения). Глотка переходит в передний отдел средней кишки, часто называемый *пищеводом*, в стенках которого лежат *пищеводные железы*.

У некоторых нематод, например, остриц, задняя часть пищевода образует колбовидное расширение — *бульбус*, являющийся систематическим признаком подотряда оксиурат (остриц). У многих нематод передняя часть глотки вооружена хитиновыми зубами. Средняя кишка выстлана цилиндрическим эпителием с ворсинками на внутренней поверхности. Она свободно лежит в полости тела и не образует изгибов. В отличие от плоских червей пищеварение у нематод целиком внеклеточное и происходит в полости средней кишки. В протоплазме клеток эпителия кишечника откладываются запасные питательные вещества в виде зерен гликогена. Содержание последнего в высушенном состоянии достигает 32%. Задняя кишка, как и передняя, выстлана изнутри кутикулой и заканчивается *анальным отверстием*, куда у самцов открывается и отверстие половой системы. Отдел тела позади анального отверстия называют *хвостом*.

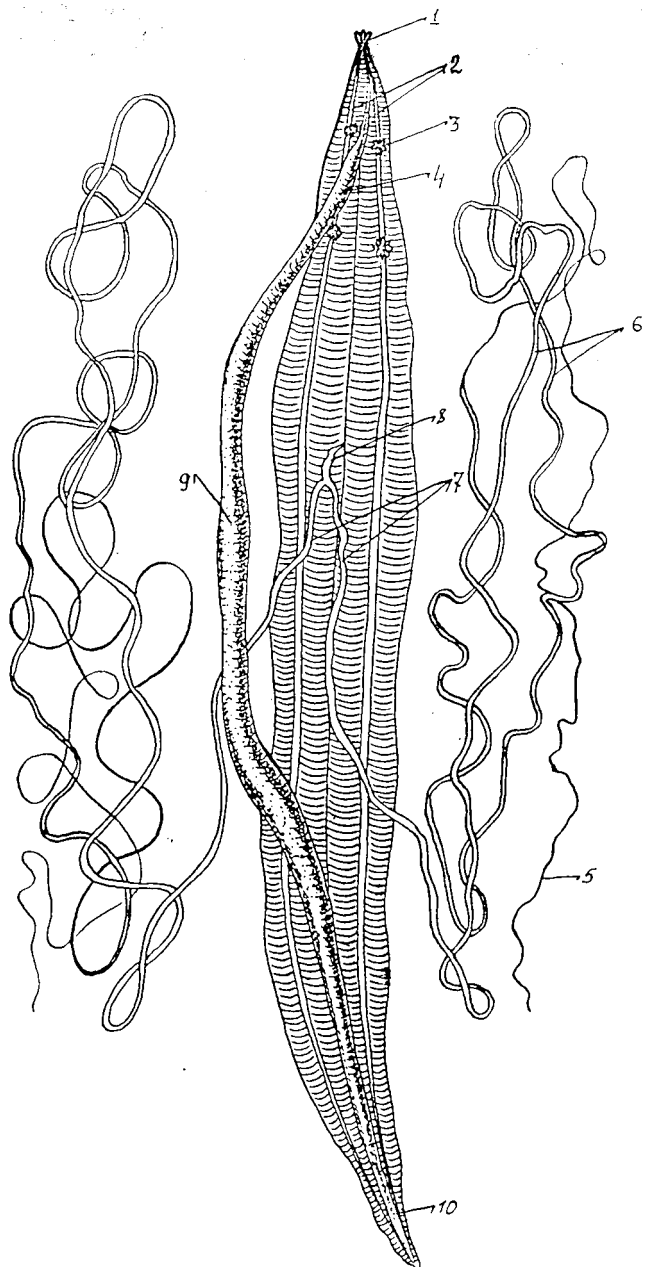


Рис. 44. Вскрытая самка аскариды (по Е.И. Лукину):

1 — рот; 2 — боковые валики гиподермы; 3 — фагоцитарные клетки; 4 — пищевод; 5 — яичник; 6 — яйцевод; 7 — стволы матки; 8 — влагалище; 9 — средняя кишка; 10 — задняя кишка

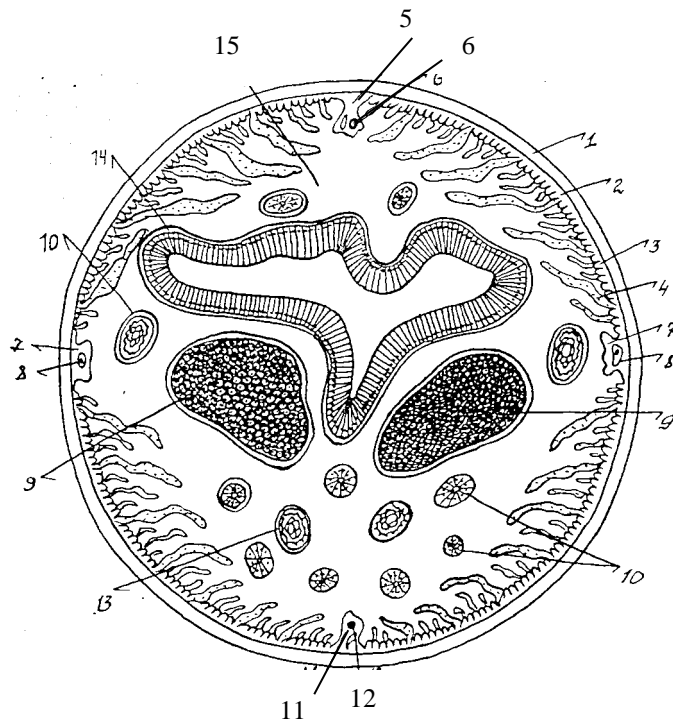


Рис. 45. Поперечный разрез аскариды (по Е.И. Лукину):

1 – кутикула; 2 – гиподерма; 3 – продольные мышцы; 4 – плазматические отростки мышечных клеток; 5 – спинной валик гиподермы; 6 – спинной нервный ствол; 7 – боковой валик гиподермы; 8 – выделительный канал; 9 – матка; 10 – яичник; 11 – брюшной валик гиподермы; 12 – брюшной нервный ствол; 13 – яйцевод; 14 – кишечник; 15 – первичная полость тела

Способы питания нематод различны. Многие свободноживущие нематоды питаются бактериями, тогда как другие являются хищниками. Из паразитических нематод одни питаются содержимым кишечника хозяина (аскарида), другие разрушают ткани хозяина изъязвляют стенки кишечника и питаются кровью.

Органы кровообращения и дыхания у нематод, как и у плоских червей, отсутствуют.

Необходимая для жизнедеятельности энергия в таком случае получается путем ферментативного расщепления гликогена, продуктами которого, кроме углекислого газа, будут органические кислоты. Образование этих продуктов распада, выделяющихся из тела паразита, оказывает токсическое действие на организм хозяина. Некоторые авторы приводят данные о наличии у аскарид дыхательного пигмента, подобного на гемоглобин млекопитающих.

Нервная система состоит из *окологлоточного нервного кольца* и отходящих от него *нервных стволов*. Нервное кольцо окружает переднюю часть пищевода и отдает кпереди 6 коротких нервных стволов и кзади 6 длинных нервных стволов, из которых *спинной* и *брюшной* наиболее развиты и проходят в валиках гиподермы. Оба ствола соединяются между собой в виде полуколец многочисленными перемычками — *комиссурами*.

Органы чувств нематод развиты слабо. Органы осязания представлены сосочками, папиллами и щетинками, которые сосредоточены главным

образом на переднем конце тела. Они обычно связаны с порами в кутикуле, затянутыми более тонкой кутикулой, к которым подходят нервные окончания.

На головном конце имеются органы химического чувства — амфиды. Они представляют собой различной формы углубления в коже, к которым подходят окончания чувствительных нервов и являются органами химического чувства. Органы зрения имеются лишь у немногих свободноживущих водных нематод.

Выделительная система своеобразного строения. Протонефридии отсутствуют. В боковых валиках гиподермы проходят *выделительные каналы*, начинающиеся слепо в задней части тела и сливающиеся в *срединный непарный канал*, который открывается выводным протоком позади губ. По гистологическим данным, эти каналы представляют собой одну гигантскую клетку (т.н. *шейную железу*) с ядром, лежащим на уровне передней части пищевода. Ядро этой клетки носит название *синкариона*. У свободноживущих нематод, кроме них, имеются терминальные, или хвостовые, выделительные кожные железы.

На боковых валиках гиподермы лежат две пары *фагоцитарных клеток*. Из полостной жидкости эти клетки поглощают продукты распада и инородные тела. Нерастворимые частицы накапливаются в фагоцитарных клетках и никуда не удаляются из них на протяжении всей жизни аскариды. Кроме того, в них обнаружен гемоглобин. Предполагают, что фагоцитарные клетки служат центрами, регулирующими потребление свободного кислорода (аэробную часть дыхания) нематодами.

При изучении гистологического строения различных органов нематод выяснилось, что все органы образованы небольшим количеством очень крупных клеток. Одна или две гигантские клетки образуют выделительную железу, четыре очень крупные фагоцитарные клетки дополняют выделительные органы. Мускульные клетки также крупные, и их немного. У мелких видов их может быть всего восемь. У аскариды центральная нервная система состоит всего из 162 клеток. Образование новых клеток у нематод прекращается на ранних этапах развития, и далее число клеток остается постоянным в течение всей жизни. С постоянством клеточного состава связана неспособность нематод к бесполому размножению и регенерации утраченных частей.

Большинство нематод раздельнополые. У нематод резко выражен половой диморфизм. Самцы обычно меньших размеров, задний конец их тела несколько закручен (аскарида), а у некоторых видов на заднем конце имеется кожистая складка — совокупительная бурса, играющая роль при спаривании.

Половые органы имеют простое строение и представлены вытянутыми, иногда очень длинными трубками (рис. 45).

Женские половые органы у аскарид парные. Они начинаются тонкими нитевидными яичниками, которые представляют собой очень тонкие трубочки, заполненные радиально расположенными зачатковыми клетками. Яичники незаметно переходят в более широкие отделы — яйцеводы. Это

полые трубочки, не содержащие развивающихся яйцеклеток. Яйцеводы открываются в более толстые мускулистые трубчатые органы — матки, в которых сохраняется сперма, попавшая туда при копуляции. В матках происходит оплодотворение яиц и начальные этапы их эмбрионального развития. Матки соединяются в непарную короткую трубку — влагалище, через которое происходит откладка яиц. Женское половое отверстие помещается на брюшной стороне, чаще в передней части тела (у аскариды - в передней трети тела).

У самца имеется единственный нитевидный *семенник*, переходящий без резких границ в канал большего диаметра — *семяпровод*. Под кишечником он направляется кзади и образует *семенной пузырь*, где накапливается сперма. Пузырь сужается в тонкую мускулистую трубку — *семяизвергательный канал*, впадающий в заднюю кишку. Туда же открывается парная *совокупительная сумка (половая бурса)*, в которой помещаются две *кутикулярные иглы*, или *спикулы*. При копуляции спикулы выдвигаются самцом наружу и вводятся в половое отверстие самки, чем удерживают ее. К совокупительному аппарату относятся многие добавочные образования, в том числе упомянутая совокупительная бурса. У многих самцов нематод боковые части хвоста расширены и утолщены в виде *крыльев*, внутри которых находятся органы осязания в виде ребровидных утолщений, или *папилл*. Крылья, как и спикулы, облегчают фиксацию самца в районе полового отверстия самки при спаривании.

Сперматозоиды нематод очень своеобразны, они имеют амёбовидную форму, чем отличаются от семенных клеток представителей всех остальных животных. Сперматозоиды нематод способны передвигаться, как маленькие амёбы.

Яйца нематод обычно одеты плотной оболочкой, или скорлупкой. Так, яйца аскариды покрыты слоистой, сильно развитой оболочкой, обеспечивающей их стойкость при длительном пребывании во внешней среде. У большинства нематод оплодотворенные яйца откладываются наружу и развиваются во внешней среде. Лишь у немногих видов (трихинелла) весь процесс эмбрионального развития яиц происходит в матке. При этом самкам свойственно живорождение: они отрождают полностью сформированных личинок.

Выделенные во внешнюю среду яйца параскарид при благоприятных условиях (температуре 18-20 °С и влажности не менее 60%) становятся инвазионными в течение 7-14 дней. Из яиц в кишечнике лошади выходят личинки. Через слизистую оболочку кишечника личинки проникают в кровеносные сосуды и заносятся током крови в лёгкие. В легочных альвеолах личинки растут, линяют и мигрируют в бронхи. Миграция личинок и проникновение их в легкие могут привести к повреждению альвеол легкого и кровоизлияниям, что способствует развитию различных легочных заболеваний, а при заражении большим количеством личинок — к заболеванию, сходному с тяжелой формой пневмонии. Иногда личинки аскарид из капилляров легкого попадают в большой круг кровообращения и оттуда в мозг, глаза и другие органы, где вызывают воспалительные и

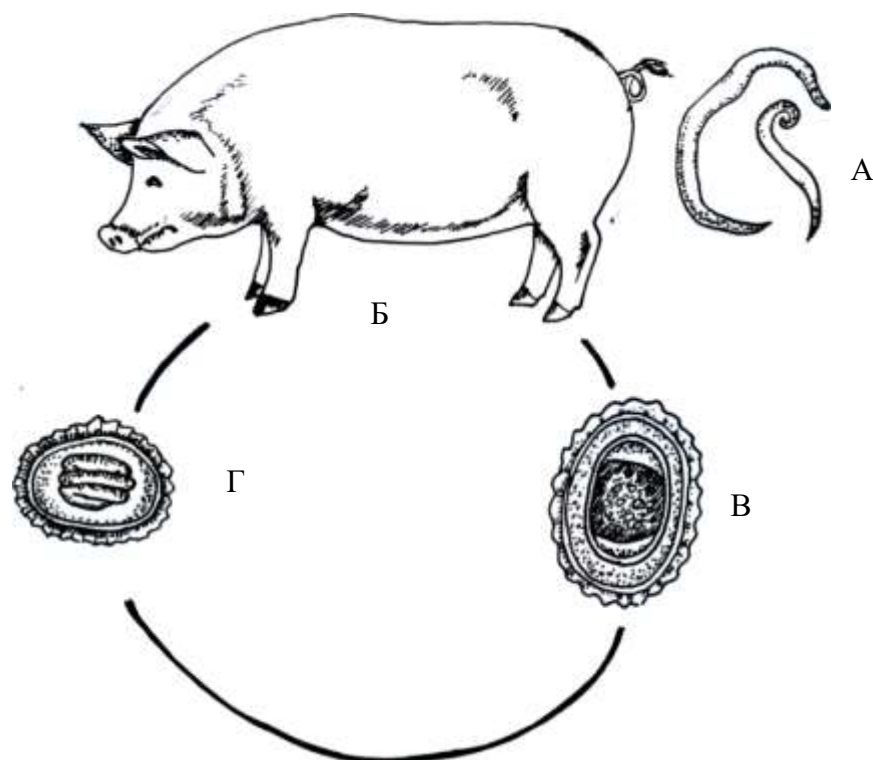
аллергические процессы. Это приводит к раздражению дыхательных путей и рефлекторному кашлю. Вместе с мокротой личинки параскарид попадают в ротовую полость и заглатываются. В кишечнике они развиваются до половозрелой стадии и приступают к размножению. Срок развития параскарид до половой зрелости составляет около 2-2,5 месяцев. В цикле развития лошадиной аскариды отсутствует промежуточный хозяин, поэтому ее относят к группе *геогельминтов*.

Патогенное значение аскарид очень велико вследствие их широкого распространения, особенно среди детей, и большого вреда, причиняемого ими организму хозяина. При аскаридозе обычно наблюдаются расстройства пищеварения и боли в кишечнике, нервные явления и понижение работоспособности.

Находясь в кишечнике, часто в большом количестве (несколько десятков, редко сотен), аскариды вызывают раздражение стенок кишок и иногда их изъязвление. Наибольшее значение при аскаридозе имеет общая интоксикация организма ядовитыми веществами, выделяемыми аскаридами. Поэтому аскаридозы молодняка особенно опасны. Отравление организма ядовитыми веществами, выделяемыми аскаридами, нарушает нормальное развитие организма, вызывает расстройство деятельности нервной системы и часто служит причиной пониженной работоспособности.

Свиная аскарида (*Ascaris suum*) паразитирует в тонком кишечнике домашних и диких свиней (рис. 46). Цикл развития проходит без участия промежуточного хозяина, т.е. свиная аскарида относится к геогельминтам. За сутки одна половозрелая самка аскариды откладывает до 200 000 яиц, которые с фекалиями попадают во внешнюю среду. Там, при благоприятных условиях (температура 20-30 °С и влажность более 60%), через 2-3 недели внутри яиц развиваются инвазионные личинки. Свиньи заражаются аскаридами алиментарным путем. В кишечнике свиньи личинки выходят из яиц и внедряются в слизистую оболочку, проникают в капилляры и током крови заносятся в печень, а оттуда — в легкие. В лёгких личинки аскарид по мере развития проникают в альвеолы, бронхиолы, бронхи и трахею. Раздражая рецепторы слизистой оболочки дыхательной системы, личинки вызывают рефлекторный кашель. При откашливании, с мокротой, они заносятся в ротовую полость и вновь поступают в тонкий кишечник. Там, через 1,5 - 2,5 месяца личинки аскарид достигают половой зрелости и приступают к размножению.

Человеческая аскарида (*Ascaris lumbricoides*) вызывает *аскариоз человека*, паразитируя в тонком отделе кишечника. Цикл развития человеческой аскариды во многом аналогичен таковому свиной аскариды. Наиболее тяжело аскариоз протекает у детей, известны случаи непроходимости кишечника из-за наличия в нем большого количества паразитов.



*Рис. 46.* Цикл развития аскариды (по А.И. Ятусевичу):  
 А - половозрелые аскариды, Б - окончательный хозяин, В - яйцо,  
 Г - инвазионное яйцо

Профилактика аскариоза сводится к соблюдению гигиенических правил, а лечение — к применению лекарственных препаратов (антгельминтиков), наименее токсичным из которых является пиперазин.

Токсокары и токсаскарисы паразитируют в кишечнике плотоядных, преимущественно у молодых животных. Из домашних животных *токсокарозу* и *токсаскариозу* подвержены собаки и кошки. Цикл развития - аскаридного типа. Исключение составляет то, что токсакары во время своего развития мигрируют не через легкие, а через слизистую оболочку кишечника. При благоприятных условиях внешней среды яйца становятся инвазионными через 5-6 дней. Половая зрелость самих паразитов наступает спустя 29-30 дней после проникновения личинок в тонкий кишечник. Отмечаются случаи внутриутробного заражения потомства плотоядных этими гельминтами. Лечение больных животных проводится путем дегельминтизации (применения антгельминтиков).

Власоглав (*Trichocephalus* (*Trichuris*) *trichiuris*) паразитирует в толстом отделе кишечника человека. Название паразита связано с тем, что передняя часть тела гельминта по форме напоминает волос. Задняя часть тела, наоборот, резко утолщена. Головным концом власоглав внедряется в слизистую оболочку кишечника, а его задняя часть находится в просвете кишки (рис. 47). Питается власоглав кровью хозяина. Заражение человека *трихоцефалёзом* (*трахурозом*) происходит алиментарным путем. Власоглав относится к геогельминтам. Попавшие во внешнюю среду яйца становятся инвазионными при благоприятных условиях через 1-1,5 месяца. Лечение при трихоцефалёзе затруднительно в связи с прочной фиксацией власоглавок в слизистой оболочке кишечника. Живя в слепой кишке, власоглав может вызвать ее воспаление, а также воспаление ее червеобразного отростка (аппендицит).

Трихоцефалез, как и аскариоз, оказывает сильное влияние на нервную систему больного. Домашние и дикие свиньи также подвержены трихоцефалёзу, вызываемому *Trichocephalus suis*. Кроме свиней, власоглавы паразитируют у жвачных и плотоядных.

Власоглавы (*Trichocephalus* (*Trichuris*) *suis*) развиваются без промежуточного хозяина (геогельминт), паразитируют обычно в слепой кишке свиней, могут проникать в червеобразный отросток, вызывая заболевание трихоцефалез (рис. 48). Яйца власоглавок с фекалиями выделяются наружу. Во внешней среде при благоприятной температуре и достаточной влажности в яйце за 21—28 дней формируется личинка. Заражение свиней происходит при заглатывании инвазионных яиц с кормом или водой. В кишечнике животного личинки выходят из яиц, проникают в толщу кишечных ворсинок слепой кишки, линяют, затем выходят в просвет кишечника, фиксируются головным концом в слизистой оболочке слепой кишки и питаются кровью (гематофаг). Через 45—47 дней личинки вырастают в половозрелых гельминтов. В кишечнике свиньи власоглавы живут 77—114 дней.

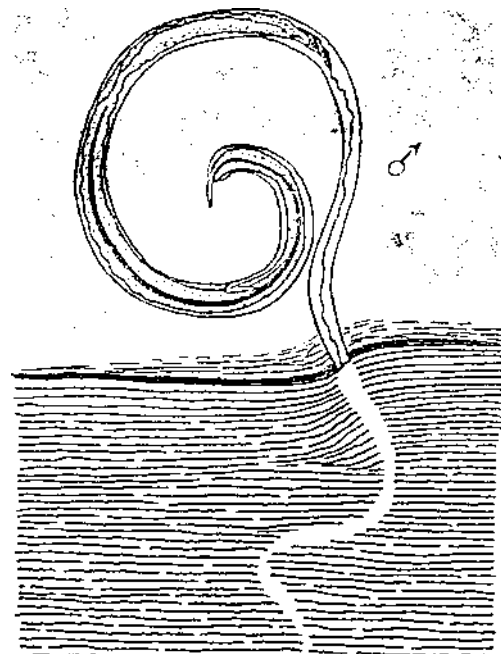


Рис. 47. Самец власоглава, вбуравившийся передним концом в слизистую оболочку кишечника (по Е.И. Лукину)

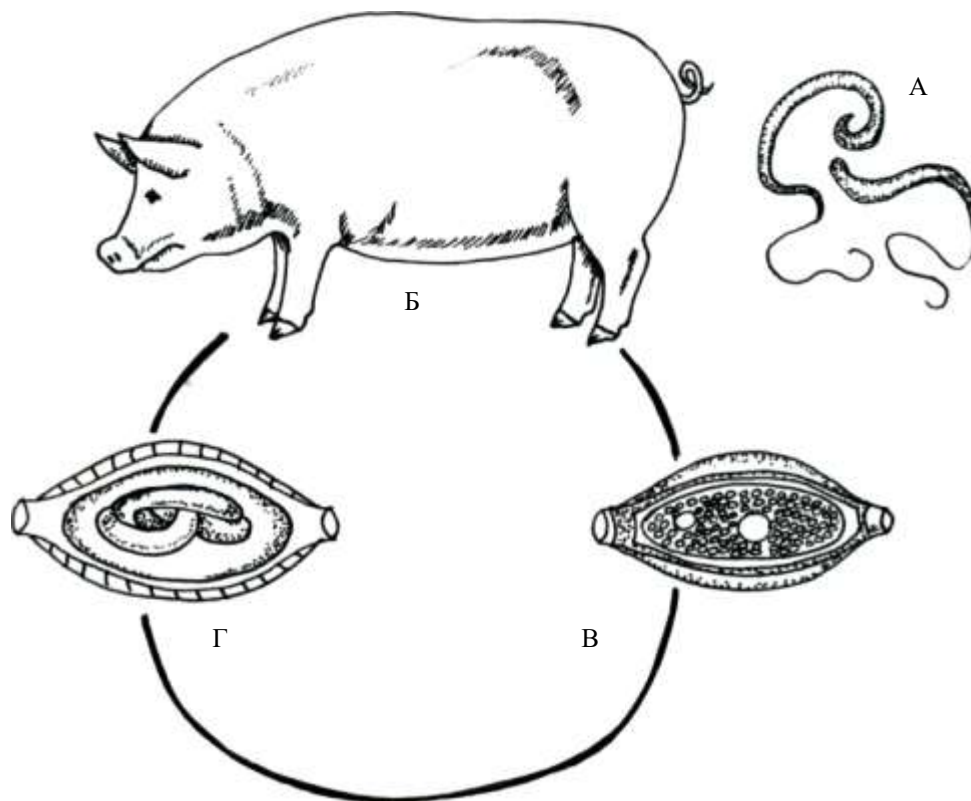


Рис. 48. Цикл развития власоглава (по А.И. Ятусевичу):  
 А - половозрелые трихоцефалы, Б - окончательный хозяин, В - яйцо,  
 Г - инвазионное яйцо

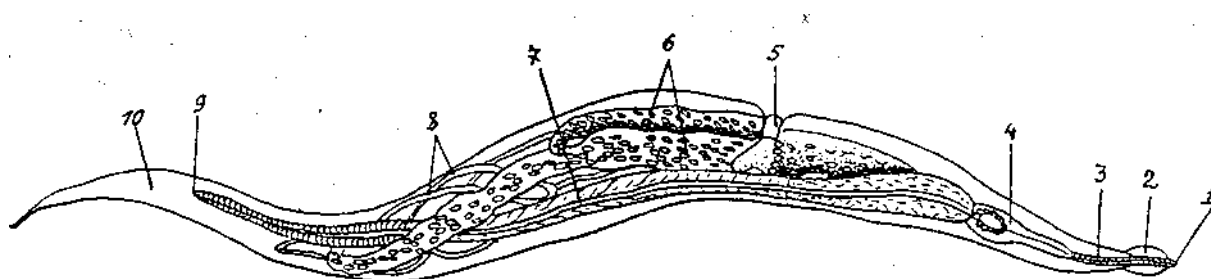


Рис. 49. Самка детской острицы (Е.А. Веселову):  
 1 – рот; 2 – кутикулярные утолщения; 3 – пищевод; 4 – бульбус; 5 – половое отверстие; 6 – матка, заполненная яйцами; 7 – средняя кишка; 8 – яичник; 9 – анальное отверстие; 10 – задний конец тела

Детская острица (*Enterobius vermicularis*) достигает длины до 1 см. Задний конец тела паразита заострен (рис. 49). Паразитирует в толстом отделе кишечника человека, чаще у детей. Заболевание, вызываемое детской острицей, называется *энтеробиоз* (рис. 50). В вечернее и ночное время самки остриц выходят через анальное отверстие и откладывают яйца на кожу в области промежности, что вызывает зуд. Ребёнок расчёсывает зудящие места руками и яйца остриц попадают в подногтевые пространства, а оттуда — в ротовую полость, и далее, в кишечник. Там личинки выходят из яиц,



достигают половой зрелости и размножаются. Острицы вызывают воспаление слизистой оболочки толстого отдела кишечника и могут явиться причиной аппендицита. Питаются они содержимым кишечника. Переносчиками яиц остриц могут служить мухи, тараканы и другие насекомые.

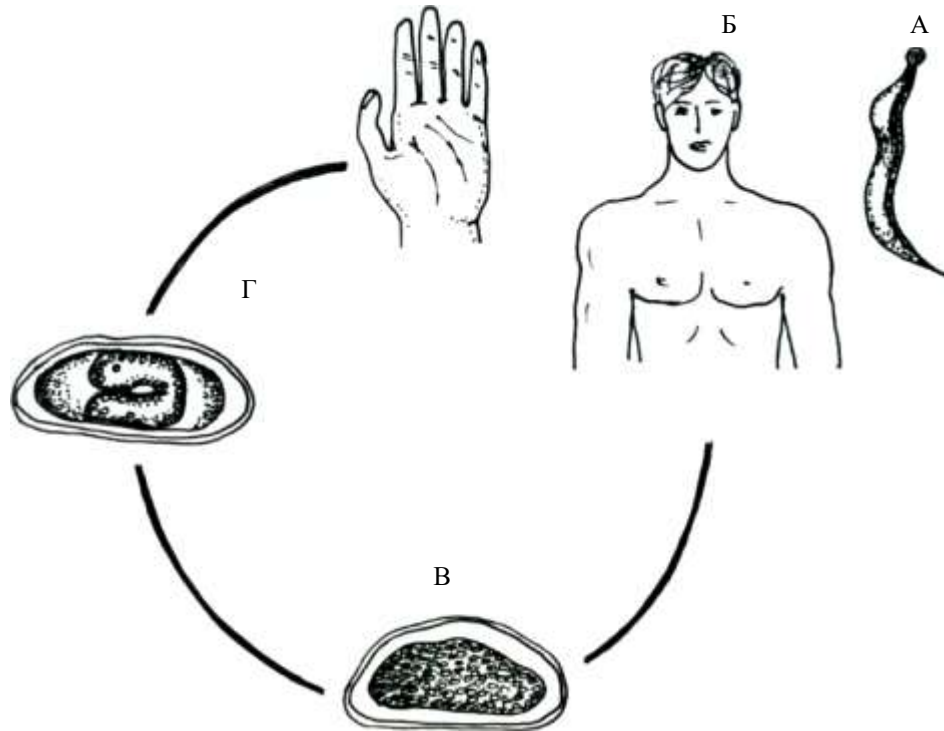


Рис. 50. Цикл развития острицы детской (по А.И. Ятусевичу):

А - половозрелая острица, Б - окончательный хозяин, В - яйцо,  
Г - инвазионное яйцо.

Сходным образом идет развитие лошадиной острицы (*Oxyuris equi*), паразитирующей в толстом кишечнике лошади, а также кроличьей (*Passalurus ambiguus*), паразитирующей в слепых кишках у кроликов и зайцев.

Трихинелла (*Trichinella spiralis*) вызывает заболевание диких и домашних животных, а также человека, под названием *трихинеллёз*. Сами нематоды очень мелкие, до 1,6-4 мм длиной, самки крупнее самцов. Особенностью биологии являются:

1. Они живородящие.
2. Развиваются только в организме хозяев без выхода во внешнюю среду.
3. При этом одно животное выступает одновременно в роли промежуточного и дефинитивного хозяина.

Заражение трихинеллами происходит при поедании трихинеллёзного мяса, в котором содержатся живые личинки паразита. После попадания в кишечник они становятся половозрелыми через 30-48 часов. Самки трихинелл внедряются в слизистую оболочку кишечника, оплодотворяются самцами, которые после этого погибают, и через четверо суток рожают живых личинок. Они гематогенным путем заносятся в поперечнополосатые мышцы, где растут, спирально закручиваясь.

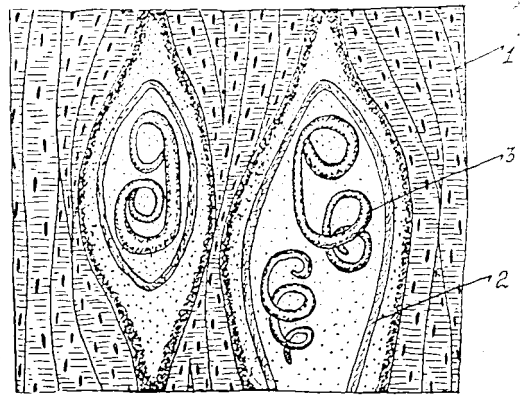


Рис. 51. Личинки трихинелл (по Е.И. Лукину):

1 – мышечные волокна; 2 – известковая капсула; 3 – личинки трихинелл

Примерно через месяц вокруг личинок образуются соединительно-тканые капсулы, которые подвергаются обызвествлению через 6-16 месяцев (рис. 51). В сердечной мышечной ткани личинки трихинелл не развиваются.

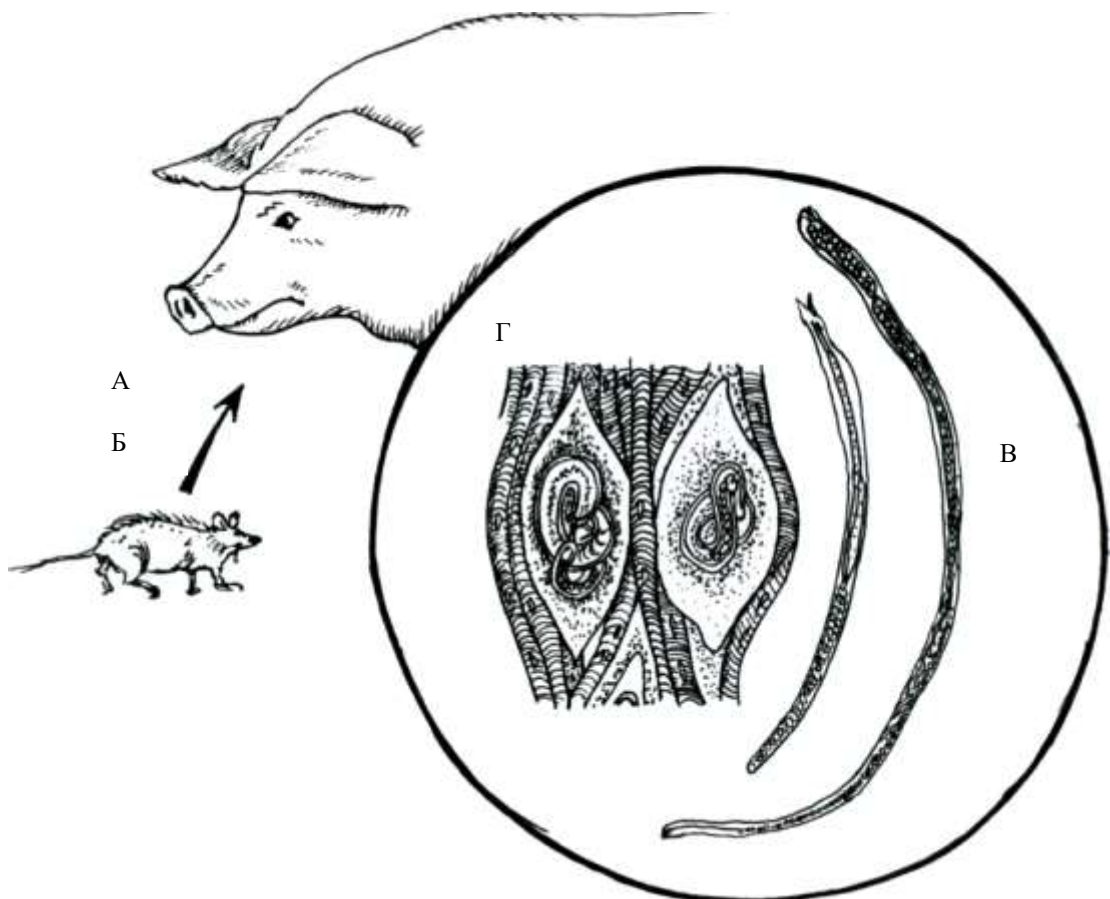


Рис. 52. Цикл развития трихинеллы (по А.И. Ятусевичу):  
А, Б - хозяева, В - половозрелые трихинеллы (в кишечнике),  
Г - личинки трихинеллы в мышцах

Инкапсулированные личинки в мышцах могут сохранять жизнеспособность более 25 лет. Заражение человека трихинеллами происходит при употреблении в пищу трихинеллёзного мяса домашних и диких свиней, плотоядных животных. Дикие свиньи, плотоядные и грызуны являются природным резервуаром трихинеллёза. Для профилактики этого опасного заболевания необходимо проводить ветеринарно-санитарную экспертизу туш свиней и диких животных. При содержании свиней следить, чтобы они не поедали дохлых крыс, мышей и боенские отходы. Зараженные трихинеллами туши животных необходимо уничтожать путем автоклавирования или сжигания. В Беларуси периодически отмечаются случаи заболевания людей трихинеллёзом, особенно среди охотников (рис. 52).

*Ришта мединская* (*Dracunculus medinensis*) паразитирует в половозрелом состоянии у человека. В отличие от большинства нематод жизненный цикл ришты происходит со сменой хозяев (рис. 53).

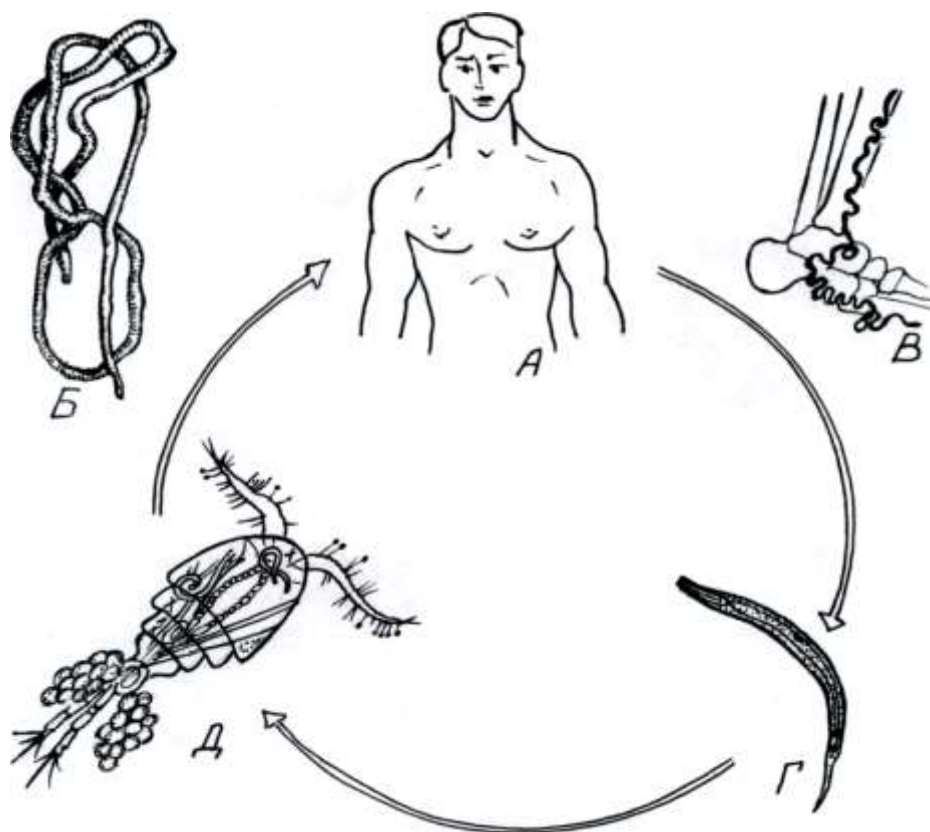


Рис. 53. Цикл развития ришты мединской (по А.И. Ятусевичу):

А - окончательный хозяин, Б - самка, В - локализация паразита в ноге человека (рисунок с рентгенограммы), Г - инвазионная личинка, отрождаемая самкой, Д - промежуточный хозяин – циклоп, зараженный личинками

У человека обнаруживается самка ришты, представляющая собой длинного и тонкого червя, достигающего 150 см в длину при толщине тела 1,5 мм. Самец довольно маленький, до 30 мм длины. Чаще всего на ногах человека, в подкожной клетчатке, появляется затверждение, а затем кожа изъязвляется, и в глубине язвы становится видна часть свернутого в клубок

червя. В таком состоянии ришта рождает множество личинок. При мытье ног больного личинки попадают в водоемы и заглатываются рачками-циклопами, а затем проникают в полость тела циклопа, вырастая до 1 мм длины. При питье сырой воды человек может легко проглотить циклопов с содержащимися в них личинками, которые затем совершают сложную миграцию в его теле от желудка до подкожной клетчатки ног. Ришта распространена в тропиках и субтропиках, в Иране, Индии, тропической Африке. Раньше ришта была довольно обычна в некоторых районах Средней Азии (Бухара), но благодаря применению последовательных мер борьбы — устройства водопровода, запрещения мытья ног в водоемах и питья непрокипяченной или непрофильтрованной воды — заболевания риштой в практически ликвидированы еще в 30-х годах 20-го века.

Кроме нематод — паразитов человека, домашних и диких животных, многие нематоды являются паразитами растений, причем некоторые из них причиняют серьезный вред сельскохозяйственным культурам. Таковы, например, свекловичная нематода (*Heterodera schachtii*), образующая вздутия на корнях свеклы, пшеничная нематода (*Dorylaimus tritici*), поражающая колосья пшеницы, луковичная нематода (*Ditylenchus alii*) и многие другие. Нематоды, паразитирующие на растениях, — мелкие черви, развитие которых протекает без смены хозяев. Размножаясь в тканях растений, они дают целый ряд поколений, что ведет к возрастанию их численности в зараженном ими растении. Например, личинки пшеничной нематоды проникают из почвы в молодые растения и, продвигаясь вверх по стеблю, собираются в колосьях. Здесь нематоды растут и размножаются, образуя наросты, так называемые галлы. В высыхающих галлах личинки нематод зимуют.

## Глава 9 . Тип Скребни, или Колючеголовые (*Acanthocephales*)

Тело скребней веретенообразной формы, округлое в поперечном сечении. На переднем конце располагается *хоботок*, способный втягиваться внутрь (рис. 54). Он вооружен несколькими рядами *крючков*, загнутых назад и служащих для фиксации скребня на стенках кишечника. Хоботок при втягивании внутрь выворачивается наподобие пальца перчатки и погружается в особое вместилище — *хоботковое влагалище*. Сбоку от него располагаются парные образования — *лемниски*, служащие для вворачивания и выворачивания хоботка. Тело скребней покрыто симпластическим тигументом с наружным уплотнением, под которым лежит *гиподерма*. За ней располагаются слои *наружных кольцевых* и *внутренних продольных мышечных волокон*. Полость тела первичная.

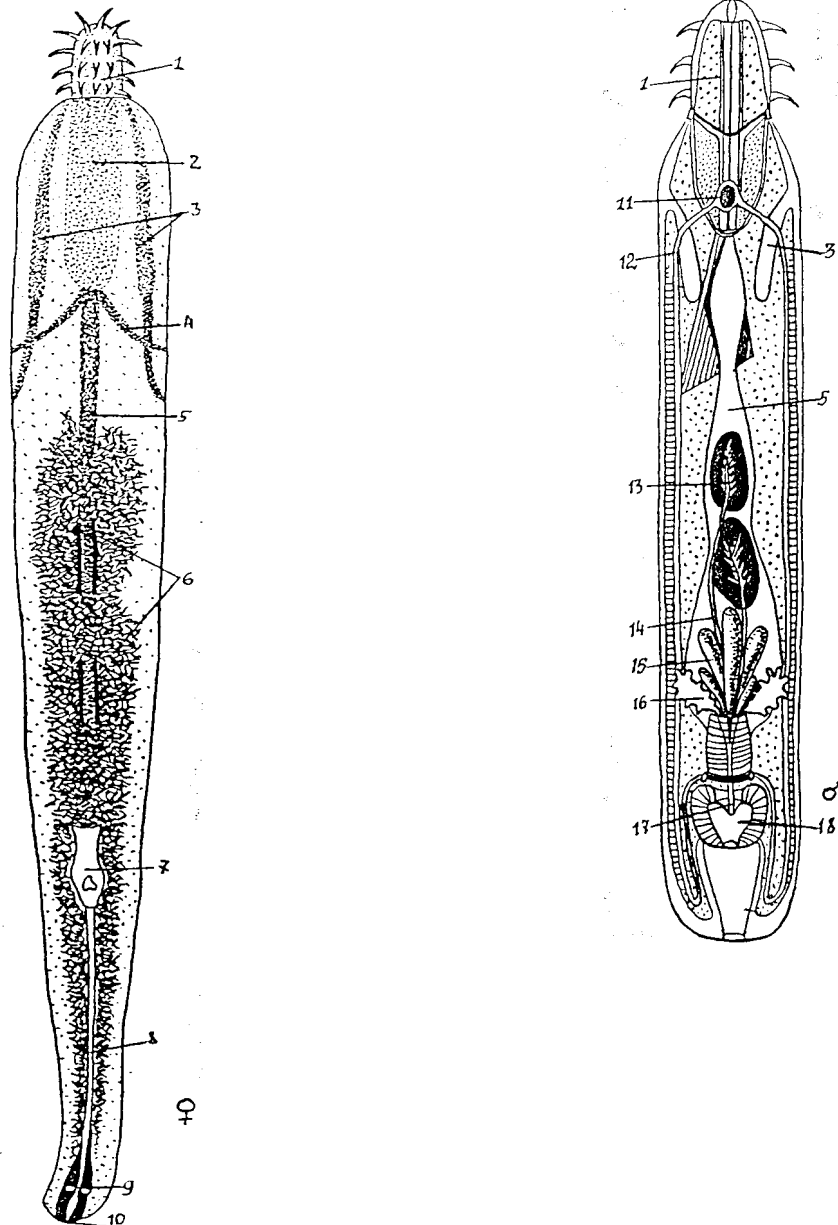


Рис. 54. Схема строения скребней (по Е.И. Лукину):

1 – хоботок с крючьями; 2 – влагалище хоботка; 3 – лемниски; 4 – мышцы, прикрепляющие влагалище к стенкам тела; 5 – лигамент; 6 – яйца; 7 – маточный колокол; 8 – матка; 9 – влагалище; 10 – половое отверстие; 11 – мозговой ганглий; 12 – нервы; 13 – семенники; 14 – семяпроводы; 15 – цементные железы; 16 – протонефридии; 17 – совокупительный орган; 18 – сумка совокупительного органа

Пищеварительная система отсутствует. Поглощение питательных веществ осуществляется через покровы тела и *гиподермальные каналы*, пронизывающие слой кутикулы и гиподермы.

Нервная система состоит из непарного *мозгового ганглия*, залегающего внутри хоботкового влагалища, ближе к его задней части. От ганглия отходят несколько тонких *нервных ствол*ов к хоботку и два толстых, направляющихся вдоль стенок тела назад.

Выделительная система представлена *протонефридиями* в виде пучков *мерцательных клеток*, каналцы которых впадают в *главные собирательные каналы* протонефридиев, открывающиеся в выводные

протоки половой системы.

Скребни раздельнополые. У самцов два *семенника* выделяют сперму в *семяпроводы*, а из них она поступает в *семенной пузырьёк*, расположенный в задней части тела. Конец семенного пузырька вытянут в виде отростка и выполняет функцию совокупительного органа. У самок *яичники* лежат внутри *лигамента* — мышцы, идущей от основания хоботкового влагалища к задней части тела. Из яичника яйца попадают в полость тела, где плавают в виде комьев. Оплодотворенные яйца выводятся через *колокол* — воронкообразный орган, в стенках которого имеются два узких отверстия, ведущие в *матку*, и одно крупное, ведущее в полость тела. Комья неоплодотворенных яиц не могут проникнуть через узкие отверстия в матку и возвращаются через крупное отверстие обратно в полость тела. Оплодотворенные яйца поступают в яйцеводы, матку, влагалище, откуда выводятся наружу.

Скребни — биогельминты, промежуточными хозяевами для них чаще всего служат насекомые и их личинки, мелкие ракообразные. Самки скребней выделяют яйца, содержащие внутри сформированную личинку — *акантор*. Во внешней среде яйца заглатывают промежуточные хозяева и в них аканторы превращаются в следующую личиночную стадию — *преакантеллу*. Спустя некоторое время она развивается в инвазионную личинку — *акантеллу*. Дефинитивные хозяева заражаются при заглатывании промежуточных хозяев с акантеллами.

В организме окончательного хозяина скребни живут до года и более. Известны случаи паразитирования скребней у человека.

В кишечнике домашних и диких свиней паразитирует гигантский скребень (*Macracanthorhynchus hirudinaceus*), достигающий в длину до 65 см. Он вызывает заболевание свиней под названием *макраканторинхоз*. Промежуточными хозяевами этого скребня являются личинки и имаго майских жуков, бронзовок и др.

Всего известно около 500 видов скребней, паразитирующих у домашних и диких млекопитающих, птиц, рептилий, амфибий и рыб.

## Глава 10. Тип Кольчатые черви (Annelida)

Кольчатые черви — наиболее высокоорганизованные представители червей. Данный тип включает около 8700 видов. Тело кольчатых червей удлинённое, состоит из сегментов, по форме напоминающих кольца. Большинству кольчатых червей присуще совпадение границ наружной и внутренней сегментации, выраженной в повторяемости многих внутренних органов.

Кольчатые черви имеют вторичную полость тела — целом, отсутствующий у низших червей. Полость тела кольчатых червей сегментирована, т. е. разделена перегородками в большем или меньшем соответствии с внешней сегментацией.

Кожно-мускульный мешок состоит из кутикулы, гиподермального

эпителия, кольцевой и продольной мускулатуры и внутренней выстилки полости тела (целотелия). Нервная система представлена надглоточным ганглием, окологлоточным кольцом и брюшной нервной цепочкой. Последняя состоит из пары продольных сближенных стволов в каждом сегменте, образующих ганглии, или нервные узлы. Пищеварительная система состоит из передней, средней и задней кишки, заканчивающейся анальным отверстием. Кровеносная система замкнутая, роль сердца выполняет один или несколько кровеносных сосудов. Дыхание осуществляется всей поверхностью тела или жабрами. Выделительные органы — метанефридии — расположены посегментно, и поэтому называются сегментарными органами. Среди кольчатых червей встречаются раздельнополые животные и гермафродиты. У морских кольцецов развитие с метаморфозом по схеме: яйцо — личинка трохофора — взрослый червь.

Большинство кольцецов является свободноживущими организмами. Только в некоторых случаях они связывают место своего обитания с другими животными. Таких партнеров называют комменсалами. Часто они поселяются внутри губок, в раковинах брюхоногих моллюсков с раками-отшельниками, на морских звездах. Некоторые кольцецы являются паразитами. Так, полихета *Ichthyotomus sanguinarius* ртом прикрепляется к плавникам морских угрей и питается их кровью.

Пескожил (*Arenicola marina*) живет на песчаном и илистом морском дне в изогнутых U - образных норках. Оба конца норки открываются на поверхности грунта. Пищей для пескожила служит ил с находящимися в нем органическими веществами. Переработанные илистые частицы в виде экскрементов выбрасываются на поверхность дна, на котором образуются характерные конусообразные насыпи. Периодически пескожил выставляет заднюю часть тела из норки и выбрасывает экскременты. Некоторые рыбы (треска, навага, минтай и др.) в этот момент хватают пескожила за хвост в надежде вытащить его целиком. Это удается редко, поскольку червь своими щетинками упирается в стенки норки. Откушенный рыбой задний конец тела через некоторое время регенерирует.

Некоторые полихеты, как, например, тихоокеанский палоло (*Eunice viridis*), размножаются один раз в год во время новолуния. Палоло появляются в таких количествах, что вода становится непрозрачной из-за всплывших на поверхность задних частей тела червей, переполненных половыми продуктами. Местное население островов Фиджи отлавливает этих червей и использует в пищу в сушеном и жареном виде.

На всех стадиях развития полихеты в больших количествах поедаются рыбами. Калорийность полихет весьма высока. Например, 1 г сухого вещества *Nereis diversicolor* содержит 5578 калорий, *Arenicola marina* — 2552 калорий. В Японии nereида *Nereis japonica* используется в качестве земледобрительного тука.

Самые крупные земляные черви принадлежат к семейству мегасколецид (*Megascolecidae*), представители которого встречаются в тропиках южного полушария. Австралийский земляной червь (*Megascolides australis*) достигает длины до 2,5 метров. Эти черви перерабатывают

огромное количество земли, их выбросы в виде башенок достигают высоты до 20-25 см.

Кроме положительной роли (перекапывание земли, улучшения доступа к корням растений воды и воздуха, нейтрализации гуминовых кислот), дождевые черви могут играть и отрицательную. Они являются промежуточными хозяевами для некоторых гельминтов, в частности, для метастронгилюсов, вызывающих тяжёлое заболевание дыхательной системы у свиней.

Некоторые пиявки приспособились к жизни в морской воде и паразитируют у различных морских животных. На камчатских крабах паразитирует крупная пиявка *Carcinobdella cyclostomata*, достигающая 13 см в длину. От Гренландии до Аляски распространена *Iohanssonia arctica*, которая облюбовала себе морских огурцов и скатов.

Наземные челюстные кровососущие пиявки многочисленны в тропических регионах Южной и Юго-Восточной Азии, Южной и Центральной Америке, Австралии. На кустах, деревьях, в траве эти пиявки сидят в выжидательной позе, прикрепившись задней присоской к субстрату. Нападают эти пиявки на теплокровных животных и человека, нередко забираясь даже в складки одежды. После укусов таких пиявок остаются долго кровоточащие ранки, а одежда пропитывается кровью.

В медицине пиявок использовали с глубокой древности. Для этих целей применяют различные виды челюстных пиявок, но наибольшее значение имеет медицинская пиявка. В 1840 г. в водоемах Франции было отловлено более 25 миллионов пиявок, употребляли их практически от всех болезней. В настоящее время пиявок используют в основном при лечении гипертонии и тромбофлебитов.

Тип кольчатых червей разделяется на несколько классов: 1. Многощетинковые кольчецы (*Polychaeta*); 2. Малощетинковые кольчецы (*Oligochaeta*); 3. Пиявки (*Hirudinea*); 4. Погонофоры (*Pogonophora*).

### **9.1. Класс Многощетинковые кольчецы (*Polychaeta*)**

Почти все многощетинковые кольчецы, или полихеты, — морские животные. Исключение составляют единичные пресноводные и паразитические виды. К многощетинковым кольчецам относится более 5300 видов червей, различных как по организации, так и по образу жизни. Среди них есть и более примитивные (первичные) формы, и формы с упрощенным строением в связи с приспособлением к тем или иным условиям жизни. Большинство полихет — бентосные животные, ползающие по дну или зарывающиеся в ил или песок. Многие из них ведут сидячий образ жизни, прикрепляясь к камням, раковинам моллюсков и т. п., скрываясь либо в известковых трубках, либо в трубках из органического вещества. Однако немало среди полихет и пелагических форм.

Большинство полихет — хищники, но среди них много также растительноядных и всеядных форм. Сидячие полихеты питаются мелкими животными, растениями и растительным детритом. Большинство полихет,



несомненно, очень полезные животные, так как они составляют существенную часть корма многих промысловых рыб и других морских животных.

Форма тела большинства полихет вытянутая, червеобразная или немного сплюснутая в дорзовентральном направлении. Тело разделяется на три отдела: головной, туловищный, состоящий часто из весьма значительного количества сегментов (от 5 до 800), и короткий анальный отдел, или пигидум. Простомииум и пигидиум являются особыми, неметамерными образованиями. Сегменты тела равноценны как по внешнему, так и по внутреннему строению.

Головной отдел состоит из предротового участка – простомииума, или головной лопасти, и перистомииума, который несет ротовое отверстие и представляет первый сегмент, но часто является результатом слияния нескольких (2-3) передних сегментов туловища. Придатки простомииума – пара щупиков, или палъп; пара или более органов осязания – щупалец (антенны), имеющих разнообразную величину и форму. На перистомииуме могут быть расположены усики, или цирры (рис. 55).

Туловищный отдел у наиболее примитивных форм состоит из большего или меньшего числа одинаковых сегментов. У подавляющего большинства полихет по бокам каждого туловищного сегмента находятся подвижные выросты стенки тела — *параподии* (рис. 56), служащие для передвижения животного по дну. Они состоят из *спинной* и *брюшной лопастей*, от основания которых отходят *спинной* и *брюшной усики*, выполняющие осязательную и обонятельную функции. Каждая из лопастей имеет пучки *щетинок*, образованных хитиноподобным веществом. Пучки щетинок не соединяются между собой *опорными ацикулами*, которые прикрепляются к мышечным пучкам. У сидячих полихет параподии редуцированы или видоизменены в *жабры*.

Последний — анальный отдел, или пигидиум, может нести анальные усики.

Тело полихет покрыто однослойным эпителием, выделяющим на своей поверхности тонкую кутикулу. Эпителий может быть ресничным. Он богат одноклеточными железами, выделяющими слизь и вещества, из которых многие сидячие полихеты строят свои трубочки.

Мышцы кожно-мускульного мешка расположены в два слоя. Под эпителием лежит слой кольцевых мышц, которые заходят и в параподии. Под кольцевыми мышцами расположены сильно развитые продольные мышцы. Продольные мышцы, однако, не образуют сплошного слоя, а дифференцированы на четыре сильно развитые мышечные ленты, тянущиеся вдоль всего тела. Две из этих мышечных лент лежат в спинной, а две в брюшной части тела червя. Кроме того, имеются уже описанные выше отдельные мышечные пучки, приводящие в движение щетинки. Для полихет характерно также наличие дорзо-вентральных мышц. Это мышечные пучки, проходящие наклонно от спинной части кожно-мускульного мешка к брюшной.

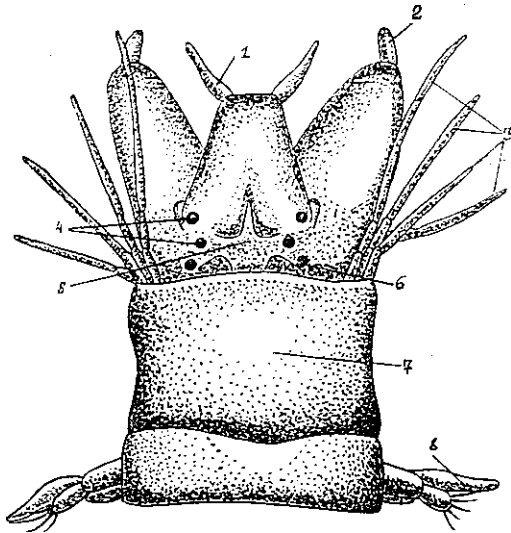


Рис. 55. Передняя часть тела нереиса (по Е.А. Веселову):

1 – щупальце; 2 – пальпы; 3 – усики; 4 – глаза; 5 – простомиум; 6 – обонятельная ямка; 7 – перистомиум; 8 – параподия

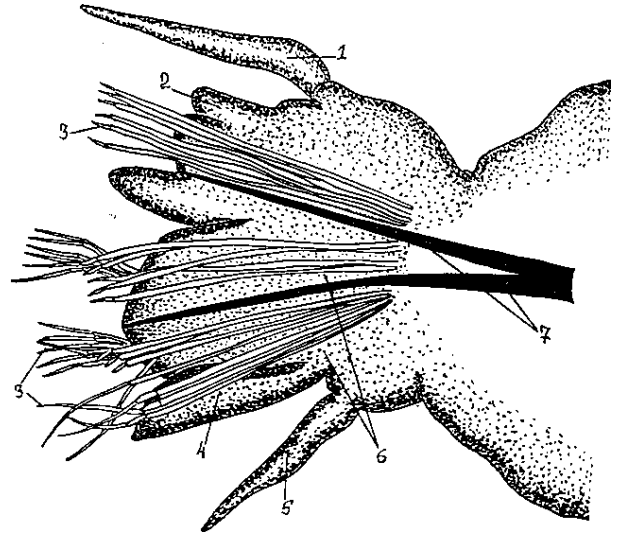


Рис. 56. Параподия нереиса (по Е.А. Веселову):

1 – спинной усик; 2 – лопасти спинной ветви параподии; 3 – щетинки; 4 – лопасти брюшной ветви параподии; 5 – брюшной усик; 6 – брюшная ветвь параподии; 7 – опорные щетинки; 8 – спинная ветвь параподии

Внутренняя поверхность продольных мышечных волокон выстлана однослойным перитонеальным эпителием, граничащим с *целомом*, или *вторичной полостью тела*, имеющей собственную эпителиальную выстилку (перитонеальный эпителий). Целом заполнен водянистой жидкостью с *амёбоидными клетками*, которые выполняют фагоцитарную и трофическую (запасают резервные вещества). Целом образован парными мешками, расположенными метамерно. Кроме того, целом выполняет опорно-двигательную функцию благодаря несжимаемости целомической жидкости и перистальтическим движениям мускулатуры, распределительную, выделительную, половую и др.

Пищеварительная система представлена *ртом*, *глоткой* с *выпячивающимися хитинизированными челюстями* (передняя кишка), *средней* и *задней кишкой*.

Дыхание полихет осуществляется всей поверхностью тела или через *жабры*.

Кровеносная система состоит из *спинного* и *брюшного сосудов*, соединенными между собой *кольцевыми сосудами*, *капиллярами* и *лакунами*. Кровеносная система замкнутая, движение крови происходит благодаря сокращению стенок спинного сосуда. У некоторых полихет кровь красного цвета из-за наличия в ней железосодержащего пигмента, близкого по составу к гемоглобину млекопитающих.

Выделительная система представлена протонефридиями с особыми *жгутиковыми клетками* – *соленоцитами*. Соленоцит представляет собой особую булавовидную клетку, в расширенной части которой располагается ядро. От нее отходит длинная полая трубочка, открывающаяся в просвет главного канала протонефридия. У многих полихет появляется небольшое,

усаженное ресничками, отверстие, открывающееся в целом, и нефридий превращается в метанефридий. У некоторых полихет произошло прирастание половых воронок к главному каналу имевшегося в каждом сегменте протонефридия, получились смешанные нефридии или нефромиксии.

Выделительная функция метанефридиев двоякого рода. Стенка нефридиального канала, особенно в ее средней части, пронизана сетью кровеносных капилляров. Из крови в нефридиальный канал поступают жидкие продукты диссимиляции. С другой стороны, через ресничный аппарат воронки вместе с частью целомической жидкости выносятся экскреты, которые предварительно накапливаются в амебоидных клетках целома, а также в особых клетках, обладающих фагоцитарной функцией и расположенных в определенных местах целомического эпителия. По мере накопления зернышек твердых экскретов эти клетки вместе с содержащимися в них экскретами выносятся наружу. Таким образом, развитие метанефридиев тесно связано с участием целома в выделительных процессах.

Нервная система состоит из *мозговых ганглиев* (чаще двух), парных *окологлоточных нервных колец (коннективов)* и парного *брюшного нервного ствола*. В каждом сегменте тела располагается по паре ганглиев, от которых отходят нервные окончания. Органами чувств являются эпителиальные сенсорные клетки, антенны, пальпы, усики параподий, статоцисты и глаза.

В половом отношении большинство полихет раздельнополые. Половой диморфизм выражен не всегда. Размножаются полихеты как половым, так и бесполом путем. Последний способ размножения происходит путем почкованием и стробиляцией. Для многощетинковых червей характерна явно выраженная регенерация (восстановление утраченных частей тела).

У одних полихет половые железы развиваются во всех сегментах тела, у других — в определенных сегментах, чаще — только в задней части тела. Половые железы развиваются в перитонеальном эпителии. Зачаток гонады покрыт эпителием. Как только созревают половые продукты (яйца или сперматозоиды), эпителий разрывается и половые клетки выпадают в полость тела.

У большинства полихет оплодотворение внешнее и копуляции не происходит. Только у очень немногих форм имеет место копуляция, и в таком случае несколько усложняется строение полового аппарата наличием у самок семяприемников, а у самцов — копулятивного органа.

Половые продукты — яйца и сперматозоиды — попадают в воду различными способами. У многих происходит просто разрыв стенки сегмента, переполненного зрелыми половыми продуктами. У других имеются половые воронки — целомодукты. Очень часто, как уже было отмечено, половые продукты выводятся при помощи нефромиксий.

Большой интерес представляет наблюдающееся у многих полихет явление эпитокии. Так, у *Nereis* обычная донная форма с наступлением половой зрелости очень сильно изменяется. Тело червя дифференцируется на два участка: передний — атокный, не образующий половых продуктов, и задний — эпитокный, в члениках которого развиваются половые железы. Эти две части тела червя и внешне резко отличаются одна от другой. Наибольшие

изменения происходят в члениках эпиточной части. Путем увеличения числа щетинок и развития перепонки параподии эпиточной части превращаются в плавательные параподии. Кишечник в этих сегментах дегенерирует. Мускулатура также подвергается редукции. Такие формы нереид раньше описывались как особый «вид» полихет, получивший название *Heteronereis*. Гетеронереидная форма *Nereis*, в отличие от неполовозрелой формы, ведет пелагический образ жизни и всплывает на поверхность моря, где и происходит размножение.

Развитие полихет проходит по схеме: яйцо — личинка трохофора — метатрохофора — взрослый червь.

По своему строению личинка совсем не похожа на червя. Прозрачное тело трохофоры имеет грушевидную форму. В ее верхней части имеется утолщение покровов, так называемая теменная пластинка, обычно с султаном ресничек. На суженном нижнем (заднем) конце расположено анальное отверстие. Экваториально трохофора опоясана двумя рядами ресничек, между которыми на одной стороне (брюшной) помещается рот. Лежащий перед ртом пояс ресничек называют предротовым, или преоральным, а позади рта — послеротовым, или посторальным. Трохофора имеет характерный V-образно изогнутый кишечник, состоящий из расширенной передней, мешковидной средней и задней кишки. Между кишкой и покровами находится полость, представляющая собой сохранившийся бластоцель, или первичную полость тела. У трохофоры имеются личиночные мезенхимные мышцы и пара выделительных органов протонефридиального типа. Наконец, по бокам задней кишки лежат две группы клеток, несколько смещенные на брюшную сторону. Они представляют собой мезодермальные зачатки, или мезодермальные полоски. Каждая из этих полосок образовалась путем деления первичного телобласта.

Трохофора ведет планктонный образ жизни и, находясь во власти морских течений, переносится на большие расстояния. Таким образом, биологическое значение планктонной личинки — обеспечение распространения вида.

Однако не у всех полихет из яйца выходит личинка — трохофора. У многих стадия, соответствующая трохофоре, проходит в яйце, а из яйца выходит личинка на более поздней стадии развития, так называемая метатрохофора, или нектохета. Нектохета состоит из двух отделов. Передний, головной отдел, напоминает соответствующую часть трохофоры и несет ареоральный венчик ресничек. Задний отдел вытянут и состоит из нескольких (у *Nereis* — из трех, у других полихет — до девяти) сегментов с соответствующим числом параподии.

У большинства полихет рост тела червя продолжается на нижнем (заднем) конце личинки нектохеты. Здесь образуется зона роста, вследствие чего эта часть тела начинает расти в длину.

Класс полихет разделяется на три подкласса: 1. Бродячие многощетинковые кольчецы (*Errantia*) — свободно передвигающиеся полихеты; 2. Сидячие многощетинковые кольчецы (*Sedentaria*); 3. Мизостомиды (*Myzostomida*).

## **Подкласс Свободноподвижные многощетинковые кольчецы (Errantia)**

К этому подклассу относится значительное число видов полихет, из которых большинство ведет донный, ползающий образ жизни. К ним принадлежат семейства *нерейд*, *силлид*. Некоторые группы бентосных полихет утратили червеобразную форму тела, которое стало широким и сплюснутым в дорзовентральном направлении. Таковы виды рода *Aphrodite*.

К бродячим относятся также полихеты, ведущие пелагический образ жизни и имеющие измененные параподии, которые приобрели характер плавательных органов. К этому подклассу принадлежит описанный выше *палоло* (*Eunice viridis*), а также самая крупная из полихет — *E. gigaiitea*, достигающая почти трех метров длины, и плавающая полихета *Phyllodoce*. К *Errantia* относят и некоторых полихет, ранее выделявшихся в особый класс первичных кольцецов. Это роды *Polygordius*, *Protodrilus*, а также олигомерные *Dinophilidae*.

## **Подкласс Сидячие многощетинковые кольчецы (Sedentaria)**

Этот подкласс объединяет большое число, главным образом, сидячих форм, живущих в трубках, состоящих из органического вещества, выделяемого эпителием кожи, либо в известковых трубках. Однако к этому подклассу относится немало роющих форм, например пескожилы (*Arenicola*), живущие в норках, вырытых в песке.

Сидячие полихеты характеризуются наибольшей гетерономностью сегментации тела, более слабым развитием параподии и т. п.

## **Подкласс Мизостомиды (Myzostomida)**

Этот подкласс объединяет небольшую группу паразитических кольцецов с очень измененной организацией, паразитирующих на различных иглокожих, преимущественно на морских лилиях.

Размеры многощетинковых колеблются от 1 мм до 3 метров (*Myzostomum* sp.). Черви рода *палоло* в странах Индонезии употребляются в пищу, служат прекрасной наживкой для ловли рыбы, полихеты являются основными пищевыми объектами для осетровых рыб и крабов.

## **9.2. Класс Малощетинковые кольчецы (Oligochaeta)**

Малощетинковые черви, или олигохеты, характеризуются отсутствием палпов, параподий и жабр. В половом отношении - гермафродиты. В пресных водах и почве обитает около 3 400 видов малощетинковых.

Тело олигохет сильно вытянуто в длину, цилиндрическое. Размеры составляют от 0,5 до 3 метров (*Megascolides australis*). Олигохеты в

подавляющем большинстве живут в почве и на дне пресных водоемов, где они часто зарываются в илистый грунт. Почти в каждом пресном водоеме можно найти червя *Tubifex*, иногда в огромном количестве. К почвенным олигохетам относится многочисленная группа дождевых червей, примером которых может служить обыкновенный *дождевой червь* (*Lumbricus terrestris*). Питаются олигохеты преимущественно растительной пищей, главным образом гниющими частями растений, которые они находят в почве и иле.

Рассматривая особенности олигохет, будем иметь в виду главным образом обыкновенного дождевого червя (рис. 57 и 58).

На передней части тела находится небольшая подвижная лопасть — *простомуум*, без глаз, антенн и пальп. Каждый сегмент тела, кроме первого, снабжен маленькими щетинками. Анальное отверстие открывается на заднем сегменте — *пигидиуме*. Параподий у олигохет нет.

Снаружи тело олигохет покрыто *кутикулой*, под которой располагается *гиподермальный эпителий* со слизистыми и железистыми клетками, особенно сильно развитыми вблизи *пояска* — утолщения покровов с 30-го, 31-го или 32-го по 37-й сегмент, где идет образование кокона. Мышечная система представлена *наружными кольцевыми* и *внутренними продольными волокнами*, покрытыми *целомическим эпителием (целотелием)* и граничащих с целомом.

Особенностью, свойственной только олигохетам, является наличие: 1) боковых продольных мышц между дорзальными и вентральными пучками щетинок, что связано с редукцией параподий; 2) спинных пор между сегментами, через которые полостная жидкость выделяется наружу, увлажняя поверхность тела червя.

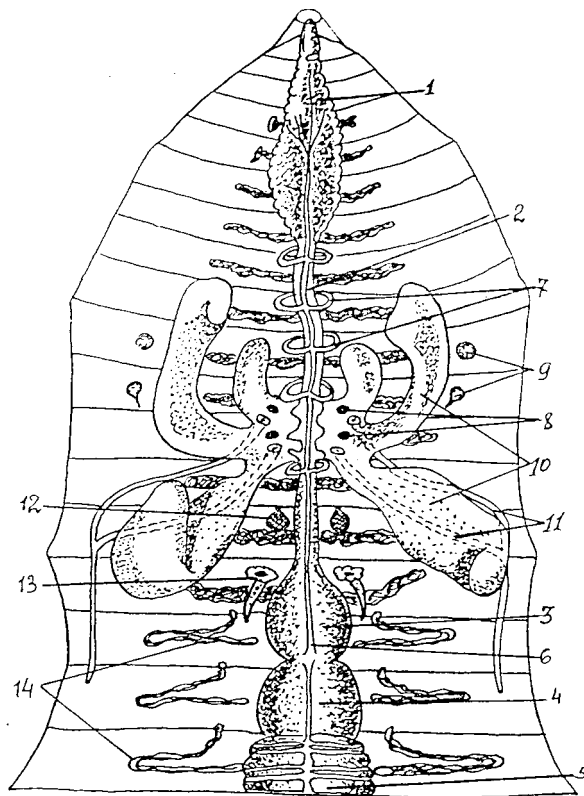
Дождевые черви питаются находящимися в почве перегнивающими остатками растений, а также листьями и травянистыми стеблями, которые они втаскивают в свои норки. Роясь в земле, червь пропускает почву через кишечник, вынося ее по ночам на поверхность земли. Пищеварительная система состоит из *передней, средней и задней кишки*. Передняя кишка включает *рот, глотку, пищевод*, утолщение задней части пищевода — *зоб* и *мышечный желудок*. У дождевых червей в пищевод открываются протоки *известковых* или *морреновых желез*, которые выделяют известь для нейтрализации гуминовых кислот, содержащихся в почве и растительном материале. Дорсальная часть средней кишки образует внутренней выпячивание — *тифлозоль*, по форме напоминающее листок клевера на поперечном срезе червя. Благодаря этому образованию увеличивается всасывательная поверхность кишечника. Короткая задняя кишка тифлозоля не имеет, она открывается наружу анальным отверстием.

Кровеносная система устроена аналогично таковой полихет. Кроме пульсирующего спинного сосуда, движение крови поддерживается сокращениями нескольких кольцевых сосудов в передней части тела червя. В коже кровеносные сосуды образуют густую сеть капилляров, что значительно облегчает дыхание животных.

Основным и часто единственным органом дыхания служит кожа, в

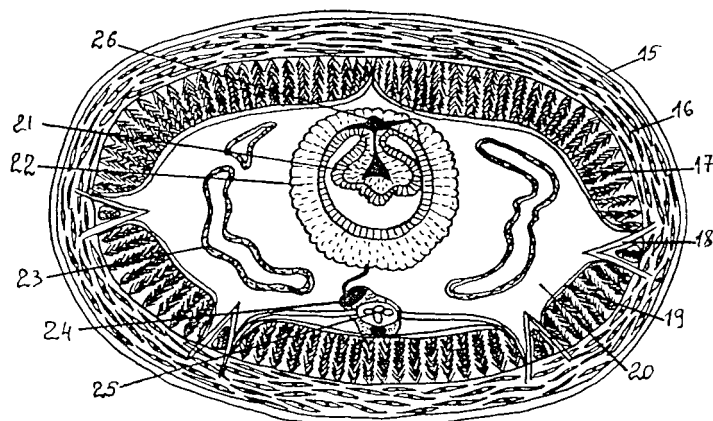
которой разветвляется густая сеть капилляров. После дождя вода проходит через верхние слои почвы, где поглощается имеющийся в ней кислород. Такая вода, лишенная кислорода, губительна для дождевых червей. Когда вода заливают норки, черви, спасаясь от нее, вынуждены выползть на поверхность (отсюда - дождевые черви). У некоторых водных олигохет в газообмене участвует задний отдел кишечника.

Выделительная система представлена сегментно расположенными метанефридиями. Они находятся в каждом сегменте тела, причём воронки метанефридиев открываются в полость одного сегмента, а выводные протоки пробивают диссепименты и проходят через следующий сегмент, отрываясь наружу на боковых частях тела червя. Кроме того, поверхность средней кишки покрывают хлорогеновые клетки, обладающие способностью фагоцитировать оформленные продукты метаболизма. Это видоизмененный перитонеальный эпителий, покрывающий среднюю кишку снаружи. Эти клетки с накопленными включениями образуют так называемые бурые тела, выпадающие в полостную жидкость и выносятся через воронки метанефридиев.



*Рис. 57.* Строение передней части тела дождевого червя (по Е.И. Лукину):

- 1 – глотка; 2 – пищевод; 3 – зоб; 4 – мышечный желудок; 5 – средняя кишка;
- 6 – спинной кровеносный сосуд; 7 – кольцевой кровеносный сосуд;
- 8 – семенники; 9 – семяприемник; 10 – семенные мешки; 11 – семяпроводы с семенными воронками; 12 – яичник; 13 – яйцевод; 14 – метанефридии



*Рис. 58.* Поперечный разрез дождевого червя (по Е.И. Лукину):

15 – кутикула с эпидермисом; 16 – кольцевые мышцы; 17 – продольные мышцы; 18 – щетинка; 19 – целотелий; 20 – целом; 21 – тифлозоль; 22 – средняя кишка; 23 – метанефридии; 24 – брюшной кровеносный сосуд; 25 – брюшная нервная цепочка; 26 – спинной кровеносный сосуд

Нервная система олигохет состоит из парных *надглоточных ганглиев*, *окологлоточных нервных колец* и *брюшной нервной цепочки*. Органы чувств у олигохет развиты значительно слабее, чем у полихет, что объясняется их жизнью в почве или в грунте водоемов. Наиболее развито осязание. Осязательные чувствительные клетки расположены поодиночке и группами по всей поверхности тела олигохет. Щетинки, по-видимому, также имеют осязательную функцию. Хорошо развиты светочувствительные ретинальные клетки, разбросанные по поверхности кожи. У водных олигохет имеются органы химического чувства в виде ресничных ямок.

В половом отношении малощетинковые черви гермафродиты. В 10-м и 11-м сегментах залегают две пары *семенников*, лежащие в *семенных капсулах* и прикрытые тремя парами *семенных мешков*. Сперматозоиды поступают вначале в капсулы, затем в семенные мешки, где созревают и заносятся обратно в семенные капсулы. От последних начинаются мерцательные воронки *семявыносящих канальцев*, сливающиеся в *семяпроводы*, которые открываются на брюшной стороне тела 15-го сегмента. В 13-м сегменте находится пара *яичников* с ворончатыми *яйцеводами*, которые открываются в 14-м сегменте. На брюшной стороне 9-го и 10-го сегментов располагаются кожные впячивания — две пары *семяприемников*, где происходит накопление семенной жидкости. С 32-го по 37-й сегменты на поверхности тела червя заметно утолщение, или *поясок*, содержащий слизистые железы, секрет которых идет на образование яйцевого кокона и белковой жидкости, служащей питательным веществом для развивающихся зародышей. Оплодотворение *перекрестное*, т.е. одна особь выполняет роль самки, а другая — самца. В области пояска выделяется слизь, куда откладываются яйца. Образовавшаяся слизистая муфта сползает через передний конец тела червя, проходя в области спермоприемников. Они выдавливают находящуюся в них сперму в слизь яйцевого кокона, где и происходит оплодотворение яиц. Яйцевой кокон сбрасывается червём, его



края спадаются и слегка отвердевают. В яйцах развиваются зародыши, превращающиеся затем в молодых червей и переходящих к обитанию в почве.

Иногда у дождевых червей отмечается бесполое размножение путем деления тела на две части — *архитомия*. В последующем недостающие части тела регенерируют.

В пресноводных водоемах с высоким содержанием органических веществ обитают олигохеты трубочники (*Tubifex tubifex*), зарывающиеся передней частью тела в ил, а заднюю выставляющие над его поверхностью. Название животного связано с его способностью строить домик в виде трубочки. Задняя часть тубифекса постоянно волнообразно колеблется, обеспечивая достаточное количество кислорода. Биомасса трубочников в отдельных случаях достигает до нескольких миллионов на 1 м<sup>2</sup>. Трубочники служат неплохим кормом для аквариумных и прудовых рыб, но являются промежуточными хозяевами для круглых червей рода филометроидес, вызывающих заболевание у карпов. Энхитреус, или горшечный червь (*Enchytraeus albidus*), специально разводится для выкармливания молоди рыб. Большинство олигохет, безусловно, полезные животные. Пропуская через кишечник огромное количество ила, пресноводные олигохеты являются существенным фактором, влияющим на грунт водоема. Так как пресноводные олигохеты питаются растительным детритом, они играют огромную роль в очищении водоемов от гниющих остатков растений.

Особенно большое значение в жизни почвы имеют различные виды *дождевых червей*. Влияние их на почву заключается в том, что они рыхлят ее на большую глубину, чем содействуют проникновению воздуха (аэрация почвы) и влаги, что способствует деятельности почвенных микробов, а также проникновению корней растений в глубокие слои почвы и укреплению их. Кроме того, дождевые черви перепашивают почву. Пропуская почву через кишечник, они понижают ее кислотность и выносят постепенно почву из более глубоких слоев на поверхность. За один год на площади 1 м<sup>2</sup> дождевыми червями было вынесено на поверхность до 4 кг почвы (сухой вес). Затаскивая в свои норы остатки растений, черви погребают их, чем способствуют накоплению в почве органических веществ и образованию перегноя. Дождевые черви используются также в качестве ценного корма для рыб и домашней птицы. В связи с этим в последнее время все шире развывается искусственное разведение червей.

### 9.3. Класс Пиявки (*Hirudinea*)

Пиявки имеют голое без выростов тело, сжатое в дорсо-вентральном направлении. Это преимущественно пресноводные животные, ведущие хищнический образ жизни. Отдельные виды пиявок приспособились к жизни в солоноватой и морской воде, существуют наземные пиявки, обитающие во влажных тропических лесах. В настоящее время известно около 400 видов пиявок.

Тело пиявок сегментировано, но наружная сегментация часто не

соответствует внутренней (истинной). Обычно на один внутренний сегмент приходится 3-5 наружных перетяжек, затрагивающих только покровы. Для пиявок характерно наличие *передней*, окружающей рот, и *задней*, более крупной *присосок* (рис. 59 и 60).

Внешняя кольчатость пиявок представляет собой адаптивный признак, обеспечивающий гибкость тела при мощном развитии кожно-мускульного мешка.

Тело пиявок образовано 33 сегментами (за исключением щетинковой пиявки, у которой 30 сегментов), из которых слабо обособленная головная лопасть — простомиум — и четыре головных сегмента входят в состав передней присоски. Туловищный отдел представлен 22 сегментами. Задняя присоска образована слиянием семи последних сегментов.

Кожно-мускульный мешок представлен плотной *кутикулой*, под которой располагается *эпителий* со слизистыми и пигментными клетками. Мышцы состоят из слоя *кольцевых* и сильно развитых *продольных мышечных волокон*. Внутреннее пространство между органами заполнено *паренхимой*, между клетками которой встречаются пучки *спинно - брюшных мышц*.

Только у пиявок паренхима вытесняет вторичную полость тела, тогда как у плоских червей — первичную. Редукция целома у пиявок — процесс

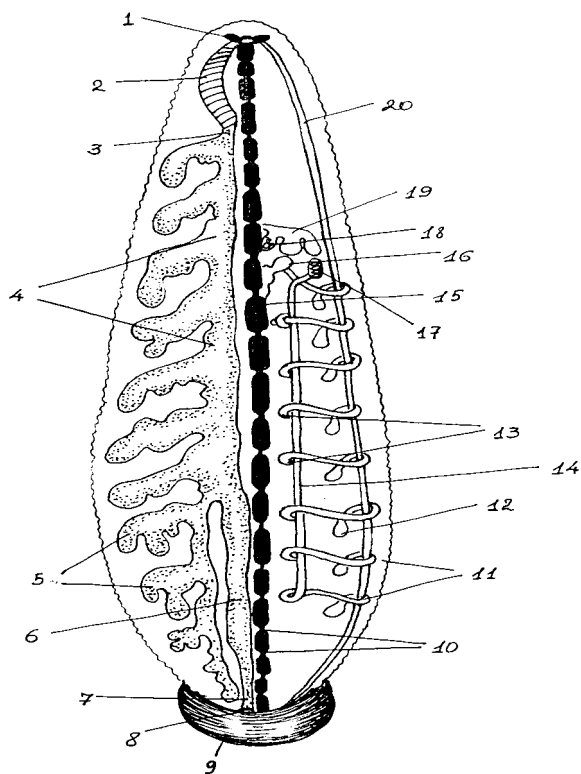


Рис. 59. Внутреннее строение медицинской пиявки (по Б.А. Кузнецову):

1 – надглоточный ганглий; 2 – глотка; 3 – пищевод; 4 – желудок; 5 – боковые карманы желудка; 6 – средняя кишка; 7 – задняя кишка; 8 – анальное отверстие; 9 – задняя присоска; 10 – ганглии брюшной нервной цепочки; 11 – метанефридии; 12 – мочевого пузыря; 13 – семенные мешки; 14 – семяпровод; 15 – влагалище; 16 – яйцевой мешок с яичником; 17 – придаток семенника; 18 – пенис; 19 – предстательная железа; 20 – боковая лакуна

вторичный, кроме того, целом редуцирован у них не полностью. У щетинковой пиявки (паразит лососевых рыб), являющейся единственным представителем отряда *щетинокосных пиявок* (*Acanthobdellida*), имеется целомическая полость, в которой лежит кишечник. У отряда *хоботных пиявок* (*Rhynchobdellida*) наблюдается более сильное разрастание паренхимы.

Это ведет к частичной редукции целома. Однако целомическая полость сохраняется в виде целой системы лакун. Четыре главные целомические лакуны идут вдоль всего тела: две по бокам, одна над кишкой, окружая спинной кровеносный сосуд, и еще одна под кишкой, в ней помещаются брюшной кровеносный сосуд и брюшная нервная цепочка. Эти лакуны сообщаются между собой, образуя сеть более мелких лакун. Таким образом, у хоботных пиявок существуют одновременно кровеносная система и лакунарная система, представляющая собой измененный целом. У отряда высших *челюстных пиявок* (*Gnathobdellida*), к которым относится *медицинская пиявка* и многие другие пресноводные пиявки, процесс развития паренхимы идет так же далеко, как и у хоботных пиявок.

Пищеварительная система пиявок состоит из лежащего на дне передней присоски *рта*, открывающегося в *ротовую полость*, *глотки*, *пищевода*, *средней и задней кишки*. У хоботных пиявок очень мускулистая глотка превращается в хоботок, высовывающийся и втягивающийся при помощи особых мышц. Хоботок может внедряться в тонкие покровы различных животных (например, моллюсков), и таким образом пиявка высасывает кровь. У челюстных пиявок на стенках ротовой полости имеются три мускулистых валика: один спинной и два боковых. По краям каждого валика сидит ряд *хитинизированных зубчиков*, совокупность которых образует челюсть. При нападении пиявка с помощью челюсти прорезает кожу хозяина и из образовавшейся ранки сосет кровь животного. В глотку открываются *слюнные железы*, выделяющие белковое вещество *гирудин*, обладающее свойствами препятствовать свертыванию крови. Поэтому ранки, сделанные пиявками, сильно кровоточат. В кишечнике пиявки кровь может сохраняться в течение нескольких месяцев. Глотка продолжается в узкий и короткий *пищевод*, открывающийся в просвет средней кишки, часто называемой *желудком*.

У медицинской пиявки он образует 10-11 пар боковых выпячиваний, или *карманов*. Последняя пара карманов желудка особенно крупная и доходит до задней части тела. Основания последних мешков открываются в узкую *заднюю кишку*, заканчивающуюся *анальным отверстием* над задней присоской.

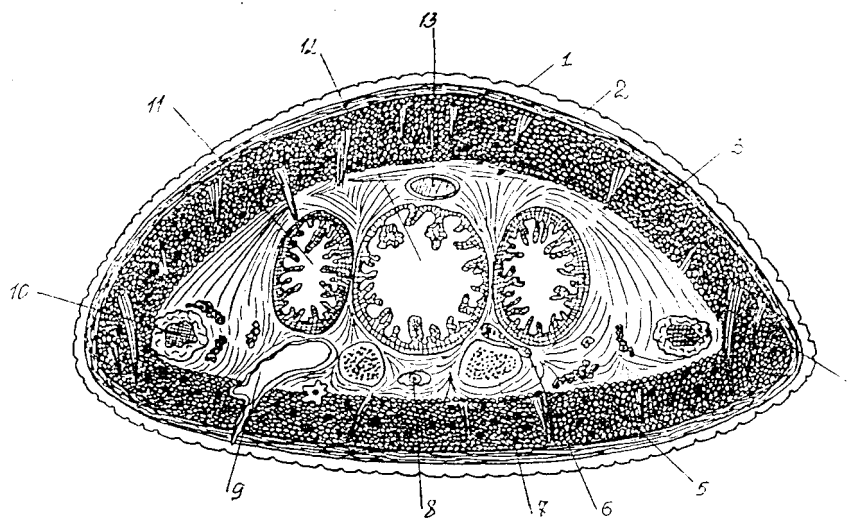


Рис. 60. Разрез медицинской пиявки (по В.Ф. Натали):

1 – кутикула; 2 – гиподерма; 3 – кольцевые мышцы; 4 – продольные мышцы; 5 – часть метанефридия; 6 – проток метанефридия; 7 – семенник; 8 – брюшная лакуна с нервной цепочкой; 9 – пузырь метанефридия; 10 – боковая лакуна; 11 – боковой карман кишечника; 12 – кишечник; 13 – спинная лакуна

Нервная система пиявок представлена надглоточным и подглоточным ганглиями, брюшной нервной цепочкой. Она состоит из 20 ганглиев, каждый из которых соответствует истинному сегменту тела. На передней части пиявки с дорсальной стороны расположены 1-5 пар простых глаз и бокаловидные органы. Каждый такой орган состоит из пучка веретеновидных клеток, расположенных под эпителием. Наружный конец чувствительных клеток образует чувствительный волосок. К внутренним концам этих клеток подходят нервы от брюшной нервной цепочки. Одни из бокаловидных органов выполняют функции органов химического чувства, другие — осязательных. Глаза пиявок имеют сходное строение с вышеописанными бокаловидными органами. Их может быть несколько пар. Глаз состоит из пузырьковидных светочувствительных клеток с большой вакуолей внутри, к которым подходят нервы, составляющие осевую часть глаза. Глаз окружен темным пигментом.

Дыхание у морских пиявок осуществляется при помощи *жабр*, у пресноводных и наземных — через кожные покровы.

Настоящая кровеносная система у пиявок вследствие утраты целома отсутствует. Ее функции выполняет *система лакун*, представляющих собой остатки вторичной полости тела. Лакуны соединяются между собой *анастомозами*. Различают *спинную, брюшную и боковые лакун*. Внутри брюшной лакун располагается брюшная нервная цепочка. Сокращения стенок лакун способствуют циркуляции целомической жидкости. У некоторых пиявок в ней содержится *гемоглобин* и *амёбоидные клетки*, обладающие способностью фагоцитоза.

Выделительные органы пиявок представлены сегментарными органами метанефридиального происхождения. Однако число пар нефридиев

не соответствует числу сегментов. У медицинской пиявки их всего 17 пар. В связи с превращением целома в систему лакун изменилось и строение метанефридиев пиявок. Воронки метанефридиев открываются в поперечные брюшные лакунарные каналы, но не непосредственно в нефридиальный канал. Они отделены от нефридиального канала перегородкой, поэтому выделяемые вещества проникают из воронки в нефридий диффузно. Такое строение метанефридиев пиявок (отделение воронки от нефридиального канала) объясняется функциональным превращением лакун в основную циркуляторную систему, заменяющую кровеносную. Для метанефридиев пиявок характерно наличие особого расширения — мочевого пузыря.

В половом отношении пиявки — гермафродиты. Мужские половые органы представлены метамерно расположенными *семенниками*, от которых отходят короткие *семявыносящие каналы*, сливающиеся затем в *семяпроводы*. Последние открываются в *семенные пузыри*, из которых сперма поступает *семяизвергательные каналы*, а из них — в *канал совокупительного органа*. У некоторых пиявок совокупительного органа нет и сперма выделяется наружу в *сперматофоре* — пакете сперматозоидов, склеенных особым секретом. Сперматофор прикрепляется к брюшку пиявки-партнера вблизи женского полового отверстия. У других форм сперматофор может целиком вводиться во *влагалище* или прикрепляться к коже. Женские половые органы представлены одной парой *яичников*, короткими *яйцеводами* и *влагалищем*, лежащим позади мужского полового отверстия на брюшной стороне. Оплодотворенные яйца откладываются в кокон, образующийся, как и у дождевых червей, в результате выделения слизистого секрета железами пояска. Кокон пиявки прикрепляют к различным подводным предметам. Некоторые носят кокон на брюхе.

Развитие у пиявок не прямое, так как из яиц выходят личинки, остающиеся в коконе. Личинки имеют реснички и протонефридии. В коконе происходит превращение личинок, а из кокона в воду выходят уже сформировавшиеся пиявки. Откладка яиц в сравнительно прочные коконы, хорошо защищающие яйца и личинок, обуславливает небольшое количество яиц. Оно измеряется у различных пиявок единицами, в крайнем случае десятками.

Класс пиявок разделяется на три отряда: Щетинконосные пиявки (*Acanthobdellida*); Хоботные пиявки (*Rhynchobdellida*); Челюстные пиявки (*Gnathobdellida*).

К отряду **Щетинконосные пиявки (*Acanthobdellida*)** принадлежит только один вид — *щетинковая пиявка* (*Acanthobdella peledina*), паразитирующая на лососевых рыбах. Встречается она в озерах Финляндии, Онежском озере и реже - в Енисее.

Очень примитивная реликтовая форма; несущая по четыре пары острых загнутых щетинок на пяти передних сегментах. Передняя присоска отсутствует, присутствует лишь задняя. Паренхима развита слабо, имеются хорошо развитая целомическая полость и кровеносная система.

Отряд **Хоботные пиявки (*Rhynchobdellida*)** характеризуется наличием глотки, превращенной в хоботок. Всего насчитывается 500 видов.

К нему относится ряд видов пиявок — эктопаразитов рыб. Обычна *рыбья пиявка* (*Piscicola geometra*) — часто встречающийся паразит многих рыб. В наших водоемах наиболее распространена *хоботная пиявка*, или *клеппсина* (*Glossiphonia complanata*), маленькая пиявка (до 3 см длины) зеленовато-бурого цвета. Добычей хоботной пиявки служат обычно разные виды пресноводных моллюсков (прудовики, катушки и др.). Хоботные пиявки замечательны размножением и уходом за потомством. Пиявка откладывает яйца, остающиеся прикрепленными к брюшной стороне ее тела. В это время пиявка мало подвижна: она сидит, прикрепившись присосками, на каком-нибудь растении и производит колебательные движения телом. Когда из яиц выводится молодь, пиявка не меняет своего положения и молодые пиявки остаются прикрепленными к брюшной стороне матери своими присосками, обычно в течение нескольких дней, а затем расползаются и начинают вести самостоятельное существование.

**Отряд Челюстные пиявки (*Gnathobdellida*).** У большинства челюстных пиявок в ротовой полости имеется описанный выше челюстной аппарат. Кроме *медицинской пиявки* (*Hirudo medicinalis*), к этому отряду относится встречающаяся повсеместно *ложноконская пиявка* (*Haemoris sanguisuga*). Это крупная пиявка темного цвета, имеет слабые челюсти и не в состоянии прокусить кожу человека и млекопитающих. Она питается червями, моллюсками и другими беспозвоночными. Кокон ложноконская пиявка закапывает в прибрежной полосе, выше уровня воды.

Некоторые челюстные пиявки (особенно водящиеся в южных широтах) могут быть паразитами человека, например пиявки из рода *Limnatis*. Одна из них — *L. turkestanica* — встречается в Средней Азии. При питье сырой воды из водоема она может попасть в носоглотку человека, где поселяется и сосет кровь. Помимо сильного раздражения, она вызывает кровотечения. В джунглях Шри - Ланки, Индии, Индонезии живут сухопутные пиявки из рода *Haemadipsa*. Они скрываются в сырых местах, в траве и под листвой и нападают на животных и человека, причиняя весьма чувствительные укусы.

В наших пресных водах обычны *нефелиды*, часто называемые *малыми ложноконскими пиявками*. Это небольшие пиявки красновато-коричневого цвета, обращающие внимание своей чрезвычайной подвижностью. Они питаются мелкими животными. Их коричневые плоские коконы очень часто можно найти на листьях водных растений.

## Глава 11. Тип Членистоногие (*Arthropoda*)

Членистоногие составляют большинство животного населения земного шара как по числу видов, так и по абсолютной численности. Из современной фауны Земли свыше 80% видов составляют различные членистоногие. Для сравнения достаточно вспомнить, что весь тип моллюсков (самый большой тип беспозвоночных после членистоногих) насчитывает около 128 000 видов и что число видов всех позвоночных животных не превышает 41 700.

Среди беспозвоночных членистоногие представляют собой наиболее

высокоорганизованных и чрезвычайно разнообразных животных.

Членистоногие — двустороннесимметричные сегментированные животные с членистыми конечностями. Сегменты объединены в функциональные единицы (тагмы), в которых метамерное расчленение можно определить лишь по наличию придатков.

Все тело членистоногих сплошь покрыто хитинизированной кутикулой. Кутикула выделяется кожным эпителием, или гиподермой. Она или бывает очень толстой (панцирь рака или краба, надкрылья и покровы жука), или покрывает тело очень тонким слоем (покровы комаров, мух и других насекомых). Хитинизированная кутикула членистоногих отличается от кутикулы кольчатых червей значительной прочностью, а у большинства наземных членистоногих — также малой водопроницаемостью. Последнее предохраняет наземных членистоногих от высыхания. Кроме хитина, кутикула членистоногих содержит и некоторые другие органические и неорганические вещества. Кутикула высших раков и некоторых паукообразных пропитана более или менее значительным количеством углекислого кальция. Кутикула, содержащая хитин, отличается гибкостью (если она тонкая и не содержит много углекислого кальция), что обеспечивает подвижность тела и конечностей. В то же время она нерастяжима. Этим объясняется прерывистый рост членистоногих, неизбежно связанный с периодической линькой. В то время как старый покров отслаивается, гиподерма выделяет под ним слой очень мягкой и нежной кутикулы. Затем старый покров сбрасывается, чаще всего в виде целой «шкурки», сохраняющей все детали внешней организации животного (сегментация, конечности и т. п.). После затвердения новой кутикулы рост животного прекращается до следующей линьки. Членистоногие более часто линяют во время развития, взрослые животные линяют редко или совсем не линяют.

У прогрессивных групп членистоногих сегментация тела гетерономная. Происходит процесс объединения групп сегментов, выполняющих сходные функции. Так возникает разделение тела на три функционально различных отдела: голову, на которой помещаются рот и органы чувств; грудь, несущую локомоторную функцию, и брюшко, заключающее большую часть внутренних органов. Эта дифференцировка достигает высшей степени у насекомых.

Имея внешнюю сегментацию, членистоногие приобрели подвижные членистые конечности. Развитие членистых конечностей, сгибающихся в суставах, возможно только при наличии твердого скелета. Таким наружным скелетом у членистоногих служит упомянутый выше твердый хитиновый покров. Все разнообразные формы конечностей членистоногих — антенны раков и ножки бабочек, массивные челюсти раков и жуков, сосательный хоботок бабочек, колющие ротовые органы комара и др. — представляют собой видоизменения одного и того же исходного типа: двуветвистой ножки параподиального типа.

Кожно-мышечного мешка у членистоногих нет. Вместо этого у них дифференцировалась специализированная мускулатура в виде пучков мышц, идущих в различных направлениях и приводящих в движение конечности и

их отдельные членики, крылья и, наконец, отдельные сегменты и части тела. Мышцы прикрепляются изнутри к выступам и перекардинам хитинового покрова, образующим внутренний скелет членистоногих.

Для членистоногих характерно наличие поперечнополосатых мускульных волокон, имеющих особое, более сложное строение, что обеспечивает более быстрое сокращение мышц.

Внутренняя полость тела смешанная, образована путем слияния первичной и вторичной.

Пищеварительная система состоит из передней, средней и задней кишки. Из пищеварительных желез свойственны печень (ракообразные, паукообразные), слюнные и ядовитые железы (паукообразные и насекомые).

Дыхательная система - в виде жабр, трахей, легких. У мелких форм с примитивным строением дыхание осуществляется путем диффузии кислорода через покровы тела.

Кровеносная система у членистоногих незамкнутая. Кровь смешивается с полостной жидкостью, отчего у членистоногих в миксоцеле циркулирует гемолимфа. Из спинного кровеносного сосуда предковых форм у членистоногих развивается пропульсаторный орган — сердце. Сердце обычно трубчатое, снабженное парными боковыми отверстиями — остиями, через которые в него поступает кровь. От сердца отходят немногочисленные кровеносные сосуды, или, если они отсутствуют, кровь непосредственно из сердца попадает в полость тела.

Нервная система состоит из головного мозга, окологлоточных коннектив, подглоточного ганглия и брюшной нервной цепочки. Органы чувств развиты хорошо. У многих членистоногих возникают сложные фасеточные глаза, имеются органы химического чувства, слуха, осязания и т. д.

Выделительная система в виде головных (антеннальных и максиллярных), коксальных желез - у ракообразных, мальпигиевых сосудов - у паукообразных и насекомых, коксальных желез - у паукообразных.

Членистоногие за крайне редким исключением — раздельнополые животные, размножаются только половым путем — с оплодотворением или партеногенетически. Развитие часто проходит со сложным метаморфозом, реже прямое.

Тип членистоногих разделяется на четыре довольно хорошо обособленных подтипа: 1. Жабернодышащие (*Branchiata*); 2. Трилобитообразные (*Trilobitomorpha*); 3. Хелицеровые (*Chelicerata*); 4. Трахейнодышащие (*Tracheata*).

### **10.1. Подтип Жабернодышащие (*Branchiata*)**

Подтип жабродышащих содержит один класс *ракообразных* (*Crustacea*), богато представленный в современной фауне. Для них весьма характерно наличие двух пар головных усиков: антеннул и антенн.



### 10.1.1. Класс Ракообразные (Crustacea)

Общее число известных видов ракообразных превышает 35000. Это преимущественно водные животные, населяющие морские, пресные и подземные водоемы. Отдельные виды приспособились к жизни на суше, известны среди ракообразных и паразиты. Размеры ракообразных колеблются от долей миллиметра у микроскопических планктонных форм до 80 см у высших ракообразных.

Ракообразные характеризуются наличием двух пар усиков: *антеннул* (*усики 1-й пары*) и *антенн* (*усики 2-й пары*), а также двуветвистых конечностей. Тело этих животных состоит из трех отделов: *головой*, *груди* и *брюшка*. Количество сегментов тела различно и колеблется от 5 до 50.

Головной отдел представлен *акроном* (головной лопастью) и четырьмя сегментами. Соответственно этому головной отдел несет пять пар головных придатков, а именно: 1) антеннулы — одноветвистые осязательные усики, иннервируемые от головного мозга; 2) антенны, или вторые усики, происходящие из первой пары двуветвистых конечностей параподиального типа; 3) жвалы, или мандибулы — верхние челюсти; 4) максиллы первые, или первая пара нижних челюстей; 5) максиллы вторые, или вторая пара нижних челюстей.

У многих ракообразных происходит слияние акрона и сегментов головы, несущих челюсти (мандибулярного и обоих максиллярных) с образованием челюстного отдела — гнатоцефалона. Если этот отдел срастается с несколькими грудными сегментами, образуется челюстегрудь — гнатоторакс.

У многих ракообразных голова состоит из пяти полностью слившихся частей: акрона и четырех туловищных сегментов (щитни, ветвистоусые, некоторые бокоплавы и равноногие), а у некоторых головные сегменты сливаются еще с одним-двумя грудными сегментами (веслоногие, равноногие, бокоплавы).

У многих ракообразных спинные покровы головы образуют сзади вырост, более или менее прикрывающий грудной отдел, а иногда и все тело. Так образуется головогрудной щит, или карапакс, речного рака и других десятиногих. Карапакс прирастает к грудным сегментам. Иногда он может быть сжат с боков, образуя двухскатный панцирь, скрывающий все тело (ракушковые рачки).

Грудные сегменты, как указывалось, могут срастаться с головой (1—3, даже 4 сегмента), образуя головогрудь. Все грудные сегменты несут конечности, функции которых не ограничиваются двигательной и дыхательной (у речного рака 3 первые пары грудных конечностей превращаются в ногочелюсти, обеспечивающие подачу пищи ко рту).

Брюшные сегменты обычно подвижно соединены между собой. Только у высших ракообразных на брюшных сегментах есть конечности, у остальных брюшко лишено их. Брюшной отдел заканчивается тельсоном (анальной лопастью), который не несет конечностей. В то время как у всех ракообразных число головных сегментов одинаково (5), число грудных и

брюшных сегментов очень различно.

У более примитивных форм ракообразных сегменты каждого отдела остаются свободными, а у большинства высших раков они сливаются в функциональные единицы — тагмы (голова, грудь, брюшко).

С вентральной части головы находится *ротовое отверстие*, прикрытое сверху непарной кутикулярной складкой — *верхней губой*. У высших раков голова и грудь сливаются воедино, образуя неподвижное соединение — *головогрудь*, покрытую *карапаксом*. На голове располагаются органы осязания и обоняния — *усики 1-й и 2-й пар (антеннулы и антенны)*, причем антенны обычно значительно длиннее (рис. 61). У листоногих раков антенны приспособлены для плавания, а антеннулы рудиментарны. В особых выемках у высших раков находятся *глаза* на подвижных стебельках. У максиллопод глаза простые, часто непарные, без стебельков. Бранхиоподы обладают парными глазами, один из которых, как например, у ветвистоусых, простой, а второй — сложный. Вторая пара головных конечностей — *верхние челюсти (жвалы, или мандибулы)* служат для перетирания и измельчения пищи. За ними располагаются конечности третьего и четвертого сегментов головы — *нижние челюсти (максиллы первой и второй пары)* в виде листообразных ножек.

Грудные конечности служат для плавания, передвижения по грунту, поимки, удержания и измельчения пищи. Ближе к ротовому отверстию находятся *ногочелюсти*, у высших раков их три пары, подносящие кусочки добычи ко рту. Остальные пять пар грудных конечностей малакострок служат для передвижения по грунту и носят название *ходильных ног*. Первая их пара наиболее развита и вооружена *клешнями*, состоящими из *подвижного и неподвижного пальцев*. Соединяются они между собой с помощью особого сустава. Нередко вторая и третья пара ходильных ног также заканчивается небольшими клешнями (речные раки, омары, креветки). Некоторые паразитические ракообразные имеют редуцированные грудные конечности.

Брюшные ножки развиты преимущественно у высших раков. Часто они несут не двигательную, а дыхательную функцию. У самцов речного рака первая и вторая пара брюшных ножек функционируют в качестве совокупительного органа при переносе спермы к половым отверстиям самки. У самок первая пара брюшных конечностей рудиментарная. Обычно оплодотворенная икра прикрепляется самками на брюшные ножки, где находится до момента выхода молоди. У большинства малакострок последняя пара брюшных ног преобразована в широкие пластинки — *уроподы*, формирующие с тельсоном веерообразный *хвостовой плавник*. При его расправлении и ритмичном сгибании брюшка высшие раки способны довольно быстро плавать задней частью тела вперед. У плавающих десятиногих (креветки) мощное развитие брюшка и его конечностей привело к тому, что эти животные ведут больше пелагический, чем донный образ жизни.

Покровы тела ракообразных состоят из *кутикулы, гиподермального эпителия и базальной мембраны*. В наружном слое кутикулы откладывается

карбонат кальция, что придает покровам особую прочность. Внутренний слой кутикулы образован эластичным органическим азотсодержащим веществом — *хитином*. У мелких форм ракообразных кутикула слабо пропитана известью, мягкая и прозрачная. Крупные донные формы ракообразных имеют сильно обызвествленный панцирь. Внутренний скелет рака служит местом прикрепления различных мышц. Во многих местах, в особенности с брюшной стороны грудного отдела, скелет образует сложную систему перекладин, врастающих внутрь тела и образующих так называемый эндофрагмальный скелет, который также служит местом прикрепления мышц.

Мышечная система представлена пучками поперечнополосатых мышечных волокон, особенно хорошо развитых в конечностях, служащих для передвижения.

Пищеварительная система состоит из *передней, средней и задней кишок* (рис. 68). Передняя и задняя кишки изнутри имеют кутикулярную выстилку, поэтому при линьке сбрасываются и заменяются заново. У речного рака передняя кишка образует в своей терминальной части расширение — *желудок*, делящийся на два отдела: *кардиальный* и *пилорический*. В кардиальном, или жевательном, желудке кутикула утолщена в виде 3 пропитанных известью *жевательных пластинок*, свободный край которых зазубрен. При сокращении стенок желудка частицы пищи измельчаются жевательными пластинками и поступают в пилорический отдел. В его начальной части располагаются тонкие кутикулярные выросты, образующие подобие фильтра, через отверстия которого проходит только сильно измельченная пища. Оставшиеся неизмельченные более крупные частицы пищи благодаря особому строению пилорического отдела желудка проходят прямо в заднюю кишку, минуя среднюю кишку, и выводятся наружу. Средняя кишка имеет трубкообразный вид, от ее стенок отходят железистые боковые выпячивания, часто называемые *печенью*, где и происходит фагоцитоз пищевых частиц. У речного рака печень крупная, двухлопастная, состоящая из множества мелких извитых трубочек, которые сливаются вместе и в виде протока впадают в среднюю кишку. Задняя кишка образует прямую трубку, лишенную придатков. У некоторых паразитических видов кишечник полностью атрофирован.

Дыхание у мелких ракообразных осуществляется всей поверхностью тела. У высших раков имеются *жабры*, представляющие собой выросты ногочелюстей и ходильных ног. Жабры десятиногих ракообразных находятся по бокам головогруды в т.н. жаберной полости и прикрыты сверху карапаксом. Ток воды осуществляется через щель между задним краем панциря и брюшком по направлению к передней части тела. Этому способствуют движения особого отростка максилл второй пары (лодочки), который производит у речного рака до 200 взмахов в минуту. Гемолимфа поступает в жабры, где и осуществляется газообмен благодаря истонченному слою кутикулы, их покрывающей. У мокриц и других равноногих раков на пластинчатых брюшных ножках образовались впячивания покровов, через которые поступает кислород.

У ракообразных, перешедших к наземному существованию, имеются особые приспособления, обеспечивающие дыхание атмосферным воздухом. У сухопутных крабов это измененные жаберные полости, у мокриц — конечности, пронизанные системой воздухоносных трубочек.

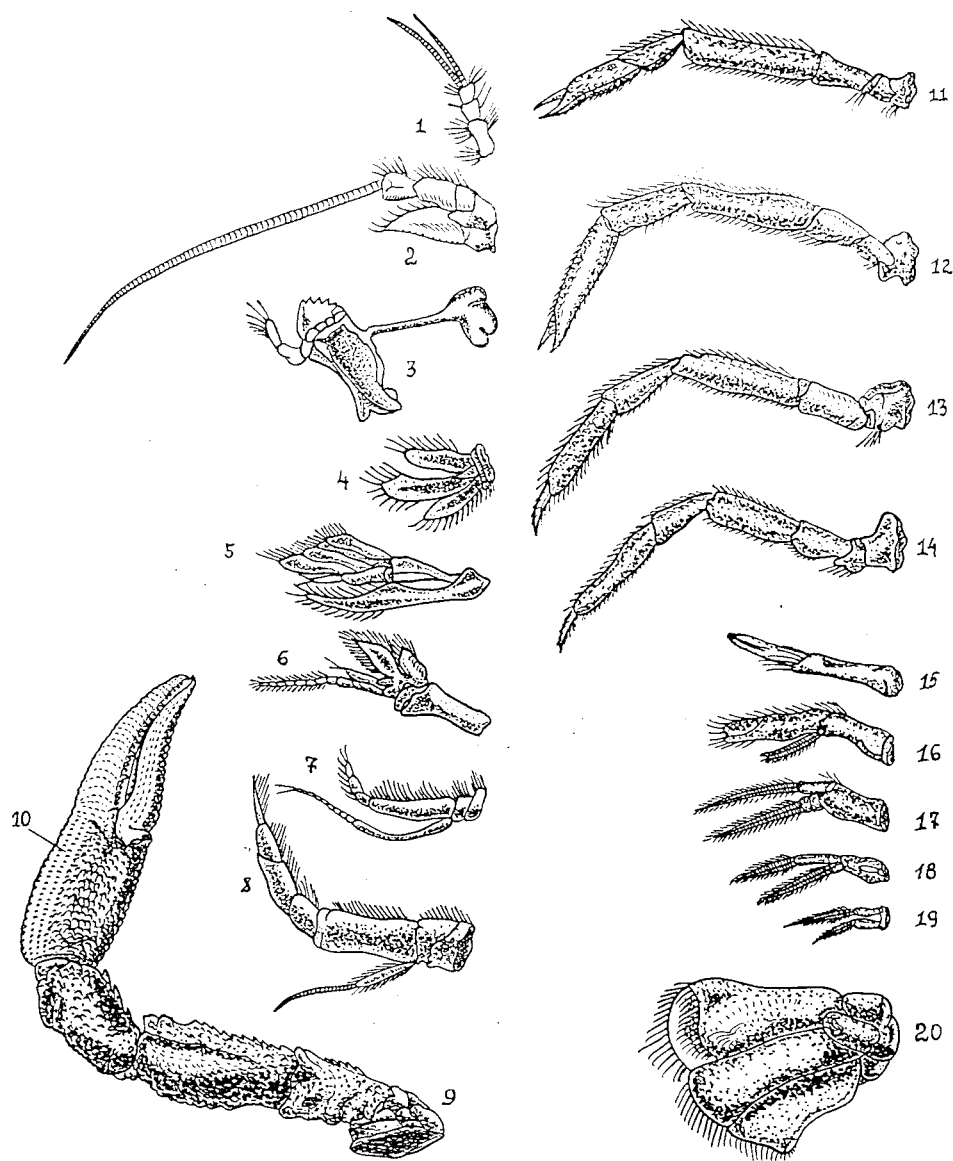


Рис. 61. Конечности речного рака (по Е.И. Лукину):

1 – антеннулы; 2 – антенны; 3 – верхние челюсти (жвалы, мандибулы); 4 – первая пара нижних челюстей (максилл); 5 – вторая пара нижних челюстей; 6 – 8 ногочелюсти; 9 – 14 ходильные ноги; 10 – клешня; 15 – 19 брюшные ножки; 20 – уропода

Кровеносная система незамкнутая, сложность ее строения зависит от степени развития органов дыхания. У наиболее примитивных форм *сердце* овальной или трубкообразной формы, без кровеносных сосудов. Сердце может находиться в груди или брюшке, в зависимости от того, где расположены жабры. У речного рака оно лежит в области груди, окружено *перикардием*. От сердца отходят: *передняя аорта*, *антеннальные*, *верхняя брюшная* и *нисходящая артерии*. Сосуды разветвляются и открываются прямо в полость тела. Отдав кислород, гемолимфа течет по *венозным*

*синусам* к жабрам, где окисляется и по *жаберно-сердечным* венам поступает в перикардий. Из него гемолимфа через особые отверстия — *ости* - попадает в полость сердца. Кровь ракообразных чаще бесцветна, но у некоторых видов окрашена *гемоглобином* в красный цвет. У омаров и крабов она голубоватая, т.к. содержит дыхательный пигмент *гемоцианин*, в состав которого входит медь.

Нервная система ракообразных напоминает таковую кольчатых червей. Она состоит из парного головного мозга, окологлоточных коннективов и пары брюшных нервных стволов с ганглиями в каждом сегменте. Именно такова очень примитивная нервная система многих представителей подкласса жаброногих раков - Branchiopoda, у них оба брюшных ствола еще далеко отставлены друг от друга, как у многих полихет.

У речного рака, несмотря на состав тела из 18 сегментов, вне головного мозга, иннервирующего антеннулы и антенны, т. е. в составе брюшной нервной цепочки, остается всего 12 нервных: подглоточный нервный узел, 5 грудных и 6 брюшных ганглиев. У крабов имеются лишь две нервные массы: головной мозг и крупный грудной нервный узел, образовавшийся при слиянии ганглиев брюшной нервной цепочки (брюшко у крабов развито слабо). У веслоногих сформировалась компактная ганглиозная масса, пронизанная кишкой. В состав нервной системы ракообразных входят специальные клетки, выделяющие особые гормоны — *нейросекреты*. Они поступают в гемолимфу и влияют на деятельность отдельных органов, процессы линьки, метаморфоза, регенерации и обмена веществ.

Степень развития органов чувств у ракообразных находится в прямой зависимости от сложности их организации. Чувство осязания приурочено только к определенным местам на покровах тела. Осязательные щетинки находятся на поверхности антенн и антеннул, ходильных ног. У основания таких щетинок под гиподермальным эпителием лежат *биполярные нервные клетки*. На антеннулах расположены чувствительные волоски с проницаемой для химических веществ кутикулой. Эти рецепторы выполняют функции органов обоняния и химического чувства. У большинства десятиногих раков имеются органы равновесия. Морфологически это глубокие впячивания покровов в основном членике антеннул, т.н. *статоцист*, внутренние стенки которого усажены нежными перистыми щетинками. Мелкие песчинки выполняют роль статолита, оказывая давление на щетинки при изменении положения животного. При линьке хитиновая выстилка статоцистов и статолиты удаляются и животное набирает новый запас песчинок либо клешней, либо погружая голову в песок. Органами зрения ракообразных служат *глаза*. У веслоногих раков глаз непарный, простой, лежит между основаниями антеннул и является продуктом слияния двух или четырех глазных бокальчиков, состоящих из одного слоя ретинальных клеток. Такой глаз носит название *науплиального*. Высшие раки снабжены парой сложных *фасеточных глаз*, размещающихся на подвижных глазных стебельках. Такие глаза состоят из множества *фасеток*, или *омматидиев*, числом от нескольких десятков до нескольких тысяч. В результате сложный глаз дает изображение, состоящее из большого числа точек, т.е. мозаичное. У ветвистоусых имеются

два глаза, один из которых науплиальный, а второй — фасеточный.

Выделительная система ракообразных представлена парой видоизмененных коксальных желез. Это объясняется тем, что у раков полость тела сплошная, а не разделенная на отдельные обособленные сегменты, как у кольчатых червей. Метанефридии высших раков открываются у основания антенн второй пары, в связи с чем названы *антеннальными*, или *зелеными* (из-за цвета) *железами*. У остальных ракообразных они меньше и открываются у основания второй пары нижних челюстей, почему и называются *максиллярными*.

Большинство ракообразных раздельнополы (исключение - усоногие раки), у некоторых отчетливо выражен половой диморфизм. Самцы речного рака хорошо отличимы от самок по наличию 1-й пары брюшных ножек, удлинённых и выполняющих функцию совокупительного органа. Помимо этого самка речного рака отличается заметно более широким брюшком. У многих низших ракообразных самцы значительно меньше самок. Размножаются ракообразные исключительно половым способом. У ряда групп низших ракообразных (щитни, ветвистоусые, ракушковые) имеет место партеногенез и чередование партеногенетических и обоеполых поколений. Мужская половая система состоит из парных *семенников*, сливающихся своими задними частями, *семявыносящих канальцев*, *семяпроводов* и двух *половых отверстий*, открывающихся у основания последней пары ходильных ног. Семяпроводы образуют расширения — *семенные пузырьки*, внутренняя поверхность которых выстлана железистыми клетками. Выделения последних сперматозоиды склеиваются в большие, одетые оболочкой пакеты — *сперматофоры*. При копуляции они вводятся самцом с помощью 1-й пары брюшных ножек в половые пути самки или просто подвешиваются вблизи них. Женская половая система состоит из парных *яичников*, *яйцеводов* и *половых отверстий с семяприемниками*. При совокуплении они заполняются спермой, которая сохраняется там до откладки яиц, когда и происходит оплодотворение.

Развитие оплодотворенных яиц происходит различно и находится в зависимости от степени богатства их желтком. Для развития бедных желтком яиц (веслоногие и др.) характерно полное дробление. У некоторых групп при этом наблюдаются отдельные элементы спирального дробления (сходство с дроблением аннелид). В случаях полного дробления развитие протекает обычно с метаморфозом. Из яйца выходит маленькая личинка науплиус, строение которой весьма примитивно.

Яйца ракообразных, богатые желтком, характеризуются поверхностным дроблением. При этом личиночные стадии развития полностью проходят в яйцевых оболочках за счет использования желтка, и из яйца выходит вполне сформировавшийся рачок. Так, у речного рака, яйца которого перегружены желтком, из яйца выходит молодой рачок, очень похожий на взрослого (все сегменты тела сформированы), только очень маленький. Такое развитие называется прямым. Прямое развитие свойственно некоторым дафниям, мизидовым и речному раку.

Метаморфоз разных групп ракообразных протекает неодинаково.

Основные различия заключаются в числе личиночных стадий и строении личинок, вылупляющихся из яиц.

У многих групп ракообразных (жаброногие, веслоногие, усоногие и некоторые креветки) из яйца выходит внешне несегментированная личинка науплиус. Она имеет три пары конечностей: одноветвистые антеннулы, двуветвистые антенны и мандибулы. Антенны расположены позади рта, а не впереди него, как у взрослых форм. Науплиус обладает непарным науплиальным глазком. На заднем конце тела науплиуса расположено анальное отверстие, перед которым находится зона роста, где происходит формирование новых сегментов тела с их конечностями, по порядку спереди назад: максиллярными, затем грудными и брюшными. Со времени обособления максиллярных и части грудных сегментов личинка называется метанауплиусом. Метанауплиус превращается во взрослого рачка. Этот процесс происходит несколько различно у разных видов ракообразных. Для развития циклопа характерна еще третья — копепоидная личиночная стадия.

У высших ракообразных, развивающихся с наиболее полно выраженным метаморфозом, например у креветок, первыми личиночными стадиями являются также стадии науплиуса и метанауплиуса. Но для высших раков характерно наличие особых личиночных стадий — протозоэа и зоэа.

Стадия протозоэа характеризуется: 1) появлением сложных фасеточных глаз, 2) развитием ногочелюстей, 3) ясной дифференцировкой тела на головогрудь и брюшко.

Стадия зоэа отличается от протозоэа появлением зачатков следующих грудных конечностей и еще большей дифференцировкой головогрудки и брюшка. Характерно, что зачатки грудных конечностей у зоэа и у протозоэа двуветвисты. Стадии зоэа у различных форм выглядят неодинаково, отличаясь наличием разнообразных выростов, шипов и т. п., но эти различия вторичного характера и связаны с приспособлением личинок к планктонному образу жизни.

После стадии зоэа у креветок следует мизидная стадия. Эта личинка уже в большей степени напоминает сформировавшегося рачка. Самым характерным для мизидной стадии является наличие брюшных конечностей, тогда как грудные сохраняют еще двуветвистый характер. После нескольких линек мизидная стадия превращается в молодую креветку.

У других высших раков развитие идет несколько иначе, более или менее укороченным путем. Так, у крабов из яйца выходит сразу личинка *зоэа*, имеющая очень характерный вид — с большим шипом на головогрудном щите. В дальнейшем развитии для краба характерна особая личиночная стадия — мегалопа, ведущая уже донный образ жизни. Мегалопа сильно напоминает краба, но имеет еще довольно развитые брюшко и брюшные конечности.

Класс ракообразных (Crustacea) разделяется на 4 подкласса: Жаброногие (Branchiopoda); Максиллоподы, или Челюстеногие (Maxillopoda); Ракушковые (Ostracoda); Высшие ракообразные (Malacostraca).

## Подкласс Жаброногие (Branchiopoda)

Самые примитивные ракообразные. Голова свободная, не срастается с грудью. Грудные ножки листовидные, снабженные дыхательными лопастями (придатками), выполняют одновременно функции движения, дыхания и подачи пищи ко рту. Брюшные конечности отсутствуют (исключение — щитни). Нервная система лестничного типа. Подкласс включает два отряда.

У отряда **Жаброногие (Anostraca)** головогрудной щит — карапакс — отсутствует. Гомономно сегментированное тело с большим числом члеников (у жабронога - 21 сегмент, не считая головных). Голова состоит из двух отделов — протоцефалона (акрон и антеннальный сегмент) и гнатоцефалона (сегменты мандибул, максилл первых и максилл вторых).

Грудные ножки устроены очень примитивно и имеют тонкостенные выросты, наполненные гемолимфой (кровью) и выполняющие дыхательную функцию. Кровеносная система представлена длинным трубчатым сердцем с парой остий в каждом сегменте тела. Нервная система лестничного типа. У жаброногов парные фасеточные глаза, но сохранился также непарный науплиальный глазок. Развитие - с метаморфозом (наушшус, метанауплиус).

К этому отряду относятся обычные пресноводные рачки — *жаброногие* (*Branchipus stagnalis*). Жаброногие в большом числе появляются в весенних водоемах, всего известно 180 видов. Они желтоватого цвета, с 11 парами грудных ножек и плавают спиной вниз. В соленых озерах обычны рачки *Artemia salina*, способные к партеногенетическому размножению (развитию). Среди них обнаружены полиплоидные расы, с увеличением набора хромосом в 3, 4, 5 и 8 раз.

У отряда **Листоногих (Phyllopoda)** головогрудной щит имеется, но у разных групп он различен. Отряд включает три подотряда, всего - 600 видов.

Представители **Подотряда Щитни (Notostraca)** - самые крупные животные среди жаброногих, длиной более 5—6 см. Тело покрыто широким плоским головогрудным щитом, не закрывающим лишь 10—15 задних безногих сегментов с длинной фуркой, которой заканчивается тельсон. Число сегментов тела непостоянно (кроме 5 головных), оно может достигать 40 и более. На передних 12 сегментах (грудных) имеется по одной паре листовидных ножек, а на последующих - по несколько пар (до 5—6 пар на одном сегменте). Весьма примитивный подотряд, близкий по организации к жаброногам. Развитие - с метаморфозом.

В стоячих весенних водоемах (часто в больших лужах) встречаются обычные щитни: *Tropis cancriformis*, *Lepidurus arus*. Щитни интересны своим спорадическим появлением в небольших водоемах и дождевых лужах, часто в большом количестве. Это объясняется тем, что зимующие яйца щитня могут переносить длительный период вне воды и переносятся ветром.

Представители **подотряда Конхостраки (Conchostraca)** — обычные донные пресноводные рачки, длина тела которых составляет от 4 до 17 мм. Карапакс - в виде двустворчатой зеленовато-бурой раковины, заключающей все тело рачка, с его многочисленными (от 10 до 32) листовидными



грудными ножками. Сюда относятся крупные рачки *Limnadia*, *Syzicus* и др.

В прудах, озерах и реках всегда можно найти представителей этого подотряда **Ветвистоусые (Cladocera)** — мелких ракообразных, до 2—3 мм (редко - 5 мм) длины, составляющих существенную часть пресноводного планктона, которые часто появляются в огромном количестве. Особенно часты представители семейства *дафний*, или *водяных блох*: *Daphnia magna*, *D. pulex*, *Simocerphalus vetulus* и др. (рис. 62).

Двускатный, сплюснутый с боков головогрудной щит — карапакс - ветвистоусых охватывает все тело, но голова им не покрывается. Брюшко дафний, подгибаясь, также прячется под щит. На заднем конце щит часто заканчивается острым шипом. У дафний на голове, имеющей форму клюва, кроме науплеусова глаза, имеется также непарный фасеточный глаз, состоящий из небольшого числа омматидиев. Фасеточный глаз приводится в движение особыми мышцами.

Антеннулы очень короткие, а антенны превращены в особые локомоторные органы, очень сильно развиты, двуветвисты и несут перистые щетинки. Они приводятся в движение сильными мышцами. Передвигаясь в воде, ветвистоусые производят сильные взмахи антеннами, и от каждого взмаха их тело подпрыгивает вперед и вверх. В следующий момент антенны заносятся вперед для нового гребного движения, и тело рачка несколько опускается. За эти своеобразные движения дафнии и получили название «водяных блох».

Грудных конечностей у ветвистоусых 4—6 пар, причем у многих, в частности у дафний, они представляют собой своеобразный фильтровальный аппарат. У этих ветвистоусых конечности укорочены, снабжены перистыми гребешками и совершают быстрые колебательные движения. Создается постоянный ток воды, из которой отфильтровываются мелкие водоросли, бактерии и частицы детрита. Отфильтрованная пища спрессовывается и продвигается ко рту.

При помощи этого приспособления дафния за 20—30 минут отфильтровывает такое количество пищи, которое может заполнить весь ее кишечник. У некоторых хищных ветвистоусых грудные ножки членистые и служат для хватания.

На спинной стороне тела, ближе к голове, расположено сердце в виде небольшого мешочка.

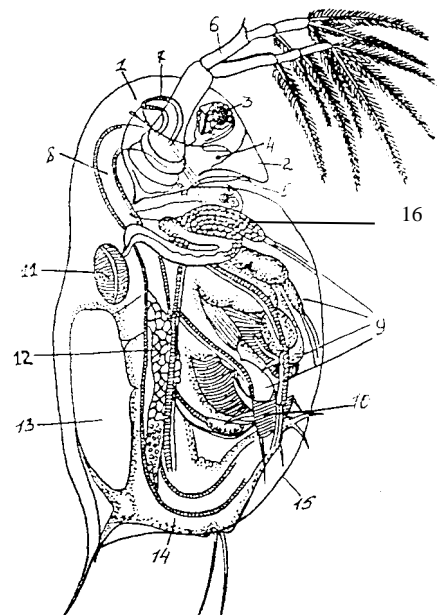


Рис. 62. Дафния (по Е.И. Лукину):  
1 — голова; 2 — рострум; 3 — сложный глаз; 4 — простой глаз; 5 — антеннулы; 6 — антенны; 7 — печеночный вырост; 8 — средняя кишка; 9 — грудные ножки; 10 — жабры; 11 — сердце; 12 — яичник; 13 — выводковая камера; 14 — брюшко; 15 — карапакс; 16 — максиллярная железа

Оно имеет одну пару остий и выходное отверстие в передней части.

Кровеносные сосуды отсутствуют, и гемолимфа циркулирует в синусах миксоцеля. Нервная система весьма примитивна и построена, как у жаброногов, по лестничному типу.

При размножении происходит чередование нескольких партеногенетических и одного обоеполого поколения. Такой тип размножения называется гетерогонией.

Развитие яиц ветвистоусых проходит без метаморфоза (за исключением одного вида). В течение лета обычно встречаются только самки, размножающиеся партеногенетически и откладывающие «летние» яйца, которые отличаются тем, что имеют двойное, диплоидное число хромосом.

Яйца откладываются в особую выводковую камеру, помещающуюся под панцирем на спинной стороне тела, позади сердца. Развитие прямое. Из яиц вылупляются молодые самки дафний.

Самцы клadoцер намного меньше самок, т.е. имеет место четкое проявление полового диморфизма. Осенью, когда количество пищи и температура воды снижаются, в результате партеногенеза появляются самцы. К самкам самцы прикрепляются с помощью коготков передних грудных ножек и антеннул. Оплодотворенные яйца (чаще 2) развиваются в выводковой камере и покрываются защитными оболочками (эфиппиумом). Такие яйца откладываются в воду и опускаются на дно либо, как у дафний, всплывают на поверхность воды. С помощью этих яиц происходит расселение ветвистоусых. Они могут вмерзать в лед, переноситься ветром из одного водоема в другой, высыхать. Весной из таких яиц при наступлении благоприятных условий выходят молодые рачки и, достигнув половозрелости, приступают к размножению.

Ветвистоусые являются излюбленным кормом для рыб и их молоди, составляют значительную часть зоопланктона в пресных водоемах. Являясь активными фильтраторами, эти рачки способствуют биологической очистке воды, а при проведении токсикологических исследований служат модельными организмами.

### **Подкласс Максиллоподы (Maxillopoda)**

Морские и пресноводные ракообразные. Число сегментов грудного отдела постоянно (обычно - 6, у некоторых видов - 5 или 4). Грудные ножки имеют двигательную или вододвигательную функцию, в дыхании не участвуют. Брюшных ножек нет.

Жабры, кровеносная система, фасеточные глаза обычно отсутствуют. Метаморфоз сложный. Кроме свободноживущих форм, много сидячих и паразитических. Наиболее важны следующие отряды.

**Отряд Веслоногие (Copepoda).** Мелкие ракообразные, 1—2 мм, редко 10 мм длиной, без головогрудного щита. Отряд включает около 2000 видов. Большинство веслоногих — планктонные формы. Расправив в стороны длинные антеннулы, они действительно парят на них в толще воды. Кроме парящих в планктоне и скачущих (Cyclops) форм, среди веслоногих имеются

и бентосные формы. В пресных водах обычны представители родов *Cyclops* и *Diaptomus* (рис. 63).

Для веслоногих характерны следующие черты строения. Антеннулы сильно развиты и играют роль весел у циклопа или аппарата для парения у других веслоногих. Приспособления к «парению» в воде иногда резко выражены: антеннулы и грудные конечности у некоторых морских веслоногих усажены длинными перистыми щетинками, направленными в стороны, что сильно увеличивает поверхность их тела.

У самцов антеннулы часто превращены в органы удерживания самки при спаривании. Другие головные конечности функционируют в значительной степени как плавательные ножки.

Грудные конечности примитивны, имеют типичный двуветвистый характер, но не несут жабр. Они имеют значение локомоторных органов. Скачкообразные движения веслоногих обусловлены как грудными конечностями, так и антеннулами.

Головогрудь образована пятью слившимися головными члениками и одним грудным. Свободных грудных сегментов обычно 4, а брюшных - 3—5, с вилочкой, или фуркой, на конце.

Жабры отсутствуют, дыхание происходит всей поверхностью тела. В связи с этим сердце у большинства форм отсутствует. Имеется только непарный науплиальный глаз. Отсюда и название циклопов (циклопы — одноглазые гиганты греческой мифологии).

Для веслоногих характерен половой диморфизм, выражающийся главным образом в меньших размерах самцов и в строении их антеннул. После спаривания самки откладывают яйца, склеиваемые вместе специальным секретом и образующие один или два яйцевых мешка, которые остаются прикрепленными к половым отверстиям самок до выхода из них личинок.

Из яйца выходит личинка науплиус, превращающаяся после линьки в метанауплиуса, который еще три раза линяет, и в результате получается третья, копепоидная личинка, после нескольких линек переходящая во взрослую форму. Среди ракообразных веслоногие занимают особое место по тому огромному значению, которое они имеют для питания многих животных, прежде всего рыб и китов. Если ветвистоусые составляют весьма существенную часть пресноводного планктона, то веслоногие являются

важнейшей частью морского планктона, а многие из них обычны и в пресных водах.

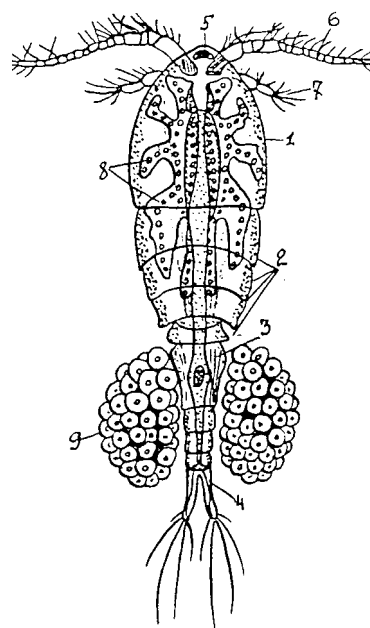


Рис. 63. Циклоп (по Е.И. Лукину): 1 – голова и первый грудной сегмент; 2 – грудные сегменты; 3 – брюшко; 4 – вилочка (фурка); 5 – науплиальный глаз; 6 – антеннулы; 7 – антенны; 8 – яичник; 9 – яйцевые мешки

Для морского планктона характерны представители рода *Calanus* и др., которые часто появляются, особенно в северных морях, в огромном количестве, обуславливая этим изменение окраски воды.

Среди веслоногих есть паразитические формы. Некоторые из них сохранили большее или меньшее сходство со свободноживущими. Таковы, например, виды рода *Ergasilus*, паразитирующие на жабрах различных пресноводных рыб (рис. 64).

Другие паразитические веслоногие обладают настолько измененной организацией, что в них трудно узнать ракообразных животных. Например, на жабрах тресковых рыб живет паразит *Lernaea branchialis*. Самка лернея, прикрепившаяся к жабрам рыбы, имеет форму удлинненного мешка, раздутого вследствие сильного развития половых желез. Конечностей нет, а на переднем конце — органы прикрепления в виде разветвленных корневидных выростов (рис. 65).

Из яйца лернея выходит личинка метанауплиус, которая затем превращается во вторую личиночную стадию, похожую на веслоногого рачка, — копеподидную личинку. Через ряд превращений развиваются свободноживущие самки, спаривающиеся с самцами. Самцы погибают, а самки превращаются в описанных выше паразитов рыб.

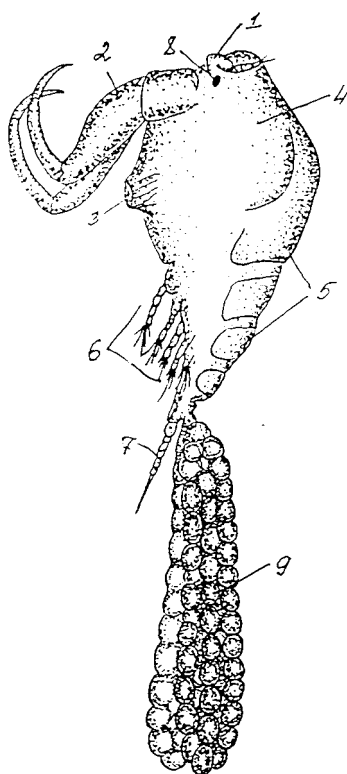


Рис. 64. Эргазиллюс (по Б.А. Кузнецову):

1 — антеннулы; 2 — антенны; 3 — ротовая присоска; 4 — голова и первый грудной сегмент; 5 — грудные сегменты; 6 — грудные ножки; 7 — брюшко; 8 — науплиальный глаз; 9 — яйцевые мешки

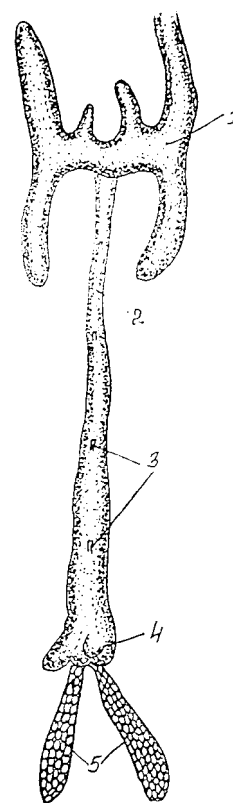


Рис. 65. Лернея (по Б.А. Кузнецову):

1 — голова; 2 — грудь; 3 — рудиментарные грудные ножки; 4 — брюшко; 5 — яйцевые мешки

Необходимо отметить, что некоторые из непаразитических веслоногих (пресноводные циклопы и диаптомусы) являются промежуточными хозяевами паразитических червей (широкого лентеца, ришты и др.).

**Отряд Карпоеды (Branchiura)** очень небольшой, близкий по происхождению к веслоногим, объединяет эктопаразитические виды, живущие на коже морских и пресноводных рыб. Известно около 130 видов карпоедов. Тело этих рачков плоское, делится на передний и задний отделы. Передний отдел тела покрыт сверху карапаксом, на спинной стороне которого расположена пара крупных фасеточных глаз, а между ними - 1-3 простых науплиальных глазка. Антенны и антеннулы короткие. Верхние челюсти видоизменены в колющий хоботок, а первая пара нижних челюстей преобразована в две мощные присоски. Типичное строение сохраняет вторая пара нижних челюстей. Грудных ножек 4 пары, они покрыты щетинками и служат для плавания.

Кишечник имеет разветвленные слепые выросты, где накапливается кровь хозяина. При нападении на рыбу карпоеды руководствуются больше осязанием и химическим чувством, чем зрением. Дыхание осуществляется через тонкостенные участки карапакса. Сердца нет, кровь движется благодаря сокращениям кишечника и мышц брюшка. Кроме рыб, карпоеды нападают на тритонов и головастиков лягушек. Некоторые морские карпоеды паразитируют на головоногих моллюсках. После спаривания с самцом, самка откладывает на твердый субстрат от 20 до 250 яиц. Из них выходят личинки, нападающие на рыб и после двух линек приобретающие вид взрослых рачков. При сильной степени инвазии молодых рыб может наблюдаться летальный исход.

Типичный представитель — карповая вошь (*Argulus foliaceus*) наносит большой вред карповым хозяйствам (рис. 66).

**Отряд усоногих раков (Cirripedia)** включает около 800 видов исключительно морских животных, ведущих сидячеприкрепленный или паразитический образ жизни. Типичные сидячие формы — морские желуди и морские уточки — по внешнему виду как будто не имеют ничего общего с ракообразными.

*Морские желуди (Balanus)* часто в большом количестве покрывают подводные предметы: камни, сваи, раковины моллюсков. Снаружи видна известковая раковина усеченно-конической формы. Более широким осно-

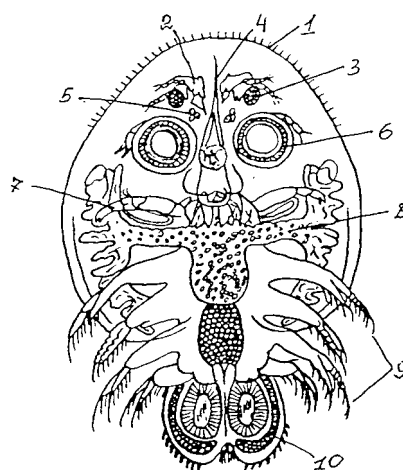


Рис. 66. Карпоед (по Е.И. Лукину):

1 — карапакс; 2 — антеннулы и антенны; 3 — сложный глаз; 4 — стилет; 5 — простые глазки; 6 — присоски (первая пара максилл); 7 — вторая пара максилл; 8 — кишечник; 9 — грудные ножки; 10 — брюшко с половым аппаратом

ванием раковина прирастает к субстрату, а на противоположной стороне имеется известковая крышечка из подвижных пластинок.

У живого балануса крышечка открывается, и из нее высовывается пучок членистых, усовидных, двуветвистых грудных ножек, находящихся в постоянном ритмичном движении, чем обеспечиваются и подача пищи ко рту и дыхание.

*Морские утолчки* (Lepas) отличаются от морских желудей формой и тем, что нижний (головной) отдел образует особый, не покрытый раковинкой стебелек — ножку. Животное помещается внутри раковины на спинной стороне, ногами вверх.

Из яиц усоногих выходит типичный науплиус, превращающийся затем в метауплиуса. Последний превращается в типичную для усоногих циприсовидную личинку, обладающую двустворчатой раковинкой. Она называется так потому, что похожа на ракушкового рачка Cypris. Эта личинка прикрепляется при помощи аптеннул к субстрату и превращается в сидячую форму усоногого рака.

Усоногие раки - гермафродиты, но некоторые виды имеют маленьких дополнительных самцов. Оплодотворение обычно перекрестное. Развитие гермафродитизма у усоногих связано с переходом их к сидячему образу жизни.

### **Подкласс Ракушковые (Ostracoda)**

Это очень мелкие рачки, чаще всего размером 1—2 мм, в большом количестве встречающиеся в морских и пресных водах, преимущественно донные ползающие формы, хотя среди морских видов есть и плавающие — планктонные. Число родов и видов велико: в морях и пресных водах известно около 1500 видов ракушковых.

Характерной особенностью ракушковых является двустворчатый головогрудной щит, напоминающий раковину и полностью скрывающий все тело животного, в отличие от ветвистоусых, у которых остается свободной голова.

Организация ракушковых очень упрощена. У многих кровеносная система и жабры отсутствуют, у других имеется только сердце. Тело ракушковых сильно укорочено. Голова несет пять пар придатков, а грудь — всего 1—2 пары. Брюшные ножки отсутствуют, а брюшко у некоторых форм снабжено фуркой. Для большинства известны только партеногенетические самки.

Ракушковые быстро и плавно передвигаются в воде, причем органами плавания служат антеннулы и антенны.

### **Подкласс Высшие Ракообразные (Malacostraca)**

Самые высокоорганизованные из ракообразных, одновременно

сохранившие некоторые примитивные черты строения. Число сегментов тела определенное: четыре головных (не считая акрона), восемь грудных и шесть (или) брюшных, не считая тельсона. Брюшные сегменты обладают конечностями (6 пар). У тонкопанцирных семь брюшных сегментов, а брюшко заканчивается вилочкой, или фуркой. Сегментация более гетерономная по сравнению с представителями других подклассов. У многих форм образуется головогрудь, за счет присоединения к головным сегментам 1 — 2 — 3 грудных сегментов. У некоторых форм обособленной сохраняется примитивная первичная голова — протоцефалон. Кровеносная система развита, кроме сердца всегда имеются кровеносные сосуды. Дыхательная система у большинства видов представлена жабрами, связанными с грудными или брюшными конечностями.

Выделительными органами взрослых раков являются антеннальные железы. Только у тонкопанцирных одновременно присутствуют и максиллярные железы.

Развитие с метаморфозом или прямое. При развитии с метаморфозом стадия науплиуса проходит, за редким исключением, в яйцевых оболочках. Из яйца обычно выходит зоеа или личинка мизидной стадии. Подкласс включает несколько отрядов.

У представителей **отряда Равноногих (Isopoda)** насчитывающих 4500 видов, тело сплющено в дорзовентральном направлении. Головогрудь состоит из слившихся вместе сегментов головы, к которым присоединился один или два грудных сегмента. Головогрудь подвижно сочленяется с остальными грудными сегментами. Карапакс отсутствует. Грудные конечности одноветвистые, ходильного типа; брюшные конечности пластинчатые, выполняющие функцию жабр. В связи с положением жабр на брюшке трубчатое сердце также расположено в двух последних грудных сегментах и в брюшке. Развита система артериальных кровеносных сосудов.

У мокриц в связи с наземным образом жизни возникают приспособления к дыханию атмосферным воздухом. Края спинных щитков у мокрицы низко спускаются по бокам тела и прижимаются к субстрату, на котором она сидит. Этим поддерживается достаточная влажность на брюшной стороне тела, где помещаются видоизмененные жабры. Многие мокрицы дышат жабрами, которые защищены от высыхания своеобразной жаберной крышечкой (видоизмененная пара жаберных ножек). Жабры увлажняются капельной водой, улавливаемой скульптурой покровов или задними брюшными ножками — уроподами. Некоторые из мокриц способны выделять жидкость через анальное отверстие, которая способствует поддержанию пленки воды, покрывающей жабры. У многих мокриц развиваются так называемые псевдотрахеи.

Многие виды мокриц живут в почве, где могут вредить культурным растениям. Паразитические изоподы обитают преимущественно на коже рыб.

**Отряд Бокоплавы, или разноногие (Amphipoda)** — многочисленная группа преимущественно морских ракообразных, но встречаются они и в пресных водах. Известно около 3000 видов этих животных. Размеры тела бокоплавов от 1—2 до 10 см. Имеются паразитические формы. Как и

равноногие, они ведут чаще донный образ жизни, но среди них есть также плавающие формы, а некоторые переходят к полуназемному существованию.

По уровню организации бокоплавов близки к равноногим. У бокоплавов головогрудь также образована слитной головой и одним грудным сегментом. Они также не имеют головогрудного щита и грудные конечности у них одноветвистые. Но в то же время бокоплавов довольно сильно отличаются от равноногих. Их тело сплющено не в дорзовентральном, а в латеральном направлении и изогнуто на брюшную сторону. Жабры помещаются на грудных ножках. У самок на 2—5 парах грудных ног имеются особые пластинки, которые вместе образуют выводковую камеру. В связи с положением жабр на грудных конечностях трубчатое сердце помещается также в грудном отделе. Для плавания служат три пары передних брюшных двуветвистых конечностей. Задние три пары брюшных ножек прыгательные.

Среди морских бокоплавов многие ведут прибрежный образ жизни и даже живут в выброшенных прибоем водорослях, в вырытых в песке ямках. Таковы, например, *песчаные скакуны* (*Talitrus saltator*). В пресных водах обычен *бокоплав-блоха* (*Gammarus pulex*), живущий в мелких местах рек и озер. Большое количество (до 240 видов) амфипод обитает в озере Байкал. В Беларуси 5 видов, 2 из которых занесены в Красную книгу — понтопорей и бокоплав Палласа. Разноногие являются важным компонентом пищи многих рыб, в том числе, осетровых. Пресноводные виды служат санитарями и индикаторами загрязнения водоемов.

**Отряд десятиногих раков (Decapoda)** объединяет около 8500 видов наиболее высокоорганизованных ракообразных, часто достигающих весьма крупных размеров (рис. 67). Многие из них съедобны. Дальневосточный камчатский краб, речной рак, некоторые другие крабы, креветки служат предметом промысла. Особенности организации десятиногих раков известны из общей характеристики класса ракообразных.

У всех десятиногих раков стебельчатые глаза, три первых грудных сегмента входят в состав головогруды, головогрудной щит — карапакс — сростаётся со всеми грудными сегментами, а не прикрывает их, как у других ракообразных.

Большинство десятиногих — морские животные, но некоторые живут в пресных водах. Преобладают виды, ведущие бентосный, придонный образ жизни (речной рак, крабы, раки-отшельники и др.) (рис. 67). Очень немногие (некоторые крабы) приспособились к жизни на суше. В пресных водах живут различные виды речных раков, а в горных речках Крыма и Кавказа встречается речной краб.

Отряд десятиногих раков разделяется на три подотряда: длиннохвостых раков (*Macrura*), мягкохвостых раков (*Anomura*) и короткохвостых раков (*Brachiura*).

*Длиннохвостые раки* имеют длинное брюшко с хорошо развитыми брюшными ножками. Длиннохвостых раков, в свою очередь, можно разделить на ползающих и плавающих.



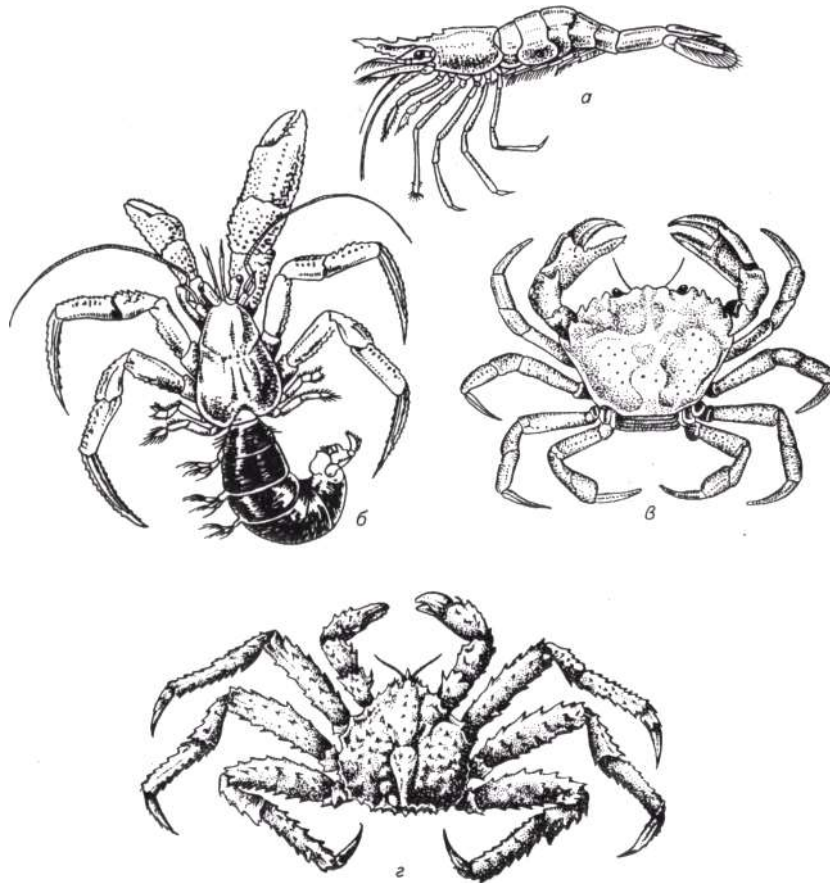


Рис. 67. Десятиногие раки (по Б.А. Кузнецову):

а - креветка *Pandalus borealis*; б - рак-отшельник *Pagurus bernhardus*; в - краб *Carcinus maenas*; г - камчатский краб *Paralithodes camtschatica*

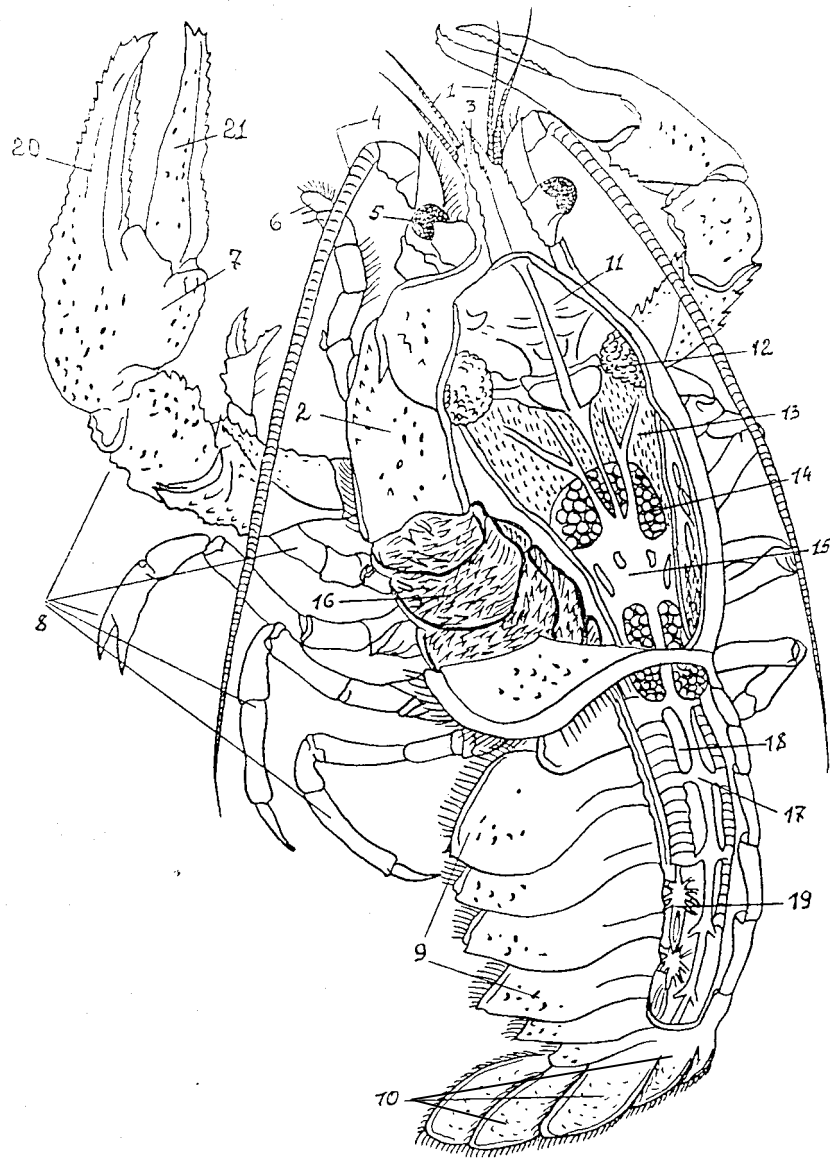
К первым относятся прежде всего *речные раки* (рис. 68). В Беларуси можно встретить два вида раков: *широкопалый* (*Astacus astacus*) и *узкопалый* (*A. leptodactylus*). Широкопалый речной рак занесен в Красную книгу республики, поэтому вылов его запрещен.

Плавающие длиннохвостые раки представлены в морях многими видами *креветок*. В отличие от донных ракообразных — речного рака, омара и др., у которых тело довольно широкое, — тело креветок сплющено с боков, что объясняется плавающим образом жизни.

Креветок употребляют в пищу, в особенности население приморских городов. В некоторых странах они служат предметом промысла.

*Мягкохвостые раки*, как правило, бентосные формы, живущие на различных глубинах. Характерными признаками мягкохвостых раков являются более мягкое, покрытое менее твердыми покровами брюшко, весьма часто наблюдаемая асимметрия клешней и брюшка, недоразвитие некоторых брюшных конечностей.

К этому подотряду относится биологически интересная группа *раков-отшельников*. Они засовывают свое мягкое брюшко в подходящие по размеру пустые раковины брюхоногих моллюсков и таскают их за собой. С приближением опасности рак-отшельник прячется совсем в раковину, прикрывая устье более развитой клешней. Вырастая, рак-отшельник меняет раковину на более крупную. У раков-отшельников часто наблюдается



*Рис. 68.* Речной рак (вскрытый со спинной стороны) (по Б.А. Кузнецову):  
 1 – антеннулы (усики 1 – й пары); 2 – головогрудь; 3 – роstrум; 4 – антенны (усики 2 – й пары); 5 – глаза; 6 – последняя пара ногочелюстей; 7 – клешня; 8 – ходильные ноги; 9 – брюшко; 10 – хвостовой плавник; 11 – желудок; 12 – жевательный мускул мандибул; 13 – печень; 14 – половая железа; 15 – сердце; 16 – жабры; 17 – брюшной кровеносный сосуд; 18 – задняя кишка; 19 – ганглии брюшной нервной цепочки; 20 – неподвижный палец клешни; 21 – подвижный палец клешни

любопытный симбиоз с актиниями. Некоторые актинии поселяются на раковине, занятой раком-отшельником. Этим актинии приобретают «подвижность», а раки-отшельники лучше защищены, имея на раковине вооруженных стрекательными клетками и почти несъедобных актиний. Также любопытен симбиоз раков-отшельников с поселяющимися на их раковинах губками.

К мягкохвостым ракам относятся и некоторые виды, имеющие внешнее сходство с настоящими крабами (широкая и короткая головогрудь и в

значительной степени редуцированное брюшко). Это прежде всего крупный промысловый *камчатский краб* (*Paralithodes camtschatica*), достигающий 1,5 м в размахе конечностей. Он живет в дальневосточных морях (Японское, Охотское и Берингово).

Наконец, к мягкохвостым ракам относится очень интересный *краб-разбойник*, или *пальмовый вор*, достигающий в длину 30 см. Он живет на островах Тихого океана и интересен как форма, приспособленная к жизни на суше. Он прячется в норах, выстланных волокнами кокосовых орехов. Вместо жабр у него есть только их рудименты, а жаберные полости по бокам головогрудного щита превращены в своеобразные легкие. Пальмовый вор питается преимущественно падающими плодами различных пальм, которые он разбивает своими сильными клешнями, и хищничает, нападая на ослабленных животных. *Короткохвостые раки* обладают маленьким, всегда подогнутым брюшком. К ним относятся *настоящие крабы*.

Крабы — типичные донные животные, хорошо приспособленные к жизни среди камней, скал, коралловых рифов в прибойной полосе моря, но есть формы, живущие на больших глубинах. Крабами особенно богаты дальневосточные моря. В Черном море обычен не очень крупный, с сильными клешнями *каменный краб* (*Cancer pagurus*), а также другие, более мелкие виды.

К крабам принадлежит и самый крупный представитель ракообразных, живущий на больших глубинах в дальневосточных морях, — *гигантский японский краб* (*Macrocheira kaempferi*), достигающий 3 м между концами вытянутых средних грудных ног.

## 10.2. Подтип Трилобитообразные (*Trilobitomorpha*)

Это примитивная вымершая группа морских членистоногих. К подтипу относятся несколько классов. Наиболее обширным по числу видов и более изученным является класс трилобитов (*Trilobita*). Характерными особенностями подтипа трилобитообразных являются: подразделение тела на голову и туловище с гомономной сегментацией; наличие одной пары одноветвистых усиков — антеннул; двуветвистые мультифункциональные конечности; жаберное дыхание.

### 10.2.1. Класс Трилобиты (*Trilobita*)

Известно около 10 тыс. видов ископаемых трилобитов, населявших моря и океаны на протяжении всего палеозоя. Это важная группа для решения вопросов об историческом происхождении типа членистоногих. Морфология тела трилобитов полностью соответствует организации типа членистоногих, и вместе с тем у трилобитов особенно четко проявляются черты сходства с родственным типом кольчатых червей.

Тело трилобитов состоит из цельной головы и сегментированного туловища. Длина тела трилобитов не превышает 20 см. Они вели придонный образ жизни. У трилобитов голова хорошо обособлена и состоит из акрона и

четырёх сегментов. Голова слитная, однако у некоторых трилобитов на поверхности головы видны границы слившихся сегментов. Акрон несет одноветвистые усики — антеннулы. Это органы осязания трилобитов. Остальные сегменты головы несут четыре пары головных конечностей, сходных по строению с туловищными. Каждая конечность трилобитов состоит из базального членика — протоподита с жевательной поверхностью по внутренней стороне, от вершины которого отходят членистый отросток ноги и членистый жаберный придаток. Конечности трилобитов мультифункциональные, т. е. выполняли несколько функций: двигательную, дыхательную и жевательную.

### 10.3. Подтип Хелицеровые (*Chelicerata*)

Подтип членистоногих — *хелицеровые* — характеризуется следующими особенностями:

Тело хелицеровых разделяется на два отдела — головогрудь (просома) и брюшко (опистосома).

Головогрудь образована слиянием головы (акрона и четырех сегментов) с двумя грудными сегментами (за исключением сольпуг, у которых грудные сегменты остаются свободными).

Брюшко сегментированное и состоит максимально из 12 сегментов и тельсона, реже слитное. У первичноводных и у наиболее примитивных наземных (скорпионы) хелицеровых расчленено на два отдела: передне- и заднебрюшие.

Тело оканчивается анальной лопастью — тельсоном. У наземных хелицеровых — паукообразных — происходит процесс слияния сегментов брюшка, вплоть до полного исчезновения границ.

Усики, или антеннулы, у всех представителей подтипа полностью исчезают. Вместо них впереди рта расположена первая пара конечностей, обычно снабженных клешнями, которые называются хелицерами - это органы размельчения пищи. Хелицеры настолько характерны для всего подтипа, что определили его название («хелицеровые» — клешнеусые). Хелицеры гомологичны первой паре туловищных конечностей — антеннам.

Вторая пара конечностей носит название педипальп или ногощупалец. Они выполняют функцию захвата и удержания добычи. Их считают гомологами второй пары туловищных конечностей — мандибул — ракообразных. Остальные четыре пары головогрудных конечностей всегда представляют собой ходильные ноги. Они гомологичны следующим парам конечностей раков — первым и вторым максиллам, первым и вторым грудным конечностям.

У некоторых хелицеровых отсутствуют мускулы — разгибатели, конечности у них выпрямляются за счет гидравлического давления гемолимфы.

Брюшко у первичноводных хелицеровых на переднем отделе несет шесть пар конечностей, снабженных жабрами; сегменты заднего отдела всегда лишены конечностей. У наземных хелицеровых (паукообразные) брюшные конечности преобразовались в половые крышечки, в органы

дыхания — легкие и в паутинные бородавки.

Для пищеварительной системы хелицеро­вых характерно наличие особых парных железистых выростов кишечника, называемых печенью.

Выделительные органы представлены коксальными железами, или почками, которые открываются выделительными отверстиями у основания третьей или пятой пары ходильных ног.

У многих сухопутных хелицеро­вых имеются еще особые органы выделения — мальпигиевы сосуды, впадающие на границе среднего и заднего отделов кишки, где происходит реабсорбация воды. Мальпигиевы сосуды способствуют экономии влаги в организме и характерны для сухопутных хелицеро­вых.

Органы дыхания у водных хелицеро­вых представлены жабрами на брюшных ножках, а у сухопутных — легкими или трахеями. У некоторых мелких форм кожное дыхание.

Органы чувств у хелицеро­вых развиты слабо. Глазки преимущественно простые. Органы обоняния, осязания представлены отдельными сенсиллами или их скоплениями.

Оплодотворение у водных форм - наружное, а у сухопутных - наружно-внутреннее (сперматофорное) или внутреннее.

Развитие, как правило, без метаморфоза и сопровождается ростом и линьками. Реже наблюдаются примитивные формы метаморфоза.

В современной фауне наземные хелицеро­вые представлены паукообразными, т. е. группой животных, перешедших к наземному образу жизни. Водные хелицеро­вые представлены лишь очень небольшим классом меростомовых.

Подтип хелицеро­вых (*Chelicerata*) разделяется на два класса: 1. Меростомовые (*Merostomata*); 2. Паукообразные (*Arachnoidea*)

### 10.3.1. Класс Меростомовые (*Merostomata*)

В современной фауне меростомовые представлены только небольшим **отрядом мечехвостов (*Xiphosura*)** (всего 6 видов), являющихся очень древней и явно вымирающей группой. Для мечехвостов характерны уплощенная головогрудь, покрытая спинным панцирем, и широкое слитное брюшко, заканчивающееся мечевидным отростком. По внешнему виду они напоминают трилобитов и еще в большей степени - щитней. Представитель — *мечехвост* — *Limulus polyphemus* (рис. 69). Этот вид встречается в неглубоких песчаных местах Тихого океана, у берегов Центральной и Северной Америки. Остальные три вида живут у берегов Австралии, Филиппинских и Молуккских островов. Мечехвосты достигают довольно крупных размеров (до 80—90 см). Ведут донный образ жизни, ползая по песчаному грунту и частично зарываясь в песок краями головогрудного и брюшного щитов своего тела. Животное прекрасно защищено очень твердыми, пропитанными известью покровами и приспособлено к жизни на песчаном грунте. Этим можно объяснить, что, хотя и в небольшом числе видов, эти очень древние животные не вымерли окончательно. Отряд

мечехвостов известен по палеонтологическим данным со времен палеозоя.

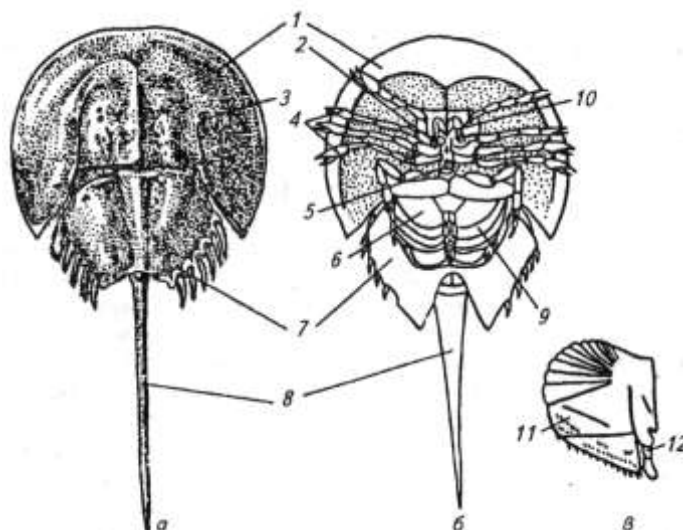


Рис. 69. Строение мечехвоста (по И.Х. Шаровой):

а - вид со спинной стороны; б - вид с брюшной стороны; в - жаберная ножка; 1 – головогрудной щит; 2 – рот; 3 - сложные глаза; 4 – ходильные ноги; 5 – хилярий; 6 – жаберная крышка; 7 – брюшной отдел; 8 – мечевидный отросток; 9 – жаберноносные ножки; 10 – хелицеры; 11 – жаберный придаток; 12 – членистая ножка

Во внешней и внутренней организации мечехвостов много общего с паукообразными. Для них также характерно разделение тела на головогрудь и брюшко. Головогрудь и брюшко мечехвостов состоят из слившихся сегментов. На заднем конце тела имеется мечевидный придаток. Головогрудный щит, однако, по форме очень напоминает головной щит трилобитов. На нем заметны непарный простой глаз и пара широко расставленных фасеточных глаз. Брюшко покрыто со спинной стороны также сплошным щитом, снабженным шипами. На поверхности и головогрудного, и брюшного щита заметна несколько более высокая осевая часть, отделяющаяся неглубокими бороздами от боковых частей

Головогрудь несет шесть пар конечностей. Первая пара — хелицеры — небольшие, членистые и снабженные клешнями. Педипальпы и следующие за ними ходильные ноги похожи друг на друга, одноветвисты и снабжены небольшими клешнями (кроме задней пары). Основные членики этих конечностей превращены в жевательные пластинки. Рот, расположенный в середине головогрудной части, окружен этими пластинками. Таким образом, конечности выполняют одновременно и жевательную и локомоторную функции. Концевой отдел задней (шестой) пары конечностей представляет специальное приспособление, помогающее животному при передвижении упираться и отталкиваться от песчаного грунта — он снабжен крепкими, направленными назад шипами, а также зарываться в грунт.

На брюшке мечехвоста имеется шесть пар двуветвистых конечностей, имеющих форму пластинок, налегающих друг на друга. Из них пять пар несут на внутренней стороне жабры, а первая пара представляет собой

крышечку, прикрывающую другие конечности. Каждая жабра представляет собой несколько жаберных пластинок, близко расположенных друг к другу (напоминая листки книги).

Во внутренней организации мечехвостов отмечается большое сходство с паукообразными.

Сходство с трилобитами резче всего заметно на личиночных стадиях. Вышедшая из яйца личинка мечехвоста так и называется — *трилобитная личинка*. Она состоит из головного отдела, покрытого щитком и несущего 4 пары конечностей (имеющиеся у трилобитов антеннулы отсутствуют). Брюшко личинки заметно сегментировано, и на конце его находится небольшой хвостовой щиток. На поверхности личинки ясно заметны осевая часть панциря (рахис) и боковые части (плевры).

### 10.3.2. Класс Паукообразные (Arachnoidea)

Паукообразные — наземные хелицеровые с крупной головогрудью, несущей короткие клешневидные или когтевидные хелицеры, длинные педипальпы и четыре пары длинных ходильных ног. Брюшко лишено конечностей. Дышат легкими или трахеями. Помимо коксальных желез, характерных для водных форм, у них имеются мальпигиевы сосуды.

Известно около 63 тыс. видов паукообразных. Это преимущественно наземные формы, обитающие в почве и на растениях. Среди них имеются вторичноводные виды, а также паразиты животных и растений. Наиболее часто встречаются паукообразные: скорпионы, сольпуги, пауки, сенокосцы и разнообразные клещи (рис. 70).

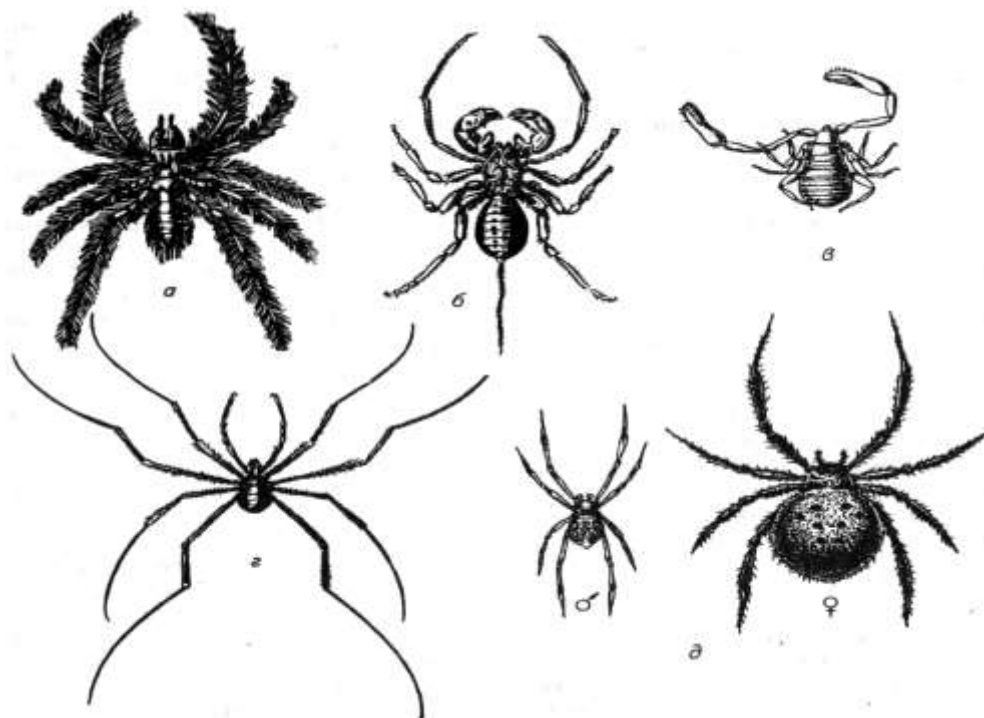


Рис. 70. Различные паукообразные (по И.Х. Шаровой):

а - сольпуга *Galeodes araneoides*; б - хвостатый телефон *Thelyphonus caudatus*; в - книжный лжескорпион *Chelifer cancroides*; г - обыкновенный сенокосец *Phalangium opilio*; д - каракурт *Latrodectus tredecimguttatus*

Для многих паукообразных характерно выделение паутинных нитей из особых паутинных желез. Паутина играет существенную роль в жизни паукообразных: в добыче пищи, защите от врагов, расселении молоди и т. п.

Латинское название паукообразных *Arachnida* дано по имени героини мифов Древней Греции — рукодельницы Арахны, превращенной Афиной в паука.

Тело паукообразных состоит из головогруды и брюшка (рис. 73). Головогрудь цельная, несет шесть пар конечностей и покрыта сплошным щитом. У некоторых видов она включает акрон и 7 сегментов. У сольпуг имеется передний отдел тела — пропельтидий (акрон + 4 сегмента), 2 свободных грудных сегмента и членистое брюшко. У скорпионов головогрудь слитная, брюшко длинное, 12 - сегментное, делящееся на широкое переднебрюшие (7 сегментов) и узкое заднебрюшие (5 сегментов). Последнее заканчивается тельсоном, несущим искривленную ядовитую иглу. Сенокосцы имеют слитную головогрудь, а брюшко — из девяти сегментов и тельсона, который слит с последним брюшным сегментом. Брюшной отдел уже не подразделен на переднебрюшье и заднебрюшье. У пауков и клещей головогрудь и брюшко представлены сплошными нерасчлененными отделами, однако у пауков между ними имеется короткий и узкий стебелек, являющийся 7 сегментом тела. У клещей все тело цельное без границ между сегментами и без перетяжек.

Антеннулы и антенны у паукообразных исчезли, их место заняла первая пара окологротовых конечностей — клешневидные хелицеры (рис. 71), участвующие в захвате и пережевывании пищи. Вторая пара конечностей — педипальпы (рис. 72), основные членики которых снабжены жевательными отростками (эндитами). Педипальпы могут превращаться в ходильные ноги или в органы захвата пищи — мощные клешни (скорпионы, ложноскорпионы). Педипальпы сольпуг жгутовидные и выполняют чувствительную функцию. У пауков педипальпы подобны ротовым щупальцам насекомых. На них сосредоточены осязательные, обонятельные сенсиллы.

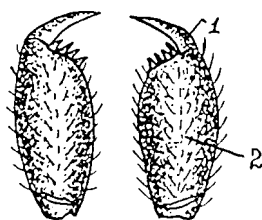


Рис. 71. Хелицеры паука (по Б.А. Кузнецову):

1 – когтевидный членик хелицеры;  
2 – основной членик хелицер

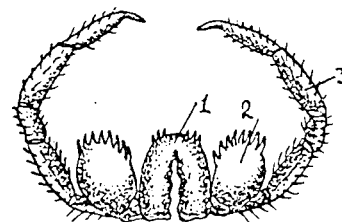


Рис. 72. Ротовые органы паука (по Б.А. Кузнецову):

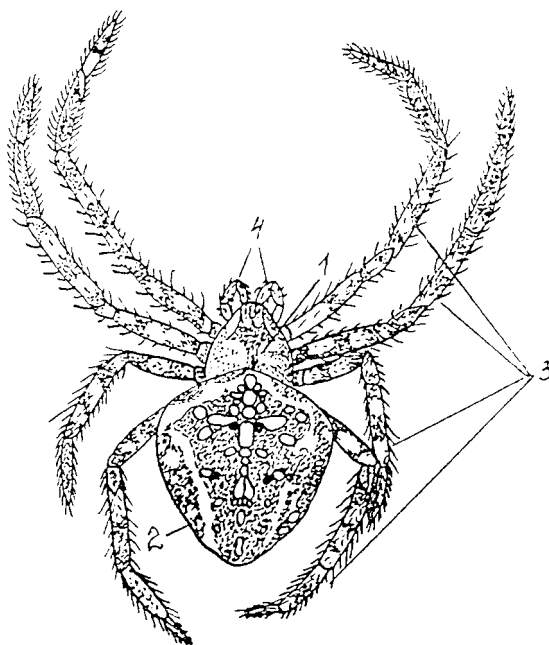
1 – нижняя губа; 2 – нижняя челюсть;  
3 – педипальпа



У самцов многих пауков на педипальпах расположен совокупительный аппарат. У некоторых клещей педипальпы вместе с хелицерами входят в состав колюще-сосущего ротового аппарата. Остальные четыре пары конечностей выполняют функцию ходильных ног, заканчивающихся коготками. У сольпуг, телифонов первая пара ходильных ног выполняет функцию чувствующих органов. На ногах паукообразных много осязательных волосков, что компенсирует отсутствие у них усиков, характерных для других членистоногих.

У взрослых арахнид брюшко лишено конечностей, но у эмбрионов на брюшке закладываются зачатки ножек, сохраняющиеся во взрослом состоянии в несколько измененном виде (у скорпионов на первом брюшном сегменте в виде парных *половых крышечек*, прикрывающих половые отверстия; на втором сегменте брюшка — в виде парных *гребенчатых органов*, выполняющих осязательную и обонятельную функции и снабженных многочисленными нервными окончаниями).

Покровы паукообразных образованы хитинизированной кутикулой с лежащим под ней слоем гиподермального эпителия и *базальной мембраны*. Кутикула имеет сложное строение: снаружи располагается липопротеиновый слой, в состав которого входят белки, задубленные фенолами и инкрустирующие хитин, что придает покровам особую прочность. В области сочленений конечностей кутикула тонкая и эластичная. У большинства форм хитин слабо развит и покровы настолько тонкие, что сморщиваются при высыхании. Только у некоторых паукообразных (скорпионы) хитиновый покров более плотный, так как содержит углекислый кальций.



*Рис. 73.* Паук – крестовик (по Е.А. Веселову):  
1 – головогрудь; 2 – брюшко; 3 – ходильные ноги; 4 – педипальпы

К кожным (гиподермальным) образованиям относятся различные железы: ядовитые, паутинные, пахучие железы сенокосцев, лобные и анальные железы жгутоногих и др. Ядовиты далеко не все паукообразные. Ядовитые железы имеются только у скорпионов, пауков, части ложноскорпионов и у некоторых клещей. У скорпионов заднебрюшие оканчивается загнутой хвостовой иглой. У основания этой иглы находится пара мешковидных желез, выделяющих ядовитый секрет. На самом конце иглы помещаются отверстия протоков этих желез. Скорпионы своеобразно пользуются таким приспособлением. Схватив добычу клешнями педипальп, скорпион загибает заднебрюшие на спину и поражает жертву иглой, из которой выпускает в ранку яд. У пауков ядовитые железы помещаются у основания холицер, а их протоки открываются на коготке хелицер.

Паутинные железы имеются преимущественно у представителей отряда пауков. Так, у самки *паука-крестовика* (*Araneus diadematus*) в брюшке помещается до 1000 паутинных желез различного строения. Протоки их открываются мельчайшими отверстиями на концах особых хитиновых конусов, которые расположены на паутинных бородавках и отчасти на брюшке возле них. У большинства пауков имеются 3 пары паутинных бородавок.

Паутинные железы имеются также у ложноскорпионов и паутинных клещей, но они расположены в хелицерах у первых и в педипальпах у вторых.

Пищеварительная система состоит из передней, средней и задней кишки (рис. 74). Для всех паукообразных характерно питание жидкой пищей, поэтому передний отдел пищеварительной системы представляет собой сосательный аппарат. Передняя кишка с ее железами представляет собой орган, приспособленный к разжижению и насасыванию пищи. У пауков рот ведет в глотку, за которой следует тонкий пищевод, впадающий в сосательный желудок, приводимый в действие мышцами, идущими от него к спинным покровам головогруди. Эти три отдела (глотка, пищевод, сосательный желудок) представляют собой части передней эктодермической кишки и выстланы изнутри хитином. В глотку открываются протоки слюнных желез, выделяющих секрет, растворяющий белки. Проколов покровы добычи, паук выпускает в ранку слюну, которая растворяет ткани жертвы, а затем высасывает полужидкую пищу (наружное пищеварение). От сосательного желудка начинается энтодермическая средняя кишка, в которой происходит переваривание и всасывание пищи.

Средняя кишка, расположенная в головогруди, образует пять пар слепых железистых выростов, идущих вперед к головному концу и основаниям ходильных ног. Слепые выросты увеличивают вместимость кишечника и его всасывающую способность. В брюшке, в среднюю кишку, впадают протоки сильно развитой парной печени. Печень является производным образованием средней кишки. Она состоит из множества тонких трубочек, не только выделяющих пищеварительные ферменты, но и способных также переваривать и всасывать питательные вещества. В клетках печени может происходить внутриклеточное пищеварение. Далее средняя

кишка образует расширенный отдел, так называемый ректальный мешок, или клоаку, в который открываются выделительные органы — мальпигиевы сосуды. От ректального мешка идет эктодермическая задняя (прямая) кишка, заканчивающаяся заднепроходным отверстием.

Пищеварительная система других паукообразных варьирует в деталях, но в общем построена сходно.

Выделительными органами служат коксальные железы и мальпигиевы сосуды. Первые представляют собой видоизмененные целомодукты. Мальпигиевы сосуды представляют собой 1-2 пары слепозамкнутых ветвящихся трубочек. Эти трубочки являются выпячиванием средней кишки, т. е. они эпитодермического происхождения. Мальпигиевы сосуды, слепо замкнутые на свободном конце, открываются в ректальный пузырь, или клоаку, — последний отдел средней кишки. В их просветах накапливается гуанин — основной продукт выделения паукообразных.

Органами дыхания являются лёгкие и трахеи.

У скорпионов четыре пары легких помещаются на 3—6-м члениках переднебрюшия. С брюшной стороны хорошо заметны 4 пары щелевидных отверстий — стигм, ведущих в легкие. Легкое паукообразных представляет собой мешковидный орган, лежащий на нижней стороне брюшных сегментов. Воздух проникает в лёгкие через щелевидные отверстия — *стигмы*. Стенки лёгких образуют листочкообразные выпячивания, или *карманы*, внутри которых циркулирует гемолимфа. Обмен газами происходит через тонкие покровы легочных карманов путем диффузии. У большинства пауков имеется одна пара легких, у некоторых - две пары.

У большинства паукообразных органами дыхания служат трахеи (сольпуги, сенокосцы и др.), и только у двулегочных пауков трахеи существуют наряду с легкими. Трахеи начинаются дыхальцами (стигмами), обычно на нижней стороне брюшка. Дыхалец может быть от одного непарного (у некоторых пауков) до трех пар (у сольпуг). Дыхальце паука расположено на брюшке непосредственно перед паутинными бородавками. Оно ведет в две пары трахейных трубочек, выстланных изнутри тонким слоем хитина, который у отдельных паукообразных (сольпуги, сенокосцы и некоторые пауки) образует спиральные нитевидные утолщения, не позволяющие трубочкам спадаться.

Некоторые мелкие паукообразные лишены специальных органов дыхания, они дышат всей поверхностью тела (ряд видов клещей и др.).

Кровеносная система представлена сердцем с отходящими от него сосудами. У скорпионов и большинства жгутоногих сердце длинное, трубчатое, несущее семь пар остий. У пауков число пар остий сокращается до пяти или даже двух. У других паукообразных сердце более укороченное, а у клещей представляет собой небольшой пузырек.

От сердца отходят вперед, назад и в стороны артериальные сосуды, причем степень развития и разветвленности артериальных сосудов весьма различна и находится в прямой зависимости от строения органов дыхания. У скорпионов, имеющих локализованные в определенном месте легкие, и у пауков, трахеи которых мало разветвлены, имеется наиболее сильно развитая

система артериальных сосудов. У сольпуг, сенокосцев и других форм, дышащих трахеями, система кровеносных сосудов развита слабо, а иногда и отсутствует. Объясняется это тем, что при достаточно сильной разветвленности трахей обмен газов происходит непосредственно между трахеями и тканями животного и кровь почти не принимает участия в транспортировке газов. Степень развития кровеносной системы находится также в зависимости от размеров животного. У клещей она наименее развита: у некоторых клещей имеется только пузыревидное сердце, а у других и оно отсутствует. Из сердца кровь по аортам и артериям изливается в систему лакун, омывая внутренние органы. У форм, имеющих лёгкие, она проходит через *легочные синусы* и, обогатившись кислородом, возвращается в *перикардий*, а из него через остии поступает в сердце. При трахейном типе дыхания кровь собирается к сердцу из полости тела. Кровь паукообразных бесцветна и содержит клетки нескольких типов. У всех арахнид кровеносная система незамкнутая.

Нервная система имеет различное строение у представителей класса, что связано со степенью дифференцировки тела на сегменты. Для паукообразных характерны значительная концентрация и слияние групп нервных ганглиев. Нервная система состоит из *головного мозга, окологлоточной нервной коннективы и брюшной нервной цепочки*. Головной мозг имеет передний отдел — *протоцеребрум* и задний отдел — *тритоцеребрум*.

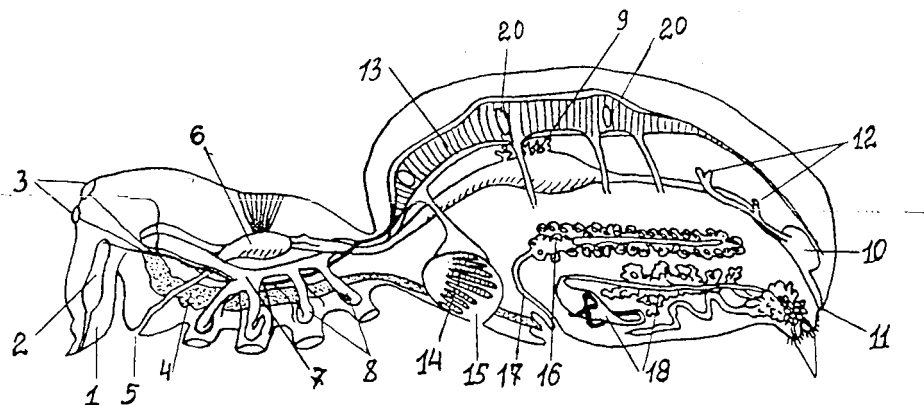


Рис. 74. Внутреннее строение паука (схема) (по Б.А. Кузнецову):

1 – хелицеры; 2 – ядовитая железа; 3 – глаза; 4 – мозг; 5 – рот; 6 – сосательный желудок; 7 – средняя кишка; 8 – выросты средней кишки; 9 – протоки печени; 10 – ректальный пузырь; 11 – анус; 12 – мальпигиевы сосуды; 13 – сердце; 14 – легкие; 15 – легочный синус; 16 – яичник; 17 – яйцевод; 18 – паутинные железы; 19 – паутинные бородавки; 20 – остии перикардия

Протоцеребрум иннервирует глаза, а тритоцеребрум — хелицеры. Средний отдел (дейтоцеребрум) отсутствует в связи с утратой усиков. У скорпионов нервная система состоит из головного мозга, окологлоточного нервного кольца и *ганглиозной массы* в головогрудь, с отходящими от нее нервами к 2-6 парам конечностей, а также из 7 ганглиев брюшной нервной цепочки. У сольпуг, жгутоногих и ложноскорпионов только один из брюшных ганглиев остается свободным, а остальные присоединяются к

общей ганглиозной массе. У пауков все ганглии брюшной нервной цепочки образуют единый подглоточный узел. У клещей нервная система образует вокруг пищевода сплошное нервное кольцо.

Органы чувств представлены осязательными волосками (*трихоботриями*), обонятельными сенсиллами (хемотрецепторы), органами, воспринимающими колебания (сейсморецепторы), влажность воздуха (гигроорецепторы) и др. Глаза простые, расположены на дорсальной поверхности головогруди спереди в числе 2, 6, 8, 12. У скорпионов имеется пара срединных более крупных глаз и 2-5 пар маленьких боковых. У пауков чаще 8 глаз, расположенных в виде парной дуги, причем средняя пара глаз верхней дуги крупнее остальных. В кутикуле имеются микрощели, затянутые тонкой мембраной, т.н. лировидные органы, выполняющие обонятельную функцию и функцию определения степени натяжения покровов. В стенках глотки у пауков расположены чувствительные вкусовые клетки.

Паукообразные раздельнополы. Половой диморфизм бывает довольно резко выражен (у пауков и клещей). У наиболее древних представителей класса половые железы парные, как, например, у скорпионов. У пауков и клещей они непарные. Яичники и семенники находятся у самок и самцов в брюшке. От гонад отходят парные половые протоки, сливающиеся дистальными частями (у пауков и клещей) и открываются наружу половым отверстием. У скорпионов слияния половых протоков не происходит, поэтому половые отверстия у них парные. Последние у всех арахнид открываются на вентральной стороне первого брюшного сегмента. У самок пауков имеются парные семяприемники, открываемые самостоятельными отверстиями перед непарным половым отверстием на первом брюшном сегменте. Кроме того, каждый из них сообщается при помощи особого канала с маткой, образованной слиянием конечных отделов яйцеводов.

Оплодотворение у паукообразных внутреннее - путем прикрепления самцом сперматофоров к половым отверстиям самки, либо посредством копуляции.

При помощи отростка совокупительного аппарата педипальп пауки вводят сперму в семяприемники самок через их наружные отверстия. Оттуда сперма поступает в матку, где происходит оплодотворение.

Самцы ложноскорпионов откладывают сперматофоры прямо на поверхность почвы, а самки находят их с помощью хемотрецепторов и захватывают половыми отверстиями.

Для некоторых клещей характерен партеногенез. Некоторые виды скорпионов живородящие, причем развитие оплодотворенных яиц происходит в яичниках. Новорожденные скорпионы не покидают матери, и она носит их некоторое время на спине.

Развитие оплодотворенных яиц у большинства паукообразных прямое (пауки, скорпионы, сольпуги). Только у клещей в связи с малыми размерами яиц развитие проходит с метаморфозом.

Яйца арахнид богаты желтком, который развивающиеся зародыши используют в качестве питательного материала. Лжескорпионы и некоторые клещи являются живородящими. У зародышей сегментация тела выражена

заметно лучше, чем у взрослых животных. Зародыши имеют 12 сегментное брюшко, на 4 и 5 сегментах которого сохраняются зачатки ножек. В дальнейшем (за исключением скорпионов) все сегменты брюшка сливаются. У скорпионов конечности закладываются на 1-6 сегментах переднебрюшия. Первая их пара дает половые крышечки, а вторая — гребенчатые органы. Остальные брюшные ножки по мере развития атрофируются. Все это указывает на то, что паукообразные произошли от животных с богатой сегментацией и многочисленными конечностями. Развитие у большинства арахнид происходит по схеме: яйцо — личинка — взрослое животное. У клещей в развитии имеет место сложный метаморфоз: яйцо — личинка — протонимфа — телеонимфа — взрослое животное (имаго).

Среди паукообразных встречаются как свободноживущие, так и паразитические виды. Отличия между представителями отрядов паукообразных заключаются в степени сегментированности тела, прежде всего брюшка, и в специализации головогрудных конечностей, приспособленных к выполнению различных функций. Наиболее сильно сегментировано тело у скорпионов. Оно состоит из небольшой слитной головогруды и брюшка, представленного 12 сегментами, из которых 7 более широких составляют переднебрюшие, или мезосому, а остальные 5 более узких — заднебрюшие, или метасому. У прочих групп паукообразных происходит сокращение заднего отдела брюшка — метасомы, причем брюшко укорачивается. Сольпуги в некотором отношении являются еще более расчлененными животными, чем скорпионы. Помимо членистого брюшка, имеющего 10 сегментов, у сольпуг свободны два грудных сегмента, не входящих в состав слитной головы. Членистое брюшко сенокосцев состоит также из 10 сегментов, которые не отделяются глубокой перетяжкой от головогруды, как у настоящих пауков. У членистобрюхих пауков (четырёхлегочных) брюшко состоит из 11 сегментов, а у высших пауков — из 6, при этом сегменты брюшка полностью сливаются. У клещей число сегментов брюшка сокращается до 7, а у некоторых — до 4-2. При этом у большинства клещей не только слились все сегменты брюшка, но нельзя отличить и основные отделы — головогрудь и брюшко, образующие у них одно целое. Таким образом эволюция различных отрядов паукообразных шла в направлении уменьшения количества брюшных сегментов и их слияния, уменьшения степени общей расчлененности тела.

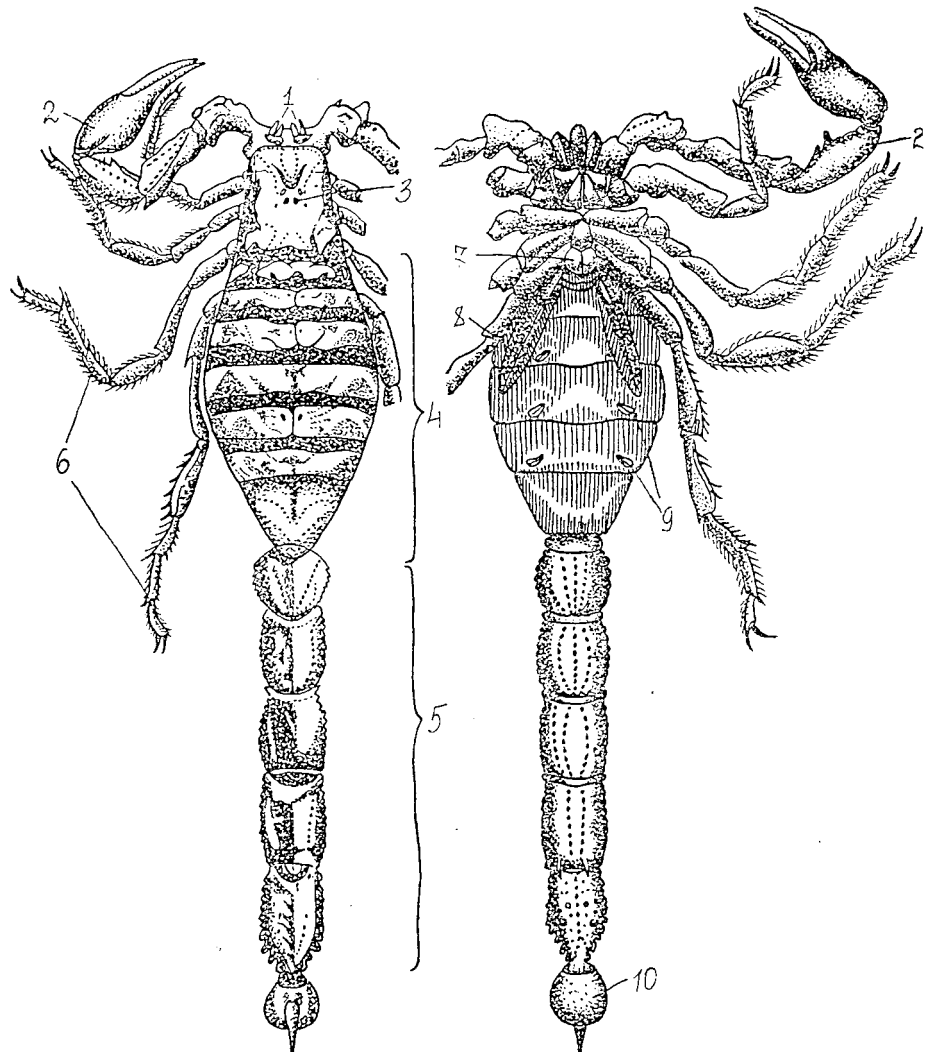
У представителей различных отрядов наибольшим изменениям подверглись хелицеры и педипальпы и наименее измененными остаются четыре пары ходильных ног, превратившихся в членистую ножку.

Брюшные конечности, как таковые, у всех паукообразных отсутствуют. У всех пауков на третьем и четвертом сегментах развиваются паутинные бородавки — преобразованные брюшные конечности этих сегментов.

Класс паукообразных включает более десяти отрядов. Наибольшее значение имеют следующие восемь: 1. Скорпионы (*Scorpiones*); 2. Телифоны, или Жгутоногие (*Uropygi*); 3. Ложноскорпионы (*Pseudoscorpiones*); 4. Сольпуги (*Solifugae*); 5. Сенокосцы (*Opiliones*); 6. Пауки (*Araneae*); 7. Акариформные клещи (*Acariformes*); 8. Паразитиформные

клещи (Parasitiformes).

Представители **отряда Скорпионов (Scorpiones)** распространены в южных широтах (рис. 75). Это ночные хищники. Днем они прячутся в норках, под камнями, под корой деревьев и т. п., а ночью выходят на охоту. Яд крупных скорпионов вызывает у человека болезненные явления местного и общего характера. В очень редких случаях укулы крупных видов скорпионов могут привести к смерти.



*Рис. 75. Скорпион (по Е.А. Веселову):*

1 – хелицеры; 2 – педипальпы; 3 – глазки; 4 – переднебрюшие; 5 – заднебрюшие; 6 – ходильные ноги; 7 – половые крышечки; 8 – гребневидные придатки; 9 – дыхальца; 10 – тельсон с ядовитой железой

Для мелких животных, которыми питаются скорпионы (другие паукообразные, многоножки и насекомые), их укулы смертельны. Существует около 600 видов скорпионов.

Длина тела большинства скорпионов составляет 3-5 см, однако некоторые тропические виды могут достигать до 15 см. Обитают преимущественно в тропическом и субтропическом поясе. Педипальпы вооружены клешнями, брюшко сегментировано. Заднебрюшие узкое,

заканчивается тельсоном.

Питаются скорпионы насекомыми, выходя ночью из своих укрытий. Некоторые виды крупных тропических скорпионов ядовиты. После рождения детёнышей самка носит их некоторое время на себе.

Основной морфологической характеристикой **отряда Телифонов, или Жгутоногих (Uropygi)**, является то, что их первая пара ходильных ног превратилась в длинные чувствующие придатки и у многих из них имеется особая длинная хвостовая нить, разделенная на мелкие членики. Это чувствующий орган. Хелицеры с когтевидным члеником, педипальпы клешневидные. Седьмой членик головогруды образует перетяжку на границе с брюшком. Брюшко 10 — члениковое, не подразделенное на передне- и заднебрюшье.

Телифоны — ночные хищники и ориентируются в пространстве в основном за счет органов осязания и сейсмического чувства, расположенных на удлинённых чувствующих конечностях. Отсюда название — телифоны, так как они слышат приближение жертвы или врага на большом расстоянии по шорохам или слабым волновым колебаниям воздуха.

Дышат телифоны легкими. У них две пары легких, расположенных на 8—9-м сегментах. Оплодотворение сперматофорное. Откладывают яйца. Самка заботится о молоди, вынашивая ее на спине. У них имеются защитные анальные железы. При опасности они выбрызгивают едкую жидкость из анальных желез.

Широко распространены в тропиках.

Представители **отряда Ложноскорпионов (pseudoscorpiones)** — маленькие хищные животные, внешне несколько похожие на настоящих скорпионов. Сходство со скорпионами проявляется в форме педипальп, оканчивающихся мощными клешнями, которыми они ловят добычу. Сильно развитое, широкое, членистое брюшко (11 сегментов) не несет на конце жала с ядовитой железой. Ложноскорпионы имеют паутинные железы, открывающиеся на конце хелицер. Дышат только трахеями, легких нет.

Ложноскорпионы живут в лесной подстилке, под корой, а также в жилище человека. Это мелкие хищники, питаются мелкими клещами, насекомыми. Оплодотворение сперматофорное. Самец откладывает сперматофор с двумя рожками, а самка наползает на сперматофор и вводит его рожки в отверстия семяприемников. Самка откладывает оплодотворенные яйца в особую выводковую камеру на брюшной стороне тела. Вышедшие из яиц личинки подвешиваются к выводковой камере снизу и питаются за счет желтка, выделяемого из яичников самки в ее выводковую камеру.

Интересен *книжный лжескорпион (Chelifer cancroides)*, который живет в книжных шкафах и в книгах, в коллекциях и гербариях. Книгам и коллекциям он вреда не причиняет. Уничтожая вредных для библиотек насекомых, он скорее полезен, но само нахождение этих животных среди книг указывает на наличие в библиотеке каких-либо вредителей книг, служащих пищей книжному лжескорпиону.

Представители **отряда Сольпуг (Solifugae)** — довольно крупные хищные паукообразные (некоторые виды достигают 10 см в длину), обитают



в южных широтах. Головогрудь сольпуг неслитная и состоит из протопельтидия — головного отдела (акрон и 4 сегмента) и трех свободных сегментов, из которых последний недоразвит. Брюшко 10-члениковое. Мощные хелицеры клешневидные и смыкаются в вертикальной плоскости. Педипальпы похожи на ходильные ноги, участвуют в передвижении, а также выполняют чувствующую функцию. Дышат при помощи трахей. Основные трахейные стволы открываются парными дыхальцами на втором и третьем брюшных сегментах. Кроме того, имеются непарное дыхальце на четвертом сегменте и пара дополнительных дыхалец на головогрудь. Сольпуги не ядовиты. Питаются преимущественно насекомыми. Охотятся по ночам. Сольпуг легко отличить от других паукообразных по мощным клешневидным хелицерам, по педипальпам, похожим на сильно развитые ходильные ноги, вследствие чего сольпуги производят впечатление десятиногих животных, и по двум свободным грудным сегментам.

Хотя сольпуги не ядовиты, однако, прокусив кожу человека хелицерами, они загрязняют ранку, что может вызвать воспалительный процесс.

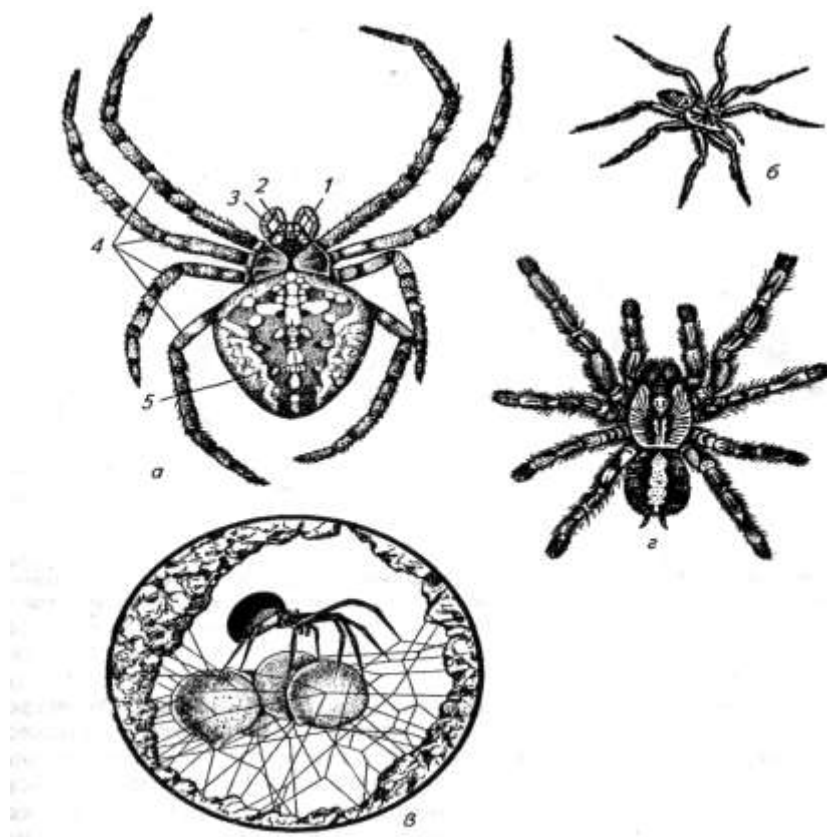
Известно около 600 видов, встречающихся в тропических регионах. В Средней Азии найдено 50 видов. Как и скорпионы, являются ночными хищниками. В Крыму и на Кавказе обитает фаланга (*Galeodes araneoides*), достигающая 5 см в длину.

Представителей **отряда Сенокосцев (Opiliones)** знают многие по их очень тонким и длинным ходильным ногам, легко отрывающимся (аутотомия) и сохраняющим при этом способность к судорожным движениям. Отсюда и название «сенкосец». Сенокосцы сильно отличаются от настоящих пауков, несмотря на некоторое внешнее сходство с ними. У них маленькие клешневидные хелицеры, не имеющие ядовитых желез. Брюшко состоит из 9-10 сегментов и соединено с головогрудью широким основанием. Легких у сенкосцев нет, и дышат они сильно развитыми трахеями.

Сенокосцы не выделяют паутины и сами активно охотятся за своей добычей. Они играют положительную роль в снижении численности насекомых. Их можно найти на стволах деревьев, на стенах домов, сараев, под листвой и в домах, где они охотятся. Известно около 3 200 видов. На поверхности почвы и в травяном ярусе плотность сенкосцев часто достигает нескольких десятков на 1 м<sup>2</sup>. Наиболее распространен обыкновенный сенкосец (*Phalangium opilio*), который встречается в разных природных ландшафтах и даже в городах. Тело буроватое, до 9 мм длиной, а ноги - до 54 мм.

**Отряд Пауки (Aranea)** включает более 20 тыс. видов (рис. 76). Отличаются цельным несегментированным брюшком, соединенным с головогрудью тонким стебельком. Хелицеры заканчиваются подвижным когтевидным члеником. Педипальпы щупальцевидны, напоминают ходильные ноги, последний членик педипальп у самцов имеет резервуар для переноса спермы в половые пути самки. Лёгких одна или две пары, у двулегочных пауков, кроме того, имеются трахеи. Почти все пауки,

водящиеся на территории Беларуси, относятся к этому подотряду. Характерным представителем является *паук-крестовик* (*Aganeus diadematus*). Конечности двух последних сегментов брюшка видоизменены в паутинные бородавки. В вентральной части внутри брюшка лежат многочисленные, до тысячи, паутинные железы, которые выделяют клейкое вещество, затвердевающее на воздухе. Совокупность сотен выделяемых тончайших ниточек паутины склеиваются в одну шелковистую нить.



*Рис. 76.* Представители отряда пауков (по Е.А. Веселову):

а – паук – крестовик; 1 – головогрудь; 2 – хелицеры; 3 – педипальпы; 4 – ходильные ноги; 5 – брюшко; б – тарантул; в – каракурт (самка в гнезде у яйцевых коконов; г – паук - птицеед

Пауки могут продуцировать несколько сортов паутины для различных целей (клейкая — для спутывания добычи, сухая — для постройки тенет и т.д.). в основном она используется значительной частью пауков, называемых *тенетными пауками* (домовый паук, паук-крестовик и др.), для постройки ловчих тенет, в которые попадает и запутывается добыча. Прядение паутины и постройка ловчих тенет производятся пауком при помощи последних члеников ходильных ног, в особенности ног задней пары. На последнем членике задней пары ножек имеются особые гребенчатые коготки.

Самки пауков оплетают паутиной откладываемые ими яйца и делают вокруг них коконы. Некоторые пауки завертывают листья деревьев, на которые отложены яйца, и также оплетают их паутиной.

Пауки, устраивающие норки, выстилают паутиной свое жилище — обычно неглубокую норку, выкапываемую в земле, часто на берегу реки.

Самцы некоторых пауков устраивают из паутины нечто вроде маленького гамака, в который выпускают сперму, собираемую затем в копулятивные придатки педипальп.

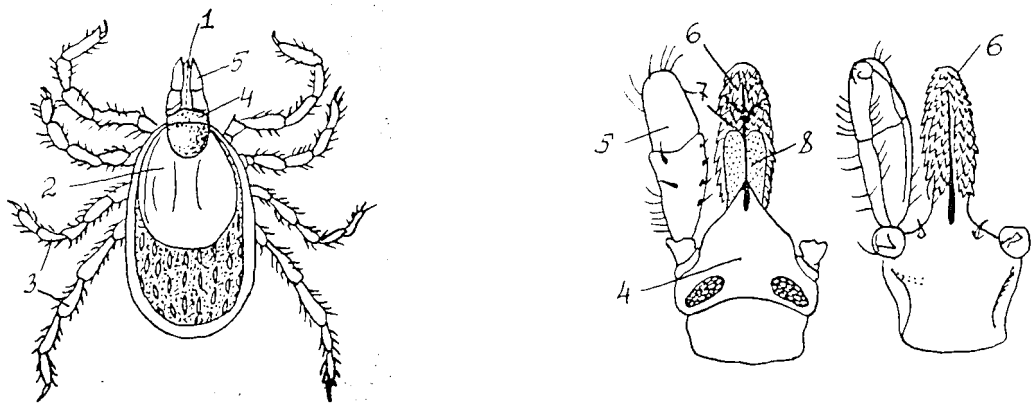
Молодые паучки многих видов ранней осенью плетут «летнюю» паутины - приспособление, обеспечивающее расселение вида. Взобравшись на стебелек какого-нибудь растения или на конец ветки, паучок выпускает паутину, прикрепив ее конец к ветке. Когда паутина достигает определенной длины, паучок обрывает ее у места прикрепления, затем поджимает ножки и отрывается от растения, уносимый паутиной по ветру.

По образу жизни пауки делятся на бродячих и сидячих, или тенетных. Некоторые перешли к жизни в воде, как, например, паук-серебрянка (*Argyroneta aquatica*). Половой диморфизм у пауков довольно четкий: самцы меньше самок. Мелкие и слабые самцы нередко поедаются самкой после спаривания, если не успевают спастись бегством. Некоторые пауки ядовиты. В южных районах европейской части обитает тарантул (*Lycosa singoriensis*), а в Средней Азии — каракурт (*Latrodectes tredecimguttatus*). Укус тарантула болезнен, а каракурта иногда смертелен для человека. Для лечения после укуса каракурта используют антикаракуртную сыворотку.

Отряд пауков делится на три подотряда: 1. Членистобрюхие пауки (*Liphistiomorphae*); 2. Мигаломорфные пауки, или Пауки-птицееды (*Megalomorphae*); 3. Аранеоморфные пауки (*Araneomorphae*).

Первый подотряд включает всего 8 видов самых примитивных тропических пауков, имеющих расчлененное брюшко. Представители второго подотряда — самые крупные пауки в мире, достигающие подчас 10 см длины. Подотряд включает около 1500 видов, которые распространены преимущественно в жарких странах. Первые два подотряда пауков иногда объединяют в группу четырехлегочных, так как они имеют две пары легких, тогда как третий подотряд включает двулегочные формы.

**В отряде Паразитиформные клещи (*Parasitiformes*)** известно около 10 тыс. видов паразитиформных клещей. Это мелкие наземные, реже водные паукообразные. Подавляющее большинство среди них — паразиты животных и растений. Тело клещей овальной или яйцевидной формы, все сегменты головы, груди и брюшка слиты вместе в единое целое (рис. 77). Для отряда характерно образование сложного панциря. У некоторых форм передняя часть головогруды, соответствующая акрону и трем сегментам, отделена швом от остального тела. Но у многих видов все части тела слиты в сплошной панцирь. Хитинизированная кутикула образует на спинной стороне щиток, покрывающий у самки только 1/3 длины тела. Остальная часть покрыта тонким растяжимым хитином. Хелицеры и педипальпы срослись в основании и образовали хоботок. Ходильных ножек 4 пары. Хоботок состоит из воротничка — хитиновой пластинки в виде кольца, отходящего от него длинного выроста — гипостома, который усажен направленными назад шипиками. По бокам гипостома находятся два щупика: пальпы. Хелицеры острые и зазубренные, помещаются в специальных вместилищах, т.н. футлярах.



*Рис. 77.* Пастбищный клещ и его ротовой аппарат (по А.И. Ятусевичу): 1 – хоботок; 2 – туловище; 3 – ходильные ноги; 4 – основание хоботка; 5 – педипальпа; 6 – гипостом, вырост основания хоботка(воротничок); 7 – хелицеры; 8 – кроющие пластинки хелицер

Гипостом и футляры хелицер образуют трубку, по которой кровь поступает в рот. Клещ прорезает кожу хелицерами и в ранку вставляет гипостом, который фиксируется при помощи зубчиков. Присосавшегося клеща поэтому очень трудно снять с кожи.

Развитие клещей происходит с метаморфозом. Из яйца выходит личинка, имеющая вместо четырех только три пары ходильных ног. Личинка превращается в так называемую нимфу, которая имеет уже 4 пары ножек и после одной — трех линек превращается во взрослого клеща. Нимфальная стадия у некоторых клещей может быть неподвижной, напоминающей куколочную стадию насекомых. В различных группах клещей метаморфоз проходит неодинаково, может возрасти число нимфальных стадий или, наоборот, сокращаться, вплоть до живорождения.

Иксодовые клещи живут в почве и лазают по растениям. В процессе развития большинство иксодовых клещей меняют хозяев. Так, вылупившиеся из яиц нимфы нападают на мелких грызунов, ящериц, бурундуков. Напившись крови, они отваливаются. После очередной линьки они нападают на другие жертвы тех же видов. Взрослые же клещи обычно питаются кровью крупных млекопитающих (копытных, собак) и человека. Самцы обычно в два раза меньше самок. Самки могут откладывать яйца только насосавшись крови. Клещи могут долго голодать.

Иксодовые (сем. Ixodidae) и аргазовые (сем. Argasidae) клещи переносят возбудителей сыпного тифа, клещевого энцефалита, туляремии, пироплазмидозов животных и человека. Как временные паразиты нападают на домашних животных и человека и питаются кровью. Гамазодные клещи представлены как свободноживущими, так и паразитическими видами, а иксодовые клещи исключительно кровососущие паразиты позвоночных животных.

**Отряд Акариформные клещи (Acariformes).** Ранее клещеобразных паукообразных объединяли в один отряд - клещей. Позднее выяснилось, что эта группа неоднородна, и теперь выделяют три отдельных отряда

клещеобразных: акариформные, паразитиформные клещи и клещи-сенокосцы. Насчитывает более 15 тыс. видов (рис. 80). Отряд делится на два подотряда: саркоптиформные клещи (Sarcoptiformes) и тромбидиформные клещи (Trombidiformes). К первому относятся панцирные, перьевые, волосяные, чесоточные и др. клещи. Вторым подотрядом включаются паутиных, водяных клещей и краснотелок. Акариформные клещи очень малы, до 0,2-0,3 мм длины.

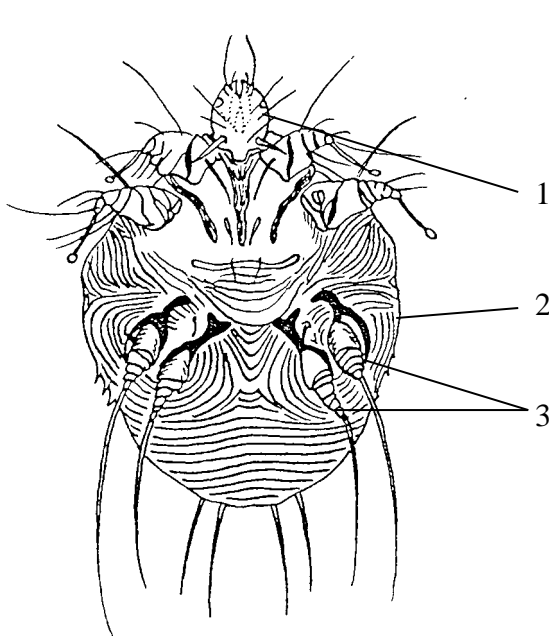


Рис. 78. Чесоточный зудень (саркоптес) (по А.И. Ятусевичу):

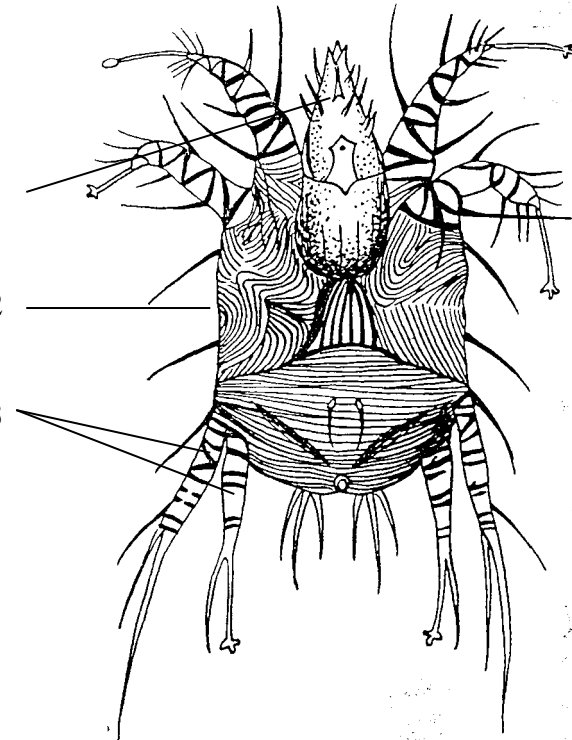


Рис. 79. Накожник (псороптес) (по А.И. Ятусевичу):

1 – ротовой аппарат (хелицеры и педипальпы); 2 – несегментированное тело клеща; 3 – ходильные ноги.

У примитивных представителей отряда передняя часть головогруди слитная и образует отдел — *протеросому*, состоящую из акрона и четырех сегментов. Три задних сегмента головогруди свободны и вместе с шестью брюшными сегментами и тельсоном образуют второй отдел тела — *гистеросому*. На протеросоме находятся клешневидные хелицеры, жгутовидные педипальпы и две пары ходильных ног. На гистеросоме расположены две *задние* пары ходильных ног и брюшные придатки (рис. 78 и 79).

Рудименты брюшных ножек на 5—7-м сегментах образуют половые крышки, между которыми располагается половой конус с половым отверстием. Под половыми крышками расположены три пары коксальных органов в виде тонкостенных мешочков. Примитивные акариформные клещи обладают кожным дыханием. У эволюционно продвинутых форм тело слитное, имеются трахеи, причем на разных сегментах в разных семействах. Имеются один срединный и две пары боковых глаз. Оплодотворение сперматофорное. Развитие с анаморфозом. Из оплодотворенного яйца выходит личинка. Личинка превращается в нимфу, которая, трижды линяя,

становится взрослым клещом. Соответственно различают три нимфальных возраста: протонимфу, дейтонимфу и тритонимфу. При превращении личинки в протонимфу появляются ноги четвертой пары, еще не вполне развитые и почти лишенные щетинок.

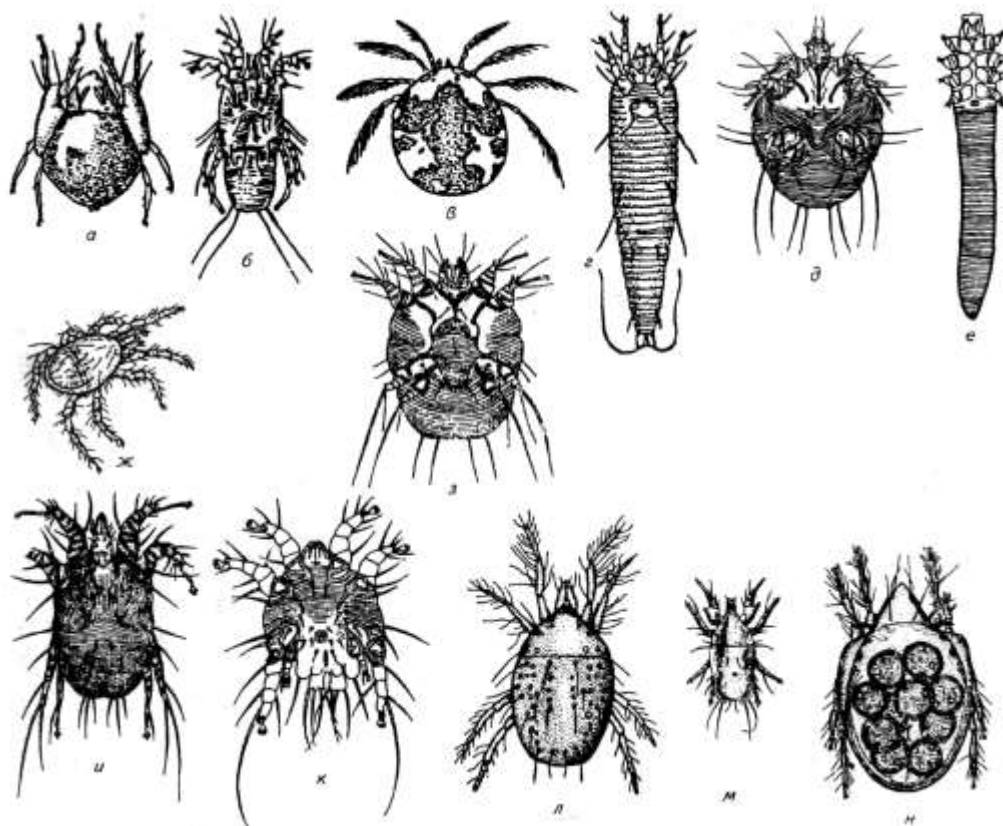


Рис. 80. Представители акариформных клещей (по Е.И. Лукину):

а - панцирный клещ *Galumna mucronata*; б - перьевой клещ *Analgopsis passerinus*; в - водяной клещ *Hydrarachna geographica*; г - четырехногий клещ *Egiophyes*; д - чесоточный зудень *Sarcoptes scabiei*; е - демодекс *Demodex felliculorum*; ж - трупный клещ *Poecilochirus necrophori*; з - чесоточный зудень *Sarcoptes suis*; и - накожник *Psoroptes cuniculi*; к - клещ кожеед *Chorioptes caprae*; л - обыкновенный паутинный клещ *Tetranychus urticae*; м - мучной клещ *Acarus siro*; н - панцирный (орибатидный) *Galumna mucronata* (Oribatidae) клещ, внутри которого находятся цистицеркоиды ленточного червя мониезии.

К акариформным клещам относится несколько десятков семейств, ведущих разнообразный образ жизни. Рассмотрим некоторые из них.

Семейство панцирных клещей — орибатид (Oribatidae) — обитатели почвы, питающиеся разлагающимися органическими остатками и участвующие в почвообразовании. Орибатиды встречаются во всех ландшафтных зонах. Особенно они многочисленны в лесной подстилке, где их численность достигает нескольких десятков тысяч экземпляров на 1 дм<sup>3</sup> почвы. Кроме полезной роли орибатид как почвообразователей, некоторые виды являются промежуточными хозяевами гельминтов, например мониезии (*Moniezia*) — паразита крупного рогатого скота.

Семейство тироглифоидных клещей, или амбарных, наносит существенный вред зерну, муке и другим пищевым продуктам. К ним относятся

клещи: мучной, сырнй, луковый и винный. В природе тироглифоидные клещи обитают в почве, грибах, гниющих веществах, в гнездах птиц, норах млекопитающих. Неблагоприятные условия тироглифоидные клещи переживают на фазе покоящейся нимфы, покрытой плотным хитином (гипопуса). Гипопусы выдерживают высыхание, вымораживание. Попадая в благоприятные условия, гипопусы переходят в активное состояние и дают начало новой колонии клещей.

Особые надсемейства представляют паразитические клещи: перьевые клещи птиц, волосяные клещи млекопитающих и чесоточные. Чесоточные клещи, или зудни, паразитируют на млекопитающих и человеке. У человека чесотку вызывает чесоточный зудень. Самки зудня (длиной 0,3 мм) питаются кожей, где прогрызают извитые ходы длиной до 15 мм. Яйца они откладывают в ходах. Из яиц выходят личинки, которые несколько раз линяют. Взрослые клещи ночью выползают на поверхность кожи для размножения. Оплодотворенные самки снова вгрызаются в кожу. В коже человека паразитирует чесоточный зудень (*Sarcoptes scabiei*), в сальных железах — угревая железница (*Demodex folliculorum*), у собак — *Demodex canis*, у крупного рогатого скота — *Demodex bovis*. На поверхности кожи у кроликов паразитируют клещи накожники (*Psoroptes cuniculi*). Заражение чесоткой происходит через прикосновение к коже больного или через общее полотенце. Лечат чесотку путем втирания серных мазей, обработкой кожи растворами специальных химических препаратов. Человека могут заражать и другие виды зудней, паразитирующих на собаках, овцах, свиньях, лошадях.

Некоторые группы клещей растительноядные. Это семейства паутиных клещей. Среди них много вредителей культурных растений. Например, злаковый клещ — вредитель зерновых культур, паутиный клещ — вредитель плодовых деревьев. Много клещей обитает в почве (краснотелки), в пресных водах.

#### **10.4. Подтип Трахейнодышащие (Tracheata)**

В этот подтип входят наземные и вторично водные членистоногие, у которых газообмен осуществляется с помощью трахей. Подтип объединяет два надкласса: многоножки и насекомые.

##### **10.4.1. Надкласс Многоножки (Myriapoda)**

Многоножки — это наземные, довольно крупные членистоногие, имеющие вытянутую червеобразную форму тела, которое разделено на голову и сегментированное туловище. Число туловищных сегментов варьирует в широких пределах и каждый сегмент несет по одной — две пары ножек, последний (анальный) сегмент лишен ног. На голове находится пара нитевидных антенн, или усиков, и группа простых глазков, хотя у некоторых глаза совсем отсутствуют. Также на голове расположены и ротовые конечности: верхние челюсти — мандибулы, или жвалы, и нижние челюсти — максиллы; нижние челюсти могут быть снабжены щупальцами. Тело

покрыто хитиновой кутикулой, выделяемой гиподермальным эпителием. Эпителий богат железами, секрет которых имеет защитное значение. Известно более 15 тыс. видов многоножек (рис. 81).

Пищеварительная система начинается ртом, расположенным на брюшной стороне головы и открывающимся в пищевод (передний отдел кишки). В ротовую полость открываются протоки 1–3 пар слюнных желез. От передней кишки отходит широкая длинная средняя, где пища переваривается и всасывается. Затем следует задняя кишка.

На границе средней и задней кишки в кишечник открываются 1-2 пары мальпигиевых сосудов, являющимися органами выделения. Продуктом выделения является мочевая кислота. В выделении участвует и жировое тело, которое в основном служит для накопления основных питательных веществ.

Нервная система состоит из надглоточного и подглоточного узлов (головного мозга), окологлоточных коннектив и брюшной нервной цепочки. Органы чувств развиты слабо. Функцию органов осязания и обоняния выполняют усики.

Органы дыхания – трахеи - начинаются парными дыхальцами, или стигмами, расположенными у основания ног или по бокам туловищных сегментов.

Кровеносная система незамкнутая. Центральный орган - сердце в виде спинного сосуда тянется по всей длине тела и разделено на камеры, число которых соответствует числу туловищных сегментов. Каждая камера имеет по два отверстия – остии. Сердце продолжается в головную аорту. Сосуды, отходящие от сердца, разветвляются и кровь выливается в лакуны миксоцеля. Из лакун кровь собирается в брюшной сосуд и поступает в окологлазничную вену, а затем снова в сердце через остии.

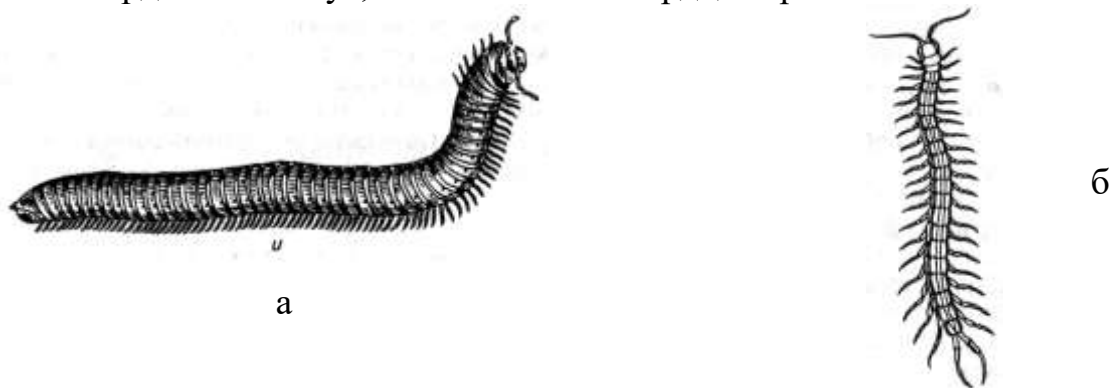


Рис. 81. Многоножки (про Б.А. Кузнецову):  
а — кивсяк *Julus memorensis*; б — сколопендра *Scolopendra inermipes*

Половая система. Многоножки раздельнополые. Половые железы непарные и сливаются в непарное образование, от которого отходит семяпровод или яйцевод. Направляясь вперед, они раздваиваются и открываются наружу непарным половым отверстием, расположенными на втором или четвертом туловищном сегменте, у кивсяков половые отверстия парные, открываются на третьем грудном сегменте.

Оплодотворение сперматофорное. Самцы подвешивают сперматофоры на выделяемую ими паутину, а самки подбирают их. При копуляции самец



переносит сперматофоры в половые отверстия самки при помощи конечностей.

Развитие бывает прямое (сколопендра), или с анаморфозом (кивсяк) когда появляется личинка с неполным числом туловищных сегментов, которые в последствии восполняются при ряде линек.

Надкласс многоножки включает классы: Губоногие, Двупарноногие, Пауропода и Симфилла. В данном учебнике подробнее представлены класс Губоногие и класс Двупарноногие.

### Класс Губоногие (Chilopoda)

Губоногие многоножки — активные хищники, питающиеся самыми разнообразными беспозвоночными, а иногда самые крупные и активные из них, нападают даже на мелких позвоночных. Как и представители других многоножек, губоногие ведут в основном скрытый образ жизни, проводя большую часть времени в почве, под камнями, бревнами, в лесной подстилке, в трещинах скал и в других укрытиях, выходя на поверхность почвы только по ночам. У губоногих тело заметно сплющено в спинно-брюшном направлении; сегментация их туловища более или менее однородная. На переднем крае головы находятся усики (1 пара); по бокам головы располагаются глазки, которые образуют иногда значительные скопления, напоминающие сложный фасеточный глаз (у мухоловок), а иногда — у постоянно обитающих в почве форм (у геофилов) — глаза отсутствуют. Ротовые части представлены 3 парами челюстей. Своеобразным признаком, характеризующим весь класс, является то, что первая пара туловищных ног преобразована в хватательные, заканчивающиеся серповидными когтями ногочелюсти, с помощью которых эти многоножки схватывают и удерживают добычу. В основании вершинного членика ногочелюстей находится ядовитая железа, проток которой открывается близ вершины когтя. Попадающий в тело жертвы через ранку, наносимую когтями ногочелюстей, яд позволяет губоногим быстрее убивать свою добычу. Кроме того, ногочелюсти служат этим многоножкам и для защиты от врагов: большие сколопендры теплых стран ядовиты даже для крупных млекопитающих и человека. Остальные пары ног ходильные. Они располагаются на всех члениках тела, кроме двух последних. Ноги последней пары длиннее остальных, направлены назад и носят название волочащихся ног или анальных ножек, которые служат главным образом для осязания. Половое отверстие у обоих полов находится на заднем конце тела. У самцов с половым отверстием связан выпячивающийся отросток, с помощью которого они в период размножения могут плести паутину. К классу губоногих относятся: отряд Костянки и отряд Сколопендровые.

Представители **отряда Костянки (Lithobiomorpha)** по внешнему виду несколько напоминают сколопендр, но имеют более длинные ноги, которых у представителей этого отряда 15 пар. Большинство костянок — обитатели лесной подстилки или остатков луговых или степных травянистых растений, накапливающихся на поверхности почвы. Глубоко в почву костянки не

зарываются, их тело сплющено в спинно-брюшном направлении, как и у всех членистоногих, забирающихся под лежащие на поверхности почвы укрытия (слежавшиеся листья, бревна, камни и т. п.). Большинство имеет рыжеватую или коричневатую окраску верхней поверхности тела. По бокам головы у них расположены глаза, каждый из которых представляет скопление нескольких десятков (обычно около 40) простых выпуклых глазков. Усики длинные, многочлениковые. Костянки быстро бегают, и, если их дном извлечь на поверхность, они стремятся скорее забраться в какую-нибудь щель. По ночам в поисках добычи выходят на поверхность почвы. Пищей им служат различные мелкие насекомые. Свою добычу костянки, как и другие губоногие, убивают ядом железок, находящихся в ногочелюстях. Но коготки их ногочелюстей настолько слабы, что не могут проколоть кожу человека, и потому для него костянки неопасны.

Представители **отряда Сколопендровые (Scolopendromorpha)** — самые крупные губоногие многоножки, обитающие преимущественно в тропиках и субтропиках; лишь немногие виды проникают в более холодные зоны. Большинство сколопендровых обитает под камнями, под бревнами, в трещинах скал и в других подобных укрытиях, где в сухое время дня воздух насыщен водяным паром. Благодаря этому тело сильно сплющено в спинно-брюшном направлении. Выходят сколопендры из укрытий почти, исключительно по ночам, охотясь на различных беспозвоночных, хотя известны и случаи нападения крупных сколопендр на птиц, ящериц и жаб. Тело сколопендры состоит из 21—23 члеников, сходных по величине, отличающихся наличием или отсутствием дыхалец, которые есть не на всех сегментах. Спинная поверхность кожистая и нередко имеет иную окраску (обычно темнее, но у видов, живущих в песчаных местах, иногда и светлее), чем брюшная. Ноги у сколопендры приспособлены не только для быстрой ходьбы и даже бега (бегая, сколопендра опирается на концы коготков ног и змееобразно изгибает тело), но и для цепкого схватывания добычи. Задняя пара ног — волочащиеся ноги; у сколопендровых они крючковидно загнуты и участвуют при захвате крупной добычи.

### **Класс Двупарноногие (Diplopoda)**

Двупарноногие многоножки имеют продолговатое тело, сегменты которого слиты попарно, кроме первых трех. Каждый двойной сегмент включает по две пары конечностей, передвигаются медленно. Размеры тела от нескольких мм до 10-20 см, число туловищных сегментов от 30 до 75. На голове располагается пара коротких усиков или сяжков и две пары довольно слабых челюстей. Усики находятся в лобных ямках, а над ними и за ними размещаются кучками или рядами теменные глазки, которые бывают не всегда.

Тело двупарноногих покрыто плотным, содержащим известь панцирем, который предохраняет животных от высыхания и защищает от врагов. Тем не менее они очень чувствительны к высыханию и держатся под опавшей листвой, в почве, под камнями и бревнами. Дыхательные отверстия

расположены пучками у основания ног, а рядом с ними помещаются другого рода отверстия, из которых происходит выделение едкой жидкости, которая служит животному для защиты. Питаются растительными веществами, хотя могут употреблять иногда и животную пищу.

Представители **отряда Кивсяков (Juliformia)** распространены по всей земле. В Европе обитает серый кивсяк, в дубравах и лесопосадках он усиленно разрушает опавшие листья и наряду с дождевыми червями повышает плодородие почвы. Тело его очень плотное, цилиндрическое а ножки тонкие и короткие, напоминающие скорее щетинки. Когда кивсяк начинает двигаться, ножки приводятся в движение постепенно, начиная с передних члеников к задним. Проходит как бы волна от переднего конца тела. Потрясенный кивсяк тут же сворачивается в кольцо и выделяет особыми пахучими железами вещество, запах которого напоминает цианистый калий. Железы расположены в каждом членике тела и открываются по бокам, поэтому запах от кивсяка довольно сильный, он служит для отпугивания врагов. В лесах Северного Кавказа даже человеческое обоняние позволяет за десятки метров обнаружить по неприятному специфическому запаху белого кивсяка. У некоторых тропических видов в выделениях желез обнаружена синильная кислота.

Питаются кивсяки опавшими листьями, предпочитая самые жесткие, богатые известью, которая необходима животным для укрепления панциря. К этому отряду относится и песчаный кивсяк — черный с двумя яркими оранжевыми полосами. Он редко покидает почву и может подгрызать корни растений. В целом кивсяки очень полезные животные, они играют важную роль в разложении органических остатков.

В европейской части встречается также обыкновенный многосвяз — небольшое слепое существо до 28 мм длиной, буровато-желтого цвета с плоским телом и выдающимися по бокам краями спинных щитков. Как и кивсяки, многосвяз имеет железы, выделяющие пахучее вещество. Многосвязы не ядовиты, но отчетливо пахнут миндалем, что является признаком наличия синильной кислоты. Питаются гниющими растительными остатками, иногда поедают корешки молодых всходов.

Двупарноногие многоножки известны в ископаемом состоянии с конца силурийского периода (более 400 миллионов лет назад), что свидетельствует об их глубокой древности.

#### **10.4.2. Надкласс Насекомые (Insecta)**

Надкласс насекомые включает два класса: Скрыточелюстные (Entognatha) и Открыточелюстные (Ectognatha).

Насекомые являются самыми многочисленными не только среди членистоногих, но и среди всех животных вообще. Их насчитывают не менее полутора миллионов видов, на долю которых приходится 70% от общего числа видов животных. Насекомые освоили практически все среды жизни благодаря высокоразвитым адаптациям, особенно разнообразны они в тропиках. Широкое распространение стало возможным благодаря развитию

крыльев и способности к полету, обеспечивающих быстрое и дальнее расселение, возможность нахождения пищи, мест для размножения и развития потомства.

Тело насекомых состоит из трех четко различимых отделов: головы, груди и брюшка, соединенных между собой подвижно (рис. 82). *Голова* состоит из акрона и слившихся 4-6 сегментов, окруженных общей хитиновой капсулой. К груди она прикрепляется посредством эластичной мягкой кожицы, так что свободно может двигаться во все стороны. Однако иногда подвижность ее бывает ограничена, если вся голова помещается во впадине средней части тела или если она прикрыта сверху твердым щитком. На голове располагается ротовое отверстие, глаза и четыре пары придатков. Первая пара – усики, или сяжки; они снабжены многочисленными рецепторами, воспринимающими различные раздражения. Главным образом – это органы обоняния и осязания, они очень разнообразны по длине, числу и форме члеников. Вторая пара придатков – верхние челюсти – мандибулы, третья пара – нижние челюсти – максиллы и четвертая пара срослись в нижнюю губу.

*Строение ротового аппарата* непосредственно зависит от характера пищи (рис. 83), способа ее потребления и может быть весьма разнообразным. Различают грызущий, грызуще–лижущий, или лакающий, лижущий, колюще–сосущий и сосущий ротовые аппараты; однако все это многообразие – результат изменения одного исходного типа – грызущего.

В состав *грызущего* ротового аппарата входят: верхняя губа, представляющая собой непарную складку, прикрывающую ротовую полость сверху. За нею расположена пара верхних челюстей – жвал, или мандибул. Мандибулы представляют собой толстые крепкие пластинки с зубцами на внутренней поверхности. Они отделяют и измельчают кусочки пищи, поступающей в ротовую полость. Дно ротовой полости образует непарная пластинка – нижняя губа, состоящая из подподбородка, подбородка, нижнегубных щупиков, наружных и внутренних лопастей. По бокам рта расположены нижние челюсти, состоящие из основного членика, стволика, наружных и внутренних жевательных лопастей и нижнечелюстных щупиков. К ротовому аппарату относится также хитиновое выпячивание дна ротовой полости – гипофаринкс, или язык.

Наименьшее, по сравнению с грызущим ротовым аппаратом, изменение обнаруживает *грызуще-лижущий (лакающий)* ротовой аппарат многих перепончатокрылых (пчел, шмелей). Верхняя губа и жвалы имеют приблизительно такое же строение, как и в грызущем ротовом аппарате. Обе пары нижних челюстей заметно изменяются по сравнению с исходным типом, сохраняя полный набор частей, входящих в их состав. Они сильно вытягиваются в длину и в сложенном состоянии образуют широкий хоботок. Такая особенность в строении ротового аппарата пчел и шмелей объясняется способом их питания. Мандибулы служат для сбора и размалывания твердой цветочной пыльцы, а хоботок, образуемый максиллами, — для лакания нектара.

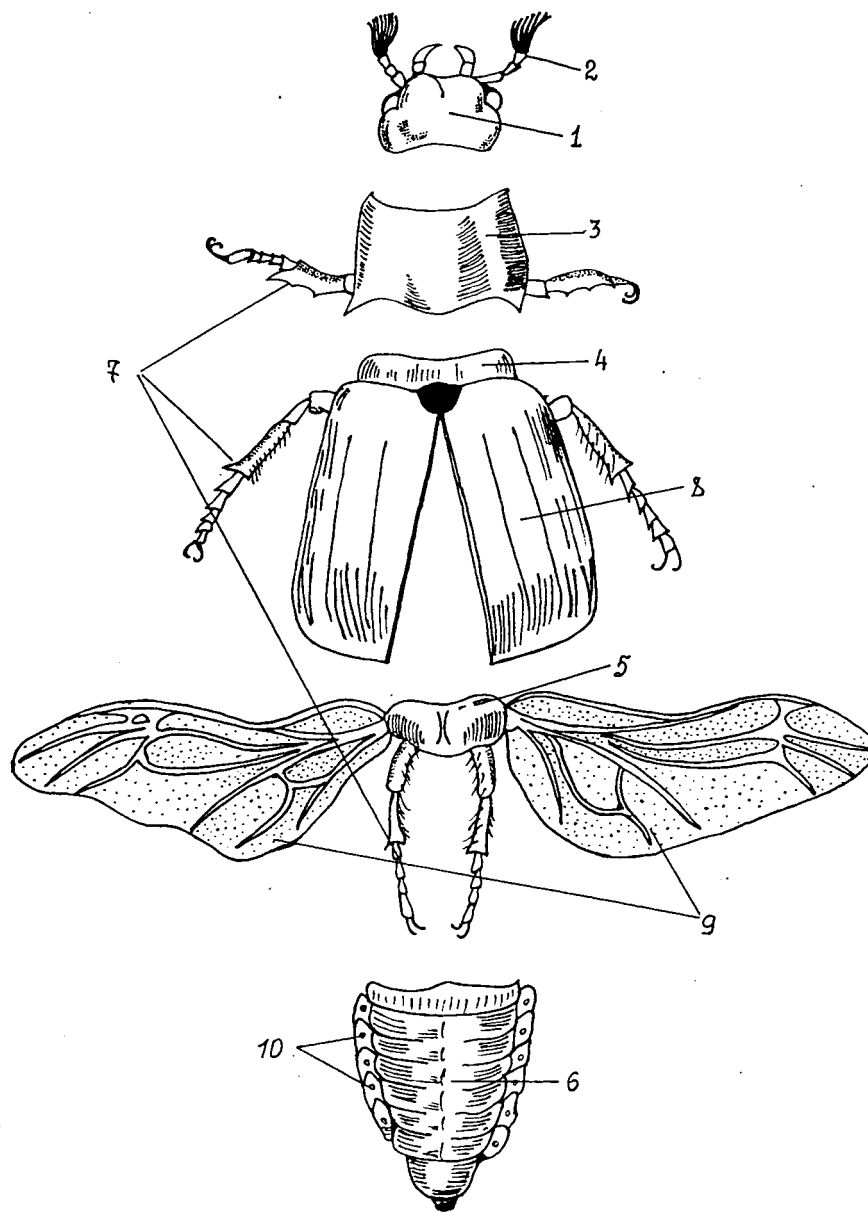


Рис. 82. Майский жук (внешнее строение) (по Б.А. Кузнецову):  
 1 – голова; 2 – усики; 3 – переднегрудь; 4 – среднегрудь; 5 – заднегрудь; 6 – брюшко;  
 7 – ходильные ноги; 8 – надкрылья (элитры); 9 – крылья; 10 – дыхальца

*Лижущий* ротовой аппарат мух относится к числу самых специализированных аппаратов насекомых. Главная часть аппарата — мясистая нижняя губа (хоботок), при помощи которой они слизывают жидкую пищу. Хоботок заканчивается двумя большими пластинчатыми выростами, которые снабжены сложноустроенным фильтрующим аппаратом. Мандибулы и первая пара нижних челюстей атрофированы, хотя челюстные щупики сохраняются. Верхняя губа и гипофаринкс, расположенные в желобообразном углублении на передней стенке нижней губы, в совокупности с ней образуют трубочку, в которую и поступает жидкая пища, слизанная и профильтрованная пластинчатыми выростами нижней губы. У хищных и кровососущих мух кроме лижущей губы имеются режущие челюсти.

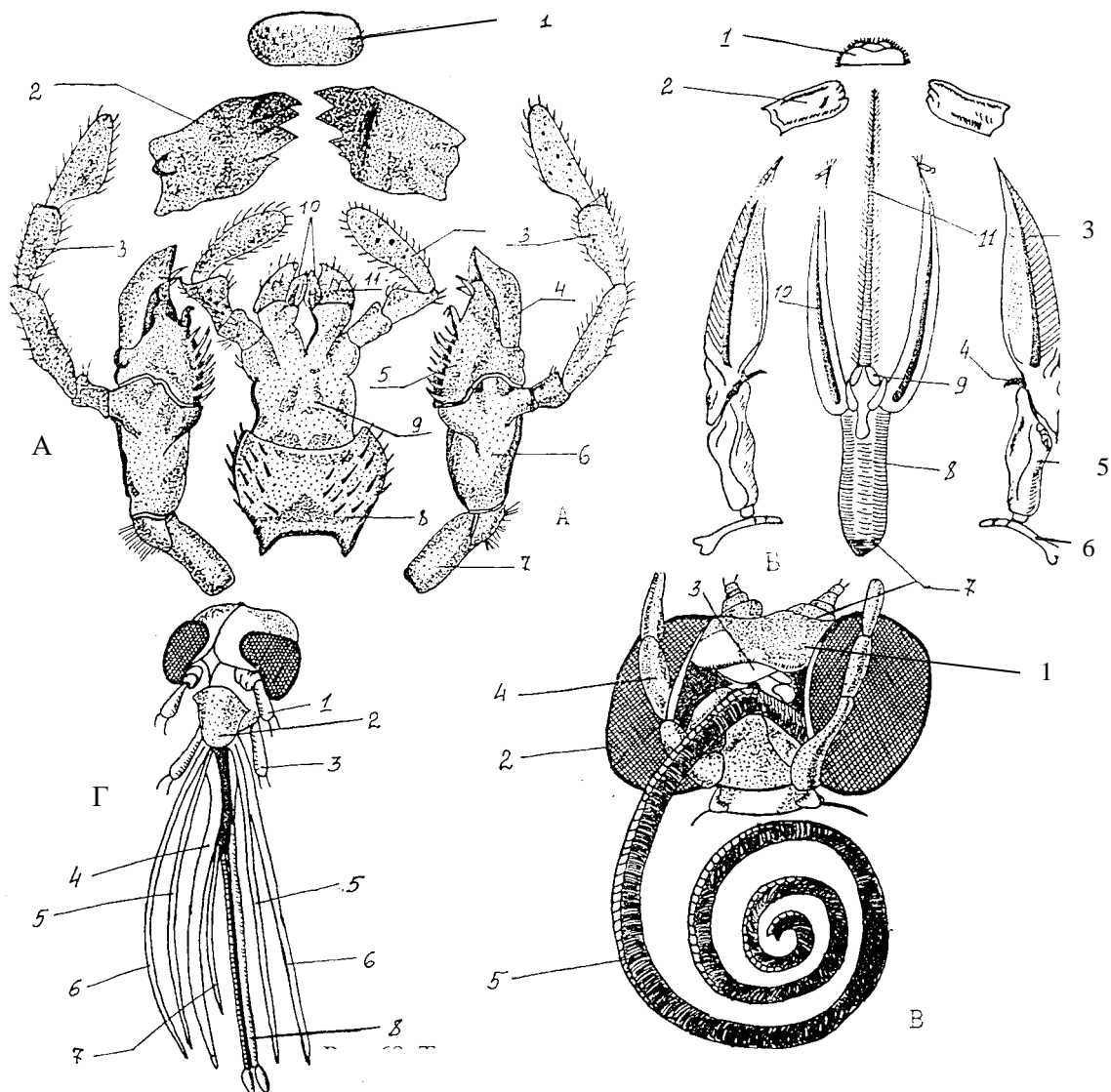
*Сосущие* ротовые органы встречаются у чешуекрылых и устроены в виде сосательного хоботка. Верхняя губа, мандибулы редуцировались, нижняя губа превратилась в органы обоняния. Максиллы (нижние челюсти) вытянуты в очень длинный желобок. Желобки обеих сторон плотно прикладываются друг к другу краями, образуя трубку. В покоящемся состоянии хоботок свернут на брюшной стороне в крутую спираль и спрятан под головой. В расправленном виде хоботок засовывается бабочкой внутрь цветков при высасывании нектара.

*Колюще-сосущий* ротовой аппарат характерен для насекомых, питающихся тканевыми соками растений и кровью животных. Он состоит из тех же ротовых частей, что и грызущий, но все они сильно вытянуты в длину и вместе образуют колющий хоботок. Например, у комара нижняя губа превратилась в длинную, узкую, желобообразную пластинку. Сверху она прикрыта вытянутой верхней губой, края которой смыкаются, образуя узкую трубку, служащую для всасывания крови. Мандибулы, максиллы и гипофаринкс преобразованы в тонкие колющие стилеты, легко проникающие через кожу позвоночных животных.

У клопов ротовой аппарат сходного типа. Колющую часть аппарата составляют верхние и нижние челюсти, а нижняя губа членистая с желобом, в который вкладываются, как в ножны, челюсти.

У всех насекомых *грудь* состоит из трех сегментов, которые называют переднегрудью, среднегрудью и заднегрудью, соответственно. Каждый сегмент прикрыт четырьмя кутикулярными пластинками, соединенными между собой более мягкой кутикулой: спинкой (тергит), грудиной (стернит) и двумя боковыми пластинками. Все три сегмента груди несут по одной паре конечностей, а второй и третий сегменты еще и по паре крыльев. Общий план строения конечности у насекомых схож, но у разных форм имеются свои особенности, связанные с образом жизни этого вида. Членики конечности подвижно соединены между собой суставами, что позволяет животному совершать разнообразные движения с высокой амплитудой. Конечности насекомых состоят из пяти отделов: короткого тазика, которым нога сочленяется с туловищем, вертлуга, бедра, голени и членистой лапки, заканчивающейся одним или двумя коготками.

В зависимости от выполняемой функции, конечности насекомых бывают бегательные или ходильные, прыгательные, хватательные, плавательные, копательные, цепляющиеся, собирательные. Наиболее распространены бегательные конечности. Каждый тип конечностей характеризуется спецификой морфологических особенностей (рис. 84). У насекомых с прыгательными конечностями (кузнечики, блохи) бедро и голень задней пары сильно вытягиваются, у роющих насекомых (медведки) конечности, особенно передние, играющие главную роль при копании, укорачиваются и становятся массивными. Плавательные конечности (жук-плавунец) сплюснены в виде весла и снабжены густым рядом упругих гребных волосков, у хищных (богомолы) хватательные конечности имеют удлиненную голень, входящую зазубренным краем в желобок длинных бедер.

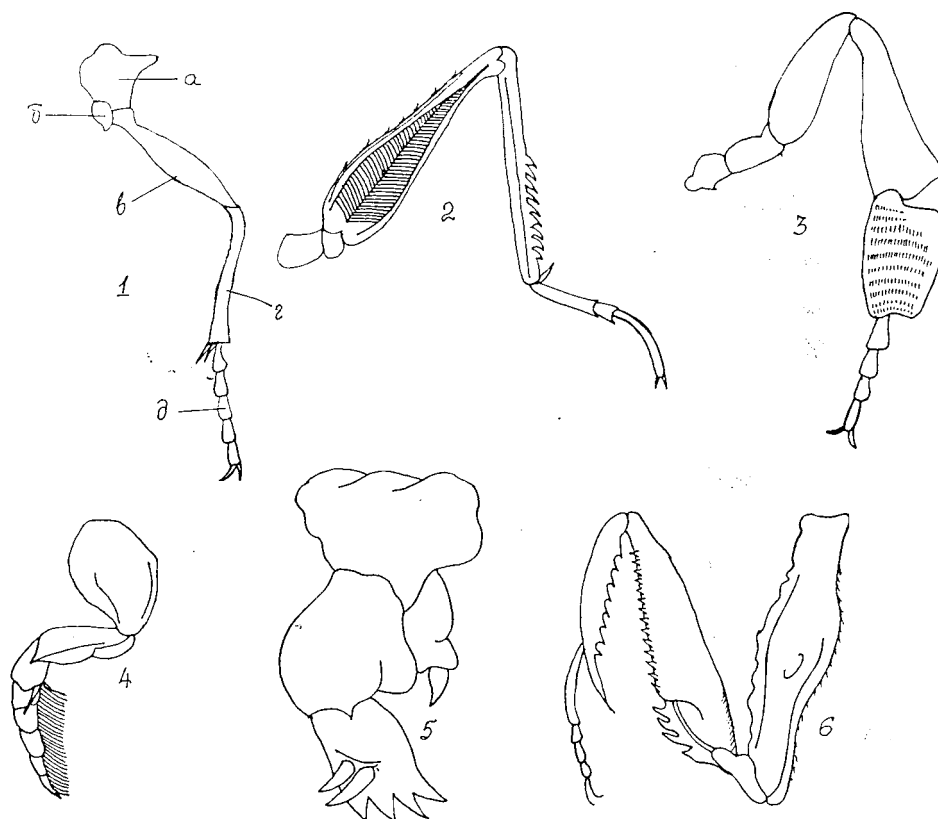


**Рис. 83.** Типы ротовых аппаратов насекомых (по Б.А. Кузнецову):  
 А - ротовой аппарат таракана: 1 – верхняя губа; 2 – верхние челюсти; 3 – нижне-челюстной щупик; 4 – наружная лопасть; 5 – внутренняя лопасть; 6 – стволик; 7 – основной членик; 8 – подподбородок нижней губы; 9 – подбородок; 10 – внутренние лопасти; 11 – наружные лопасти; Б - ротовой аппарат пчелы: 1 – верхняя губа; 2 – верхние челюсти; 3 – наружные и внутренние лопасти; 4 – нижнегубной щупик; 5 – стволик; 6 – основной членик; 7 – подподбородок; 8 – подбородок; 9 – наружные лопасти; 10 – нижнегубной щупик; 11 – язычок; В - ротовой аппарат бабочки: 1 – основание усика; 2 – глаз; 3 – верхняя губа; 4 – нижнегубной щупик; 5 – хоботок; Г - ротовой аппарат самки комара: 1 – основания усиков; 2 – лобный щиток; 3 – основание челюстного щупика; 4 – верхняя губа; 5 – нижние челюсти; 6 – верхние челюсти; 7 – подглоточник (гипофаринкс); 8 – нижняя губа

*Крылья насекомых* морфологически представляют собой выросты покровов тела, куда продолжаются нервные волокна и элементы трахейной системы, хорошо заметные на крыле в виде жилок. Это — совершенные органы полета. Обе пары крыльев чаще всего устроены по-разному: передняя

пара иногда пропитывается насквозь хитином и образуются надкрылья, непригодные для летания, но служащие для защиты второй пары крыльев и тела, в виде твердого панциря, а другая превращается в сетчатые крылья. Среди беспозвоночных животных только насекомые обладают крыльями, которые дали им большое преимущество в конкуренции с другими организмами. Функционируют они только у взрослых насекомых. При помощи полета они распространяются на значительные расстояния, в короткие сроки находят особь противоположного пола или благоприятные условия для развития потомства. Скорость полета и частота взмаха крыла неодинаковы у представителей разных групп. Наименьшая частота колебания крыльев у капустной белянки – 10 взмахов в секунду, у пчел – 190, у комнатной мухи – 330, у комара – до 1000; быстрее всех летают бабочки бражники – 53 км/ч, слепни – 50 км/ч, стрекозы – 16-40 км/ч.

Крылья полностью утрачены только паразитическими группами (вши, пухоеды, блохи). Среди непаразитических насекомых есть виды, у которых по разным причинам крылья недоразвиты, но это исключение из общего правила. Интересен пример, когда на небольших океанических островах, подверженных сильным ветрам, живут в основном нелетающие насекомые, так как полет для них неблагоприятен — ветер может унести летящее насекомое в море.



*Рис. 84.* Типы ходильных конечностей насекомых (по В.Ф. Натали):  
 1 – бегательная (таракана): а - тазик; б - вертлуг; в - бедро; г - голень; д – лапка;  
 2 – прыгательная (кузнечик); 3 – собирательная (пчелы); 4 – плавательная (жука-плавунца); 5 – роющая (медведки); 6 – хватательная (богомолы)



В случае исчезновения одной пары крыльев способность к полету может не только сохраняться, но и совершенствоваться. Мухи, например, имеют только одну (среднегрудную) пару крыльев, однако прекрасно летают.

Жуки летают при помощи только одной (заднегрудной) пары крыльев. Их передние (среднегрудные) крылья превратились в жесткие утолщенные надкрылья, служащие для защиты брюшка и перепончатых задних крыльев, которые в спокойном состоянии прячутся под надкрыльями. Поэтому научное название отряда жуков — «жесткокрылые». Когда жук летит, тяговая сила создается в результате вибрации задних крыльев, передние крылья обычно отводятся в стороны и приобретают функцию несущих плоскостей (по аналогии с крыльями самолета).

Характерная особенность крыльев — наличие укрепляющего их каркаса из нитевидных утолщений — жилок, образующих на крыле сеть. Очень много продольных и поперечных жилок на крыле у стрекоз. Значительно меньше жилок на крыльях двукрылых и перепончатокрылых.

*Брюшко* насекомых состоит из 11 сегментов, соединенных между собой растяжимой кожей, поэтому оно может сильно растягиваться и увеличиваться. Форма брюшка может быть разнообразной. Конечности на брюшке отсутствуют, но у некоторых они сохраняются в виде придатков: грифельки, церки (термиты, тараканы), у самок может быть длинный яйцеклад (кузнечики, сверчки, наездники). У пчел, ос, муравьев яйцеклад превратился в орган защиты – жало. На сегментах брюшка находятся стигмы – дыхательные отверстия. В брюшке сосредоточены средняя и задняя кишка, жировое тело, выделительная система, половые органы, дыхательный аппарат.

Брюшко прикрепляется к грудному отделу либо неподвижно (жуки, кузнечики, клопы), либо, наоборот, при помощи тонкого стебелька – суженной части первого брюшного сегмента (осы, муравьи). Стебельчатое брюшко обеспечивает большую подвижность при размножении, откладке яиц и защите от врагов.

Тело насекомых покрыто хитинизированным покровом – кутикулой, которая является наружным скелетом (место прикрепления двигательных мышц) и обладает устойчивостью к механическим и химическим воздействиям. Кутикула состоит из трех слоев. Наружный – эпикутикула – содержит липоиды и воскоподобные вещества, которые защищают тело насекомого от высыхания, или наоборот, после дождя или в воде тело насекомых остается сухим, сохраняется способность к полету. Средний слой – экзокутикула – и внутренний – эндокутикула в основном состоят из хитина и белковых нитей. В покровах имеются многочисленные волоски и железы (восковые, пахучие, ядовитые).

Окраска насекомых очень разнообразна, она может быть покровительственной или предупреждающей.

К покровам тела изнутри прикрепляются мышцы, которые у насекомых развиты чрезвычайно хорошо и образованы поперечнополосатой мышечной

тканью. Общее количество мышечных пучков может достигать двух тысяч. Такое разнообразие мышц позволяет насекомым совершать очень сложные движения. Все части тела подвижны, особенно конечности и голова, мускулатура брюшка организована проще.

Особое значение для насекомого имеют крыловые мышцы, обеспечивающие машущие движения крыла в полете. Функциональной особенностью крыловых мышц является то, что на каждый нервный импульс их волокна реагируют серией сокращений, что позволяет животному совершать очень большое число взмахов крыла.

*Полость тела* у насекомых смешанная – гемоцель (миксоцель) – результат слияния целома с остатками первичной полости.

Пищеварительная система хорошо развита и состоит из передней, средней и задней кишки (рис. 85). Передний отдел начинается ротовым отверстием, ведущим в ротовую полость, которая окружена частями ротового аппарата. В нее впадают протоки слюнных желез, которых может быть от одной до трех пар. У гусениц бабочек слюнные железы видоизменены, они выделяют жидкость, которая на воздухе быстро затвердевает, превращаясь в прочную шелковину, используемую в образовании кокона; у пчел секрет слюнных желез образует маточное молочко или, соединяясь с нектаром, превращает его в мед.

Ротовая полость ведет в мускулистую глотку. Глотка продолжается в более узкий и длинный пищевод, который у многих видов, особенно питающихся жидкой пищей (например, пчел), внизу образует расширение – зоб. В нем пища задерживается, перемешивается и подвергается воздействию пищеварительных ферментов. За зобом следует жевательный желудок, мускулистая стенка которого образует твердые выросты, перетирающие грубо измельченную ротовыми частями пищу в гомогенную кашу. Вся передняя кишка имеет эктодермальное происхождение и выстлана изнутри кутикулой.

Средняя кишка имеет энтодермальное происхождение и выстлана не кутикулой, а железистым эпителием с очень высокими клетками. В этом отделе кишечника пища расщепляется ферментами и происходит всасывание питательных веществ. Для увеличения функциональной поверхности в начале средней кишки имеется несколько слепых выпячиваний – пилорические придатки. Кроме того, стенки средней кишки образуют многочисленные складки, или крипты. В глубине их имеются скопления мелких клеток, которые замещают погибающие эпителиальные клетки этого отдела кишечника. Обычно эпителием средней кишки выделяется вокруг пищевой массы непрерывная тонкая оболочка, так называемая перитрофическая мембрана.

Непереваренные остатки пищи поступают в заднюю кишку, заканчивающуюся анальным отверстием. Задняя кишка дифференцируется на переднюю часть – тонкую кишку, затем идет более широкая толстая кишка и заканчивается задний отдел пищеварительного тракта прямой кишкой. В задней кишке происходит всасывание питательных веществ. Кроме того, она служит местом извлечения из непереваренных остатков воды

и нужных организму солей. Задняя кишка, как и передняя, имеет эктодермальное происхождение и также выстлана кутикулой, которая образует складки и покрыта мелкими волосками.

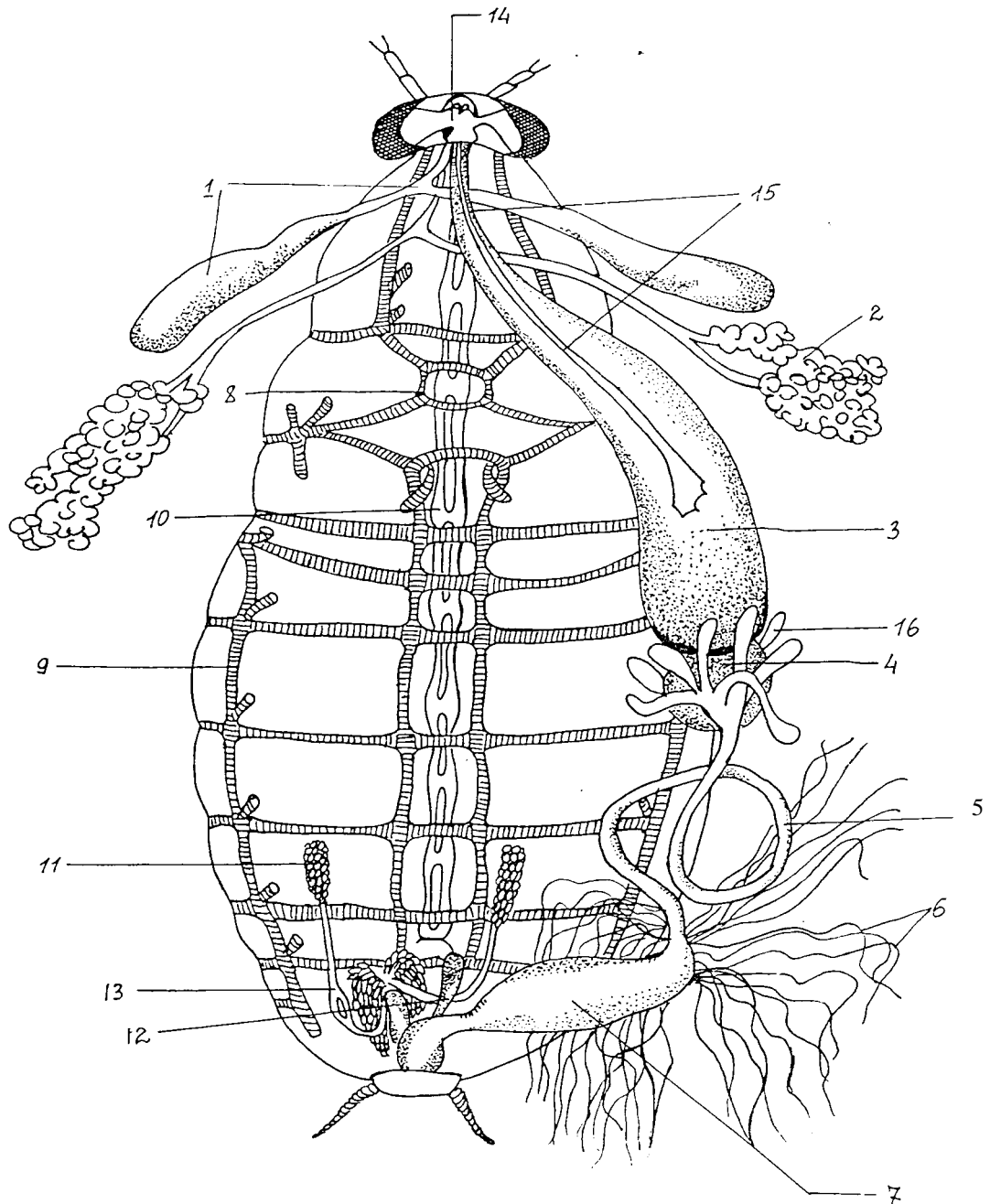
Пища у насекомых может быть самой разнообразной, но обычно имеет место определенная специализация. Различные насекомые потребляют жидкую и грубую пищу растительного и животного происхождения, пища может быть свежей или гниющей. На границе между средней и задней кишкой у насекомых имеются многочисленные *мальпигиевы сосуды*, которые являются органами выделения. Количество сосудов у разных видов варьирует от 2 до 200 (у черного таракана - 80-100) у взрослых особей, у личинок - меньше.

Каждый сосуд имеет вид тонкой трубочки, свободный конец которой оканчивается слепо, а другой впадает в полость кишечника.

Из гемолимфы продукты обмена всасываются стенками мальпигиевых сосудов и переводятся в нерастворимую форму - кристаллы мочевой кислоты, которые поступают в полость сосудов и постепенно перемещаются в полость задней кишки. Затем освободившаяся вода всасывается обратно в гемолимфу через стенки сосудов или (большой частью) посредством ректальных желез, а обезвоженные продукты выделения выводятся наружу через анальное отверстие вместе с фекалиями. Такая организация выделительных структур очень выгодна для насекомых, поскольку выводит из организма практически все сухие вещества, что существенно снижает потерю воды и позволяет им обитать в очень жарком климате в условиях дефицита воды. Однако у видов, не испытывающих недостатка влаги (например, тлей), обратная реабсорбция воды из выделяемых продуктов не происходит и экскременты часто становятся жидкими. Кроме мальпигиевых сосудов выделительную функцию выполняют перикардиальные клетки, нефроциты, жировое тело. Перикардиальные клетки рассеяны по боковым стенкам перикардия, их основной функцией является поглощение из гемолимфы токсичных веществ.

Таким же образом функционируют и другие выделительные клетки - нефроциты, которые располагаются группами у основания передней пары ног и на голове вблизи нижней губы. Жировое тело выполняет несколько функций. Прежде всего в нем запасаются питательные вещества, что позволяет животному длительное время обходиться без пищи. Кроме того, в клетках жирового тела накапливаются продукты обмена (мочевая кислота), причем, попав в жировые клетки, эти вещества остаются в них навсегда и не выводятся из организма (тараканы, перепончатокрылые).

Накопление мочевой кислоты имеет большое значение для насекомых, у которых мальпигиевы сосуды выполняют специальные функции, например, секрецию шелковой нити. Тогда запасы мочевой кислоты в жировом теле становятся доступными, в частности, в процессе метаморфоза, и используются как источник азота. У таких насекомых экскреторную функцию частично выполняют лабиальные железы (головные трубчатые железы).



*Рис. 85.* Внутреннее строение таракана (по Б.А. Кузнецову):

1 – резервуар и проток слюнной железы; 2 – слюнная железа; 3 – зуб; 4 – жевательный желудок; 5 – средняя кишка; 6 – мальпигиевы сосуды; 7 – задняя кишка; 8 и 9 – трахейная система; 10 – брюшная нервная цепочка; 11 – семенники; 12 – придаточные половые железы; 13 – семяпровод; 14 – головной мозг; 15 – симпатическая нервная система; 16 – пилорические отростки

Дыхательная система у насекомых представлена системой разветвленных трубочек – трахей, доставляющих атмосферный кислород ко всем органам и тканям. По бокам двух задних сегментов груди и сегментов брюшка имеется до десяти пар отверстий - стигм, по которым поступает наружный воздух. Трахеи пронизывают все тело насекомого, причем концевые ветви могут даже проникать внутрь отдельных клеток. Самые

тонкие ответвления трахей – трахеолы - имеют диаметр не более 1 мкм. Трахеолы разветвляются между клетками и оплетают их, являясь функциональной частью системы, обеспечивающей диффузию кислорода в клетки тела. В некоторых участках крупные трахейные стволы расширяются и образуют воздушные мешки. В результате сокращения мышц тела при полете мешки могут сжиматься и расправляться, регулируя поступление и выход воздуха, делая дыхание более активным. Кроме того, воздушные мешки, наполняясь воздухом, уменьшают удельную массу тела, облегчая полет. Трубочки (трахеи), имеющие эктодермальное происхождение, развиваются в ходе онтогенеза из глубоких впячиваний стенки тела. Открывание и закрывание дыхалец регулируется специальным замыкательным аппаратом. Вентиляции трахей способствует сокращение брюшка. У водных насекомых (личинок и взрослых особей) также трахейная дыхательная система. Однако эти насекомые приобрели специальные приспособления, препятствующие проникновению воды в трахеи и облегчающие поступление кислорода из воды – трахейные жабры. Мелкие насекомые поглощают кислород всей поверхностью тела, некоторые периодически поднимаются на поверхность воды для запасаания воздуха, который захватывается волосками конечностей.

Кровеносная система насекомых (рис. 86), как и у всех членистоногих, незамкнутая. Сердце, расположенное на спинной стороне под слоем мышц в полости перикардального синуса, имеет вид длинной трубки, задний конец которой слепо замкнут. Передний конец трубки продолжается в аорту, куда поступает гемолимфа после сокращения сердца. Сердце состоит из нескольких камер, разделенных клапанами, которые пропускают кровь лишь в одном направлении. Когда сердце расширяется, в него поступает гемолимфа через небольшие боковые отверстия, которые тоже снабжены клапанами, не допускающими обратного оттока крови. Частота сердечных сокращений зависит от функциональной нагрузки; например, сердце бабочки бражника в покое сокращается 60 раз, а в полете - до 150 раз в минуту.

Строение кровеносной системы упрощено вследствие развития трахейной системы. Кровь почти не принимает участия в обмене газов, ее роль ограничивается переносом питательных веществ, продуктов обмена, гормонов и других соединений, а также поддержанием водно-солевого баланса организма и выполняет защитную функцию. Гемолимфа содержит мало дыхательного пигмента, поэтому чаще всего бесцветная или желтоватая. Однако из этого правила известны исключения. У многих крупных видов в гемолимфе растворен дыхательный пигмент гемоцианин - бесцветный белок, обратимо связывающий кислород (в этом случае он синееет) и тем самым повышающий его концентрацию в циркулирующей жидкости, а у водных личинок комаров-звонцов («мотыля») кровь красная благодаря присутствию гемоглобина.

Нервная система насекомых состоит из головного мозга и брюшной нервной цепочки. Головной мозг, или парный надглоточный узел, представлен тремя отделами: передним (протоцеребрум), иннервирующим сложные и простые глаза; средним (дейтоцеребрум), иннервирующим усики, и задним (тритоцеребрум), осуществляющим контроль над симпатической нервной системой. Кроме того, в переднем отделе имеются грибовидные тела, служащие высшим отделом головного мозга и центром условно рефлекторной деятельности. Наибольшего развития они достигают у общественных насекомых (пчел, муравьев и других).

От подглоточного ганглия отходит брюшная нервная цепочка, которая включает грудные и брюшные ганглии. Грудные, имеющие тенденцию к объединению в общий узел, осуществляют иннервацию крыльев и конечностей, а брюшные ганглии – сегментов брюшка и придатков (рис. 87).

Кроме соматической нервной системы, у насекомых хорошо развита вегетативная (симпатическая) нервная система. Она начинается от нервов, отходящих от головного мозга, и включает в себя собственные ганглии. Симпатическая нервная система управляет деятельностью внутренних органов. Во всех отделах нервной системы (головной мозг, подглоточный ганглий, брюшная нервная цепочка) имеются нейросекреторные клетки. Синтезируемый в них нейросекрет транспортируется по аксонам в особые образования – прилежащие и кардиальные тела, а затем поступает в гемолимфу.

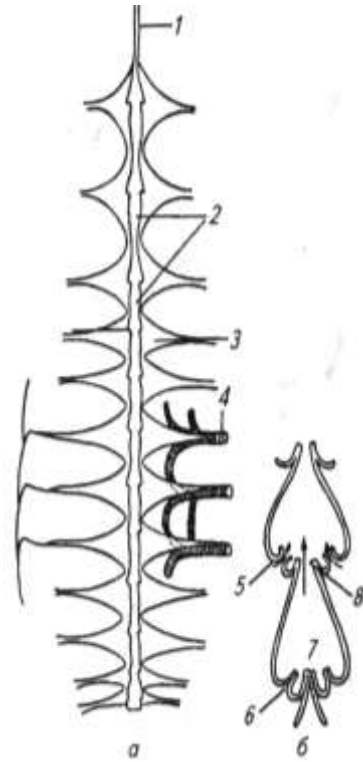


Рис. 86. Сердце таракана (а) и схема работы сердца насекомого (б) (по В.Ф. Натали):

1 – аорта; 2 – камеры сердца; 3 – крылоидные мышцы; 4 – трахея; 5 – остии камеры сердца открыты; 6 – остии камеры сердца закрыты; 7 – клапан между камерами закрыт; 8 – клапан между камерами открыт



Рис. 87. Нервная система пчелы (по Б.А. Кузнецову):

1 – надглоточный ганглий; 2 – ганглий I сегмента груди; 3 – объединенный ганглий II и III сегментов груди и I и II сегментов брюшка; 4 – ганглий III сегмента брюшка

Кардиальные и прилежащие тела располагаются над кишечником сразу же за головным мозгом. Они выполняют функции желез внутренней секреции.

Нейросекреты играют важную роль в гормональной системе насекомых: они регулируют деятельность всех остальных эндокринных органов, гормоны которых обеспечивают нормальное осуществление развития организма, течение обменных процессов и т.д.

Поведение многих насекомых очень сложное. В особенности это относится к общественным насекомым, обладающим сложными механизмами коммуникации, при которых информация передается от одной особи к другой. Пчелы, термиты, муравьи могут передавать полученную информацию посредством танцев, различных движений. Осы и пчелы после первого вылета запоминают место гнезда и ближайшие ориентиры. У многих насекомых наблюдается забота о потомстве, которая выражается в поиске мест для откладки яиц и развития будущих личинок, создании для личинок запасов пищи и укрытий. Муравьи и пчелы не только строят гнезда, но и постоянно поддерживают в них определенную температуру и влажность, вентилируют гнездо.

Органы чувств у насекомых многообразны и хорошо развиты. У них имеется множество различных воспринимающих клеток, рецепторов, или сенсилл. Некоторые рецепторные клетки рассеяны в ткани, другие собраны в группы и образуют органы чувств. У насекомых доказано существование слуха, рецепторы звука расположены под утонченными участками кутикулы. Звуковые волны вызывают вибрацию этих участков кутикулы, которая передается нервным окончаниям, и этот сигнал поступает в нервную систему. Некоторые бабочки воспринимают колебания до 175 Гц. Насекомые способны не только воспринимать, но и издавать звуки (прямокрылые, жуки, перепончатокрылые, бабочки). Стрекотание прямокрылых связано с развитием стрекочущих приспособлений, которые чаще всего связаны с крыльями. Например, у кузнечика эти органы находятся на передних крыльях. Некоторые жилки левого крыла становятся зазубренными и превращаются в так называемый смычок, которым кузнечик водит по правому крылу, где находится резонатор. Резонатор состоит из ограниченной высокой жилкой площадки на крыле – зеркальца. Движение зазубренного смычка по краю зеркальца приводит к вибрации растянутой на нем части поверхности крыла. У саранчовых смычок образован рядом мельчайших зубчиков на бедрах задних ног. При трении бедер о верхние крылья зубчики задевают за сильно выдающуюся у самца радиальную жилку крыла. Способность издавать звуки имеет важное значение для привлечения самцами самок.

Также развиты органы осязания, которые расположены в основном на усиках.

Вкусовые сенсиллы расположены на нижнегубных и нижнечелюстных щупиках. В состав каждой сенсиллы входит несколько рецепторных клеток,

каждая из которых реагирует на определенный вкусовой раздражитель: одна клетка реагирует на соли, другая – на сахаристые вещества, третья – на чистую воду и т.д.

На челюстных щупиках находятся органы обоняния, которые позволяют насекомому улавливать тончайшие запахи на больших расстояниях. Органы обоняния самцов чаще всего служат для разыскивания неоплодотворенных самок, которые выделяют в воздух мельчайшие количества специфических пахучих веществ (феромонов), остро воспринимаемых самцами только данного вида насекомых. У насекомых органы обоняния самцов обеспечивают встречу полов. Органы обоняния самок приспособлены в большинстве случаев для разыскивания той среды обитания, в которой развиваются личинки.

Глаза насекомых могут быть простыми и сложными. Простые глаза располагаются на передней части головы и воспринимают свет и темноту, но не могут различать предметы. Обычно их три, они расположены треугольником на передней части головы (на лбу); иногда их число редуцировано до двух или они вообще отсутствуют. По бокам головы находятся сложные или фасеточные глаза, образованные большим количеством отдельных глазков – омматидиев. Каждый омматидий окружен прозрачной кутикулой – роговицей, которая в совокупности с нижележащим хрустальным конусом составляет светопреломляющую линзу. Под линзой располагаются рецепторные клетки, их светочувствительные части совместно составляют светочувствительный элемент - раб дом. Друг от друга омматидии отделены прослойками из пигментных клеток. Каждый омматидий в составе сложного (фасеточного) глаза функционирует как отдельный глаз, воспринимая небольшую часть пространства. В результате получается мозаичное изображение всех окружающих предметов, находящихся в поле зрения насекомого. У некоторых насекомых, например у дневных бабочек, стрекоз, мух и др., глаза занимают большую часть поверхности головы. Такие насекомые одновременно видят предметы, расположенные перед ними, а также сбоку, сверху, снизу и частично сзади. У стрекоз в сложном глазу насчитывается до 28 тыс. фасеток. У насекомых, живущих в темноте, глаза не развиваются, что характерно, например, для обитателей глубоких пещер.

Глаза насекомых не способны настраиваться на разноудаленные предметы, поскольку у них отсутствует система аккомодации, поэтому зрение многих насекомых относительно нечеткое.

Насекомые различают цвета, форму предмета. Например, пчелы и муравьи воспринимают ультрафиолетовые лучи, большинство насекомых различают красный цвет. Насекомые лучше видят движущиеся предметы, чем неподвижные.

Половая система у насекомых всегда раздельнополая. У многих видов выражен половой диморфизм, проявляющийся в неодинаковых размерах тела, крыльев, каких-либо придатков (например, длинные усики самцов жука-дровосека или жвалы самца жука-оленья). У некоторых видов самцы и самки отличаются по окраске.

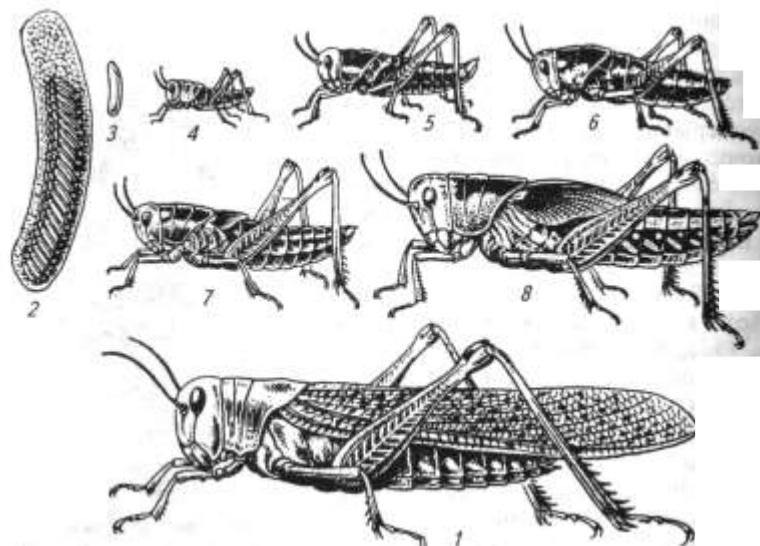


Половая система расположена в брюшке. Женская половая система состоит из парных яичников, где формируются яйца. От яичников отходят парные яйцеводы, которые объединяются в единый яйцевод, открывающийся в яйцевую камеру, или влагалище, имеющее выход непосредственно в яйцеклад. Во влагалище также открывается семяприемник, где после спаривания хранится сперма. Семяприемник соединен с яйцеводом протоком, по которому во время прохождения яйца в яйцевод поступают сперматозоиды. С дорсальной стороны яйцевода кроме семяприемника имеются придаточные парные железы, выделяющие липкий секрет для склеивания яиц в группы (оотеки) или для прикрепления их к субстрату, либо для изготовления оболочки кокона.

Мужская половая система состоит из двух семенников, в которых образуется сперма. От семенников отходят семяпроводы, объединяющиеся в непарный семяизвергательный канал, к которому примыкают придаточные железы.

Размножение насекомых осуществляется только половым путем, однако у многих наблюдается партеногенез - развитие из неоплодотворенного яйца. Например, у общественных насекомых (пчел, муравьев и др.) из оплодотворенных яиц развиваются только самки, тогда как мужские особи - из неоплодотворенных. У некоторых насекомых (например, тлей) происходит смена поколений в жизненном цикле: обоеполого и партеногенетического. Партеногенез способствует поддержанию высокой численности популяций.

Есть и живородящие насекомые, из яиц которых сразу выходят вполне сформированные личинки (мясные мухи).



*Рис. 88.* Развитие насекомых (азиатская саранча) с неполным превращением (по Б.А. Кузнецову):

1 — взрослая крылатая саранча (имаго); 2 — кубышка; 3 — яйцо; 4, 5, 6, 7, 8 — пять возрастов пешей саранчи (личинки разных возрастных стадий)

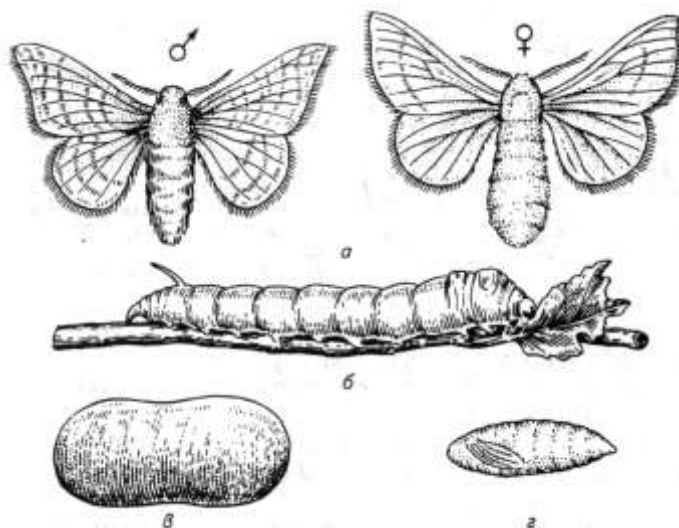
После выхода из яйца личинки начинается постэмбриональный период развития насекомых – рост молодых особей путем последовательных линек и прохождения качественно различных фаз развития. Морфологические изменения, происходящие в процессе развития от личинки до взрослого насекомого, называются метаморфозом. Метаморфоз может быть неполным (яйцо – личинка – имаго) и полным (яйцо – личинка – куколка – имаго). Личинка – это питающаяся, растущая и развивающаяся фаза жизненного цикла насекомого. Тело личинок снаружи покрыто прочным хитиновым покровом. В отличие от взрослых насекомых покровы тела личинок более мягкие, способные растягиваться, иначе был бы невозможен их рост. Тем не менее, способность покровов растягиваться не беспредельна и после некоторого периода питания и роста личинки покровы становятся препятствием для дальнейшего увеличения ее размеров. Наступает ответственный период – линька. Во время подготовки к линьке личинки прекращают питание, становятся малоподвижными, а под их покровами возникают новые покровы, значительно более просторные. После того как организм личинки подготовился к линьке, старые покровы лопаются в районе головы и постепенно сползают к заднему концу тела в результате сокращения мускулатуры. Личинка полностью освобождается от старых покровов, ее новые покровы затвердевают и окрашиваются. Она снова приступает к энергичному питанию и росту. Таких линек в период роста личинок бывает 3-6, но может быть и до 30.

Личинка накапливает резервные вещества в виде запаса белков, жиров и углеводов. Взрослые насекомые нередко вообще не питаются и имеют недоразвитые ротовые органы. У самок таких насекомых развитие яиц осуществляется за счет резервов, накопленных личинкой. Внешний вид личинок чрезвычайно разнообразен и зависит от приспособления к среде, в которой они живут.

При развитии с неполным превращением (гемиметаболическим) из яйца выходит личинка, внешне похожая на взрослую особь, но значительно меньших размеров, еще не способная к размножению и не имеющая крыльев (рис. 88). Постепенно в процессе питания и роста от линьки к линьке размеры личинок увеличиваются, у них появляются зачатки крыльев, развиваются органы размножения. Личинка все больше и больше становится похожей на взрослое насекомое. Наконец, наступает последняя линька и из личинки появляется насекомое, способное летать, расселяться и размножаться.

При развитии с полным метаморфозом (голометаболическим) из яиц выходит личинка, резко отличающаяся по строению и образу жизни от взрослого насекомого (рис. 89). У личинки отсутствуют крылья, сложные глаза; усики во многих случаях очень малы. Часто ротовые конечности у личинок устроены по одному типу (грызущие у гусениц бабочек), у взрослых – по другому (сосущий ротовой аппарат у взрослых бабочек). У некоторых имеется только три пары конечностей на грудных сегментах (личинки жуков) или развивается дополнительно несколько так называемых ложных ножек (пилильщики), которые у взрослых насекомых не сохраняются. Встречаются

также безногие личинки, имеющие вид малоподвижного и неясно расчлененного мешка. При таком резком различии личинок и взрослых насекомых необходим целый период перестройки наружных и внутренних органов личинки в соответствующие органы взрослого насекомого, в связи с необходимостью этой перестройки в жизненном цикле насекомых возникает фаза куколки.



*Рис. 89.* Развитие насекомых (тутовый шелкопряд) с полным превращением  
(по Е.И. Лукину):  
а — бабочка; б — гусеница; в — кокон; г — куколка, извлеченная из кокона

Куколка - покоящаяся фаза жизненного цикла. Она не питается, не растет, не передвигается. Куколка формируется из личинки перед последней линькой, освобождается от личиночной шкурки и характеризуется совершенно иным строением, чем личинка: во внешнем облике куколки уже хорошо различимы признаки взрослого насекомого - ноги, усики, крыловые чехлы. В теле куколки в течение нескольких недель происходят сложнейшие изменения, часть органов распадается, другие подвергаются частичной перестройке, в том числе и нервная система. Наконец, шкурка куколки лопаются чаще всего по продольному спинному шву и постепенно ноги, усики, крылья вытягиваются из соответствующих куколочных чехлов.

Куколки бывают свободные, покрытые и скрытые. У свободных куколок зачатки крыльев, конечностей хорошо видны и свободно отделены от тела (жуки, комары и перепончатокрылые). У покрытых куколок зачатки конечностей, крыльев плотно прирастают к телу и покрыты слоем хитина (бабочки). Скрытые куколки покрыты затвердевшей несброшенной личиночной шкуркой, которая образует ложный кокон (мухи).

Для молей, шелкопрядов характерен кокон, состоящий из переплетенных шелковистых нитей.

После нескольких часов насекомые, появляющиеся из куколки, приобретают способность летать, питаться, размножаться.

У первичнобескрылых (чешуйницы) – самых древних групп насекомых - наблюдается прямое развитие. Это примитивное превращение характеризуется постепенностью изменений внешнего вида насекомого, причем линьки продолжают у насекомых, приступивших к размножению. Такой тип превращения получил название первичного превращения (протометаболия). Хотя полное (голометаболия) и неполное (гемиметаболия) превращения являются основными типами превращения насекомых, кроме них и первичного превращения существуют и другие типы метаморфоза. Особым типом считается, например, превращение насекомых древних водных групп - стрекоз и поденок. У них личинка мало похожа на взрослое насекомое, однако фазы куколки нет.

На основе полного превращения в результате его дальнейшего усложнения у некоторых жуков и мух возникло так называемое избыточное превращение (гиперметаморфоз). Так, у красноглазого шпанки из семейства жуков-нарывников личинки разных возрастов внешне резко различаются. Личинка первого возраста очень подвижна, она активно разыскивает в почве кладку яиц (кубышку) саранчовых, проникает в нее, линяет и превращается в толстую малоподвижную личинку, которая занята только питанием. Таким образом, различия между личинками разных возрастов объясняются тем, что они ведут неодинаковый образ жизни.

Метаморфоз насекомых управляется гормонами. Вначале нейроэндокриноциты мозга синтезируют активационный гормон, который по их аксонам транспортируется в кардиальные тела, где после этого выделяется проторакотропный гормон (ПТТГ). Этот гормон поступает в гемолимфу и стимулирует синтез проторакальными железами стероидного гормона экдизона (его еще называют линичным гормоном), который воздействует на клетки гиподермы, стимулируя их выделять ферменты, растворяющие кутикулу. Дальнейшее увеличение концентрации экдизона в гемолимфе ведет к образованию новой кутикулы.

Характер линьки определяется ювенильным гормоном, который синтезируется прилежащими телами. Высокое содержание этого гормона подавляет метаморфоз, однако он не влияет на прохождение линьки, поэтому личинка может расти и периодически линять, не вступая при этом в стадию куколки.

Развитие с метаморфозом имеет большое значение в распространении и массовом размножении насекомых. Особыми преимуществами обладают насекомые с полным превращением. Различия в потребляемой пище, местах обитания личинок и взрослых особей уменьшают конкуренцию между ними, позволяют полнее использовать все возможности и условия мест обитания. Взрослые насекомые обеспечивают размножение и расселение, обладая хорошо развитыми конечностями и крыльями.

Сезонный цикл и сезонный полиморфизм у насекомых. Одной из важнейших экологических адаптаций вида является его сезонный жизненный цикл, обеспечивающий прохождение всех стадий развития в наиболее благоприятные для них периоды года и своевременную подготовку к наступлению неблагоприятных условий. Продолжительность развития

насекомых и сроки существования отдельных стадий сильно варьирует. У одних видов насекомых весь цикл развития укладывается в один год, развитие других протекает значительно быстрее, и за год успевает смениться несколько поколений. Существуют формы, жизненный цикл которых занимает несколько лет.

Очень важную роль в этом играет широко распространенное у насекомых явление диапаузы: состояние глубокого физиологического покоя, сопровождающееся задержкой роста и развития. Диапауза возникла как приспособление к переживанию неблагоприятных условий. Диапауза может наступить на стадии яйца, личинки, куколки, имаго. Жизнестойкость организма, находящегося в состоянии диапаузы, повышается.

Биологические процессы зависят от годичной динамики соотношения светлой и темной частей суток (фотопериода). У насекомых фотопериод регулирует наступление периодов покоя (диапаузы), смену типов размножения, морфологические изменения, скорость роста и развития, плодовитость, особенности поведения.

Многие насекомые реагируют не только на чередование света и темноты, но и на температуру и другие факторы среды. Иногда диапауза наступает при ухудшении качества пищи – в природе это иногда первый признак наступления неблагоприятных условий.

При двух или нескольких поколениях в течение одного года вполне естественно, что жизненный цикл различных поколений не всегда протекает одинаково. Иногда одно из поколений попадает целиком на лето, другое – на зиму. Различные для обоих поколений температурные и иные условия приводят к тому, что насекомые одного и того же вида, но разных поколений характеризуются резкими морфологическими отличиями. Это явление известно под названием сезонного ди- или полиморфизма.

**Адаптации насекомых.** Различные насекомые приспособлены к жизни практически в любой среде и к питанию любым типом растительного и животного корма, в том числе мертвого.

*Среда обитания и убежища.* Многие насекомые адаптированы к жизни в воде, причем часто как на личиночной, так и на взрослой стадии развития (например, жуки-плавунцы). Водомерки способны передвигаться по поверхности воды благодаря особым волоскам на лапках. Клопы гладыши быстро плавают спиной вниз, загребая уплощенными задними ногами. Водяные скорпионы кормятся под водой, выставив над поверхностью длинную дыхательную трубку. Некоторые насекомые, например термиты, постоянно пребывают под землей, и дневной свет у них способны переносить только особые половые особи. Имаго и личинки многих видов, в частности, короедов, живут внутри растений, находя там пищу и убежище.

Гнезда насекомых могут представлять собой норки (некоторые осы, муравьи-жнецы, медведки), дупла (термиты) или пустые стебли (муравьи, тли). Общественные осы сами изготавливают материал (бумагу) для строительства своих гнезд. Некоторые насекомые поселяются внутри особых вздутых – галлов – на листьях, стеблях, почках или корнях растения: они впрыскивают в него гормоноподобное вещество, которое стимулирует

неупорядоченное деление клеток и образование такой питательной «опухоли». Ряд тлей проводит в мешковидном галле с отверстием наружу всю жизнь.

*Пища и питание.* Пчелы и муравьи-медосборщики запасают в качестве пищи мед. Другие насекомые, например многие осы, создают в своих гнездах запасы различных съедобных продуктов, включая парализованных насекомых. Некоторые кормятся только грибами, причем муравьи-листорезы и жуки-короеды специально разводят их в своих галереях, сделанных под землей или корой дерева. Вши, овода и наездники по-разному приспособлены к паразитизму на поверхности или внутри хозяев, которыми могут быть членистоногие, теплокровные животные или растения.

У многих насекомых все питательные вещества, необходимые для жизни имаго, накапливаются еще на личиночной стадии. Примерами могут служить гусеницы тутового шелкопряда (шелковичные черви) и платяной моли. Они очень прожорливы, зато взрослые бабочки не едят совсем: их главная функция – размножение.

Сосущий или лижущий ротовой аппарат, например у бабочек и мух, адаптирован к питанию цветочным нектаром, растительными соками и кровью. У хищных насекомых ноги обычно приспособлены для схватывания и удержания добычи; типичные примеры такого рода – стрекозы и богомолы.

*Размножение.* У многих насекомых, например падальных мух, личинки которых должны развиваться как можно быстрее, поскольку питаются скоропортящимися продуктами, потомство вылупляется из яиц еще в материнском теле (яйцеживорождение) и появляется на свет уже активным. Это наблюдается также у серых мясных мух, африканской мухи цеце (*Glossina*) и некоторых тлей.

Структурные адаптации к размножению включают, например, длинный тонкий яйцеклад, как у наездников-ихневмонид, которые протыкают им растительные ткани, чтобы отложить яйца в прогрызающих там ходы личинок насекомых. Такие яйцеклады, способные прокалывать растительные или животные покровы, свойственны многим паразитическим перепончатокрылым.

Светляки привлекают половых партнеров свечением своего брюшка, причем самцы и самки посылают специфические световые сигналы, позволяющие им находить особей именно своего вида.

Большинство насекомых тем или иным способом защищает отложенные яйца: покрывая их прочной скорлупой (клопы-хищнецы), помещая в ткани растений (пилильщики, некоторые сверчки и наездники), окружая кладку общим чехлом (тараканы). Яйца орехотворок развиваются внутри образующихся на растении галлов, и личинки в конечном итоге выедают оттуда выход на поверхность.

Широко распространена постройка защитных чехлов для личинок и куколок. Примерами могут служить паутинные гнезда у гусениц коконопрядов и коконы ночных бабочек. Неполовозрелые слюнявицы (пенницы) прячутся в скоплениях выделяемых ими пузырьков жидкости.

*Защита.* Некоторые насекомые, например клопы щитники и кружевницы, отпугивают врагов неприятным запахом. Бабочки данаиды и кирказоновый парусник питаются растениями, которые придают их тканям такой вкус, что они становятся несъедобными для хищников, в частности, птиц.

Часть насекомых настолько точно копирует своим внешним видом других, что различить их почти невозможно. Так, мухи жужжалы очень похожи на пчел. Известны бабочки, которые, неподвижно сидя на растении, напоминают сухие листья, а замеревших палочников легко спутать с тонкими ветками деревьев и кустарников.

Есть насекомые, которые способны больно кусаться своими жвалами и жалить видоизмененным яйцекладом. Самки (у общественных видов – стерильные) пчел, ос и муравьев используют жало для того, чтобы парализовать жертву или защитить гнездо. Место, ужаленное муравьем Рихтера, начинает «гореть», поэтому по-английски этот вид называется *fire ant* – «огненный муравей». Потрясенный жук-нарывник выделяет жидкость, вызывающую воспаление кожи; капельками едкой гемолимфы с неприятным запахом отпугивают врагов божьи коровки. Испуганный жук-бомбардир с треском выпускает из анального отверстия облачко вонючего пара: это на какое-то мгновение останавливает хищника, давая насекомому шанс на спасение.

Некоторые насекомые, например клопы-фиматиды и палочники, чтобы избежать нападения, искусно притворяются мертвыми.

### 10.4.3. Насекомые, развивающиеся с неполным метаморфозом (*Erimorpha*)

Представители **отряда Стрекоз (*Odonata*)** – активно летающие насекомые, характеризуются стройным, вытянутым, иногда ярко окрашенным или блестящим туловищем, крупной хорошо обособленной от него головой, большую часть поверхности которой составляют огромные глаза. Усики у стрекоз маленькие, малозаметные. Имеется две пары прозрачных крыльев, пронизанных густой сетью мелких жилок, в передней части крыльев близ вершины находятся темные пятнышки, служащие стабилизаторами, не дающими тонким крыльям вибрировать при полете. Конечности короткие, обычного строения. Большинство стрекоз летает днем в самые жаркие часы. Их бывает особенно много по берегам водоемов, но нередко целые стаи их носятся по опушкам леса. На лету они ловят свою добычу – комаров-дергунов, настоящих кровососущих комаров и других мелких насекомых. Ротовой аппарат грызущий.

Развитие с неполным метаморфозом. Спаривание стрекоз происходит в воздухе: самец откладывает сперматофор в ямку на особом выступе третьего членика своего брюшка. Затем он хватается за шею самку клешнеобразными придатками заднего конца брюшка и таскает ее до тех пор, пока она не поднимет к сперматофору задний конец брюшка, на котором находится половое отверстие. Оплодотворенная самка откладывает яйца либо прямо в

воду в виде студенистых коконов, либо в подводные или даже в надводные части растений, как это делают лютки, прорезая яйцекладом надрез в коре. Из яиц выходят живущие и развивающиеся в воде личинки, мало похожие на взрослых насекомых. Правда, и у них огромные, фасеточные глаза, но отличается строение нижней губы. Такой нижней губы нет ни у каких других насекомых. Их нижняя губа видоизменена в особый орган захвата пищи – маску, снабженную на конце хватательным аппаратом. С помощью маски личинки схватывают добычу - мелких беспозвоночных, а также мальков рыб. В отличие от взрослых стрекоз у личинок (называемых, как и личинки поденок, наядами) усики более длинные, нитевидные. Ноги личинок стрекоз тоже длиннее и подвижнее, чем у взрослых; дыхание у них, как и у настоящих водных животных, осуществляется за счет кислорода, растворенного в воде.

Насчитывается около 4,5 тыс. видов стрекоз, большинство обитает в теплых странах. К ним относятся красотки, лютки, стрелки, бабки, детки, большое и малое коромысло.

Практическое значение стрекоз невелико. В общем преобладает приносимая ими польза - взрослые стрекозы ловят различных мелких летающих насекомых, в том числе много кровососущих насекомых — комаров, мошек и др. Личинок стрекоз охотно поедают бентосоядные рыбы — карпы, лини и др. Но личинки крупных стрекоз (коромысла и др.) могут в рыбоводческих хозяйствах вредить, поедая личинок и мальков рыб.

Представители **отряда Поденок (Ephemeroptera)** - это мелкие насекомые с двумя парами сетчатых прозрачных и очень тонких крыльев, причем передние всегда гораздо крупнее задних (у некоторых поденок задние крылья совсем не развиты), а на конце брюшка три, или реже - две длинные тонкие хвостовые нити. В тихую погоду вечером интересно наблюдать их характерный полет: быстро махая крыльями, они взмывают вверх, а затем замирают и благодаря большой поверхности крыльев и длинным хвостовым нитям, как на парашюте, спускаются вниз. Затем снова взлет, снова плавное падение. Такой «танец» совершают поденки в период размножения — самец подлетает к самке и тут же в воздухе снизу прицепляет сперматофоры к ее половым отверстиям, которых у поденок два - правое и левое. Неслучайно эти изящные насекомые получили название «поденки» или «однодневки»: некоторые из них во взрослом состоянии действительно живут один день и даже меньше - несколько часов, хотя некоторые иногда живут и по несколько дней, но всегда недолго. Недолгий полет, при котором поденки могут попасть в новые благоприятные условия, и размножение - вот те биологические функции, которые осуществляются взрослой стадией этих насекомых. На голове вместо усиков маленькие щетинки, два сложных глаза и три простых. Взрослые поденки не питаются, ротовые органы у них недоразвитые, мягкие; кишечник превращен в воздушный пузырь, облегчающий вес насекомого. Вот почему поденки так легко парят в воздухе и так плавно и медленно опускаются, когда прекращаются взмахи крыльев. После спаривания самцы погибают, а самки откладывают яйца. Развитие с неполным превращением. Личинки развиваются 2–3 года в пресной воде и



питаются растительными остатками. У них хорошо развит грызущий ротовой аппарат. Из последней личинки выходит особая крылатая, но еще не половозрелая стадия – субимаго. Субимаго линяет еще раз и появляется уже способная к размножению стадия имаго. Лет поденок обычно массовый и происходит в сумерках по берегам рек и озер. Личинки являются кормом для рыб. Известно около 1600 видов. Распространены по всему земному шару. Личинки некоторых комаров-дергунов паразитируют на личинках поденок, поселяясь в складках зачатков крыльев и высасывая из них кровь.

Представители **отряда Термитов (Isoptera)** – общественные насекомые средней величины с резко выраженным полиморфизмом. Размеры особей у одного вида и даже у одной касты сильно варьируют. Обычно в семье термитов, насчитывающей от нескольких сотен до сотен тысяч и даже миллионов особей, есть одна яйцекладущая самка («царица») и оплодотворяющий ее самец («царь»). Это половозрелые особи, сбросившие крылья. Кроме того, в термитнике в определенные периоды (перед роением) бывает довольно много выведшихся в нем крылатых самцов и самок, которые при подходящей погоде и в определенный срок оставляют гнездо, чтобы основать новые колонии. Крылатые особи характеризуются наличием двух пар одинаково развитых, сходных по жилкованию длинных сетчатых крыльев. Крылья настолько длинны, что, когда сложены на спине, далеко выступают за конец брюшка.

У термитов голова свободная, ротовые части грызущие. Питаются в основном растительной пищей. К самостоятельному питанию у термитов способны только рабочие особи. Многие питаются древесиной, иногда потребляя сухую древесину, даже чистую клетчатку. Переваривание клетчатки у них осуществляется с помощью постоянно присутствующих в кишечнике жгутиконосцев. Развитие с неполным метаморфозом. На заднем конце тела имеются церки. Термиты – обитатели тропиков, некоторые встречаются на юге европейской части. Известно около 2,5 тыс. видов. Некоторые сильно вредят деревянным постройкам и сооружениям.

**Отряд Прямокрылые (Orthoptera)** – один из самых многочисленных отрядов, включающий свыше 20 тыс. видов. Прямокрылые широко распространены по всему земному шару и отличаются большим разнообразием морфологических структур и физиологических приспособлений к весьма разнообразным условиям среды. Это насекомые крупных или средних размеров.

К прямокрылым относят насекомых с удлинённым телом, грызущими ротовыми органами и характерным строением груди, летательного аппарата и задних конечностей. Голова у них с крупными, обычно овальными, сложными глазами и большей частью 3 глазками; находящиеся на ней усики могут быть длинными, превышающими длину тела (кузнечиковые, сверчковые), или короткими — короче половины тела (саранчовые). Прямокрылые могут издавать и воспринимать звуки, так как имеют особые звуковые и слуховые аппараты. Крылья передней пары более плотные и узкие и представляют собой надкрылья. Задние крылья широкие, перепончатые с хорошо развитым продольным жилкованием. При посадке

насекомого они веерообразно складываются и прикрываются надкрыльями. Задние ноги прыгательного типа с утолщенными и удлинненными бедрами и длинными голеньями. На конце тела имеются церки, самки с яйцекладом. Развитие с неполным метаморфозом, яйца откладывают чаще всего в почву.

Из прямокрылых наиболее часто встречаются кузнечики, сверчки, саранча, медведки, кобылки. Саранча питается растительной пищей, кузнечики всеядны, но предпочитают животную пищу, сверчки всеядны, медведки обитают в почве, передние конечности роющие, они поедают корни, корнеплоды, наносят вред картофелю и другим овощным культурам.

Все представители **отряда Равнокрылых (Homoptera)** – наземные насекомые мелких размеров. Известно 30 тыс. видов. Ротовые органы колюще-сосущие. Питаются только соками высших растений, преимущественно цветковых, на папоротниках питается лишь немного видов. Наиболее характерные черты строения равнокрылых хоботных связаны с тем, что они используют в качестве источника воды и пищи соки растений. Для высасывания соков служит хоботок. Глаза у равнокрылых либо сложные, либо у малоподвижных форм упрощаются до скоплений небольших глазков, а у совсем сидячих представителей отряда и полностью исчезают. Грудные сегменты у летающих форм хорошо обособлены. Крыльев две пары, обе пары прозрачные, перепончатые или передние кожистые, но равномерно уплотненные по всей длине. Самки нередко бескрылые. У равнокрылых передние крылья развиты сильнее, а в некоторых случаях (у самцов щитовок) задние крылья совсем исчезают; в покое складываются крышеобразно. Конечности бегательные, с небольшим количеством члеников. Для равнокрылых характерно внутреннее оплодотворение, у многих известно партеногенетическое размножение. Развитие с неполным превращением. К равнокрылым относятся: цикады, тли, щитовки, червецы и листоблошки. Большинство – вредители сельскохозяйственных культур и древесных пород, в том числе плодовых. Цикады – обитатели кустарников и деревьев, некоторые достигают довольно крупных размеров и обладают мощным звуковым аппаратом (певчие цикады). Тли – опасные вредители растений. Наибольший вред наносят такие виды тли, как яблонная, капустная, свекловичная, хлопковая. Червецы – мелкие насекомые с хорошо выраженным половым диморфизмом (самки бескрылы, конечности часто редуцируются), являются паразитами растений, некоторые полезны – из них получают краску, шеллак. Листоблошки – мелкие насекомые, питающиеся соками растений, нанося последним существенный вред. На яблонях часто встречается яблонеяя листоблошка – медяница, личинки которой повреждают почки и бутоны яблонь.

**Отряд Полужесткокрылые, или Клопы (Heteroptera)**, представляет самый крупный отряд насекомых с неполным превращением. В настоящее время известно свыше 30 тыс. видов клопов, распространенных по всему земному шару. Размеры и форма тела у полужесткокрылых крайне изменчивы. Наряду с мелкими видами, длиной меньше 1 мм, есть очень крупные клопы, достигающие 10 см. Форма тела часто зависит от образа жизни клопов и характера тех условий среды, в которых они обитают.

Обычно тело умеренно уплощенное, в той или иной мере округленное. Иногда оно принимает палочковидную форму, причем это имеет место в различных семействах.

У клопов своеобразное строение передних крыльев, резко отличающееся от задних, имеющих вид прозрачных перепонок с небольшим количеством жилок. Передние крылья превращены в надкрылья, неоднородные по степени их хитинизации. Основная часть надкрыльев состоит из твердого хитина, в то время как вершинная часть перепончатая и жилки на ней хорошо заметны. У некоторых (постельный клоп) крылья редуцированы. Заднегрудь часто с пахучими железами. Ядовитый секрет этих желез имеет защитное значение. Конечности в основном бегательные. Характерным признаком, свойственным всем представителям этого отряда, является их колюще-сосущий ротовой аппарат, имеющий вид хоботка, отходящего от переднего края головы и не срастающегося с заднегрудью. У растительноядных клопов хоботок обычно длинный и тонкий, в спокойном состоянии он подогнут под тело и скрыт в особом желобке, расположенном на голове и груди. У хищных видов хоботок, наоборот, короткий, но толстый и сильный, дугообразно изогнутый в виде клюва. Питаются клеточным соком растений либо являются хищниками или кровососами.

Развитие с неполным превращением. У некоторых клопов ярко выражена своеобразная забота о потомстве. В этом отношении интересен *краевик-листовидка* (*Phyllomorpha laciniata*), самка которого откладывает яйца на спинную поверхность самца, где они застревают между шипами и сохраняются там до вылупления личинок. Для большинства же растительноядных клопов откладка яиц идет на кормовое растение. Число личиночных стадий у полужесткокрылых в преобладающем большинстве случаев пять, редко четыре. Постэмбриональное развитие продолжается от нескольких недель до двух лет. Личинки по внешнему виду похожи на взрослых, от которых отличаются, прежде всего меньшими размерами и рядом морфологических признаков (отсутствием простых глазков, меньшим количеством члеников, усиков и лапок и др.). Зачатки крыльев появляются у личинок третьего возраста; с каждой линькой они увеличиваются в размерах, но даже и у личинок пятого возраста они занимают боковое положение и не соприкасаются по внутреннему краю. Личинки полужесткокрылых тоже имеют пахучие железы, в количестве 1—3 пар, однако протоки этих желез открываются на спинной поверхности брюшка.

Многие клопы являются опасными вредителями растений. Клопы-черепашки – вредители сельскохозяйственных растений, особенно злаков; крестоцветные клопы – вредители огородных культур. Водные клопы (водомерки, гладыши, водяные скорпионы) – хищники, охотятся за насекомыми и другими мелкими беспозвоночными. Постельный клоп питается кровью человека и теплокровных животных.

Представители **отряда Тараканы (Blattoidea)** - древние насекомые, обладают плоским овальным телом с головой, обращенной ротовым отверстием книзу и почти или совсем прикрытой большой щитообразной переднеспинкой. Усики у них многочлениковые, щетинковидные; ноги

бегательного типа с уплощенными бедрами и 5-члениковыми лапками. Передние крылья плотные, роговые или кожистые, с обильным жилкованием; задние - перепончатые, в спокойном состоянии спрятаны под надкрыльями. Однако и надкрылья и крылья могут быть укорочены или полностью отсутствовать. Брюшко удлиненное, 8-10-члениковое, с мягкими покровами и на конце несет длинные, обычно членистые церки. У самцов на последнем стерните имеется 1 или 2 грифелька. Большинство таракановых имеет светлую окраску тела и надкрылий желтовато-коричневых оттенков, реже распространена темная или черная окраска. Всеядны, но предпочитают животную пищу. Среди них преобладают ночные животные, активные в темноте, а на день заползающие под камни или опавшие листья, в трещины на поверхности почвы, в норы грызунов, под кору пней или отмирающих деревьев и другие укрытия. Развитие с неполным метаморфозом. Тараканы откладывают яйца в особые капсулы - оотеки. Оотека обычно имеет удлиненную форму и несколько сдавлена с боков. Яйца в капсуле размещены двумя рядами и лежат поперек ее продольной оси. Число яиц в оотеке и количество откладываемых самкой капсул изменчиво у каждого вида. Продолжительность цикла развития и жизни различна у разных видов и в большой степени зависит от температурных условий. Рыжий таракан при 22°C развивается в течение 6 месяцев и, следовательно, дает в год два поколения. При температуре 30°C срок развития сокращается до 75 дней. Менее года развиваются многие тропические виды.

Известно около 3000 тыс. видов тараканов. Живут в лесах, в траве, в растительном покрове, главным образом в тропических странах. Некоторые обитают в жилище человека: черный таракан, рыжий таракан. В кишечнике тараканов обоих видов встречаются патогенные микроорганизмы (возбудители дизентерии и некоторых других кишечных заболеваний), которыми ползающие тараканы могут заражать пищевые продукты. В Америке широко распространен крупный вид – американский таракан.

Представители **отряда Вшей (Anoplura)** – мелкие бескрылые насекомые с плоским телом. Обитают на коже человека и млекопитающих животных, являются эктопаразитами. Ротовой аппарат колюще-сосущего типа. Конечности - цепляющиеся с загнутыми коготками, благодаря чему вши прочно держатся на волосах. Голова у них маленькая, уже груди; лишена глаз, иногда имеется несколько простых глазков. Брюшко обычно овальной формы и состоит из 9 сегментов. Плодовитость вшей очень велика. Самка откладывает множество яиц (гнид). Развитие с неполным метаморфозом. Из яиц выходят личинки, которые быстро достигают половозрелости (через 8 дней). Известно около 200 видов. Каждому виду хозяина присущ определенный вид вшей. У человека паразитирует человеческая вошь, которая образует три формы: головную, платяную и лобковую. Головная паразитирует на голове и откладывает на волосах яйца – гниды; платяная вошь паразитирует на теле человека и откладывает яйца в складках одежды.

Реже встречается лобковая вошь. Головная и особенно платяная вши - переносчики сыпного и возвратного тифа. Особые виды вшей паразитируют

у животных: крупный рогатый скот, непарнокопытные, свиньи, овцы, олени, собаки и др.

**Отряд Пухоеды и Власоеды (Mallophaga)** – мелкие наружные паразиты птиц (пухоеды и пероеды) и млекопитающих (власоеды). Это бескрылые, бледно-желтого или коричневого цвета, очень подвижные, особенно в раннем возрасте, насекомые. Пухоеды обитают в перьях птиц, власоеды – в волосяном покрове млекопитающих. Для большинства пухоедов характерна строгая приуроченность к хозяину – птице определенного вида; у млекопитающих паразитирует лишь незначительное количество власоедов. Ротовой аппарат грызущего типа, смещенный на нижнюю поверхность головы. Питаются ороговевающим эпителием кожи, перьями птиц, волосами млекопитающих. Тело сплющено в дорсо-вентральном направлении, голова широкая, треугольной формы, глаза редуцированы или отсутствуют. Известно около 2500 видов. Развитие с неполным метаморфозом. Яйца пухоеды могут откладывать круглый год. Они могут прикрепляться к перьям целыми комочками. Развитие яиц длится около двух недель, выходящие из них личинки похожи на взрослых. Ощутимый вред наносят птицеводству: вызывают у птиц постоянный зуд и выпадение перьев, похудение и истощение, снижение яйценоскости, повышают восприимчивость к заболеваниям. Паразитируют на курах, утках и гусах. Некоторые паразитируют на кошках, собаках, крупном и мелком рогатом скоте, лошадях. Власоеды часто являются промежуточными хозяевами у гельминтов (огуречный цепень).

#### **10.4.4. Насекомые, развивающиеся с полным метаморфозом (Metamorphosa)**

Представители **отряда Блох (Aphaniptera)** – кровососущие эктопаразиты птиц и млекопитающих. Насчитывается около 1 тыс. видов. Тело сжато с боков, на голове имеются короткие колбовидные усики, которые прикреплены сзади и могут подгибаться в особые бороздки. Имеют простые глаза. Ротовой аппарат колюще-сосущего типа, крылья отсутствуют. Дыхальца расположены на грудных сегментах. Самки и самцы блох питаются кровью млекопитающих и птиц. Вне тела хозяина способны к длительному многомесячному голоданию. Задние ноги прыгательные с коготками, служащими для удержания насекомого на хозяине. Развитие с полным превращением, их личинки и куколки развиваются в почве, в гнездах или норах животных. На человеке и плотоядных животных паразитирует человеческая блоха, на кошках живет кошачья блоха, на собаках – собачья, которая паразитирует и на грызунах. На птицах паразитирует птичья блоха, куриная блоха. Большое значение в эпизоотологии и эпидемиологии заболеваний имеет способность блох переходить с хозяев, принадлежащих к одному виду, на хозяев других видов. Блохи являются переносчиками возбудителей многих опасных болезней животных: чумы, бруцеллеза, сибирской язвы, листериоза; являются промежуточными хозяевами дипилидиоза.

**Отряд Жесткокрылые, или Жуки (Coleoptera)** — самый разнообразный и богатый видами отряд насекомых, описано более 250 тыс. видов. Обычно жуки ярко и красиво окрашены, часто в металлически синие или зеленые тона. Некоторые жуки формой тела и окраской подражают другим насекомым, чаще всего перепончатокрылым.

Переднегрудь развита более других частей тела; надкрылья у жуков очень жесткие и прочные; они прикрывают мягкую верхнюю сторону брюшка и расположенные здесь же перепончатые крылья второй пары. Именно эти перепончатые крылья служат для полета. Они намного длиннее надкрылий и в спокойном состоянии сложены и спрятаны под ними.

Голова направлена вперед (прогнатная или *прогнатическая*). Глаза сложные, сплошные или с выемками, иногда разделенные надвое. Фасеточные глаза отсутствуют лишь у тех видов, которые постоянно живут в темноте - в пещерах, термитниках, муравейниках. Впереди глаз прикрепляются усики, в огромном большинстве случаев состоящие из 11 члеников. Членики усиков могут быть однообразными, тонкими и длинными - тогда усики называются нитевидными. Иногда несколько последних члеников утолщаются и образуют округлую булаву (булавовидные усики). Иногда же, наоборот, они переходят в плоские боковые выросты, как это наблюдается у пластинчатоусых жуков. Если эти выросты не собраны в булаву, а имеются на всех члениках, усики напоминают гребешок и называются гребенчатыми.

Ротовые органы жуков грызущего типа. Основными орудиями размельчения пищи являются их верхние челюсти, называемые часто жвалами или мандибулами. Жуки биологически очень разнообразны — хищники, растительноядные, сапрофаги, некрофаги.

Конечности разнообразны. Обычно они длинные, бегательные, у водных форм - плавательные (жук-плавунец). Заканчиваются ноги лапками, членики которых снизу несут подушечки, а у некоторых видов - присоски.

На заднем конце брюшка имеется пигидиум (анальный стернит), который может быть вытянут (майский жук, некоторые усачи и т. д.). Развитие с полным метаморфозом. Личинки червеобразные, обычно с тремя парами ног. У них всегда хорошо развита голова, которая значительно сильнее хитинизирована, чем покровы тела, и окрашена в более темный цвет. Окраска тела личинок зависит от образа их жизни. Личинки, обитающие открыто на листьях растений или бегающие по поверхности почвы, окрашены в бурый, зеленый или черный цвета. Те же из них, которые живут в толще почвы или внутри тканей растений, имеют мясистое белое тело. Органы дыхания у личинок разнообразнее, чем у взрослых жуков. Некоторые обитатели водной среды дышат, например, при помощи трахейных жабр - специальных выростов тела, пронизанных трахеями. За период развития личинки несколько раз линяют. Личинки разных возрастов обычно похожи друг на друга, но известны случаи сложного превращения, когда внешний облик их после линек совершенно меняется. Развитие личинок у жуков обычно завершается за несколько месяцев, реже растягивается на 3—5 лет. Куколки жуков, за редким исключением, свободного типа, их конечности не

склеены с телом и сходны с конечностями взрослого насекомого.

Громадное большинство представителей отряда — обитатели суши, заселившие самые разнообразные местообитания; жуки встречаются в лесах и на лугах, в пустынях и болотах, в долинах и высоко в горах.

Много опасных вредителей сельского хозяйства (колорадский жук, свекловичный долгоносик, яблонный цветоед, хрущи и другие). Причем вредят как взрослые насекомые, так и их личинки. Многие жуки вредят древесным породам (короеды, долгоносики, дровосеки или усачи, майский жук). Среди жуков много и полезных форм: жуки-фитофаги утилизируют растительные остатки, личинки жуков сапрофаги способствуют почвообразованию, хищные жуки регулируют численность беспозвоночных в биоценозах.

**Отряд Чешуекрылые, или Бабочки (Lepidoptera).** Насчитывает 150000 видов. Основным признаком бабочек является наличие двух пар крыльев, покрытых чешуйками, от структуры и расположения которых зависит причудливость окраски. Чешуйки представляют собой измененные волоски. Они располагаются на крыле правильными рядами поперек крыла: концы чешуек обращены к боковому краю крыла, а их основания прикрыты черепицеобразно концами предыдущего ряда.

У чешуекрылых передние крылья всегда больших размеров, чем задние. У многих видов обе пары крыльев сцепляются друг с другом с помощью особой зацепки, представляющей собой хитиновую щетинку или пучок волосков. Конечности ходильные и у некоторых первая пара может быть редуцирована.

Ротовой аппарат сосущего типа, преобразованный в гибкий хоботок. Хоботок бабочек очень эластичен и подвижен; он приспособлен к питанию жидкой пищей, которой у большинства служит нектар цветков. Длина хоботка того или иного вида бабочек соответствует глубине расположения нектара в тех цветках, которые они посещают. Перелетая с цветка на цветок, бабочки переносят на себе пыльцу и тем самым способствуют перекрестному опылению растений.

Развитие у чешуекрылых происходит с полным метаморфозом. Личинок бабочек называют гусеницами. В большинстве случаев они червеобразной формы; тело состоит из головы, 3 грудных и 10 брюшных сегментов. В отличие от взрослых чешуекрылых их гусеницы всегда имеют грызущий ротовой аппарат. Помимо трех пар грудных ножек, у гусениц имеются еще так называемые «ложные», или «брюшные», ножки, которых бывает до 5 пар; они помещаются обычно на третьем - шестом и девятом брюшных сегментах. Брюшные ножки не расчленены, и их подошвы усажены хитиновыми крючочками. Специфической физиологической особенностью гусениц является наличие у них пары трубчатых прядильных, или шелкоотделительных, желез, открывающихся общим каналом на нижней губе. Они представляют собой измененные слюнные железы, у которых основная функция слюноотделения заменена выработкой шелка. Выделения этих желез быстро затвердевают на воздухе, образуя шелковую нить, которая используется для построек кокона, внутри которого происходит окукливание.

У преобладающего числа видов бабочек гусеницы являются фитофагами; значительно реже встречаются случаи питания продуктами животного происхождения: шерстью, воском, роговыми веществами. Есть среди гусениц хищники, и даже паразиты. По образу жизни гусениц можно разделить на две группы: 1) гусеницы, ведущие свободный образ жизни, которые живут более или менее открыто на растениях; 2) гусеницы, ведущие скрытый образ жизни. Свободноживущие гусеницы обитают как на травянистых, так и на древесных растениях, питаясь листьями, цветками и плодами. Переход к скрытому образу жизни представляет обитание в переносных чехликах, которые гусеницы сплетают из шелковистых нитей. Передвигаясь по растению, гусеницы таскают на себе свой чехлик, прячась в него при опасности.

Куколка у чешуекрылых имеет яйцевидновытянутую форму, с заостренным задним концом. Ее плотные наружные покровы образуют твердую оболочку; все придатки и конечности спаяны с телом, в результате чего поверхность куколки становится сплошной, ноги и крылья не могут быть отделены от туловища без нарушения целостности покровов. Такая куколка носит название покрытой куколки. Передвигаться она не может, но у нее сохраняется некоторая подвижность последних сегментов брюшка.

Полезных видов чешуекрылых немного. Взрослые питаются нектаром цветов и участвуют в их опылении. Тутовый шелкопряд – единственное домашнее насекомое, в диком состоянии не встречающееся. Под влиянием одомашнения способность к полету утрачена. Самки не питаются и после спаривания с самцом и откладки яиц быстро погибают. Яйца тутового шелкопряда называют греной. Развитие гусениц, называемых обычно шелковичными червями, длится от 40 до 80 дней. Гусеница крупная, длиной до 8 см, мясистая, беловатого цвета, с роговидным придатком на конце брюшка. Ползает сравнительно медленно. При окукливании гусеница выделяет одну цельную нить, длиной до 1000 м, которую она обматывает вокруг себя в виде шелковистого кокона. Готовые коконы собирают, заваривают горячим паром, а затем на особых машинах разматывают. Один килограмм сырых коконов может дать свыше 90 г шелка-сырца. В результате селекции создано много пород тутового шелкопряда, отличающихся продуктивностью, качеством шелковой нити и цветом коконов. Другой вид - дубовый шелкопряд - дает прочный шелк, из которого изготавливают костюмную ткань и парашюты.

Гусеницы многих бабочек - серьезные вредители сельского и лесного хозяйства (плодожорка, озимая совка, непарный шелкопряд, кольчатый шелкопряд, капустница и др.).

**Отряд перепончатокрылых (Hymenoptera)** насекомых насчитывает около 150 тыс. видов и по числу видов уступает лишь жукам и бабочкам. К этому отряду относятся как довольно примитивные пилильщики, которые питаются на растениях, так и насекомые с наиболее высокоорганизованной нервной системой и крайне сложной биологией — муравьи, пчелы и осы. Размеры тела от 0,2 мм до 6 см. Взрослые насекомые имеют две пары перепончатых крыльев, покрытых сравнительно редкими жилками, а мелкие



формы обычно почти или совершенно лишены жилкования. Задняя пара крыльев меньше и при полете имеет подчиненное значение. Обе пары крыльев обычно скрепляются при помощи крючков друг с другом и работают как одна плоскость. Некоторые виды (рабочие муравьи, самки наездников) не имеют крыльев. Ротовой аппарат разнообразен: грызуще-лижущий (пчелы), грызущий (наездники, муравьи, осы). Усики простые, булавовидные, гребневидные, перистые, бывают как прямыми, так и коленчатыми. На голове имеется пара сложных фасеточных глаз и 3 простых глазка, но некоторые муравьи совершенно слепы. Ширина головы больше ее длины, иногда голова округлая. Ноги бегательные с 5-члениковой лапкой. Брюшко причленяется к груди двумя способами: у паразитических и жалящих перепончатокрылых первый сегмент брюшка сужен и причленен к груди подвижно, а у сидячебрюхих (пилильщики) первый сегмент брюшка широкий и причленен к брюшку всей поверхностью. У муравьев один или два первых членика отделены от брюшка и образуют узелок. Брюшко состоит из 6-9 сегментов, иногда - меньшего числа. Оно всегда оканчивается у самок длинным трубчатым яйцекладом, у ядовитых он снабжен жалом.

Превращение полное. Личинки обычно имеют более или менее развитую голову. У личинок сидячебрюхих перепончатокрылых имеются грудные ноги, а у личинок пилильщиков также и брюшные. Личинки пилильщиков внешне очень похожи на гусениц и поэтому носят название ложногусениц. От настоящих гусениц бабочек они отличаются тем, что ложные ноги имеются у ложногусениц на 9-11 сегментах, тогда как у гусениц не более чем на 8 сегментах. Личинки паразитических и жалящих перепончатокрылых безногие, обычно белого или желтоватого цвета. Ротовые части у всех личинок грызущие. Куколки свободные, часто в коконе.

Половой диморфизм хорошо выражен. Часто имеется полиморфизм, при котором бывает несколько форм самок. У перепончатокрылых наблюдается партеногенез. Партеногенез отмечали у некоторых пилильщиков (у этих видов самцы отсутствуют или очень редки) и у некоторых рабочих видов муравьев.

Значение перепончатокрылых велико и разнообразно. Прежде всего следует сказать о медоносной пчеле - одном из немногих домашних насекомых, издавна дающем человеку мед, воск и пчелиный клей. Хорошо известно, что наибольшую пользу это насекомое приносит, опыляя культурные растения. Важными опылителями являются и многие дикие пчелы. В последние годы началось одомашнивание еще одних насекомых - шмелей, причем разводятся они именно для того, чтобы с их помощью опылять красный клевер. Среди перепончатокрылых имеется немало серьезных вредителей растений. Большой вред культурным зерновым злакам (ржи, пшенице, ячменю, овсу) причиняют стеблевые пилильщики, особенно хлебный и черный. Целый комплекс пилильщиков вредит плодовым садам. Немало среди перепончатокрылых и вредителей леса.

Паразитические осы приносят пользу, истребляя вредных насекомых. Муравьи участвуют в почвообразовании. Ряд видов муравьев в большом количестве уничтожает насекомых, в том числе вредных, особенно обычный

рыжий лесной муравей, сооружающий над своими гнездами насыпные кучи из хвои, обломков сухих веток и коры. Очень полезны наездники, которые откладывают яйца в личинки других насекомых, вызывая их гибель.

Наибольшее значение перепончатокрылые имеют как объекты, применяющиеся в биологической борьбе с насекомыми-вредителями. Этому методу борьбы с вредителями в последнее время уделяется большое внимание.

**Отряд двукрылых (Diptera)** занимает по численности и разнообразию представителей одно из первых мест, уступая в этом отношении лишь жукам, бабочкам и перепончатокрылым. Известно около 18 тыс. видов.

Форма тела взрослых двукрылых весьма разнообразна. Двукрылые – это насекомые с одной парой перепончатых передних крыльев. Вторая пара превращена в короткие булавовидные образования – жужжальца, стабилизирующие полет, внутри которых находятся органы равновесия. Голова отделена и соединена с грудью тонким стебельком. Органы зрения – крупные фасеточные глаза – занимают нередко большую часть поверхности их округлой головы. Дополнительно на темени имеются, хотя и не у всех, 2—3 точечных глазка. Усики расположены на лобной поверхности головы, между глазами. У комаров они длинные, многочлениковые (подотряд длинноусых двукрылых). У мух сяжки сильно укорочены (подотряд короткоусые) и обычно состоят всего из трех коротких члеников, последний из которых несет простую или перистую щетинку. Усики – главным образом органы восприятия запахов. На поверхности каждого из члеников имеются специально приспособленные для этого обонятельные бугорки. Нередко антенны самцов двукрылых бывают много сложнее, чем антенны самок. Эти вторичные половые отличия наблюдаются обычно у комаров; у мух же они проявляются чаще в размерах глаз. Питание двукрылых очень разнообразно, так же как и способы приема пищи; поэтому ротовой аппарат, имеющий вид хоботка, очень разнообразен по функции и строению: лижущий (мухи); колюще-сосущий (комары, слепни, мошки). У взрослых оводов ротовой аппарат не развит и они не питаются.

Три грудных сегмента двукрылых плотно слиты между собой, образуя прочный грудной отдел – вместилище мощной мускулатуры. Он служит надежной опорой для крыльев во время быстрого полета, здесь же расположены жужжальца. Среднегрудь – наиболее мощный грудной сегмент — на заднем крае сверху снабжена полукруглым выростом – щитком.

Конечности двукрылых бегательные. Строение их тесно связано с образом жизни. Подвижные, быстро бегающие мухи имеют короткие крепкие ноги. Комары же, днем обычно скрывающиеся среди растительности, обладают длинными конечностями, приспособленными для лазания среди сплетения стеблей травы или в листве деревьев и кустарников. Лапки ног заканчиваются коготками, у основания которых прикрепляются 2—3 особые подушечки-присоски. С их помощью двукрылые могут свободно передвигаться по совершенно гладкой поверхности. Опытами доказано, что у мух эти подушечки служат не только для передвижения, но являются дополнительными вкусовыми органами, сигнализирующими о съедобности

того субстрата, на который села муха.

Развитие с полным метаморфозом. Личинки червеобразные, безногие, голова не обособлена, живут в воде, почве, гниющих продуктах. Процесс превращения взрослой личинки в куколку у двукрылых имеет свои особенности. Обычно у насекомых с полным превращением, после того как под покровами личиночной шкурки сформируется куколка, эти покровы сбрасываются и куколка полностью освобождается (куколка свободная). Длинноусые двукрылые не представляют исключения из этого правила. Зато у целой группы высших мух имеется специальное дополнительное защитное приспособление, оберегающее куколку от повреждений и получившее название пупария. В этом случае шкурка взрослой личинки не только не сбрасывается, как ненужная оболочка, но, наоборот, затвердевает, приобретает бочонковидную форму и укрепляется различными отложениями. Куколка же формируется внутри этой шкурки, а взрослая муха, чтобы оказаться на свободе, выламывает в ней круглое выходное отверстие.

Наиболее часто встречаются мухи, оводы, слепни, комары, мошки, москиты.

Значение этого отряда в медицине и ветеринарии очень велико. Кровососущие формы переносят возбудителей ряда опасных заболеваний: комары рода *Anopheles* - малярии, другие - энцефалитов, инфекционной анемии лошадей, миксоматоза кроликов, бруцеллеза, сибирской язвы, анаплазмозов, филяриатозов; москиты – лейшманиозов; слепни – туляремии и некоторых трипанозомозов; синантропные двукрылые (т.е. виды, обитающие в жилищах человека) переносят болезнетворные микроорганизмы и распространяют различные инфекции - дизентерию, холеру, тиф, туберкулез, а также яйца гельминтов; мухи цеце - переносчики трипаносом – возбудителей сонной болезни людей.

Большой ущерб животноводству наносят оводы. Самки желудочных оводов откладывают яйца на кожу животных, часто около губ, щек. Личинки развиваются в желудочно-кишечном тракте непарнокопытных. Они прикрепляются к стенкам желудка, питаются слизью и кровью, вызывая истощение животных. Личинки подкожных оводов паразитируют в подкожной клетчатке крупного рогатого скота, оленей, что приводит к снижению продуктивности, порче шкур. Личинки носоглоточных оводов паразитируют в носоглотке, лобных и челюстных пазухах. Это опасные паразиты, от которых часто гибнут животные (овцы, олени, верблюды).

Роль двукрылых в природе разнообразна. Они являются неутомимыми санитарами, очищающими поверхность суши от накапливающихся здесь отходов. Некоторые группы двукрылых известны как почвообразователи и как враги вредных насекомых, сдерживающие их размножение. Некоторые являются опылителями цветковых растений (журчалки). Личинки комаров-звонцов, или мотылей, служат кормом для многих рыб и водоплавающих птиц. Взрослые же двукрылые, часто встречающиеся в огромных количествах, являются важным компонентом в питании энтомофагов – насекомоядных птиц, летучих мышей и др. Отряд содержит около 80 000

видов.

**Значение насекомых.** Насекомые необходимы для нормальной жизни людей. Из всех известных их видов менее 2% относится к вредным, причем в большинстве случаев – к тем же систематическим группам, что и множество безусловно полезных форм.

*Полезные насекомые.* Многие насекомые приносят неоценимую пользу как опылители растений – без них не могли бы созревать семена и плоды. В нашей флоре около 90% цветковых растений опыляются насекомыми. У этих растений выработались специальные приспособления для опыления насекомыми (окраска цветков, аромат, наличие нектара). В то же время у насекомых форма и длина хоботка соответствуют строению опыляемых ими цветков, а органы зрения и обоняния позволяют различать окраску венчика и запах. Основными опылителями служат пчелы, бабочки, мухи, жуки и осы. Насекомые служат кормом для рыб, земноводных, рептилий, и в первую очередь для птиц. Муравьи питаются главным образом муравьями и термитами. Многие насекомые, например стрекозы, златоглазки, богомолы, божьи коровки и осы, поедают большое количество членистоногих-вредителей.

Санитарами земли являются навозники, мертвоеды и могильщики, потребляющие экскременты и останки разлагающихся животных. Полезные насекомые – муравьи, уничтожающие многих вредных насекомых, повреждающих листья растений. Некоторые виды (шелкопряды, медоносная пчела) одомашнены человеком и имеют большое промышленное значение. Разведение пчел позволяет получить ценные продукты питания и лекарственное сырье, а также способствует повышению урожайности опыляемых насекомыми растений. Разведение тутового шелкопряда связано с получением натурального шелка.

*Вредные насекомые.* Многие насекомые поражают сельскохозяйственные культуры и запасы продовольствия, сосут кровь человека и домашних животных, переносят возбудителей болезней, повреждают древесину, бумагу, одежду и другие материалы.

Все крупные отряды насекомых включают в себя вредные виды. Потенциальными вредителями являются бабочки: платяная моль повреждает одежду; непарный шелкопряд объедает листовые деревья; листовёртка-почкоед – ель и пихту; кукурузный мотылек – кукурузу; яблоневая плодожорка – яблоню и т.д.

Огромный ущерб причиняют жуки: колорадский жук наносит вред картофелю, а также повреждает томаты и другие пасленовые; личинки майского жука повреждают корни многих садовых и огородных культур. Большой вред сельскохозяйственным растениям наносят жуки – щелкуны, их личинки – проволочники живут в почве и повреждают корни, клубни, корневища. Гусеницы, трипсы, медведки, саранча, гессенская муха тем или иным путем поражают практически все части растений: пьют их соки, делают ходы в тканях, пожирают листья, цветки, плоды и семена.

Термиты причиняют огромный ущерб, разрушая деревянные постройки.

Значительный вред зерновым наносят клопы–черепашки; вредителями запасов являются хрущаки, мукоеды, зерновая моль.

Опасны насекомые–переносчики возбудителей заболеваний человека и животных. Комнатные мухи, контактируя со сточными водами, бытовыми отходами, загрязняя пищу, предметы домашнего обихода разносят возбудителей сыпного тифа, цисты дизентерийной амебы, яйца паразитических червей. Такую же роль могут играть тараканы, муравьи и другие насекомые, обитающие в жилище человека. Комары переносят филяриатоз; слепни – туляремию, инфекционную анемию лошадей; мошки – онхоцеркоз.

Блохи не только больно кусаются, но и переносят опасные болезни, включая чуму. Человек заражается ею через блох, живущих на грызунах, прежде всего – на крысах. Блохи и вши служат также переносчиками сыпного тифа. Возбудителя бубонной чумы переносят крысиные блохи.

Триатоминовые клопы-хищницы, известные своей тенденцией кусать человека около рта, распространяют болезнь Шагаса. Постельные клопы, хотя инфекций, по-видимому, и не распространяют, сильно досаждают людям как кровососы и могут приводить к появлению серьезных язв на теле. Многие другие клопы переносят болезни растений, включая различные вирусы. Тли распространяют вирусы табачной мозаики и веретеновидности клубней, цикады – курчавости ботвы сахарной свеклы.

## Глава 12. Тип Моллюски (Mollusca)

Моллюски (лат. molluscus - мягкий, мягкотелый) - это резко обособленный тип животных, насчитывающий около 130 тыс. видов. Несмотря на разнообразие форм, все моллюски имеют характерные только для них признаки, которые характеризуют общее происхождение этих животных от кольчатых червей и одновременно указывают на своеобразный тип эволюции этой группы. Обитают преимущественно в морях, пресных водоемах, реже - на суше.

В основном это двустороннесимметричные, вторичнополостные животные, у части моллюсков в течение онтогенеза происходит смещение органов, из-за чего тело становится асимметричным. Вторичная полость тела у большинства форм в процессе онтогенеза подвергается значительной редукции, остатки целома сохраняются в виде окологердечной сумки (перикардия) и в области половых желез. Промежутки между органами частично заполнены соединительной тканью паренхимой.

Тело моллюсков несегментированное, состоит из головы, мешковидного туловища и ноги, у двустворчатых голова редуцируется. На голове расположены глаза, органы осязания – щупальца. Нога является своеобразным мускулистым органом и представляет собой разросшуюся брюшную стенку туловища. У одних моллюсков она служит для ползания и тогда имеет более широкую подошву, у других - является органом, с помощью которого моллюск закапывается в грунт, у третьих - превращается в орган плавания, у четвертых - участвует в ловле добычи. Известны также

сидячие моллюски, которые во взрослом состоянии ведут абсолютно неподвижный образ жизни, а это чаще всего сопровождается редукцией ноги.

Мягкое тело заключено в раковину, которая у разных видов имеет неодинаковое строение. У некоторых видов она частично или полностью редуцируется. Раковина моллюсков может обеспечивать плавучесть, служить защитным приспособлением или сохраняться в виде тонкой пластинки внутреннего скелета.

Строение раковины является важным признаком для классификации моллюсков, она состоит из кристаллов углекислой извести, которые расположены в несколько слоев. Кальциевая раковина образуется на органическом, белковом материале, который в виде пластинок формируется мантией. Состоит раковина моллюсков из трех слоев: наружного конхиолинового (периостракума), среднего известкового (остракума) и внутреннего перламутрового (гипостракума). Средний слой раковины нарастает только по своему краю, тогда как внутренний нарастает и в толщину, обуславливая увеличение толщины самой раковины по мере роста моллюска. Внутренний слой состоит из тончайших пластинок извести, расположенных параллельно поверхности раковины, и имеет характерный перламутровый блеск, получающийся за счет интерференции световых волн. Форма раковины разнообразная. Активно плавающие головоногие утратили раковину, а некоторые (каракатица) и обитающие в почве брюхоногие (слизни) сохраняют раковину в виде небольшой пластинки, лежащей под покровами и мантией.

Вокруг основания туловища имеется обширная кожная складка - *мантия*, которая свисает со спинной стороны туловища поверх незащищенных частей тела. Пространство между туловищем и мантией называется мантийной полостью. У водных моллюсков в ней расположены одна или более пар жабр, в мантию открываются отверстия половых органов и органов выделения, а также анальное отверстие. Внутри мантийной полости расположены некоторые органы чувств, например, органы равновесия и органы химического чувства, которые служат для анализа воды, притекающей к жабрам.

Пищеварительная система состоит из трех отделов: переднего, среднего и заднего. У моллюсков имеются слюнные железы, протоки которых открываются в глотку. В глотке находится специфический орган для перетирания пищи – терка, или радула, представляющая собой пластинку с роговыми зубчиками. К среднему отделу пищеварительной системы относится желудок и связанная с ним пищеварительная железа – печень. Задняя кишка заканчивается анальным отверстием, открывающимся в мантийную полость.

Кровеносная система незамкнутого типа. Имеется пульсирующий орган – сердце, который состоит из предсердия (одного, двух или нескольких) и желудочка. Сердце находится в околосердечной сумке. Из желудочка кровь нагнетается в аорту, из нее поступает в артерии, после чего изливается в полость тела. Пройдя по лакунам и синусам, кровь насыщается продуктами распада и углекислым газом, в результате чего становится

венозной. Затем она попадает в органы дыхания, где очищается от углекислого газа и обогащается кислородом. После этого кровь поступает обратно в сердце. Кровь чаще всего бесцветная, реже - голубая из-за присутствия медьсодержащего дыхательного пигмента – гемоцианина.

Дыхательная система состоит из специализированных органов. У одних моллюсков они обеспечивают газообмен в воде - это первичные жабры - ктенидии, которые представляют собой стебелек с тонкими лепестками. Реснички, покрывающие жабры, прогоняют воду, входящую в мантийную полость, между лепестками. Внутри жаберных лепестков расположено большое количество кровеносных сосудов, через стенки которых происходит газообмен. У наземных моллюсков и некоторых пресноводных дыхание осуществляется через кожу и с помощью легких. Они представляют собой обособленный участок мантийной полости, сообщаемой с воздушной средой через дыхательное отверстие, запираемое кольцевым сфинктером. Для вентиляции легочной полости моллюски, живущие в воде, периодически поднимаются к ее поверхности.

Нервная система разбросанно-узлового типа, состоит из нескольких пар ганглиев, соединенных между собой комиссурами и коннективами. У некоторых моллюсков (головоногие) происходит концентрация нервных ганглиев с образованием головного мозга. Из органов чувств имеются глаза, органы равновесия, обоняния, осязания и химического чувства.

Выделительная система представлена видоизмененными целомодуктами – почками, число которых у разных видов варьирует от 1 до 4. Одним концом они открываются в окологердечную сумку, поглощают из крови продукты обмена и выводят их наружу через второе отверстие, открывающееся в мантийную полость.

Половая система может быть гермафродитной или раздельнополой. Оплодотворение наружное или внутреннее. У ряда моллюсков (наземные, пресноводные брюхоногие, головоногие) развитие прямое, у некоторых морских брюхоногих и двустворчатых – с метаморфозом.

Моллюски произошли от кольчатых червей. Это очень древняя и многочисленная группа животных. Размеры варьируют от 2 миллиметров у планктонных форм до 20 метров у гигантских кальмаров. Они занимают основные типы местообитаний на суше и в воде.

Моллюски подразделяются на два подтипа: боконервные и раковинные. К подтипу раковинные относятся классы: брюхоногие, пластинчатожаберные и головоногие.

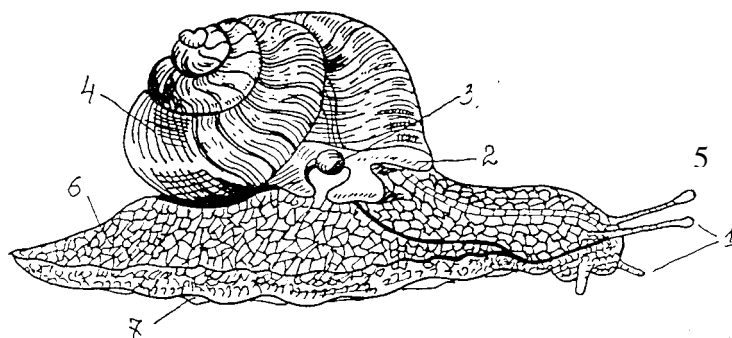
### **11.1. Класс Брюхоногие (Gastropoda)**

Брюхоногие моллюски составляют наиболее богатый видами класс мягкотелых. В этом классе около 90 тыс. видов. Они заселили как прибрежную зону океанов и морей, так и значительные глубины и область открытого моря. Они расселились по пресным водам и приспособились к жизни на суше, проникнув даже в каменистые пустыни. Характерным признаком брюхоногих является асимметричность строения, так как они

утратили билатеральную (двустороннюю) симметрию тела. У брюхоногих имеется цельная раковина, не разделенная на створки или пластинки. Раковина часто закручена в спираль, при этом обороты спирали чаще всего лежат в разных плоскостях. Обороты раковины составляют завиток. Кроме того, различают вершину и устье — отверстие, из которого высовываются голова и нога моллюска. Соответственно со спиральной закрученностью раковины спирально располагается и внутренностный мешок (тело). В огромном большинстве случаев наблюдается закрученность по движению часовой стрелки, т. е. вправо, если смотреть на раковину с ее вершины; в более редких случаях раковина и внутренностный мешок закручены против движения часовой стрелки, т. е. влево. По направлению закручивания раковины различают правозакрученные и левозакрученные раковины. У различных улиток по внешнему виду они чрезвычайно разнообразны, что определяется числом и формой оборотов спирали. Раковина состоит из трех слоев: наружный образован тонким слоем органического вещества — конхиолина; средний, так называемый фарфоровый слой, в котором различают до трех слоев известковых пластинок; у некоторых улиток выражен третий внутренний слой раковины — перламутровый. Внутривидовая изменчивость раковины многих видов брюхоногих весьма широка. Слизни, относящиеся к данному классу, вторично утратили раковину.

Тело брюхоногих состоит из трех отделов: головы, ноги и туловища (рис. 90).

*Голова* хорошо обособлена, на ней располагаются одна или две пары щупалец и одна пара глаз, которые могут находиться на концах щупалец (например, у виноградной улитки) или у их основания (например, у морского блюдечка). Там же расположено и ротовое отверстие. У некоторых улиток на голове имеется вытянутый хоботок, заканчивающийся ртом.



*Рис. 90.* Виноградная улитка (по Б.А. Кузнецову):

1 – щупальца; 2 – мантия; 3 – дыхательное отверстие; 4 – раковина; 5 – глаза;  
6 – нога; 7 – подошва ноги

*Нога* массивная мускулистая с широкой нижней поверхностью, называемой подошвой. Характерный для большинства улиток способ передвижения - это медленное скольжение по субстрату на подошве ноги,



причем само передвижение осуществляется благодаря волнам сокращения, пробегающим по подошве ноги сзади наперед. Обильная слизь, выделяемая при этом кожей, смягчает трение и облегчает скольжение по твердому субстрату. У некоторых улиток в связи с переходом их к иному типу движения изменяются и функции, и строение ноги. Иногда задняя часть ноги несет на верхней поверхности особую роговую или обызвествленную крышечку, и когда улитка прячется в раковину, крышечка закрывает устье.

*Туловище* брюхоногих хорошо обособлено и располагается поверх ноги в виде спирально закрученного внутренностного мешка. Лишь у немногих форм туловище сохраняет билатеральную симметрию и слабо ограничено от ноги. Раковина соединена с телом с помощью мощного мускула - ретрактора, сокращение которого и втягивает улитку внутрь раковины. Непосредственно под раковиной, одевая внутренностный мешок, находится мантия, передний утолщенный край которой свободно свисает над туловищем животного и прикрывает образующую под ним мантийную полость, в которую открываются анальное, выделительное и половое отверстия. В мантийной полости находятся и органы дыхания - чаще всего одна перистая жабра, или ктенинидий (сравнительно небольшое число улиток имеет две жабры); у улиток, относящихся к подклассу легочных, жабры утрачиваются, а свод мантийной полости функционирует как легкое. Свободный край мантии у некоторых улиток может вытягиваться в более или менее длинную трубку — сифон, помещающийся в сифональном выросте раковины. В других случаях свободный край мантии может заворачиваться над краем раковины, так что мантия, выступая из-под раковины, прикрывает ее сверху частично или полностью. В последнем случае раковина становится внутренней и обычно в той или иной мере подвергается редукции.

Кожа образована однослойным эпидермисом, часто несущим реснички и имеющим слизистые железы. В соединительной ткани, расположенной под эпидермисом, встречаются пигментные клетки.

Пищеварительная система состоит из передней, средней и задней кишки. Передняя кишка включает ротовую полость, глотку и пищевод. Рот у улиток ведет в объемистую ротовую полость, в которой находятся парная или непарная челюсть и типичный для большинства моллюсков орган - терка, или радула (мускульный язык, покрытый тонкой роговой пластинкой с многочисленными зубчиками), которая может выдвигаться, соскабливать мягкие растительные ткани и снова втягиваться. В ротовую полость открываются протоки парных слюнных желез, а у некоторых улиток - протоки и других желёзок, например, ядовитых или выделяющих кислоту. У хищных брюхоногих выделяется серная кислота, служащая для растворения раковины или панцыря добычи. За глоткой идет тонкий пищевод, у некоторых улиток расширяющийся в объемистый зоб.

Средний отдел кишечника состоит из желудка и собственно средней кишки. Желудок окружает объемистая печень, состоящая из многочисленных долек. От долек печени отходят мелкие протоки, которые сливаются в более крупные и впадают в полость желудка. Печень выполняет функцию пищеварительной железы, вырабатывающей гидролитические ферменты,

расщепляющие углеводы. Кроме того, клетки печени фагоцитируют мелкие частицы пищи и осуществляют внутриклеточное пищеварение. В печени откладываются запасные вещества - жир и гликоген.

Кишка более короткая у хищных брюхоногих моллюсков, и более длинная у растительноядных. Кишечник открывается наружу анальным отверстием внутри мантийной полости. Анальное отверстие может располагаться над головой или сбоку от нее на правой стороне тела, так как кишечник современных брюхоногих образует петлеобразный изгиб.

Пища у брюхоногих самая разнообразная. Значительная часть улиток питается растительной массой, которую соскабливают с помощью радулы, медленно ползая по частям растений и донному субстрату. Среди брюхоногих имеются также хищные виды.

Дыхательная система у морских брюхоногих представлена жабрами, или ктенидиями. Это парные органы, расположенные по бокам от анального отверстия. Во взрослом состоянии парные ктенидии сохраняются у немногих видов, у большинства брюхоногих одна из них в онтогенезе частично или полностью редуцируется. Некоторые брюхоногие вообще утратили ктенидии, и у них образовались вторичные кожные адаптивные жабры.

У наземных и пресноводных улиток газообмен происходит в воздушной среде, в этой связи у них вместо жабр появился другой орган дыхания - легкое, которое представляет собой обособившийся отдел мантийной полости. Стенки легкого пронизаны густой сетью кровеносных сосудов. Сообщение с окружающей средой происходит через самостоятельное дыхательное отверстие. Легкое всегда одно, его стенка покрыта многочисленными складками и выстлана ресничным эпителием.

Водные легочные моллюски (катушки, прудовики) для дыхания периодически поднимаются к поверхности воды и заполняют легкое атмосферным воздухом. Зимой, когда пресные водоемы покрываются льдом, моллюски заполняют мантийную полость водой и дышат, извлекая кислород из воды. Вдобавок они потребляют пузырьки воздуха, находящиеся на водных растениях, из-за чего могут подолгу оставаться под водой.

Кровеносная система улиток незамкнутая. Лежащее на спинной стороне тела сердце состоит из одного желудочка и одного предсердия (у немногих форм два предсердия). Сердце улиток лежит внутри полости перикардия. В предсердии собирается окисленная кровь из жабры или легкого, откуда она перегоняется в желудочек, а затем по разветвляющимся головной и внутренностной аортам разносится по телу. Головная аорта снабжает кровью переднюю часть тела и находящиеся там органы, а внутренностная - органы пищеварительной и половой систем. Для брюхоногих характерно наличие хорошо развитой сосудистой системы, со сплетениями во всех частях тела.

Кровь из концевых сосудов изливается в мелкие лакунарные пространства, которых особенно много в ноге и мантийной полости. Протекая по лакунам, кровь постепенно отдает кислород, насыщается углекислым газом и продуктами обмена, становясь при этом венозной. Затем кровь из лакун собирается в более обширные пространства - венозные

синусы. От венозных синусов кровь по приносящим венам оттекает к органам дыхательной системы (жабрам или легким), где отдает углекислый газ и насыщается кислородом, становясь артериальной. После этого артериальная кровь по жаберной или легочной вене (в зависимости от типа дыхания) поступает в предсердие, а оттуда - в желудочек. Кровь содержит дыхательный пигмент – гемоцианин и гемоглобин, содержащие медь и связывающие кислород в небольшом количестве.

Органы выделения представлены непарной почкой, только у низших гастропод почки парные. Почка представляет собой целомодукт, она состоит из ресничной воронки, обращенной в полость перикардия, а ее проток открывается в мантийную полость рядом с анальным отверстием.

Нервная система разбросанно-узлового типа и состоит из 5 пар нервных узлов, или ганглиев: церебральных, ножных, или pedalных, плевроальных, висцеральных и париетальных. Церебральные ганглии, расположенные над глоткой и соединенные церебральной комиссурой, иннервируют голову с ее органами чувств истатоцистами. Pedальные ганглии находятся в передней части ноги, под глоткой, и соединены pedalной комиссурой, иннервируют мускулатуру ноги. Плевроальные ганглии расположены неподалеку от pedalных ганглиев, посредством коннективов соединяются с ними, а также с церебральными ганглиями, иннервируют мантию. Париетальные ганглии иннервируют жабры и осфрадии (органы химического чувства). Висцеральные ганглии располагаются под задней кишкой и иннервируют внутренние органы. Ганглии связаны нервными тяжами: одноименные — так называемыми комиссурами, разноименные — коннективами.

Из органов чувств, кроме глаз на передней паре щупалец головы и пары головных щупалец, имеющих значение органов осязания, у улиток развиты органы равновесия — парастатоцистов, которые иннервируются от церебральных ганглиев, хотя они лежат в непосредственной близости от pedalных. Статоцисты представляют собой замкнутые пузырьки, стенки которых выстланы ресничными и чувствительными клетками, а полость содержит жидкость, в которой плавает одно крупное или много мелких зернышек карбоната кальция. Давление, которое зернышки карбоната кальция оказывают на тот или иной участок стенки пузырька при различных положениях улитки, позволяет ей ориентироваться в пространстве. Улиткам присущ также и орган химического чувства — осфрадий, в виде маленького бугорка с чувствительными клетками, лежащий у основания жабры и служащий для опробования воды, попадающей в мантийную полость. Вторая пара головных щупалец у наземных улиток — орган обоняния. Кроме того, кожа улиток богата чувствительными клетками. У брюхоногих моллюсков очень хорошо развита хеморецепция.

Половая система у представителей разных подклассов брюхоногих имеет различное строение. Половые железы всегда непарные, от них отходят половые протоки. У самок имеется яичник, от него отходит яйцевод. У самцов семенник и семяпровод. Среди улиток есть и раздельнополые (большинство переднежаберных), и гермафродитные формы (легочные,

заднежаберные). У гермафродитных улиток имеется гермафродитная железа, в которой образуются яйцеклетки и спермии. Половые продукты выводятся через гермафродитный проток, последний переходит в мужской и женский протоки, которые на значительном протяжении слиты, а около полового отверстия расходятся.

Оплодотворение у большинства брюхоногих внутреннее (морских), а у раздельнополых морских и наземных, пресноводных – наружное. Развитие протекает обычно с метаморфозом, у некоторых морских, большинства пресноводных и у всех сухопутных моллюсков оно прямое. Но во всех группах брюхоногих наряду с прямым развитием можно встретить и живорождение, когда яйца развиваются в специальных отделах половой системы. При развитии с метаморфозом у немногих морских брюхоногих из яйца выходит личинка – трохофора, очень похожая на личинку кольчатых червей. Трохофоры свойственны наиболее просто организованным формам. Свободноплавающие трохофоры вскоре превращаются в следующую личиночную стадию - велигер. У некоторых брюхоногих стадия трохофоры проходит внутри яйцевых оболочек и из яйца выходит личинка велигер или, как ее называют, «парусник». Такое название личинка получила за движение с помощью сильно развитых парусообразных лопастей мантии, края которых покрыты ресничками.

При прямом развитии из яйца выходит молодой моллюск. Он меньше, нежели взрослый, размеров, с раковиной, имеющей лишь 1-2 оборота. В дальнейшем происходит рост тела моллюска и увеличение объема раковины путем постепенного приращения новых оборотов или путем разрастания в ширину одного или двух последних.

Значение брюхоногих невелико. В ряде стран употребляется в пищу виноградная улитка, которую разводят в специальных улитковых хозяйствах. Съедобны и многие морские переднежаберные (береговая улитка и др.). Раковины улиток иногда используют для изготовления украшений, пуговиц.

Есть моллюски, наносящие вред сельскому хозяйству. Виноградная улитка повреждает листья растений, слизи наносят вред озимым посевам, а также корнеплодам и клубням на полях и в овощехранилищах. Велико значение брюхоногих с точки зрения паразитологии - многие из них являются промежуточными хозяевами дигенетических сосальщиков из типа плоские черви: в малом прудовике проходит свое личиночное развитие печеночный сосальщик, слизи - промежуточные хозяева ланцетовидного сосальщика, пресноводный моллюск битиния - кошачьего. Хищный моллюск рапана, многочисленный в Черном море, опустошает устричные и мидиевые «банки», нанося значительный ущерб промыслу.

## 11.2. Класс Двустворчатые (*Bivalvia*)

Двустворчатые - исключительно водные, малоподвижные моллюски. Общее число видов двустворчатых моллюсков - около 20 тыс. Они заселили все типы водоемов - соленые и пресные, большие и малые, постоянно и периодически высыхающие. Мелкие пресноводные горошинки иногда живут

даже в заболоченных почвах. Двустворчатые моллюски встречаются на любых глубинах, во всех широтах и на всех грунтах; некоторые из них прикрепляются к камням, скалам и раковинам других моллюсков; некоторые тесно связаны с губками, ракообразными, иглокожими, многощетинковыми червями; маленький моллюск энтовальва живет даже в пищевode голотурий. Большая часть их населяет небольшие глубины в тропических и субтропических морях, их много и на коралловых рифах.

Разнообразие раковин очень велико: гигантская тридакна может достигать длины около 1,5 м и иметь массу до четверти тонны, а глубоководные морские микрогломы или некоторые пресноводные горошинки имеют в длину чуть больше 1 мм при массе в несколько миллиграммов.

Тело большей частью билатерально – симметрично и сжато с боков. Оно полностью помещается между двумя створками раковины. Голова редуцирована и тело состоит из туловища и ноги.

По средней линии тела, в плоскости симметрии расположена мускулистая клиновидная нога, направленная заостренным концом вперед, выставляющаяся при ползании и закапывании в ил из раскрытых створок наружу. У многих видов в ноге имеется биссусная железа, выделяющая прочные биссусные нити, с помощью которых моллюск прикрепляется к субстрату. У многих видов нога частично (у мидий) или полностью (у устриц) редуцируется в связи с неподвижным образом жизни.

Тело заключено в раковину. Поверхность раковины покрыта органическим (конхиолиновым) слоем (иногда он исчезает), обычно окрашенным. Роль наружного слоя заключается в защите среднего известкового как от механических повреждений, так и от химической коррозии.

Внутренний слой раковины - перламутровый; у многих двустворчатых моллюсков он отсутствует. Этот слой сложен тончайшими известковыми листовидными чешуйками; благодаря прозрачности каждой чешуйки возникает интерференция света, которая и обеспечивает характерный блеск и радужные переливы перламутра. Самый красивый перламутр бывает у тех моллюсков, у которых толщина чешуек составляет 0,4-0,6 мкм. Карбонат кальция в раковине может быть в виде кальцита или арагонита; у тропических форм раковина содержит больше арагонита, а также довольно много стронция.

Створки раковины соединены на спинной стороне связкой – лигаментом. За счет пружинных свойств лигамента створки при расслаблении мускулов-замыкателей (аддукторов) автоматически приоткрываются. Лигамент состоит из волокнистого рогоподобного вещества - конхиолина. Когда аддукторы, сокращаясь, стягивают створки, волокна в нижней части лигамента сжимаются, а в верхнем слое - растягиваются, причем и те и другие стремятся в силу естественной упругости вернуться к исходному состоянию. Именно поэтому у мертвых моллюсков аддукторы расслаблены и створки раковины всегда полуоткрыты.

У большей части двустворчатых для предотвращения смещения створок одной относительно другой в плоскости смыкания развивается система (нередко очень сложная) выростов, бугорков и пластинок, занимающих спинной (замковый) край раковины - так называемый замок, отдельные выступающие элементы которого именуются зубами. Замковым зубам одной створки соответствуют углубления на другой створке. Детали строения замка, число, форма и характер расположения зубов разнообразны.

Тело двустворчатых с боков покрыто *мантией*, которая свешивается в виде двух складок (рис. 91). Наружный слой мантии железистый, выделяет раковину. Внутренняя поверхность мантии покрыта мерцательным эпителием, движение ресничек которого обеспечивает ток воды в мантийной полости. Складки мантии соприкасаются, а иногда и срастаются, образуя в задней части два щелевидных отверстия – сифона, окаймленных короткими чувствительными выростами. Через нижний (вводной) сифон вода направляется в пространство между створками, омывает жабры и обеспечивает дыхание моллюска, а через верхний (выводной) – отфильтрованная моллюском вода выходит наружу, а вместе с ней удаляются продукты выделения почек и непереваренные остатки пищи.

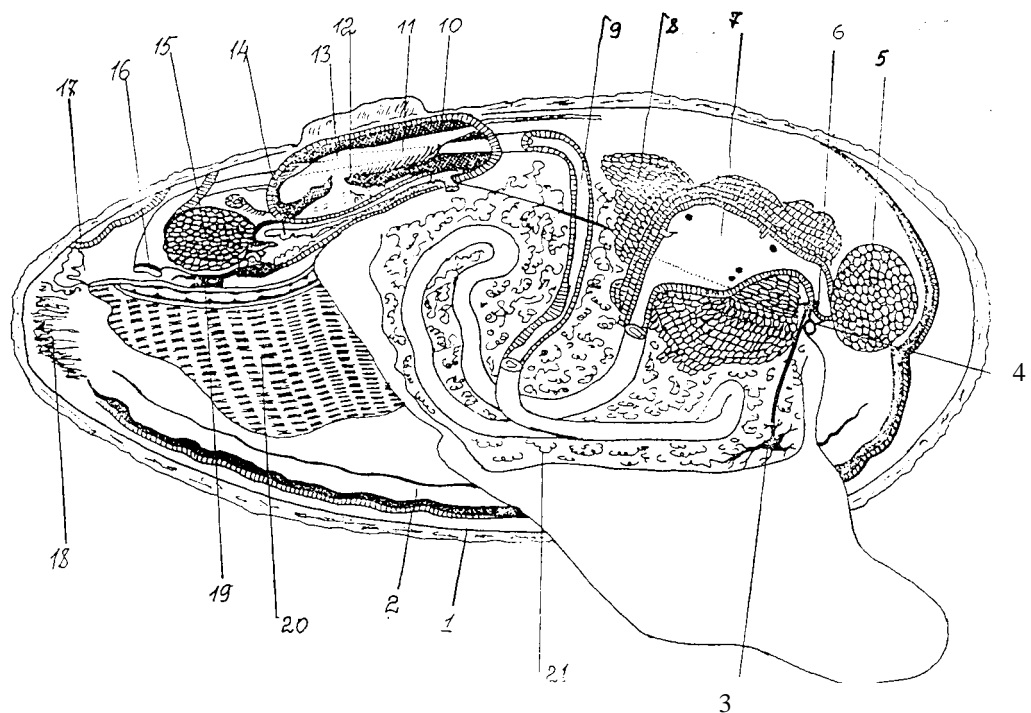


Рис. 91. Вскрытая беззубка (по Б.А. Кузнецову):

1 – раковина; 2 – мантия; 3 – педальный ганглий; 4 – рот; 5 – передний мускул - замыкатель; 6 – церебральный ганглий; 7 – желудок; 8 – печень; 9 – кишка; 10 – перикардий; 11 – задняя кишка; 12 – предсердие; 13 – желудочек; 14 – почка; 15 – задний мускул-замыкатель; 16 – анус; 17 – выводной сифон; 18 – вводной сифон; 19 – висцеропариетальный ганглий; 20 – жабра; 21 – половая железа

Пищеварительная система двустворчатых имеет некоторые особенности в связи с отсутствием головы, а следовательно глотки, радулы и челюстей. Ротовое отверстие помещается в углублении позади переднего мускула-замыкателя и окружено двумя парами ротовых лопастей. Слюнные

железы отсутствуют. За ротовым отверстием следует короткий пищевод, за которым располагается мешковидный желудок. Сюда открываются протоки парной печени. Отходящая от желудка средняя кишка у беззубок образует 1-2 оборота, а у других представителей число оборотов кишки может достигать 11. У ряда видов кишечник проходит либо, под либо над перикардом. Пройдя вдоль спинного края над задним аддуктором, он заканчивается анальным отверстием близ внутреннего отверстия выводного сифона. Отрезок пищеварительного тракта между околосердечной сумкой и анальным отверстием именуется прямой или задней кишкой. Кишечный тракт двустворчатых моллюсков лишен мышечных волокон, и передвижение содержимого происходит благодаря выстилающему кишечник ресничному эпителию.

Двустворчатые моллюски являются фильтраторами. Мантийная полость и жабры постоянно омываются током воды. Этот ток создается главным образом за счет работы микроскопических ресничек эпителия, покрывающего внутреннюю поверхность мантии, жабр, ротовых лопастей и стенок тела. Пищевые частицы, попав в мантийную полость из окружающей воды, с ее током проходят через жабры, которые состоят из множества продырявленных пластинок, оседают на них и попадают как бы на непрерывный конвейер. Реснички, покрывающие жабры, благодаря своим разным размерам, отсортировывают частички пищи на мелкие и крупные, обволакивают их слизью, слепляют в мелкие комочки и в итоге отправляют в пищеварительную бороздку, по которой они попадают к ротовым лопастям. Ротовые лопасти, снабженные органами химического и механического чувства, тоже очень эффективный сортирующий аппарат, отделяющий съедобные частицы от непригодных в пищу; двустворчатые очень привередливы в своих вкусах. Например, мидии отбирают для питания только одноклеточные водоросли и жгутиконосцев, устрицы из смеси водорослей и бактерий поглощают только водоросли, некоторые пресноводные двустворчки могут питаться частицами детрита.

Отбракованные частицы, непригодные в пищу, с помощью других ресничек, работающих в противоположном направлении, попадают на мантию, откуда гонятся к выводному сифону или просто к краю мантии и выбрасываются наружу. Отобранные ротовыми лопастями пищевые комочки отправляются в рот. Попав через короткий пищевод в желудок, они с помощью ресничек опять же сортируются на крупные и мелкие. Крупные попадают сразу в кишечник, а мелкие разносятся по складкам желудка и собираются у выступающего конца кристаллического стебелька. Его работу можно сравнить с работой ножа миксера, постоянно вращающегося в полости желудка и перемешивающего его содержимое. Сам кристаллический стебелек образован белком типа глобулина, на котором «сидят» молекулы пищеварительных ферментов, способных переваривать углеводы. Эти ферменты постоянно поступают в содержимое желудка. Так происходит внеклеточное переваривание пищи. Затем еще не до конца переваренные пищевые частицы поступают в выросты печени. Это - и пищеварительная железа, и орган внутриклеточного переваривания и всасывания пищи.

Внутриклеточное переваривание пищи осуществляется блуждающими клетками, очень похожими на амёб. Эти амёбоциты псевдоподиями захватывают пищеварительные частицы и переваривают их внутри клетки. Амёбоциты могут проходить через эпителий кишечного тракта в его просвет и возвращаться обратно в ткани. Эти блуждающие клетки в основном и осуществляют переваривание. При внеклеточном пищеварении, которое осуществляется в полости кишечника, расщепляются только углеводы, тогда как белки и жиры перевариваются с помощью амёбоцитов.

Дыхательная система представлена пластинчатыми жабрами (ктенидиями), занимающими заднюю часть мантийной полости. Каждая жаберная пластинка состоит из рядов отдельных нитей (филаментов), а каждая нить соответственно образует нисходящее и восходящее колена. У беззубки между соседствующими нитями и между образуемыми ими коленами имеются соединения «мостики»; каждая полужабра, таким образом, представляет собой решетчатую, сложно продырявленную двухслойную пластинку. Вода через щели жаберных пластинок профильтровывается во внутрижаберную полость. Здесь кислород диффундирует в кровь.

У всех двустворчатых моллюсков кровеносная система незамкнутая. Их кровь - гемолимфа - циркулирует не только в кровеносных сосудах, но и в пространствах между органами, а также в соединительной ткани по системе синусов и лакун, лишенных собственных стенок. По сосудам течет преимущественно артериальная кровь, а венозная система имеет в целом лакунарный характер. Циркуляция крови обеспечивается сокращениями сердца и, частично, мускулатуры тела. Сердце у беззубки состоит из желудочка и двух предсердий (у других представителей предсердий может быть и больше) и лежит в перикардальной полости (околосердечной сумке), расположенной на спинной стороне тела. Перикардий (остаток вторичной полости тела) представляет собой удлинённый тонкостенный мешочек, наполненный гемолимфой. Желудочек обладает мощными мышечными стенками и имеет вид мешка конической или грушевидной формы, обращенного широким концом назад. Предсердия тонкостенны, полупрозрачны и имеют обычно треугольную форму, открываясь вершиной в желудочек. На границе предсердий и желудочка имеются небольшие полулунные складки - клапаны; пропускающие кровь только в одном направлении - из предсердий в желудочек. Желудочек пронизан задней кишкой, но полость его полностью замкнута и отделена от кишки собственной стенкой. Из желудочка кровь направляется к заднему концу тела через заднюю аорту, а к переднему концу - через переднюю аорту. Обе аорты разделяются далее на артерии, снабжающие кровью все органы животного. Из артериальных сосудов гемолимфа попадает в систему лакун, отдает тканям кислород и питательные вещества и собирается по синусам и лакунам в большой венозный синус, лежащий между почками. Пройдя отсюда через венозную систему почек, кровь вливается в парные приносящие жаберные артерии, идущие вдоль основания каждой жабры. Из них венозная кровь по приносящим жаберным сосудам растекается по капиллярам жабр.



Окисленная в жабрах кровь по выносящим сосудам вливается в жаберные вены, а из них - в предсердия. Сюда же поступает и та часть крови, которая, минуя жабры и почки, окислилась в капиллярах мантийных складок и по мантийным венам поступила в наружные жаберные вены. Мантия, обладая сильно разветвленной сетью кровеносных сосудов, также принимает участие в газообмене. Кровь двустворчатых моллюсков выполняет все функции, которые она выполняет и у других животных: снабжение тканей кислородом и питательными веществами, удаление продуктов азотистого обмена и углекислого газа, поддержание ионного состава и осмотического давления.

В гемолимфе двустворчатых моллюсков довольно много форменных элементов, среди которых есть и эритроциты. В качестве дыхательного пигмента может присутствовать гемоглобин как вне-, так и внутриклеточно, тогда кровь красная. Но гораздо чаще дыхательный пигмент представлен гемоцианином, в котором ионы железа заменены ионами меди, и в этом случае кровь имеет голубоватый цвет.

Органами выделения у двустворчатых моллюсков служат почки, их внутренние концы открываются в перикардий, а наружные - в мантийную полость. У беззубки почки имеют вид пары изогнутых трубчатых мешочков черного цвета. Один конец почки с железистыми стенками представляет собой выделительный отдел, а другой конец, имеющий вид пузырька, играет роль накопительной камеры, где собираются продукты обмена веществ, подлежащие удалению.

Выделительную функцию выполняет и *кеберов* орган, в котором также накапливаются продукты обмена, затем они поступают в перикардий, а оттуда выводятся почками. Кеберов орган – это видоизмененная в виде парных желез стенка перикарда.

Нервная система разбросанно-узлового типа, но из-за отсутствия головы и малоподвижного образа жизни моллюсков слабо развита. У беззубки, например, имеется всего три пары нервных узлов (ганглиев). Пара головных, или цереброплевральных, ганглиев располагается над ртом и немного позади него; вторая пара - ножные, или педальные, ганглии - в тканях ноги; третья пара - внутренностные, или висцеропариентальные ганглии - позади заднего мускула-замыкателя. Между первой и второй, а также между первой и третьей парами проходит по паре нервных стволов - коннектив, а каждый ганглий соединен с парным ему ганглием поперечными нервными перемышками - комиссурами.

Органы чувств. В связи с редукцией головы *глаза* у большинства моллюсков отсутствуют, но у некоторых они есть, хотя располагаются в самых неожиданных местах: на крае мантии, в основании сифонов и даже на жабрах. Эти фоторецепторы могут представлять собой просто скопления пигментированных фоточувствительных клеток, но могут достигать и большой степени сложности, с хрусталиком и сетчаткой, например, мантийные глаза гребешков или тридакн. Глаза могут быть многочисленными (у гребешков - до 100) или локализоваться на небольшом участке и в малом числе. Пространственная ориентация моллюсков зависит от деятельности органов равновесия - *статоцистов*. Они расположены у

беззубки близ ножных ганглиев, у некоторых других видов - на спинной стороне тела. Статоцист - это впячивание чувствительного ресничного эпителия, замкнутое или сообщающееся с внешней средой.

Органы химического чувства – *осфрадии* - чаще всего представлены мелкими парными пигментированными и хорошо иннервируемыми группами чувствительных клеток. Они могут располагаться в различных местах - на ноге, в области жабр, сифонов, задней кишки. В задней части мантии часто заметны утолщения краевой складки - сенсорные клапаны, принимающие участие в контроле качества воды, поступающей в мантийную полость.

Половая система. Большинство двустворчатых моллюсков раздельнополы. Но есть среди них и гермафродиты. Некоторые виды, в частности, беззубка, будучи раздельнополой, способна переходить к гермафродитизму: в небольших изолированных водоемах могут встречаться отдельные обоеполые особи и целые поколения гермафродитов. Парные гонады залегают в передней части тела и в основании ноги. У некоторых половые протоки отсутствуют, и половые клетки выходят из гонад через разрывы тканей в мантийную полость.

У пресноводных оплодотворение наружное. Яйца развиваются в жабрах материнской особи, занимая специализированные выводковые камеры (марзупии). Из яиц выходит вполне сформированная личинка (глохидий), имеющая двустворчатую, широко раскрывающуюся раковину, снабженную на каждой створке длинным острым зубом, направленным перпендикулярно плоскости смыкания створок (рис. 92). Когда мимо самки с созревшими глохидиями проплывает рыба, беззубка резкой струей воды выбрасывает глохидиев наружу. Личинки, прикоснувшись к жабрам или плавникам рыбы, резко захлопывают створки и «цепляются» за хозяина. Реагируя на постоянное раздражение, ткани рыбы в этом месте разрастаются, образуют опухоль, которая полностью обрастает личинку. С этого момента глохидий начинает питаться за счет рыбы, т. е. становится паразитом. Этот период продолжается несколько недель (до двух месяцев), после чего стенки опухоли разрываются и молодой вполне сформированный моллюск падает на дно и переходит к самостоятельной жизни.

Почти все морские формы, обитающие на мелководьях, выметывают яйца непосредственно в воду, где и происходит оплодотворение. Встречаются виды, у которых яйца остаются на жабрах материнской особи, сперматозоиды попадают в мантийную полость самки с током воды и оплодотворение происходит в организме самки, где и протекают первые стадии развития молоди (так называемая жаберная беременность). Если половые продукты выметываются в воду, они находятся во взвешенном

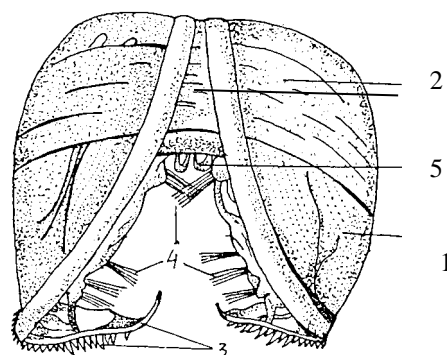


Рис. 92. Глохидий (по Б.А. Кузнецову): 1 – раковина; 2 – мускул-замыкатель; 3 – зубцы и зубчики; 4 – чувствительные щетинки; 5 – биссусная железа

состоянии, реже склеиваются в комки или прикрепляются к раковинам, камням, водорослям.

В ходе эмбрионального развития ракушек почти не выражен процесс сегментации, столь характерный для полихет. У личинок двустворчатых моллюсков имеется зачаток ноги и первичная раковина (продиссоконх), которая вначале закладывается в виде одной пластинки, расположенной на спинной стороне личинки. После ряда превращений трохофора, у которой формируются парус (велум) - ресничный теменной диск, двустворчатая раковина и зачатки других органов, превращается в велигер. Наличие свободноплавающих личинок - трохофоры и велигера - представляет собой важную стадию в жизни моллюска, так как обеспечивает возможность расселения, поскольку взрослые ракушки ведут прикрепленный или малоподвижный образ жизни.

Значение двустворчатых моллюсков в природе велико. Они являются фильтраторами. Моллюски засасывают воду, содержащую органические и минеральные частицы, взвешенные в воде, мелкие планктонные организмы, а выводят чистую профильтрованную воду. Пропуская через себя воду, они эффективно очищают ее, поэтому в местах скоплений двустворчатых вода обычно бывает чистой. Объем профильтровываемой воды велик: одна устрица размером 8-10 см за 1 час фильтрует до 10 л воды, мидия – до 15 л. К числу таких фильтраторов относятся беззубка, перловица, дрейссена речная, широко распространенная в водоемах Европы. В природных водоемах дрейссена очищает воду, но подавляет развитие других двустворчатых моллюсков. Это было установлено на озере Нарочь.

Многие виды (например, устрицы, мидии, гребешки и др.) в различном виде употребляются в пищу, поскольку обладают ценным диетическим мясом, богатым микроэлементами. Так как природные запасы моллюсков ограничены, многих из них специально разводят на водных фермах.

Велико значение двустворчатых в качестве источника украшений. Прежде всего это относится к тем видам, которые способны продуцировать качественный жемчуг - одно из немногих (наряду с янтарем) ювелирных украшений органической природы.

Перламутровый слой раковин жемчужниц и других двустворчатых используется для изготовления пуговиц, украшений. Двустворчатые моллюски играют и отрицательную роль: моллюски-камнеточцы сверлят камни, известняки; корабельные черви – дерево, нанося большой ущерб сооружениям и днищам судов. Широко распространена в некоторых реках, озерах и морях дрейссена, скапливаясь на шлюзах и защитных решетках гидротехнических сооружений и нарушая их нормальную работу. Также могут проникать в водопроводные трубы, которые они закупоривают, и, погибая, становятся причиной порчи питьевой воды.

### 11.3. Класс Головоногие (Cephalopoda)

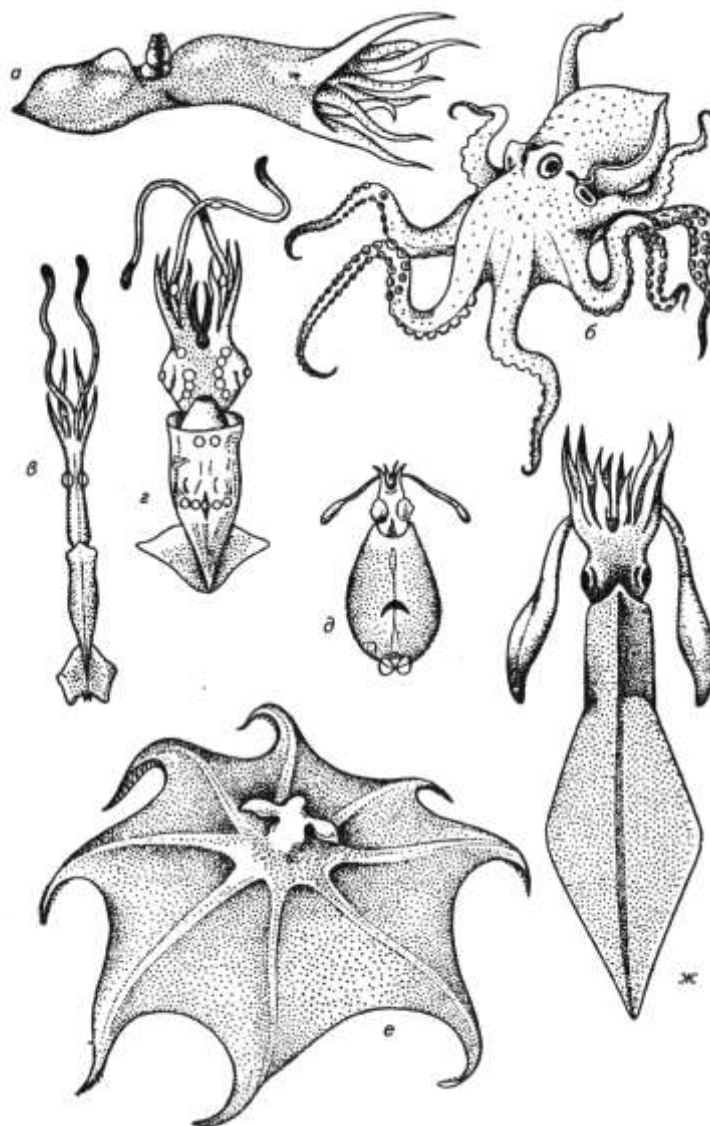
Головоногие моллюски – это своеобразная группа мягкотелых, которая характеризуется самым высоким уровнем организации, не только среди моллюсков, но и среди беспозвоночных (рис. 93). Современных головоногих насчитывается около 700 видов. Они живут исключительно в морях. Большинство из них ведут пелагический образ жизни, т.е. плавают в толще воды, заселяя различные глубины: от мелководий до очень больших глубин, некоторые виды ползают по дну. Размеры головоногих варьируют от нескольких сантиметров до 18-метровых гигантов, весящих не менее двух тонн (гигантские кальмары архитеутис). Тело состоит из головы, туловища и видоизмененной ноги, которая преобразуется в щупальца и воронку. На голове вокруг рта расположены крупные щупальца, ловкостью своих движений напоминающие руки. Их называют также «ногами», потому что осьминоги и кальмары часто передвигаются с помощью щупалец по дну. Щупальца снабжены у большинства присосками, которые располагаются рядами. Каждая присоска представляет собой хрящевую ямочку, которая может сокращаться и утолщаться специальными мускулами. С помощью присосок головоногие могут передвигать свое тело, а также схватывать и удерживать различные предметы. Количество щупалец у разных видов неодинаково, функции – разнообразны; с помощью их животные охотятся, захватывают и удерживают добычу (у десятиногих захватывают два длинных щупальца, а все остальные удерживают), перемещаются по дну, защищаются от врагов, контактируют с другими особями, копулируют и т.д.

Большинство ныне живущих головоногих лишены наружной раковины, которая существовала у вымерших предков (аммонитов), рудименты ее, обросшие мантией, погружены внутрь тела. Раковина сохранилась только у некоторых современных групп (наутилусов, аргонавтов). Исчезновение наружной раковины можно рассматривать как прогрессивное явление, которое позволило им перейти к хищному образу жизни и стремительному передвижению при нападении на добычу.

Мантия со всех сторон окружает тело, на спинной стороне она срастается со стенкой тела, а на брюшной стороне между мантией и телом образуется мантийная полость, куда открываются анальное, половое и выделительное отверстия, и находятся жабры – ктенидии. По бокам тела у многих видов образуются кожные складки, выполняющие функцию плавников.

Мантийная полость сообщается с окружающей средой через щелевидное брюшное отверстие, расположенное в области перехода туловища в голову. Эта щель замыкается посредством твердых бугров, находящихся на внутренней поверхности мантии (их еще называют запонками), которые сокращениями мускулатуры мантии прижимаются к соответствующим по форме ямкам на брюшной стороне туловища. При этом вода, находящаяся в мантийной полости, с силой выбрасывается во внешнюю среду через воронку. Ритмичные сокращения мышц мантии сопровождаются выбросом воды, что обеспечивает приток свежей воды к жабрам, а более

частые движения толкают тело моллюска задним концом вперед за счет реактивной силы выбрасываемой из воронки струи воды. Таким образом, головоногие моллюски перемещаются в толще воды реактивным способом, при этом скорость передвижения может быть очень высокой.



*Рис. 93.* Различные головоногие (по Б.А. Кузнецову):

а - глубоководный плавающий осьминог (*Amphitretus pelagicus*); б - осьминог (*Benthos-topus profundorum*); в — планктонный кальмар (*Doratopsis sagitta*); г – глубоководный пелагический кальмар со светящимися органами (*Lycoteuthis diadema*); д - планктонный кальмарчик (*Cranchia scabra*); е - донный осьминог (*Cirrothawna murrayi*); ж - пелагический кальмар (*Loligo edulis*)

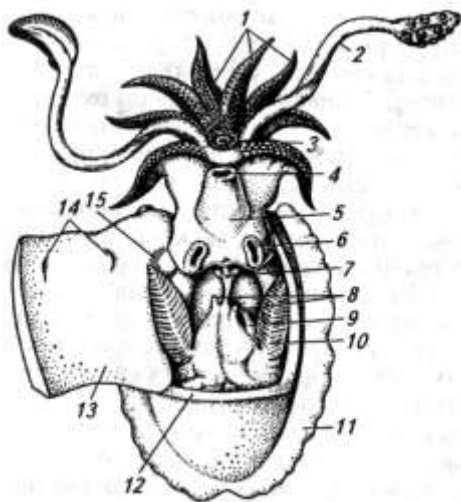


Рис. 94. Каракатица *Sepia officinalis* со вскрытой мантийной полостью; вид с брюшной стороны (по В.Ф. Натали):

1 – щупальца с присосками; 2 – ловчее щупальце; 3 – рот; 4 – отверстие воронки; 5 – воронка; 6 – хрящевые ямки кнопок; 7 – анальное отверстие; 8 – почечные сосочки; 9 – непарный половой сосочек; 10 – жабры; 11 – плавник; 12 – линия отреза мантии; 13 – отогнутая мантия; 14 – хрящевые бугорки кнопок; 15 – мантийный звездчатый ганглий

Мышечная система развита хорошо, она образована многочисленными пучками гладких миоцитов, однако мышечные волокна мантии и щупалец имеют поперечную исчерченность. Часть мышц прикрепляется к боковым краям раковины (если она имеется), а также к элементам внутреннего скелета.

Пищеварительная система начинается с ротового отверстия, окруженного щупальцами, которое ведет в мускулистую глотку (рис. 94). В глотке имеются роговые челюсти, напоминающие клюв попугая, с помощью которых происходит расчленение пищи на части, а растирание в кашицу осуществляется действием *радулы*, которая покрывает мясистый язык мелкими зубчиками, сидящими на выпуклом роговом чехле. В глотку открываются протоки одной или двух пар слюнных желез. От глотки отходит пищевод, открывающийся в объемистый желудок. Внутренняя поверхность желудка образует многочисленные складки, выстланные железистым эпителием. В желудок впадают протоки печени, обычно состоящей из двух больших долей (лопастей), реже цельной (например, у осьминогов). По печеночным протокам в желудок попадают секреты печени и поджелудочной железы.

От желудка отходит тонкая кишка, которая направляется вперед и переходит в прямую кишку, заканчивающуюся анальным отверстием.

В самом конце прямой кишки в нее впадает проток «чернильной» железы. Эта железа вырабатывает коричнево-черное вещество, которое в момент опасности мгновенно выбрасывается в мантийную полость, а оттуда наружу, образуя каплю, которая при прикосновении с водой превращается в облако непроницаемой мути, скрывающее моллюска от врагов. Головоногие являются хищниками, они охотятся на любых животных, в огромных количествах истребляют рыб, раков и других моллюсков. Свою добычу они схватывают щупальцами и затем умерщвляют мощными челюстями и ядом слюнных желез.

Органы дыхания – жабры (ктенидии), располагаются по бокам туловища в мантийной полости и имеют двоякоперистое строение.

Кровеносная система более сложная и почти замкнутая. Сердце состоит из желудочка и расположенных по его бокам предсердий. Количество предсердий соответствует числу жабр – у двужаберных их два, у четырехжаберных - четыре. Кровь содержит гемоцианин, в состав которого входят соединения меди. Поэтому кровь у них синяя, или темно-голубая.

Нервная система головоногих достигла высокого совершенства. Для центральной нервной системы характерна концентрация крупных ганглиев - церебральных, pedalных, pleuralных и parietальных, расположенных вокруг пищевода, при этом образуется общая окологлоточная масса нервной ткани, которую еще называют головным мозгом. Центральный отдел нервной системы защищен головной хрящевой капсулой. Мозг головоногих имеет очень сложное строение. В мозгу осьминога появляются зачатки серого вещества – коры головного мозга. У головоногих легко вырабатываются условные рефлексы, а врожденные реакции образуют сложные формы инстинктивного поведения.

Органы чувств головоногих хорошо развиты. Глаза устроены по типу глазного яблока, располагаются по бокам головы и имеют очень крупные размеры, например, у некоторых глубоководных кальмаров они достигают 40 см в диаметре. Роговица покрывает глаз не сплошным слоем, а имеет отверстие напротив хрусталика – зрачок. Глаза головоногих лишены цветоощущения и воспринимают предметы в черно-белых тонах. Кроме глаз, имеются внеглазные светочувствительные клетки, расположенные внутри тела моллюска, с их помощью животное может определять освещенные места.

В головной капсуле имеется парастатоцистов, которые определяют положение тела в пространстве. Органами обоняния служат осфрадии, расположенные у основания ктенидиев, или парные обонятельные ямочки, расположенные под глазами. Вкус определяется чувствительными клетками, которые находятся по краям ротового отверстия и на присосках.

Выделительная система представлена видоизмененными почками, количество их соответствует числу жабр. Кроме того, выведение излишних солей и продуктов обмена происходит в жабрах. Продуктом азотистого обмена является аммиак.

Половая система. Головоногие моллюски раздельнополые, у некоторых выражен половой диморфизм, например, у аргонавтов самцы меньше самок и не имеют раковины. Половая железа у представителей обоих полов непарная, располагается в половом отделе целома, где накапливаются половые клетки. От половой железы отходят один или два половых протока, причем в эмбриональном периоде всегда закладываются парные протоки. Развитие протекает без метаморфоза. Яйца, окруженные плотной оболочкой, откладываются шнурами или гроздьями, реже по одному. Из яиц выходят крошечные моллюски. Некоторые виды проявляют заботу о потомстве: носят яйца в выводковой камере раковины (аргонавты) или охраняют кладку в гнездовом углублении грунта (осьминоги).

Головоногие являются промысловыми животными. Например: каракатицы, кальмары, осьминоги употребляются в пищу. В свою очередь они

являются кормом для многих обитателей океана (акулы, треска, киты, дельфины, тюлени, пингвины). Осьминоги – интересные объекты для экспериментального изучения.

Жидкость чернильного мешка каракатиц долгое время использовалась в качестве чернил для письма. И сейчас из этой жидкости изготавливают китайскую тушь и краску сепию.

### Глава 13. Тип Иглокожие (Echinodermata)

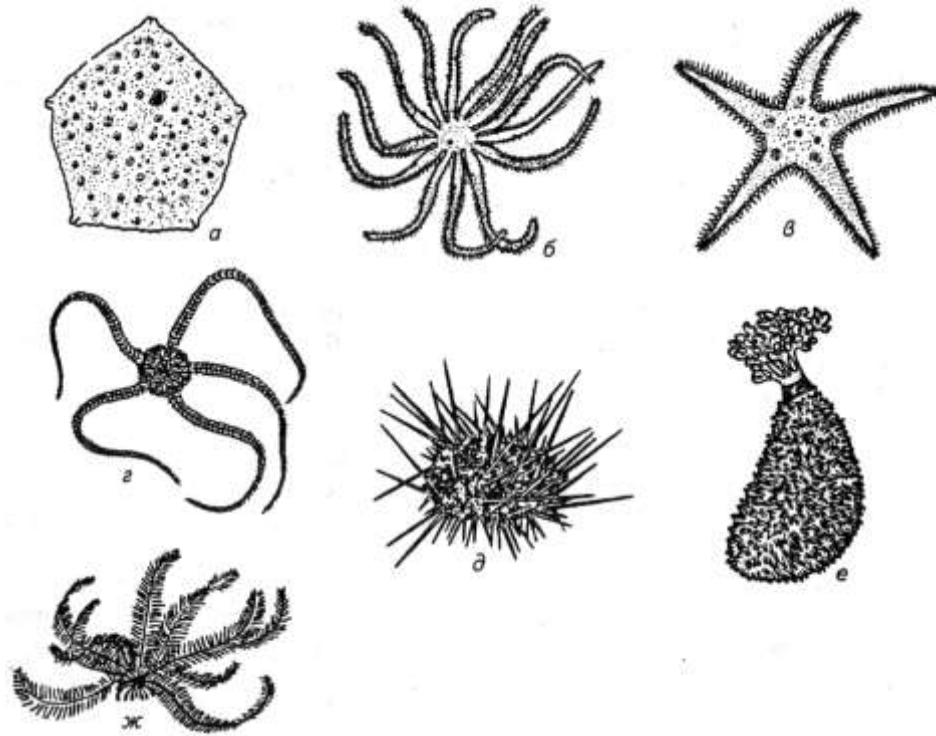
Иглокожие – специализированная древняя группа морских трехслойных животных, у которых билатеральная личинка превращается в радиально-симметричную взрослую особь. Всего известно около 6 тыс. видов. Размеры тела колеблются от 5 до 50 см, но есть среди них и гиганты до 2 метров длиной и карлики размером в несколько миллиметров (рис. 95).

Характерной особенностью иглокожих является их лучистое строение, обычно кратное пяти. Сектора, в которых проходят радиальные водоносные каналы, называются радиусами, а сектора, расположенные между ними – интеррадиусами. У разных классов иглокожих сектора развиты по-разному: у голотурий и морских ежей они слиты с телом животного, у других радиусы могут сильно вытягиваться, образуя лучи, иногда за свою длину и подвижность называемые руками. У офиур лучи многократно ветвятся, а у морских лилий становятся похожими на перья.

У иглокожих имеется твердый внутренний известковый скелет, который развивается в подкожном соединительном слое (рис. 96). Скелет сильно развит у ежей, лилий и большинства офиур. В подкожной соединительной ткани развивается известковый скелет сначала в виде микроскопических телец, которые позднее сливаются в более крупные и правильно расположенные пластинки. Скелет сильнее развит на ротовой, оральной, стороне тела. В каждом луче имеются два ряда амбулакральных пластинок, которые соединены между собой попарно и прикрывают, наподобие двускатной кровли, амбулакральную борозду ротовой (оральной) стороны. Соседние пары амбулакральных пластинок соединены подвижно с помощью мышц. Кнаружи от амбулакральных с каждой стороны луча имеется по ряду адамбулакральных пластинок, а над последними, на боковой стороне луча, по 1-2 ряда краевых, или маргинальных, пластинок. Пластинки скелета часто несут на своей поверхности различные иглы, бугры, шипы. В наружном слое кожи находится много железистых клеток, секрет которых вызывает свечение организмов. Некоторые железистые клетки выделяют клейкую слизь или ядовитый секрет. Здесь же, в коже, находятся и пигментные клетки, придающие удивительно красивую окраску иглокожим. Это вторичноротые животные.

Внутренние органы лежат в обширной вторичной полости тела – целоме. Часть целома дифференцирована на ряд систем, в том числе амбулакральную, или водососудистую. Амбулакральная система состоит из серии каналов, наполненных жидкостью, она служит для движения, осязания, а у морских лилий и некоторых ежей – еще и для дыхания.





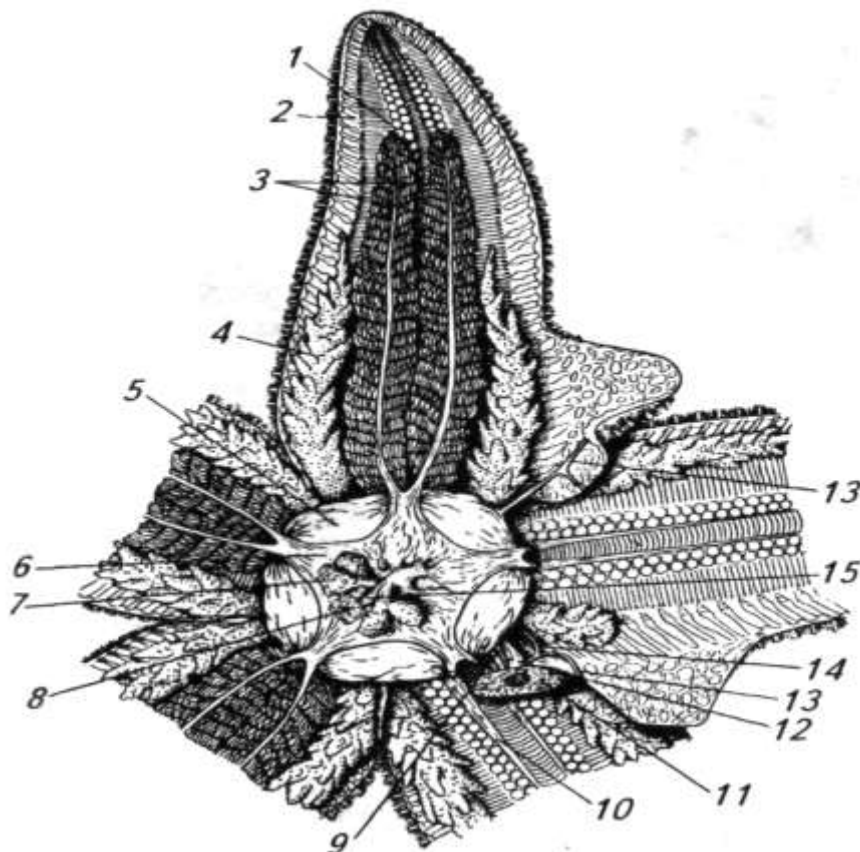
*Рис. 95. Иглокожие (по И.Х. Шаровой):*

а, б, в - морские звезды; г - змеехвостка, или офиура; д - морской еж; е - морской огурец или голотурия; ж - морская лилия

В типичном случае амбулакральная система состоит из кольцевого канала, окружающего ротовое отверстие с внутренней стороны, и 5 радиальных каналов, дающих боковые веточки. Каждая веточка посылает к оральной стороне каналец ножки, который проходит между амбулакральными пластинками в одну из ножек, а внутрь тела отдает небольшую полую ампулу. Ножки представляют собой тонкие трубочки, обычно снабженные присоской. Между лучами на кольцевом канале находятся мешочки, которые служат резервуарами жидкости для всей водоносной системы. Жидкость в каналы поступает непосредственно из моря, но перед этим она проходит очистку через мадрепоровую пластинку. Основное назначение амбулакральных ножек — передвижение животного по морскому дну.

Пищеварительная система имеет обычное строение, на котором не отразилось лучевое строение современных иглокожих, что доказывает их происхождение от двусторонне симметричных животных.

Кровеносная система незамкнутая. Кровеносные сосуды, которые окружают кишку, открываются в лакуны или синусы между органами. Сердца нет, циркулирующая жидкость содержит гемоглобин.



*Рис. 96.* Вскрытая морская звезда (по И.Х.Шаровой):

1 – амбулакральные пластинки; 2 – маргинальные пластинки; 3 – печеночные мешки – гонады; 5, 6 – оральный и аборальный отделы желудка; 7 – ректальные железы; 8 – кусочек спинной стенки тела с анальным отверстием; 9 – каменистый канал; 10 – мускулы – ретракторы желудка; 11 – участок кожи с madreporовой пластинкой; 12 – стенка осевого синуса; 13 – половой столон; 14 – половой проток; 15 – задняя кишка

**Органы дыхания.** У иглокожих газообмен осуществляется всей поверхностью тела, т. е. через кожу, которая может разрастаться в кожные жабры (морские звезды, ежи). Большую роль в дыхании играет амбулакральная система, поскольку стенки каналов и ножек очень тонкие и легко пропускают кислород, содержащийся в морской воде (офиуры). Большинство иглокожих очень нуждается в кислороде и быстро погибает в плохо вентилируемых аквариумах. Настоящие органы дыхания - водные легкие - имеются только у голотурий.

Нервная система состоит из трех ярусов, состоящих из колец и отходящих от них радиальных стволов. Органы чувств иглокожих развиты слабо. Многочисленные чувствительные клетки, собранные на амбулакральных ножках, играют роль органов осязания. У некоторых, особенно у морских звезд, развиты примитивные глаза, расположенные на концах лучей. Такими глазами нельзя различить предметы, но они обладают значительной светочувствительностью. Иглокожие могут различать только свет и тьму. Органы обоняния и вкуса представлены чувствительными клетками, расположенными опять же на амбулакральных ножках.

Специальная выделительная система у иглокожих неразвита.

Растворенные экскреты могут выводиться через все тонкостенные структуры диффузно или с участием амебоидных клеток.

Половая система. Иглокожие раздельнополые, яйца и сперматозоиды в большом количестве выбрасываются через половые поры в морскую воду, где и происходит оплодотворение. Развитие с метаморфозом; личинка - диплеврула. Личинки могут вести плавающий образ жизни около 3 недель, но зимой этот период может растянуться на 2-3 месяца. Плавая в составе планктона, они разносятся на огромные расстояния, что способствует расселению животных. Подавляющее количество личинок погибает в желудках разнообразных хищников, что компенсируется огромной плодовитостью иглокожих. Наряду с половым размножением у них иногда встречается и бесполое. В этом случае тело делится пополам или на фрагменты, а затем восстанавливает утраченные части. Такой способ размножения наблюдается у некоторых звезд, офиур и отдельных голотурий, с ним связан процесс регенерации, т.е. восстановления утраченных частей тела, очень характерный для иглокожих.

Иглокожие - это морские донные животные. Большинство - свободно-подвижные, реже - сидячие, прикрепленные ко дну особым стебельком. Живут долго, некоторые - до 35 лет. Иглокожие входят в кормовую базу некоторых рыб (зубатки, трески), а в тропических морях - скатов. На их теле в качестве комменсалов поселяются некоторые моллюски, ракообразные, гидроидные, реже рыбы.

### **12.1. Класс Морские звезды (Asteroidea)**

Морские звезды - это широко распространенные иглокожие, характеризующиеся пятилучевой формой тела с бородавчатой или шиповатой поверхностью. В теле различают центральный диск и пять лучей, иногда лучей может быть больше. Размеры тела от 1 до 1,5 см в размахе лучей до 70 см. Большинство звезд ярко окрашены.

Тело сплющено по направлению оси симметрии. В центре одной из плоских сторон помещается рот (оральная сторона), в центре другой - анальное отверстие (аборальная сторона). Животное ползает по дну с помощью особых отростков, амбулакральных ножек, расположенных на нижней стороне каждого луча. Ножки - очень растяжимые, полые мускулистые выросты, имеющие на конце присоску. На дне амбулакральной борозды каждого луча ножки расположены в 2 или 4 ряда. Движение происходит вследствие растягивания ножек под напором жидкости, вгоняемой из амбулакральной системы. Жидкость поступает из амбулактальных ампул в результате их сокращения. Вытянувшиеся ножки присасываются к субстрату. Затем мускулатура их сокращается, жидкость уходит в ампулы, сами ножки укорачиваются, а животное подтягивается вперед. Далее ножки отцепляются от субстрата, в них снова вгоняется жидкость и т. д. Скорость движения, естественно, невелика - 5-10 см в минуту.

Морские звезды в основном хищники, питаются моллюсками,

ракообразными, морскими ежами, коралловыми полипами. Они играют роль санитаров, также наносят ущерб устричным и мидиевым хозяйствам.

У морских звезд хорошо развита способность к регенерации.

## 12.2. Класс Морские ежи (Echinoidea)

Морские ежи – малоподвижные донные иглокожие обычно шаровидной формы. Из всех иглокожих они наиболее богатые формами, как современными, так и ископаемыми. Современных видов около 800. Скелетные структуры прочно срастаются, образуя неподвижный панцирь, а тело покрыто двухслойной кожей и лишено выступающих лучей. По меридианам шара идут пять парных рядов амбулакральных пластинок, пронизанных отверстиями, через которые выходят амбулакральные ножки.

Количество ножек у морских ежей огромно. При помощи амбулакральных ножек они двигаются и добывают пищу. Питаются водорослями, а также корненожками, мелкими моллюсками.

Нервная система погружена под панцирь. Среди органов чувств выделяются сферидии — булавовидно вздутые иглы, играющие роль статоцистов. Органы дыхания наподобие кожных жабр есть у многих ежей.

Зрелые половые продукты ежей используются в пищу человеком. В дальневосточных морях развит их промысел.

## 12.3. Класс Голотурии (Holothuroidea)

Голотурии (морские огурцы, морские кубышки) характеризуются вытянутым червеобразным телом, оканчивающимся большим ртом, окруженным венчиком щупалец. Размеры от нескольких миллиметров до 1-2 метров, живут во всех морях, обычно на небольшой глубине и на дне, покрытом коралловым песком. Скелет развит очень слабо и состоит из отдельных мелких известковых телец, заключенных в соединительной ткани.

Голотурии ползают по дну на боку, при этом к нижней стороне относятся три ряда амбулакральных ножек, служащих для движения, а два оставшихся ряда лишаются присосок и играют роль чувствительных органов. Рот, расположенный на переднем конце, окружен кольцом щупалец, образованных из амбулакральных ножек. Они могут выполнять разнообразные функции: захватывать добычу, зарываться в грунт, служат органами осязания, а иногда и дыхания.

Питаются мелкими животными, растительными остатками и детритом. Дышат с помощью водных легких, которые являются тонкостенными выростами кишечника.

Для голотурий характерно явление автотомии, или самокалечения. При сильном раздражении в стенке клоаки образуется разрыв, через который выбрасываются кишечник, водяные легкие и гонада. Через короткий срок утраченные части регенерируют.

Среди голотурий есть промысловые виды, их сушат и употребляют в пищу под названием «трепангов».

## 12.4. Класс Морские лилии (Crinoidea)

Морские лилии – древняя группа почти вымерших иглокожих, все они обитают на больших глубинах. Существуют свободноплавающие и прикрепленные донные виды, напоминающие цветок. Прикрепленные морские лилии имеют тело в виде чашечки, из центра которой отходит стебелек, которым лилия прикрепляется к субстрату. Стебелек состоит из ряда известковых члеников, подвижно соединенных друг с другом. При отсутствии стебелька прикрепление осуществляется аборальной частью тела. От чашечки отходит 5 лучей — рук. В основании руки раздваиваются, иногда неоднократно. Ротовое и анальное отверстие лежат на оральной стороне. Дыхательной и выделительной систем нет.

Амбулакральные ножки без присосок и служат для дыхания, осязания и передачи пищевых частиц ко рту. Питаются мелкими планктонными организмами, частицами детрита, участвуя таким образом в биологической очистке воды.

Известковые скелеты лилий входят в состав осадочных пород (известняка, мрамора).

## 12.5. Класс Офиуры (Ophiuroidea)

Офиуры очень похожи на морских звезд. Тело их имеет лучистую форму, но лучи резко обособлены от центрального диска и отходят от боков тела, а амбулакральные ножки располагаются на оральной нижней стороне. Тело офиур плоское дисковидное, рот помещается на нижней стороне диска; питаются мелкими водными животными. Офиуры – самые подвижные среди иглокожих; движение происходит с помощью змеевидно изгибающихся лучей – рук. Амбулакральные ножки играют большую роль при закапывании в грунт и при движении по вертикальным поверхностям.

## Глава 14. Тип Хордовые (Chordata)

Тип хордовые включает более 56000 видов животных, обитающих на суше, в пресных и морских водоемах, покоривших воздушное пространство. Это организмы с различным уровнем организации, имеющие разные размеры тела и внешний вид. Всех хордовых объединяет ряд характерных черт организации:

1. Хордовые имеют внутренний осевой скелет, представленный спинной струной, или хордой. Хорда сохраняется у низших форм в течение всей жизни, а у позвоночных существует только в эмбриональном периоде, заменяясь впоследствии хрящевым или костным позвоночным столбом.

2. Центральная нервная система имеет вид трубки с внутренней полостью – невроцелью и располагается над хордой. У позвоночных из переднего отдела нервной трубки формируется головной мозг, а остальная часть образует спинной мозг.

3. Пищеварительная трубка располагается под хордой. На переднем ее

отделе (глотке) зародышей развивается жаберный аппарат. Он представлен жаберными щелями, прободающими стенку глотки. У первичноводных хордовых жаберные щели сохраняются в течение всей жизни, у наземных форм – только в эмбриональном периоде развития.

4. Центральный орган кровообращения – сердце или заменяющий его пульсирующий сосуд – расположен на брюшной стороне тела и закладывается у зародышей под пищеварительной трубкой.

Кроме этих основных признаков, тип характеризуют и ряд других, присущих, наряду с хордовыми, и беспозвоночным животным: это многоклеточные, трехслойные животные с билатеральной симметрией тела; вторичноротые животные, поскольку ротовое отверстие у них прорывается самостоятельно в ходе эмбрионального развития, а на месте гастропора образуется анальное отверстие; вторичнополостные животные, поскольку у них в толще среднего зародышевого листка - мезодермы - образуется вторичная полость тела - целом; характерно поsegmentное расположение некоторых систем органов: скелета (позвонки), мускулатуры (мышечные сегменты) и др. Сегментация многих органов особенно заметна у низших форм и на личиночной стадии развития.

Тип делится на три подтипа: личиночно-хордовые, бесчерепные и черепные.

### **13.1. Подтип Личиночно-хордовые, или Оболочники (Urochordata или Tunicata)**

К подтипу личиночно-хордовые относятся асцидии, сальпы и аппендикулярии. Известно около 1500 видов. Это морские животные разнообразного строения, большинство ведут сидячий образ жизни. Тело обычно мешковидное или бочонкообразное и заключено в особую оболочку – тунику, у большинства видов она очень толстая. По своему происхождению туника является продуктом выделения клеток кожи и по химическому составу близка к растительной клетчатке. В теле имеется два отверстия, или сифона. Ротовой сифон расположен на верхней части тела, через который вода и пища поступают внутрь. Другое отверстие расположено ниже сбоку – это клоакальный сифон, через который вода, продукты обмена и гаметы выходят наружу. Сердце представляет собой мускулистый мешок, от противоположных концов которого отходит по кровеносному сосуду. Кровеносная система асцидий незамкнутая. Все оболочники – гермафродиты. Мужская и женская половые железы располагаются близко друг к другу. Подвижные личинки этих животных имеют все характерные черты для типа хордовых. У них есть глотка с жаберными щелями, на спинной стороне - нервная трубка, под ней расположена хорда. Во взрослом состоянии хорда отсутствует, центральная нервная система превращается из нервной трубки в компактный нервный узел (только аппендикулярии сохраняют хорду и нервную трубку всю жизнь). Упрощение в строении взрослых организмов связано с переходом к неподвижному образу жизни.

## 13.2. Подтип Бесчерепные (Acrania)

Бесчерепные – немногочисленная группа примитивных хордовых животных, у которых все основные признаки типа сохраняются на протяжении всей жизни. Современных видов насчитывается около 35 видов, обитают исключительно в морях, где ведут донный образ жизни, зарывшись в песок.

Лишь небольшое количество видов свободно плавают в толще воды, т.е. ведут пелагический образ жизни. Все они относятся к единственному классу головохордовые (Cephalochordata). Типичный представитель – ланцетник (*Branchiostoma lanceolatum*).

Ланцетник (лат. *lancea* – копьё) – небольшое полупрозрачное животное длиной 5-8 см, тело его сжатое с боков и заостренное с обоих концов (рис. 97). Вдоль всей спины идет небольшая продольная кожная складка – спинной плавник. Хвостовой конец окаймлен хвостовым плавником и имеет форму наконечника копья или ланцета, отсюда произошло название животного. Хвостовой плавник переходит на брюшной стороне в подхвостовой, заканчивающийся на уровне задней трети тела ланцетника. В этом месте располагается особое отверстие – *атриопор*. От атриопора к предротовой воронке, расположенной на переднем конце тела, тянутся метаплевральные складки, которые, срастаясь, формируют атриальную, или околожаберную полость. Атриальная полость сообщается с внешней средой через атриопор, или атриальное отверстие. В области хвостового плавника находится анальное отверстие.

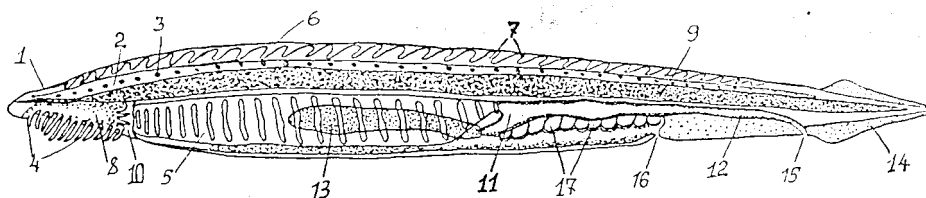


Рис. 97. Строение ланцетника (по С.П. Наумову):

1 – обонятельная ямка; 2 – нервная трубка; 3 – глазки Гессе; 4 – щупальца; 5 – глотка с жаберными щелями; 6 – спинной плавник; 7 – миомеры; 8 – ротовая воронка; 9 – хорда; 10 – парус; 11 – средняя кишка; 12 – задняя кишка; 13 – печеночный вырост; 14 – хвостовой плавник; 15 – анус; 16 – атриопор; 17 – гонады

Покровы тела состоят из двух основных слоев: поверхностного – эпидермиса и более глубокого – кутиса. Эпидермис у ланцетника однослойный, а кутис в основном состоит из студенистой ткани. В эпидермисе встречаются бокаловидные железистые клетки.

От переднего до заднего конца тела тянется хорда, или нотохорд, у ланцетников представленная уникальным образованием, не встречающимся у других хордовых. Хорда образуется из энтодермы, отшнуровываясь от спинной стороны первичной кишки, прилегающей к миогенному (образующему мышцы) комплексу. Нотохорд ланцетника – сложная система

поперечных мышечных пластинок, окруженных соединительнотканной оболочкой. Пластинки на большом протяжении изолированы друг от друга и только местами соединяются тонкими поперечными выростами. Нотохорд действует как мускульный орган: сокращение мышц увеличивает его жесткость; нотохорд ведет себя как гидростатический скелет.

Полость тела у ланцетника представлена целомом. Остатки целома сохраняются у ланцетника в виде двух полостей по бокам верхнего отдела глотки, в основании эндостилья и метаплевральных складок. У половозрелых особей на внутренних стенках метаплевральных складок в остатках целома расположены половые железы.

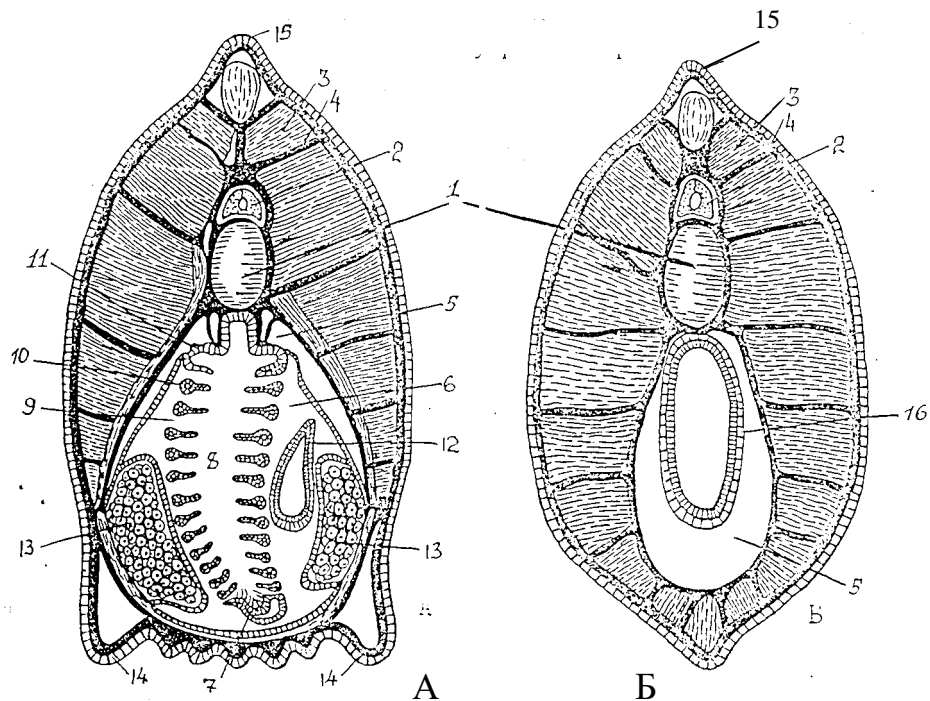


Рис. 98. Поперечный разрез ланцетника в области глотки (А) и задней части кишечника (Б) (по С.П. Наумову):

1 – хорда; 2 – нервная трубка; 3 – миомеры; 4 – миосепты; 5 – целом; 6 – атриальная полость; 7 – эндостиль; 8 – полость глотки; 9 – жаберная щель; 10 – жаберные септы; 11 – нефридий; 12 – печеночный вырост; 13 – гонада; 14 – метаплевральные складки; 15 – спинной плавник; 16 – задняя кишка

Мускулатура ланцетника в виде продольных мышечных лент, разделенных поперечными перегородками на 50-80 мышечных сегментов (миомеров) и расположенных по одной справа и слева по бокам тела. Миомеры одной стороны смещены на половину сегмента по отношению к миомерам другой стороны (ассиметричность мускулатуры), благодаря чему животное может сильно изгибать свое тело. Соматическая мускулатура, образованная поперечнополосатой мышечной тканью иннервируется периферическими нервами, отходящими от нервной трубки. Относительно простая организация мышечной системы позволяет ланцетнику совершать несложные движения при плавании или рытье грунта.

Пищеварительная система у ланцетника слабо дифференцирована и



тесно связана с дыхательной (рис. 98). Она начинается предротовой воронкой, окруженной многочисленными щупальцами. На дне предротовой воронки расположено небольшое ротовое отверстие. Ротовая полость отделена от глотки кольцевидной складкой – парусом. Парус имеет собственную мускулатуру и исполняет роль сфинктера. Стенки объемистой глотки пронизаны многочисленными (100 - 150 пар) *жаберными щелями*, открывающимися в околожаберную полость.

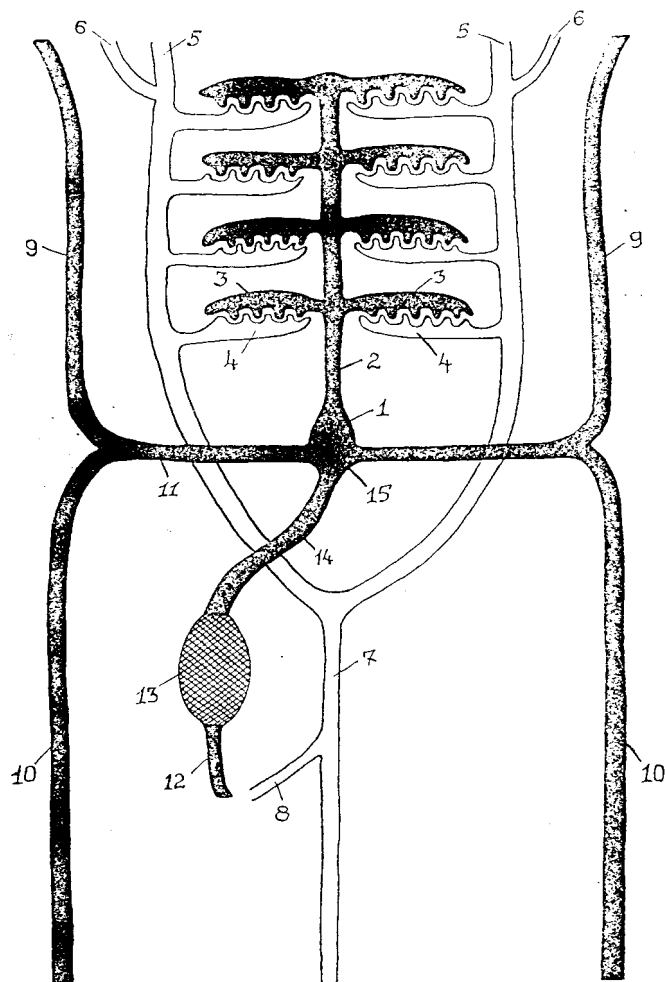
Деятельность мерцательного органа паруса и ресничного эпителия, выстилающего внутреннюю поверхность межжаберных перегородок, создает постоянный ток воды, которая поступает извне через ротовое отверстие в глотку, выходит из нее через жаберные щели в атриальную (околожаберную) полость и удаляется во внешнюю среду через атриопор. Когда вода омывает межжаберные перегородки, происходит газообмен между проходящей водой и кровью, которая течет по тонким сосудам перегородок. Кожные складки, ограничивающие с боков околожаберную полость, предохраняют от засорения жаберный аппарат ланцетника, тем более что он постоянно зарывается в грунт. Кроме того, кислород поступает в организм животного через поверхность тела в процессе кожного газообмена.

На дне глотки расположена поджаберная борозда, или *эндостиль*; на поперечном разрезе он имеет форму желоба. По спинной стороне глотки проходит наджаберная борозда. Ланцетник питается микроскопическими организмами, втягивая их через ротовое отверстие с током воды, прогоняемой движением ресничек через жаберные отверстия в околожаберную полость и оттуда наружу через атриопор. Мелкие пищевые частицы оседают на покрытых слизью ресничках желобков, обвалакиваются слизью, перемещаются в наджаберный желобок и поступают к заднему концу глотки и в кишечник. Кишечник относительно короткий, не дифференцируется на специализированные отделы, и заканчивается анальным отверстием. От кишечника сразу же за глоткой отходит вперед печеночный вырост, который гомологичен печени позвоночных. Таким образом, питание у ланцетника пассивное, пищу составляют главным образом диатомовые водоросли, мелкие корненожки, инфузории, радиолярии, яйца и личинки оболочников, иглокожих, рачков и др.

Кровеносная система ланцетника замкнутая, один круг кровообращения (рис. 99). Сердца нет – его заменяет непарная *брюшная аорта*, располагающаяся под глоткой. Ее стенки образованы поперечнополосатой мускулатурой, что обеспечивает пульсацию аорты и кровь поступает в парные приносящие жаберные артерии, расположенные в межжаберных перегородках. Жаберные артерии не распадаются на капилляры. Окислившаяся в межжаберных перегородках, уже артериальная кровь по выносящим жаберным артериям впадает в проходящие над глоткой парные корни аорты. Впереди от корней аорты отходят сонные артерии, кровоснабжающие передний отдел тела, а сзади корни аорты соединяются, образуя спинную аорту, которая направляется назад и по ходу отдает сосуды ко всем участкам тела, где осуществляется тканевой газообмен. При этом

артериальная кровь становится венозной.

Венозная кровь от передней части тела собирается в парные передние кардинальные вены (правую и левую), а от задней части тела - в задние кардинальные вены. Передние и задние кардинальные вены каждой стороны вливаются в кьюьеровы протоки, впадающие в венозный синус и далее в брюшную аорту.



*Рис. 99.* Схема кровеносной системы ланцетника (по С.П. Наумову):  
1, 2 – брюшная аорта; 3 – приносящие жаберные артерии; 4 – выносящие жаберные артерии; 5 – корни (дуги) спинной аорты; 6 – сонные артерии; 7 – спинная аорта; 8 – кишечная аорта; 9 – передние кардинальные вены; 10 – задние кардинальные вены; 11 – кьюьеровы протоки; 12 – подкишечная вена; 13 – воротная система печени; 14 – печеночная вена; 15 – венозный синус

От органов пищеварения венозная кровь собирается в подкишечную вену, которая в печеночном выросте распадается на сеть капилляров, образуя воротную систему печени. Здесь кровь очищается от вредных веществ, а из моносахаридов синтезируется нерастворимый гликоген, который не смещает осмотическое равновесие. Из воротной системы печени кровь по короткой печеночной вене вливается в венозный синус, а затем - в брюшную аорту. Кровь ланцетника не содержит ни форменных элементов, ни дыхательных

пигментов, и поэтому бесцветна. Транспортируемые газы растворены непосредственно в плазме и в процессе газообмена (жаберного и тканевого) просто диффундируют в соответствии с градиентом концентрации.

Выделительная система представлена нефридиями (предпочкой или головной почкой), имеющими эктодермальное происхождение. Все нефридии (а их насчитывается около ста пар – по одному на две жаберные щели) находятся над глоткой. Нефридии представляют собой короткие трубочки, один конец которых открывается несколькими отверстиями – нефростомами - в целом, а другой – одним отверстием в околожаберную полость. Нефростомы усеяны особыми булавовидными клетками – соленицитами, внутри которых имеется каналец с мерцательным волоском, биение которого гонит жидкость, поступившую в соленицит из целома, в трубочку нефридия и через отверстие выводится в околожаберную полость, а оттуда - наружу.

Нервная система подразделяется на центральную и периферическую. Центральная нервная система (ЦНС) представлена полый нервной трубкой, расположенной над хордой, которая образуется в эмбриональном периоде в процессе нейруляции из дорзальной эктодермы. В переднем отделе нервная трубка несколько расширяется (эту область еще называют «мозговым пузырем»), также расширяется и невроцель (полость нервной трубки), образуя желудочек. У молодых особей расширение нервной трубки сверху сообщается с помощью особого отверстия - невропора – с так называемой обонятельной ямкой, которая открывается на поверхности тела.

Периферическая нервная система состоит из нервов, отходящих от нервной трубки. От самого переднего конца отходят две пары головных нервов, от других частей - ряд метамерно расположенных спинномозговых нервов, несущих сенсорные и двигательные отростки. Спинномозговые ганглии отсутствуют.

Органы чувств у ланцетника развиты слабо, что связано с его малоподвижным образом жизни. В эпидермисе рассеяны чувствительные клетки. Вокруг ротового отверстия расположены осязательные щупальца, здесь имеется наибольшее скопление рецепторных клеток органов химического чувства и осязания. По бокам невроцеля по ходу нервной трубки расположены глазки Гесса. Каждый глазок Гесса представляет собой светочувствительную клетку, которая как бы погружена в чашеобразную пигментную клетку. К области невропора (отверстия на переднем конце нервной трубки, которое у взрослых животных зарастает) прилегает орган обоняния - ямка *Келликера*, открывающаяся на поверхности переднего конца тела.

Половая система. Ланцетники являются раздельнополыми животными. Половые железы в количестве около 25 пар лежат в стенках тела в области задней половины глотки и начальной части кишки. Семенники и яичники сходны по внешнему строению и представляют собой толстостенные пузырьки. Созревшие гаметы выводятся в околожаберную полость через временно возникающие половые протоки, хотя существует и другое мнение ученых – через разрывы стенок половых желез. С током воды гаметы через

атриопор выводятся в окружающую среду, где происходит оплодотворение. Из оплодотворенного яйца развивается личинка. Развитие оплодотворенных яиц и личинок происходит в толще воды. Личинки длиной 3,6-5,2 мм поднимаются ночью к поверхности, а днем опускаются в придонные слои воды. Период личиночной жизни длится около трех месяцев; личинка отличается от взрослого ланцетника тем, что жаберные щели открываются прямо наружу. Затем с обеих сторон над жаберными щелями образуется по продольной складке, которые свешиваются вниз и срастаются под брюшной стороной животного. Так образуется околожаберная полость взрослого ланцетника, в которую открываются его жаберные щели. Живут ланцетники от одного года до четырех лет.

Примитивное строение ланцетника важно для понимания происхождения и развития позвоночных животных, поскольку они сохранили многие черты строения их предков. Эти своеобразные организмы занимают как бы промежуточное положение между беспозвоночными и позвоночными животными.

### **13.3. Подтип Позвоночные, или Черепные (Vertebrata, или Craniata)**

Позвоночные животные характеризуются значительно более высоким уровнем организации, чем оболочники и бесчерепные. Это выражается как в сложном строении тела, так и в совершенстве физиологических функций. Позвоночные ведут активный образ жизни, перемещаясь в широких пределах в поисках пищи, спасаясь от врагов, выбирая места для размножения и разыскивая особей другого пола. Они проявляют сложные формы индивидуального и коллективного поведения. Для позвоночных характерно образование головного мозга и подразделение его на пять отделов; наличие периферической нервной системы, которую условно делят на *соматическую*, иннервирующую мускулатуру и органы чувств, и *вегетативную*, иннервирующую внутренние органы. Последняя, в свою очередь, делится на *симпатическую* и *парасимпатическую*. Они обуславливают постоянство внутренней среды организма (гомеостаз), оказывая противоположное физиологическое действие на органы и ткани. Для них также характерно формирование осевого скелета в виде прочного позвоночного столба; возникновение черепа, служащего средством механической защиты для головного мозга и органов чувств, защитой спинному мозгу служат дуги позвонков; развитие в переднем отделе кишечной трубки подвижных частей скелета - челюстного аппарата, обеспечивающего схватывание, удержание добычи, а у высших позвоночных и измельчение ее; развитие сердца, обеспечивающего быстрый кровоток; возникновение парных конечностей; обуславливающих возможность быстрого и направленного перемещения в пространстве; высокий уровень дифференцирования всех органов и систем.

Помимо указанных свойств позвоночных характеризуют следующие общие черты организации. Тело делится на голову, туловище и хвост. Наружный покров — кожа — двухслойна. Она состоит из многослойного

эпидермиса, образующего многочисленные железы и разнообразные производные (чешуя, перья, волосы, когти), и соединительно-тканной дермы, обладающей большой прочностью.

Мускулатура представлена поперечнополосатыми мышцами. У низших позвоночных, как и у ланцетника, она имеет сегментированный характер. У высших в связи с разнообразием движений и усложнением скелета мышцы распадаются на отдельные пучки.

Скелет позвоночных проходит в своем развитии три стадии: соединительнотканную, хрящевую и костную. В эмбриональном периоде осевой скелет первоначально образован хордой, окруженной соединительнотканной оболочкой, из которой затем формируются хрящевые или костные позвонки. Различают осевой скелет (позвоночный столб и мозговой череп), висцеральный скелет (жаберные дуги и их производные — челюсти и др.) и скелет конечностей и их поясов.

Пищеварительная система представлена трубкой, начинающейся ротовым и заканчивающейся анальным отверстием. Пищеварительный тракт подразделяется на следующие отделы: ротовую полость, глотку, пищевод, желудок, тонкую и толстую кишку. Пищеварительные железы — печень, поджелудочная железа — развиваются в эмбриональном периоде, как и кишка, из энтодермы.

Органы дыхания представлены в виде жабр или легких, которые развиваются из стенок глотки.

Кровеносная система позвоночных замкнута, состоит из сердца (в зависимости от уровня организации имеет разное число камер) и сосудов: артерий, капилляров и вен. У круглоротых, рыб и личинок земноводных один круг кровообращения и двухкамерное сердце с венозной кровью, которая направляется к жабрам. У земноводных появляется легочный круг кровообращения, трехкамерное сердце, в котором происходит частичное смешение артериальной и венозной крови. У птиц и млекопитающих сердце четырехкамерное, одна дуга аорты, что обеспечивает полное разделение артериального и венозного кровотока.

Выделительная система представлена парными органами — почками. Позвоночные животные раздельнополые.

Все позвоночные подразделяются на две большие группы: анамнии и амниоты. Анамнии включают класс Круглоротые, надкласс Рыбы и класс Земноводные. При развитии у них не образуются зародышевые оболочки, потому что развитие происходит в воде. Органами дыхания служат жабры, кожа влажная, участвует в дыхании. Органами выделения являются туловищные почки.

Амниоты подразделяются также на три класса: Пресмыкающиеся, Птицы и Млекопитающие. У них в эмбриогенезе закладываются зародышевые оболочки (амнион, сероза, аллантоис), потому что развитие происходит на суше. Органами дыхания являются легкие, кожа сухая, не участвует в дыхании. Органы выделения — тазовые почки, оплодотворение внутреннее.

### 13.3.1. Класс Круглоротые (Cyclostomata)

Современные круглоротые включают два отряда — миноги и миксины. Миксины распространены исключительно в морях и океанах, встречаются на глубинах от 20 до 350 м, редко больше, а миноги — как в морских, так и в пресных водах. Морские миноги для нереста заходят в реки. Круглоротые — самая примитивная группа позвоночных. Они не имеют настоящих челюстей и парных конечностей. Тело змеевидно удлиненное, кожа голая, с многочисленными слизистыми железами (рис. 100).

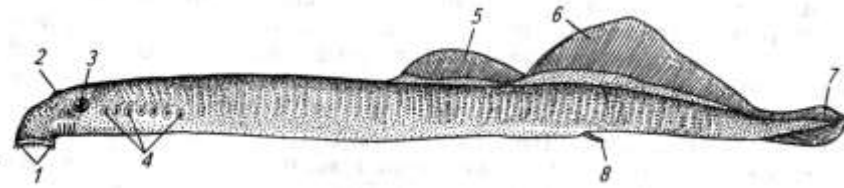


Рис. 100. Внешний вид миноги (по Е.И. Лукину):

1 — ротовая присоска; 2 — ноздря; 3 — глаз; 4 — жаберные щели; 5, 6 — спинные плавники; 7 — хвостовой плавник; 8 — мочеполовой сосочек

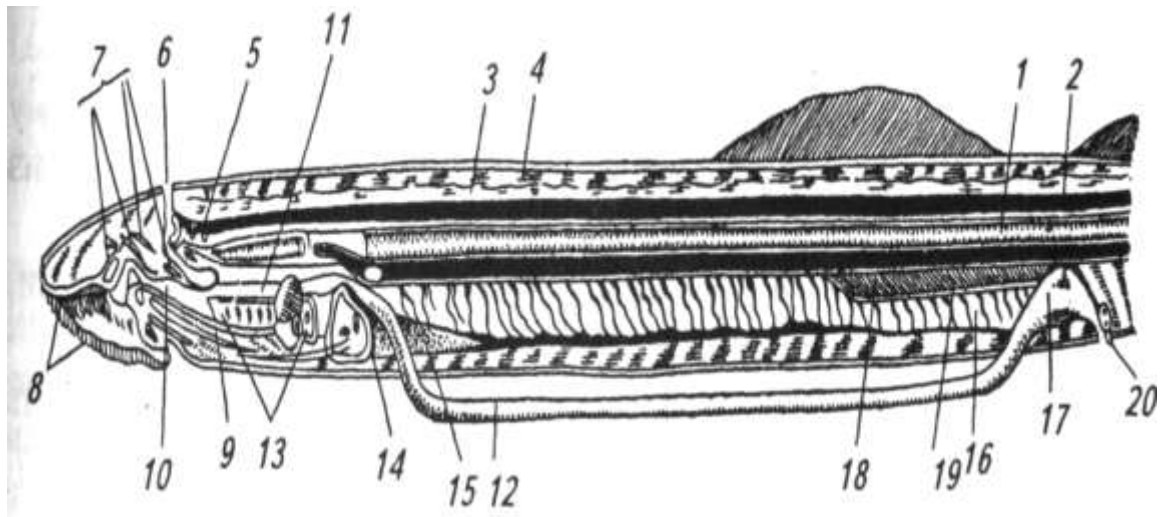
Осевой скелет представлен в основном хордой, окруженной толстой соединительнотканной оболочкой (рис. 101). Оболочка окружает и лежащую над хордой нервную трубку. В соединительнотканной оболочке находится ряд парных хрящей, представляющих собой зачатки верхних дуг.

Мозговой череп образует хрящевая пластинка, защищающая мозг снизу и сбоку. Висцеральный скелет включает предротовую воронку, жаберную решетку и околосоудный хрящ.

Хвостовой и спинные плавники поддерживаются рядом тонких хрящевых палочек — радиалий.

Мышечная система. Мускулатура туловища и хвоста состоит из отдельных миомеров, разделенных соединительнотканными миосептами. В жаберной области спинные и брюшные части миомеров расходятся, образуя спинную и брюшную мышечные ленты. Язык имеет сложную собственную мускулатуру.

Пищеварительная система начинается присасывательной воронкой, на дне которой находится ротовое отверстие. На стенках присасывательной воронки и на языке расположены многочисленные роговые зубы. Ротовая полость ведет в глотку, которая в задней части подразделяется на две самостоятельные трубки: нижнюю короткую замкнутую дыхательную трубку и верхнюю пищеварительную трубку. Начальная часть ее, называемая пищеводом, переходит за сердцем в кишку. Кишка имеет спиральный клапан в виде небольшой свисающей внутрь прогнутой складки. Желудок не развит. Задний конец кишечной трубки открывается наружу анальным отверстием. Печень крупная. Поджелудочная железа диффузного строения: ее клетки рассеяны по стенке кишечника.



*Рис. 101.* Внутреннее строение миноги (по Е.И. Лукину):

1 – хорда; 2 – спинной мозг; 3 – оболочка спинного мозга; 4 – мускулатура; 5 – головной мозг; 6 – орган обоняния; 7 – хрящи черепа; 8 – сосочки ротовой воронки; 9 – подъязычный хрящ; 10 – ротовая полость; 11 – пищевод; 12 – кишка; 13 – дыхательный отдел глотки; 14 – сердце; 15 – печень; 16 – семенник; 17 – задняя кишка; 18 – почка; 19 – мочеточник; 20 – мочеполовой сосочек

Кровеносная система замкнутая. По существу, очень сходна с таковой ланцетника и отличается от нее главным образом наличием сердца, состоящего из предсердия и желудочка. Венозная кровь из желудочка поступает в жабры, где окисляется и по выносящим жаберным артериям попадает в спинную аорту, откуда распространяется по всему телу.

Нервная система состоит из головного и спинного мозга. Головной мозг имеет небольшие размеры, но, как у всех позвоночных, состоит из пяти отделов: переднего, промежуточного, среднего мозга, мозжечка и продолговатого мозга. Примитивной чертой строения головного мозга является то, что все его отделы лежат в одной плоскости и не налегают друг на друга. От головного мозга отходит 10 пар головных нервов. Спинной мозг имеет плоскую лентовидную форму, незаметно отходящую от удлиненного продолговатого мозга.

Органы чувств развиты слабо. У миксин глаза дегенерируют в связи с паразитическим образом жизни. У миног глаза малы, покрыты полупрозрачной кожей и могут видеть контуры подводных предметов лишь на близком расстоянии. Орган слуха представлен только внутренним ухом и имеет лишь два полукружных канала. Орган обоняния представлен непарной ноздрей, носовым ходом и слепым выростом, заканчивающимся под черепом. Здесь он соединяется с гипофизом, образуя назогипофизарный мешок. В водной среде этот орган позволяет находить пищу и различать струи воды с разным химическим составом. Также органом чувств круглоротых являются органы боковой линии (сейсмочувствительные органы). Они хорошо заметны на головном конце, располагаясь в несколько рядов в

виде мелких бугорков, которые редкой цепочкой тянутся по спинной стороне до хвостового плавника. Эти органы воспринимают токи воды, регистрируя приближение других животных или встречу с препятствиями.

Органами дыхания являются жаберные мешки. В боковых стенках дыхательной трубки глотки имеются парные жаберные отверстия, открывающиеся в жаберные мешки. Внутренняя стенка жаберных мешков имеет тончайшие складки — жаберные лепестки, обильно пронизанные кровеносными капиллярами, где и происходит насыщение крови кислородом и отдача углекислого газа.

**Выделительная система.** Представлена первичными, или туловищными, почками, имеющими лентовидную форму и лежащими по бокам спинной аорты вдоль всей брюшной полости. Мочеточники (вольфовы каналы), отходящие от парной почки, впадают в мочеполовой синус, открывающийся наружу на конце мочеполового сосочка. У некоторых миксин функционируют головные почки.

**Половая система.** Круглоротые раздельнополые, половые железы непарные и не имеют выводных протоков. Половые продукты через разрыв стенок гонад попадают в полость тела и через мочевыводящие пути выбрасываются наружу. Развитие у миксин прямое, у миног — с метаморфозом. Вышедшая из яйца личинка миноги носит название пескоройки. Живет она в реках, и до ее превращения во взрослую миногу проходит несколько лет.

Миксины - временные паразиты. Присасываются к рыбам, внедряются в ее тело, проникая глубоко внутрь. Также питаются органическими остатками, червями, ракообразными. На небе у них имеется единственный зуб и несколько - на языке. Глаза в зачаточном состоянии и скрыты под кожей; устройство обонятельного и слухового аппаратов очень примитивно. Миксины лишены брюшных и грудных плавников и правильных лучей в других плавниках. Рот представляет собой простую щель с толстыми усиками. По бокам тела расположено до 16 жаберных отверстий.

Миноги питаются донными животными, падалью, кровью и мясом рыб, также поедают икру. На каждой стороне тела имеется 7 жаберных отверстий; ротовое отверстие расположено на дне присасывательной воронки. Имеется спинной плавник. Морская минога обитает в морях, для метания икры заходит в реки; речная минога подолгу живет в реках, но все-таки возвращается в море; ручьевая - живет в реках и ручьях. Икру мечут один раз в жизни. Некоторые миноги имеют промысловое значение.

## **Надкласс РЫБЫ (PISCES)**

Рыбы – водные позвоночные животные, распространены как в морских, так и в пресных водоемах. Известно более 20 тыс. видов рыб. По сравнению с круглоротыми являются более высокоорганизованными. Формы движения рыб разнообразны и сложны, что обеспечивается наличием парных конечностей и их поясов. У рыб имеются подвижные челюсти, обеспечивающие захватывание и удержание пищевых объектов.



### 13.3.2. Класс Хрящевые рыбы (*Hondrichthyes*)

Это немногочисленный класс рыб, у которых в течение всей жизни сохраняется хрящевой скелет (рис. 102). Насчитывается всего 730 видов хрящевых рыб. К ним относятся акулы, скаты, химеры. Эти рыбы обитают в морях и океанах, в пресные водоемы заходят редко. Размеры тела различны – от 15 см до 20 метров, форма тела веретеновидная, обтекаемая или уплощенная у донных форм. Класс подразделяется на два подкласса: пластинчатожаберные и химеровые, или цельноголовые.

#### Подкласс Пластинчатожаберные (*Elasmobranchii*)

Первые пластинчатожаберные рыбы появились 300 миллионов лет назад. Представители этого подкласса - акулы и скаты – в скелете не имеют истинной костной ткани, у них хрящевой скелет, который часто бывает обызвествленным.

Форма тела очень разнообразна. Одни из них имеют торпедовидное тело, приспособленное для быстрого перемещения, и являются хорошими пловцами, другие уплощены в спинно-брюшном направлении, и обычно проводят жизнь, лежа на дне. Подавляющее большинство скатов являются обитателями дна, и лишь немногие виды, например скат манта, ведут пелагический образ жизни. Размеры их сильно колеблются: самые мелкие виды не превышают 15—30 см в длину, в то время как у гигантских акул и скатов длина достигает 15—20 м, а вес измеряется тоннами. Тело нечетко разделено на голову, туловище и хвост. Передняя часть головы вытянута в удлиненное рыло (роstrum), из-за чего рот, расположенный на брюшной стороне, выглядит, как поперечная щель. Впереди рта располагаются парные ноздри, а позади – пять пар вертикальных жаберных щелей. Только у некоторых современных акул их бывает 6–7. Жаберные щели открываются с одной стороны в глотку, с другой - наружу. Жаберных крышек нет. По бокам головы располагаются глаза, несколько позади и выше них находятся брызгальца.

Покровы тела представлены эпидермисом и кутисом (дермой). Эпидермис многослойный, в нем располагаются железистые клетки, секрет которых выделяется на поверхность кожи. Кожа у пластинчатожаберных обычно покрыта плакоидной чешуей, каждая такая чешуя состоит из основной пластинки остеодентина (вещество, близкое к дентину зубов позвоночных), на которой поднимается конический или грибовидный зубец (кожный зуб), направленный назад. Зубец покрыт слоем эмали и оканчивается одним или несколькими остриями. Наличие кожных зубов придает коже акулообразных в той или иной степени выраженную и иногда очень сильную шероховатость. Видоизмененные кожные зубы образуют плавниковые колючки у рогатых и колючих акул, хвостовые иглы у скатов-хвостоколов, пилообразные зубы на рыле (роstrume) у акул-пилоносов и рыб-пил. Чешуя покрывает все тело и заходит по краям ротовой щели на челюсти. Здесь она крупнее и выполняет функцию зубов.

Конечности рыб представлены плавниками, которые могут быть парными или непарными. С боков передней части туловища прикрепляются горизонтально расположенные парные грудные плавники, а сзади на брюхе лежат тоже горизонтально расположенные парные брюшные плавники, снабженные у самцов хрящевыми придатками. Непарными плавниками являются спинной и хвостовой. Спинной плавник часто снабжен твердыми костяными шипами, иногда зазубренными. Хвостовой плавник неравнолопастной, верхняя лопасть значительно больше и в нее заходит часть позвоночного столба. Такой плавник называется гетероцеркальным. Хвостовой плавник обеспечивает поступательное движение тела. Парные плавники выполняют функцию руля, а непарные обеспечивают равновесие тела.

У хрящевых рыб, ведущих малоподвижный донный образ жизни (скатов), хвостовой плавник в значительной степени редуцируется, при этом пелагический скат манта перемещается не за счет движений хвоста, а за счет сильно развитых грудных плавников.

У хрящевых рыб, в отличие от костных, нет плавательного пузыря, а удельная масса тела выше, поэтому для того, чтобы держаться в воде, они должны активно плавать. При этом подъемная сила создается грудными плавниками и отчасти хвостом, который совершает гребные движения.

Скелет хрящевой, он не окостеневает в течение всей жизни рыбы. Скелет подразделяется на осевой и добавочный. *Осевой скелет* состоит из позвоночного столба и мозгового черепа. Позвоночник состоит из двух отделов: туловищного и хвостового. Каждый позвонок состоит из тела и двух пар дуг: верхние и нижние. Тело позвонка имеет в центре отверстие, через которое проходит хорда - ее остатки сохраняются в течение всей жизни. Позвонки являются амфицельными, т.е. имеют двояковогнутые тела.

В туловищном отделе к нижним дугам, образующим короткие боковые отростки, прикрепляются ребра, которые не доходят до нижней части тела. В позвонках хвостового отдела нижние дуги срастаются между собой и образуют гемальный канал, в котором проходят крупные кровеносные сосуды.

*Череп* подразделяется на мозговой (выполняет функцию защиты головного мозга) и висцеральный (является скелетом переднего отдела пищеварительной системы и образует опору для жаберного аппарата).

*Мозговой череп* состоит из сросшихся хрящевых пластинок, составляющих одну сплошную коробку, нижняя поверхность которой образует небо рта. Нижняя челюсть подвижна и вооружена множеством острых крепких зубов. В образовании боковых стенок черепа участвуют боковые хрящи. Вокруг органов чувств образуются парные хрящевые капсулы: они плотно срастаются с основной пластинкой черепа. Формируется мозговая крыша мозговой коробки, в передней части которой остается отверстие – фонтанель, затянутое перепонкой. Путем врастания в череп первого позвонка образуется затылочный отдел. Рострум представлен тремя палочковидными хрящами, примыкающими к передней части черепа.

*Висцеральный череп* состоит из челюстного аппарата, подъязычной

дуги и жаберных дуг.

Челюстная дуга слагается из парных хрящей: верхний парный хрящ (небно-квадратный) выполняет функцию верхней челюсти, нижний парный (меккелев) хрящ является нижней челюстью.

Подъязычная дуга, образуемая из четвертой пары висцеральных дуг, состоит из двух парных хрящей - гиомандибуляре, или подвесок, и гиоида, а также одного непарного - копулы, которая соединяет левый и правый гиоиды. Подъязычная дуга подвижно соединяет висцеральный череп с мозговым. Сзади подъязычной дуги находится остаток жаберной щели – брызгальце.

За подъязычной дугой расположены жаберные дуги, которых у большинства хрящевых рыб насчитывается пять пар. Каждая дуга образована четырьмя парными подвижно соединенными хрящами и непарной копулой, которая их внизу объединяет. Вдоль заднего края жаберных дуг находятся хрящевые лучи, являющиеся опорой для жаберных перегородок.

*Добавочный скелет* представляет собой скелет конечностей, которыми у рыб являются плавники (парные и непарные). Скелет парных конечностей включает пояса передних и задних конечностей и скелет свободных конечностей. Пояс передних конечностей (грудных плавников) представлен дугообразным хрящом, который не соединяется с позвоночником и свободно лежит в толще мускулатуры. На правой и левой сторонах имеется по выступу, к которому прикрепляются хрящи свободной конечности. Часть хряща, расположенная выше этого выступа, называется лопаточным отделом, а нижележащая часть - коракоидным.

Скелет свободной передней конечности образован тремя отделами. Хрящи передней конечности образуют три отдела. Непосредственно к поясу прикрепляются три базальных хряща, или базалии, к которым, в свою очередь, прикрепляются радиалии, образующие несколько последовательных рядов. К дистальному отделу радиалии прикрепляются тонкие и длинные эластиновые нити, составляющие непосредственную опору для парных грудных плавников - свободных передних конечностей.

Пояс задних конечностей (брюшных плавников) представлен палочковидным хрящом, расположенным в мускулатуре поперек тела перед клоакой. К хрящу (справа и слева) прикрепляются по одной базалии, к их наружному краю – радиалии.

Скелет непарных плавников состоит из радиалий и эластиновых нитей.

*Мышечная система* представлена поперечнополосатой соматической (скелетной) мускулатурой и гладкой мускулатурой внутренних органов и сосудов. Для рыб характерна сегментация туловищных мышц. Сегменты отделены друг от друга тонкими соединительнотканными септами. Каждый сегмент – миомер – S-образно изогнут.

Мышцы туловища располагаются по бокам тела, особенно много их на спинной стороне и они обеспечивают поступательное движение вперед.

Мышцы головы приводят в движение челюстной аппарат, а мышцы конечностей управляют движениями плавников.

Пищеварительная система начинается ротовым отверстием, расположенным на нижней стороне головы, которое ограничено челюстями, покрытыми многочисленными зубами, образующимися из плакоидных чешуй.

Форма зубов у пластинчатожаберных может быть весьма разнообразной. Они бывают плоскими треугольными или заостренными коническими, бугровидными или шилообразными, гладкими или зазубренными, одновершинными или с дополнительными верхушками. Зубы расположены на челюстях прямыми и косыми рядами (обычно 5-6, иногда до 15), причем в каждом прямом ряду (от края челюсти к ее внутренней части) имеются зубы нескольких генераций. Функционирует обычно лишь передний ряд (иногда несколько передних рядов), остальные зубы загнуты внутрь и заменяют передние по мере их изнашивания. В течение жизни зубы могут несколько раз сменяться, в частности, подсчитано, что за 10 лет у акулы может смениться до 24 000 зубов.

Ротовая полость переходит в глотку, пронизанную жаберными щелями. В глотку открываются брызгальца, представляющие рудиментарные жаберные щели. У некоторых акул (гигантской и китовой), питающихся планктоном, на жаберных дугах имеются густые тычинки, которые образуют цедильный аппарат.

За глоткой следует короткий пищевод, который открывается в дугообразно изогнутый желудок, состоящий из двух отделов: переднего - кардиального и заднего - пилорического. В стенках желудка имеются многочисленные железы, выделяющие компоненты желудочного сока.

От желудка отходит короткая тонкая кишка, в которую открываются протоки печени и поджелудочной железы. Поджелудочная железа располагается в брыжейке тонкого кишечника. Печень довольно крупных размеров, состоит из двух или трех лопастей. Из печени желчь поступает в желчный пузырь, где накапливается и некоторое время сохраняется. Это связано с тем, что питание хрящевых рыб (так же, как почти у всех других животных) отнюдь не всегда регулярно. Поэтому необходимость в желчи имеется не всегда.

Печень не только активно участвует в пищеварении, но и обезвреживает токсичные вещества, которые содержатся в оттекающей по воротной вене от органов пищеварительной системы венозной крови, а также нормализует концентрацию в этой крови моносахаридов. Кроме того, в печени откладываются запасные вещества, причем для акул это имеет особое значение, поскольку в их печени запасается много жира, что весомо повышает плавучесть этих рыб. У длительно голодающих рыб печень теряет запасные вещества и сильно уменьшается в размерах. Тонкая кишка переходит в толстую, которая имеет значительный диаметр и снабжена *спиральным клапаном*. Спиральный клапан представляет собой вырост слизистой оболочки пищеварительного тракта, образует от 4 до 50 оборотов и увеличивает всасывающую поверхность кишечника. Толстая кишка заканчивается прямой кишкой, открывающейся в клоаку.

В полости тела, возле желудка, расположен кроветворный орган - селезенка.

Дыхательная система представлена жабрами, расположенными на межжаберных перегородках, которые отходят от жаберных дуг. В толще этих перегородок как раз находятся упомянутые хрящевые жаберные дуги. По обеим сторонам межжаберной перегородки располагаются многочисленные выросты - жаберные лепестки. У акулообразных жаберные лепестки имеют форму пластин и прикрепляются к дугам по всей своей длине. Они сидят на передней и задней стенках жаберных щелей, где образуют полужабры. Две полужабры, расположенные на одной жаберной дуге, образуют одну целую жабру. При этом все жаберные дуги, кроме пятой (т.е. самой последней), несут по одной жабре (соответственно, две полужабры), в дополнение к этому еще одна полужабра располагается на подъязычной дуге. Жаберной крышки у пластиножаберных рыб никогда не бывает, и с каждой стороны тела наружу открывается 5—7 жаберных щелей.

Мускулатура ротовой полости и стенок глотки, сокращаясь, выдавливает воду, которая омывает жаберные лепестки из глотки через жаберные щели (ротовое отверстие при этом закрыто).

Кровеносная система замкнутая. Имеется двухкамерное сердце, состоящее из предсердия и желудочка. Один круг кровообращения. К предсердию прилегает венозный синус, в который вливается венозная кровь. В желудочке имеется артериальный конус – особый отдел сердца, снабженный несколькими рядами полулунных клапанов. Он способен к самостоятельным ритмическим сокращениям. От артериального конуса начинается брюшная аорта, от нее отходят пять пар приносящих жаберных артерий (в соответствии с количеством жабр), затем передняя из них направляется к подъязычной дуге и кровоснабжает находящуюся там полужабру, а все остальные кровоснабжают целые жабры, расположенные на жаберных дугах.

Насыщенная кислородом в капиллярах жаберных лепестков артериальная кровь по выносящим жаберным артериям (их количество соответствует числу полужабр) направляется в парные корни спинной аорты. Затем корни аорты сливаются и образуют спинную аорту, от корней аорты вперед отходят сонные артерии, несущие кровь к голове. Спинная аорта, расположенная под позвоночным столбом, направляется в хвостовой отдел тела, по пути отдавая более мелкие сосуды, кровоснабжающие все внутренние органы и стенки тела.

Венозная кровь от передней части тела собирается в передние парные кардинальные вены, а от задней части тела (кроме кишечника, селезенки) - в задние кардинальные вены. Передние и задние кардинальные вены соответствующей стороны сливаются и образуют кювьеровы протоки, которые впадают в венозный синус.

Венозная кровь от органов пищеварения и селезенки собирается в подкишечную вену, которая проникает в печень и образует там воротную систему (распадается на капилляры). Из воротной системы печени кровь по печеночной вене поступает в венозный синус.

Кровь состоит из плазмы и форменных элементов: эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов. Эритроциты содержат ядро. Дыхательным пигментом является гемоглобин, придающий крови красную окраску. Количество форменных элементов и их соотношения широко варьируют у разных видов. По сравнению с другими классами позвоночных кровь рыб содержит относительно немного эритроцитов и имеет низкую кислородную емкость.

Центральная нервная система представлена головным и спинным мозгом. Головной мозг относительно велик и образуется как расширение переднего отдела нервной трубки. Хорошо развиты все пять отделов: продолговатый мозг, мозжечок, средний мозг, промежуточный и передний. Среди хрящевых рыб головной мозг наиболее дифференцирован у акул в связи с высоким уровнем развития органов чувств. Продолговатый мозг является продолжением спинного мозга, поэтому он во многом сходен с ним по своему строению. Серое вещество образует серию столбов, или ядер, подобно спинному мозгу, причем такое строение сохраняется и во взрослом состоянии (у взрослых особей высших позвоночных столбы распадаются на отдельные ядра). Через продолговатый мозг проходят связи между спинным и головным мозгом.

У хрящевых рыб хорошо развит мозжечок, который возвышается над стволом мозга. Его функция - координация и регуляция движений, поэтому у быстрых пловцов - акул - он достигает больших размеров.

Средний мозг образуют две крупные зрительные доли – это наиболее развитый отдел головного мозга. В средний мозг поступает информация от органов чувств, происходит ее анализ и синтез, отсюда эфферентные импульсы направляются в другие отделы головного мозга и в спинной мозг. Поэтому средний мозг у рыб является интегрирующим центром нервной системы.

В состав промежуточного мозга входят зрительные бугры (таламусы), к которым подходят зрительные тракты, образовавшиеся в результате частичного перекреста зрительных нервов. В таламусы поступает информация от всех органов чувств, там находится центр координации движений.

Гипоталамус - нижняя часть промежуточного мозга которая содержит многочисленные ядра, в составе которых имеются Нижняя часть промежуточного мозга - нейросекреторные клетки, синтезирующие нейрогормоны. В промежуточном мозге имеются эпифиз и гипофиз. Гипоталамус вместе с гипофизом регулирует деятельность внутренних органов и эндокринных желез.

Большой (передний) мозг разделен неполной перегородкой на два относительно крупных полушария. Серое вещество полушарий располагается внутри, а снаружи находится белое вещество. Основной функцией конечного мозга рыб является обработка обонятельных импульсов, кроме того, он участвует в регуляции двигательной активности и поведения, поскольку связан с промежуточным и средним мозгом.

Спинной мозг находится в спинномозговом канале позвоночного

столба. На всем протяжении спинной мозг сегментирован. От спинного мозга отходят спинномозговые корешки, которые за его пределами образуют спинномозговые нервы. Спинномозговые нервы формируют два нервных сплетения: плечевое и пояснично-крестцовое. Спинномозговые и черепные нервы образуют периферическую нервную систему. У хрящевых рыб одиннадцать пар черепных нервов и все они отходят от продолговатого мозга.

Органы чувств у хрящевых рыб хорошо развиты. Органы зрения - глаза - имеют плоскую роговицу, которая наиболее оптимально функционирует в водной среде; шарообразный хрусталик; век нет; у акул есть мигательная перепонка, затягивающая глазное яблоко.

Орган слуха представлен внутренним ухом – перепончатым лабиринтом, заполненным эндолимфой. Полукружных каналов три, имеется овальный и круглый мешочек. Три полукружных канала, расположенных во взаимно перпендикулярных плоскостях, вместе с овальным мешочком образуют орган равновесия.

У хрящевых рыб хорошо развито обоняние. На голове расположены обонятельные мешки, открывающиеся на нижней поверхности роstrума наружными отверстиями – ноздрями.

По обеим сторонам вдоль тела расположена боковая линия, которая представляет собой канал, лежащий в коже и сообщающийся с внешней средой через отверстия, расположенные в нем.

Органами выделения являются туловищные почки. Мочеточниками служат парные вольфовы каналы. Они тянутся вдоль брюшной стороны почек, затем соединяются и впадают общим отверстием в клоаку. У самцов протоки мочевыделительной и половой систем связаны между собой. У хрящевых рыб конечным продуктом азотистого обмена является мочеви́на.

Половая система хрящевых рыб представлена парными половыми железами и половыми протоками. Половые железы самок представлены яичниками и расположены в полости тела. Парные яйцеводы (мюллеровы каналы) не соединяются с яичниками и открываются вблизи них в полость тела. В верхнем отделе яйцеводов находятся скорлуповые железы, секрет которых формирует оболочку яиц. Нижние расширенные отделы яйцеводов открываются в клоаку самостоятельными отверстиями, не сообщаясь с мочеточниками.

Мужская половая система представлена парными семенниками, связанными с мочевыделительной системой. Протоки парных удлинённых семенников проходят через вещество почки и впадают в вольфов проток, который у самцов выполняет две функции: мочеточника и семяпровода. Передние отделы почек не участвуют в образовании мочи и служат придатками семенников. Задние отделы почек выполняют выделительную функцию. Вольфовы каналы впадают в мочеполювой синус, открывающийся в клоаку.

Процесс размножения пластиножаберных характеризуется специфическими особенностями. Оплодотворение происходит внутри тела самки, и самцы в связи с этим имеют по два копулятивных органа, называемых

птеригоподиями. С их помощью сперма вводится в клоаку самки. Птеригоподий представляет собой видоизмененную заднюю часть брюшного плавника и имеет наружный желобок. Плодовитость пластиножаберных невелика, но яйца у них имеют очень большие запасы питательного вещества, поэтому они имеют крупные размеры (яйцо китовой акулы достигает 50 см в длину) и покрыты роговыми оболочками. Размножение происходит путем откладки яиц, яйцеживорождения или живорождения. У яйцекладущих видов оплодотворенное яйцо, спускающееся по яйцеводу, проходит через белковую и скорлуповую железы и одевается оболочками, образующими твердую скорлупу. Затем яйцо откладывается на дно. Яйцеживородящие виды, к которым принадлежит большая часть современных акулообразных, характеризуются тем, что оплодотворенное яйцо остается в заднем отделе яйцеводов (в «матке») вплоть до рождения молоди. При этом у некоторых скатов имеет место своеобразное кормление развивающихся эмбрионов: стенки «матки» образуют выросты, проникающие в ротовую полость эмбрионов и выделяющие питательную жидкость, несколько напоминающую молоко. Наконец, у живородящих акул, у которых развитие эмбриона также происходит в «матке», имеется даже подобие детского места (плаценты), служащее для питания зародыша за счет материнской крови. В любом случае новорожденные акулообразные рыбы появляются на свет вполне подготовленными к самостоятельному существованию.

Пластиножаберные — преимущественно морская группа рыб, достигающая наибольшего расцвета в тропических водах. Их промысловое значение сравнительно невелико, хотя их и добывают во многих районах. Общий улов пластиножаберных (акул и скатов) достигает сейчас около 1% от суммарного годового улова морских рыб.

Подкласс пластинчатожаберные включает два надотряда: акулы и скаты.

**Надотряд Акулы (Selachomorpha).** Акулы в основном активные пловцы с удлинённой формой тела. У пелагических видов оно напоминает своей формой торпеду и обладает исключительно высокими гидродинамическими свойствами. Обитают в морях и океанах, размеры тела от 15 см до 25 метров. Известно около 350 видов акул. Жаберные щели расположены на боках головы. Плавники хорошо развиты, причем скелет правой и левой половины грудного пояса разъединен со спинной стороны.

Зрение у акул развито слабо, глаз имеет малую разрешающую способность и в связи с отсутствием колбочек в сетчатке не способен различать цвета. У некоторых видов имеется подвижное веко в переднем углу глаза — так называемая мигательная перепонка. Строение зубов у акул довольно разнообразно и специфично для отдельных семейств. У некоторых видов, особенно из числа питающихся крупной добычей, зубной аппарат очень мощный и представляет собой страшное оружие. Все акулы питаются животной пищей, причем большинство видов принадлежит к числу настоящих хищников; только китовые акулы являются планктоноядными, количество видов питающихся бентосом тоже невелико.



Яйца покрыты толстой скорлупой, несущей крючочки или нити, которыми они прикрепляются к подводным предметам. Есть живородящие виды.

При поисках пищи очень важную роль у акул играет обоняние, а также восприятие вибраций воды через органы боковой линии (сейсмодатчик система). Акулы различных видов могут различать даже самые незначительные изменения химического состава воды. Особенно сильно привлекает акул свежая кровь, даже при внесении ее в самой минимальной концентрации.

Плащеносные акулы распространены в умеренных и субтропических водах Атлантического, Индийского и Тихого океанов. В хвостовом плавнике развита только нижняя лопасть. Рот расположен на конце головы. Размножаются яйцеживорождением.

Самыми крупными являются китовые акулы (длина тела 20 метров). Голова сравнительно маленькая, на конце ее расположен рот. Питаются планктоном и мелкой рыбой. Откладывают яйца. Распространены в субтропических и тропических водах океанов.

Серые акулы (кошачьи) представляют немалую опасность для людей. Крупные – до 5 метров. Обитают вблизи берегов морей и океанов. Яйцеживородящие.

В умеренных водах северного и южного полушарий распространены катрановые акулы, имеющие колючие шипы, расположенные перед спинным плавником. Яйцеживородящие.

Сравнительно крупные размеры (2–3,5 м) имеет сельдевая акула с серповидным хвостовым плавником и крупными зубами. Гигантские акулы по размерам уступают только китовым акулам, длина их тела - 12 -15 метров.

Некоторые виды играют довольно существенную роль в промысловом рыболовстве.

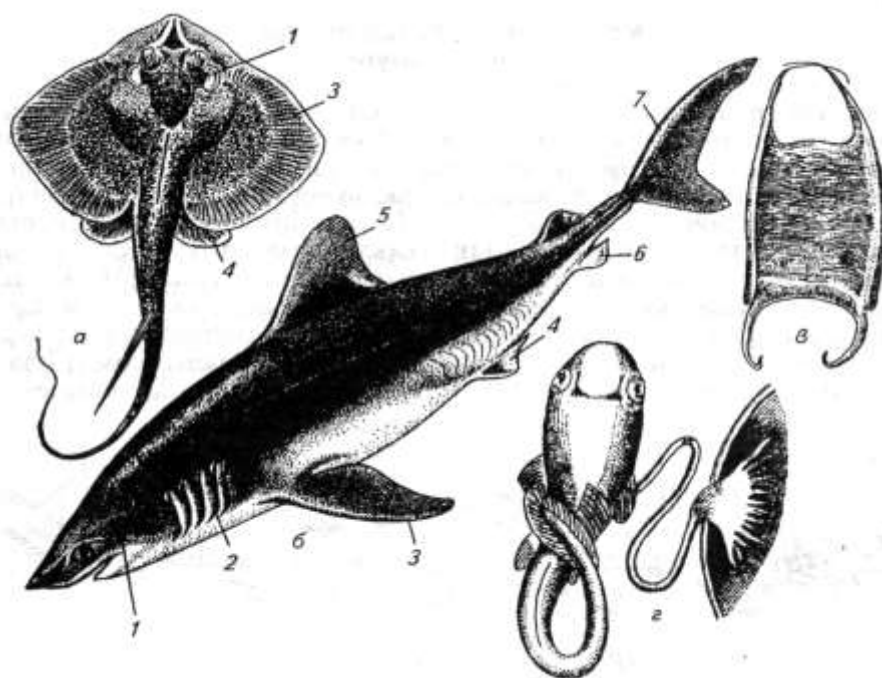
**Надотряд Скаты (Batomorpha).** Скаты имеют уплощенное в спинно-брюшном направлении тело. Размеры различных скатов колеблются от нескольких сантиметров до 6—7 м в длину, а вес наиболее крупных представителей группы может достигать почти 2,5 т. Надотряд скатов насчитывает более 300 видов.

Большая часть скатов ведет донный образ жизни, лишь немногие виды пелагические. Скаты очень широко распространены во всех морях и океанах. Они встречаются как в холодных водах Арктики и Антарктики, так и на прогретых мелководьях тропических морей в очень широком диапазоне температур — от 1,5 до 30 °С. Сильно варьирует также глубина их обитания. Многие скаты живут у самого берега на глубине менее метра, но известны и глубоководные виды, обитающие на глубине 2500—2700 м. В этой группе есть и такие рыбы, которые заходят в пресную воду или даже живут в ней постоянно.

У скатов сильно увеличены грудные плавники, край которых срастается с боками тела и головы. Лопасть хвостового плавника может редуцироваться, анального плавника нет. В отличие от акул скаты характеризуются тем, что жаберные отверстия у них полностью

расположены на брюшной стороне тела, а не на его боках. Мигательная перепонка всегда отсутствует.

Зубы у скатов шипообразной формы или сильно уплощены и закруглены. Ни у одного из них нет острых, лезвиевидных зубов, столь характерных для многих акул. Зубы приспособлены к перемалыванию раковин и хитиновых покровов членистоногих, которыми они питаются. Также питаются другими донными беспозвоночными и рыбой. Как правило, у скатов брызгальца развиты значительно лучше, чем у акул, что связано с их большей ролью в процессе дыхания. Именно через брызгальца лежащие на дне скаты набирают воду в жаберную полость. Только скаты-рогачи, живущие в толще воды, подобно акулам, захватывают воду ртом. В соответствии с этим они имеют заметно редуцированные брызгальца.



*Рис. 102.* Хрящевые рыбы (по Е.И. Лукину):

а - скат хвостокол; б - акула; в - яйцо ската в оболочке; г - зародыш живородящей акулы; 1 – брызгальце; 2 – жаберные щели; 3 – грудные плавники; 4 – брюшные плавники; 5 – спинной плавник; 6 – анальный плавник; 7 – хвостовой плавник

Размножаются скаты, откладывая на дно заключенные в капсулу яйца или принося живых детенышей.

В тропических и субтропических водах океанов обитают пилорылые скаты, которые имеют некоторое сходство с пилоносими акулами. Длина тела достигает 4–5 метров. Особенностью является пилообразное рыло.

Немалый интерес представляют многочисленные виды ромбообразных скатов, которые имеют широкое сплюснутое тело. Один из видов – морская лисица - имеет промысловое значение – из него вырабатывают рыбий жир.

К хвостоколообразным скатам относятся: морской кот, морской дьявол, у которых у основания хвоста находится зазубренная игла, с помощью которой они обороняются.

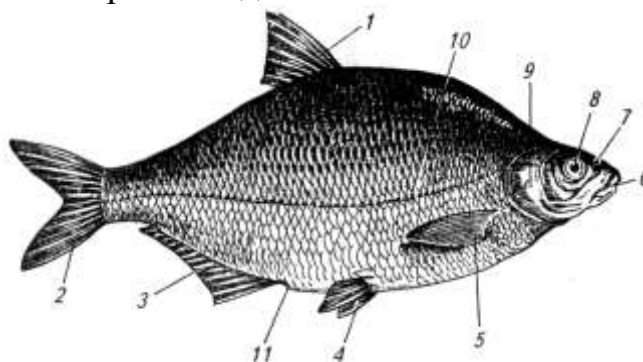
У электрических скатов по обе стороны головы лежат электрические

органы – это видоизмененные мышцы, которые могут произвести электрический разряд, достаточно сильный для того, чтобы оглушить довольно крупную рыбу.

Мясо скатов пригодно для употребления в пищу. Печень содержит жир, богатый витамином D.

### 13.3.3. Класс Костные рыбы (Osteichthyes)

Подавляющее большинство рыб относится к классу Костные рыбы, скелет которых состоит из костной ткани, но у некоторых присутствуют и хрящевые элементы (осетровые рыбы). Известно около 20 тыс. видов, обитающих в самых разнообразных водоемах. Разнообразие условий жизни обуславливает и многообразие видов этого класса.



*Рис. 103.* Внешний вид леща (по Б.А. Кузнецову):

1 – спинной плавник; 2 – хвостовой плавник; 3 – анальный плавник; 4 – брюшные плавники; 5 – грудные плавники; 6 – рот; 7 – ноздри; 8 – глаза; 9 – жаберная крышка; 10 – боковая линия; 11 – анальное отверстие

Форма тела у большинства костных рыб более или менее торпедообразная, приближается у наиболее быстрых и неутомимых пловцов, как, например, тунцы, сельдь, треска, к идеально обтекаемым очертаниям. Однако у многих рыб, ведущих иной образ жизни, тело имеет другую форму. Выделяют разные типы строения. Стреловидный тип характеризуется удлинённым телом, приостренным рылом и отодвинутыми назад, подобно оперению стрелы, непарными плавниками. Встречается обычно у рыб, неподвижно стоящих в воде и настигающих добычу или спасающихся от врага внезапным броском — например, щука, барракуда, сарган, сайра, таймень. Змеевидная форма тела характерна для угрей, передвигающихся, как змеи, энергетически экономным отталкиванием от окружающей среды многими изгибами тела. Модификацией этого типа является лентовидная форма, способствующая, вероятно, как увеличению эффективности отталкивания, так и пассивному всплыванию в течении. Лентовидную форму тела имеют мурены, цеполы, вогмеры, рыба-сабля, некоторые глубоководные угри (авоцеттина), личинки угрей — лептоцефалы. Шаровидную форму тела или форму неправильного параллелепипеда имеют прибрежные и сплывающие по течению иглобрюхи, глубоководные удильщики, крутящиеся среди выростов коралловых рифов, закованные в костный панцирь кузовки. Активное передвижение у этих рыб осуществляется с помощью

ундулирующих (волнообразных) движений непарных плавников и гребных движений грудных плавников. Также с помощью ундулирующих движений непарных плавников активно перемещаются спинороги и луны-рыбы, имеющие сжатое с боков дисковидное тело, а также палочковидные морские иглы. Высокое, сжатое с боков тело имеют держащиеся вблизи крутых склонов, а также в пелагиали морские караси, морские лещи, помпано. Наконец, у многих донных рыб тело более или менее сплюснуто сверху вниз, ширина тела больше его высоты и глаза направлены вверх. Таковую форму имеет тело у бычков, керчаков, плоскоголовов и других придонных рыб. У собственно донных, лежащих на дне камбал тело имеет форму плоского ромба, эллипса или диска.

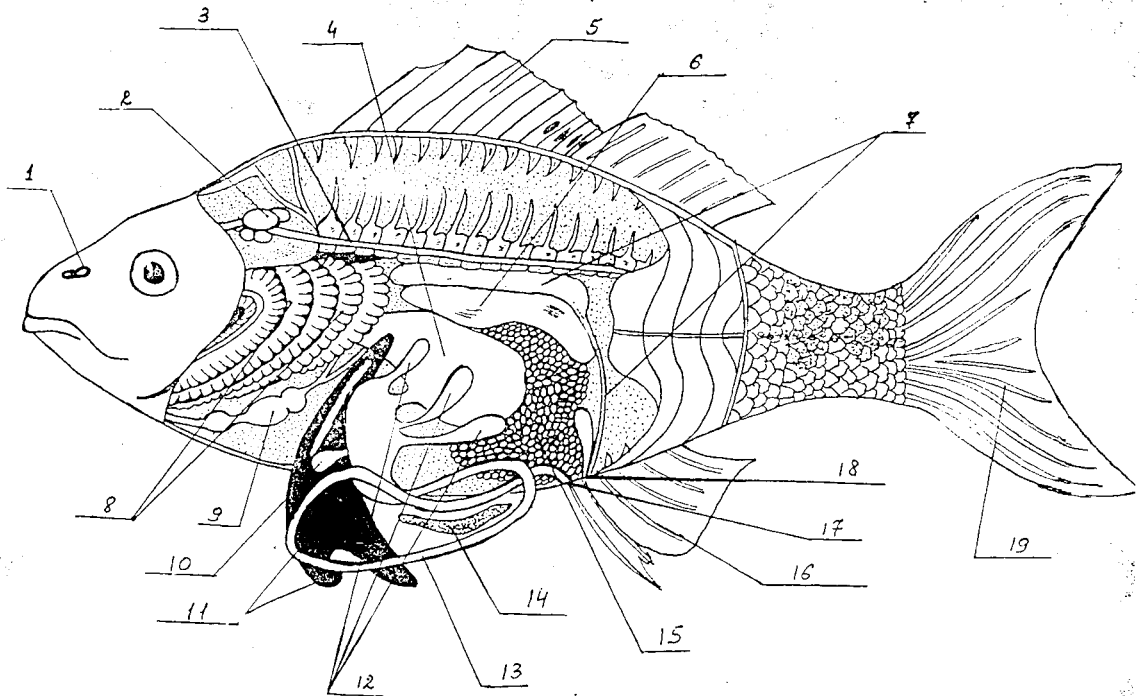
Тело костных рыб подразделяется на голову, туловище и хвост, плавно переходящие друг в друга, обеспечивая обтекаемость (рис. 103). Границей между головой и туловищем служит жаберная щель, а между туловищем и хвостом - анальное отверстие.

По бокам головы располагаются крупные плоские глаза, у некоторых видов может происходить их вторичное смещение наверх или на одну из сторон тела. Впереди глаз лежат парные ноздри - органы обоняния. Они открываются в обонятельную ямку и не сообщаются между собой. Характерным образованием является костная жаберная крышка. В связи с этим вместо пяти жаберных отверстий (у хрящевых рыб) образуется одна жаберная щель.

Туловищный и хвостовой отделы снабжены плавниками, скелет которых состоит из одних костных лучей. Парные плавники (грудные и брюшные) расположены вертикально. Они выполняют функцию органов движения и главное – рулей, поддерживающих тело в нужном положении и направляющих его во время движения. Строение и расположение плавников зависит от образа жизни рыбы. Например, хорошо развитые грудные плавники позволяют некоторым рыбам уверенно ползать по суше, а летучим рыбам пролетать по воздуху значительные расстояния (до 800 м). Брюшные плавники могут смещаться далеко вперед (например, у тресковых) или видоизменяться в присоску (как это происходит, например, у бычков).

К непарным плавникам относятся спинной, анальный и хвостовой (рис. 104). У некоторых рыб имеются дополнительные плавники, например, у трески на спине располагаются три плавника, у других также могут быть добавочные анальные плавники. У скумбриевых за спинным и анальным плавниками находятся многочисленные добавочные плавнички. У некоторых видов (например, лососевых, хариусовых, корюшковых и др.) за спинным плавником находится еще один, заполненный жировой тканью, но лишенный костной опоры. Эти плавники также могут изменяться, например, спинной плавник марлина имеет очень большие размеры (1,5 м в высоту) и превращается в парус, возвышающийся над водой. Тот же плавник у рыбы-прилипалы видоизменяется в присоску. У некоторых видов (например, скорпен) плавники имеют ядовитые шипы. Основной функцией непарных плавников является стабилизация тела в пространстве. Спинные плавники снабжены мягкими ветвистыми и твердыми колючими лучами. Хвостовой

плавник гомоцеркального типа, т.е. равнолопастной, он выполняет роль руля и органа движения. На нижней стороне тела ближе к заднему концу находится подхвостовой, или анальный, плавник. Перед ним в общем углублении лежит три отверстия: анальное, половое и выделительное (у хрящевых рыб имеется клоака).



*Рис. 104.* Вскрытый окунь (по Е.И. Лукину):

1 – ноздри; 2 – головной мозг; 3 – спинной мозг; 4 – желудок; 5 – спинной плавник; 6 – плавательный пузырь; 7 – почки с мочеточниками; 8 – жабры; 9 – сердце; 10 – желчный пузырь; 11 – печень; 12 – пилорические отростки кишечника; 13 – кишечник; 14 – селезенка; 15 – яичник; 16 – анальный плавник; 17 – анальное отверстие; 18 – отверстие выделительной системы; 19 – хвостовой плавник

У костных рыб хорошо развиты органы боковой линии (сейсмоденситивные органы). У большинства костных рыб канал боковой линии проходит в толще кожи вдоль средней линии тела, а на голове сильно ветвится, образуя сложную сеть. Многочисленные мелкие отверстия, пронизывающие чешуи, сообщают полость канала с внешней средой. Расположенные на стенках канала скопления снабженных ресничками чувствующих клеток иннервируются боковой ветвью блуждающего нерва. Благодаря боковой линии даже ослепленная рыба не натывается на препятствия и способна ловить движущуюся добычу. Почти у всех рыб спина окрашена темнее боков, а самая светлая часть тела — брюхо. Такая окраска имеет защитное значение, скрывая рыбу как при взгляде из воздушной среды на кажущуюся сверху темной поверхность воды, так и при взгляде снизу, навстречу свету небосвода. У пресноводных рыб спина обычно бурая или зеленоватая, соответственно желтоватому оттенку пресной воды. У рыб открытого моря, как, например, тунцов, летучих рыб, океанической сельди, спина темно-синяя или фиолетово-синяя. На глубине от 100 до 200 м обычны

серебристые рыбы. Глубже, от 200 до 500 м, многие рыбы красноватые или красного цвета. Еще глубже их сменяют бурые, фиолетово-черные и черные рыбы. Наконец, у придонных рыб очень больших глубин кожа нередко не окрашена вовсе. И также вовсе не имеют окраски слепые рыбы пещерных вод. Напротив, окраска придонных рыб малых глубин очень разнообразна: от однотонно серой или бурой до самых ярких и необычайных сочетаний цветов и узоров. Обычно, если имеются пятна и полосы на теле рыбы, они делают ее менее заметной на фоне камней и водорослей, среди которых она живет. Такая защитная окраска иногда замечательно точна: среди гранитных скал встречаются рыбы с гранитоподобным узором, черные рыбы — среди кусков лавы, оливково-желтые — среди бурых водорослей, и красные — среди красных водорослей и кораллов. Некоторые донные рыбы способны к быстрому изменению узора и цвета применительно к характеру окружающего участка дна. Особенно замечательны в этом отношении многие камбалы. Помимо окраски под цвет окружающего рыбу фона, существует и принципиально иная окраска, характеризующаяся резкими полосами, яркими пятнами на теле и глазоподобными круглыми пятнами на хвосте. Такая окраска искажает форму тела рыбы, разбивая контур тела на части и дезориентируя врага и добычу. Окраска играет также существенную роль для опознавания особей своего вида и особей противоположного пола. У многих рыб в период размножения окраска специфически изменяется, стимулируя изменения в поведении самца и самки, ухаживание и нерест. Изменения окраски служат также для отпугивания более слабого соперника.

Тело рыб покрыто кожей с чешуей. Кожа состоит из многослойного эпидермиса и нижележащей плотной дермы. В эпидермисе имеются многочисленные одноклеточные железы, выделяющие слизь.

Наружный слой эпидермиса ороговевает, но не отмирает и сохраняет связь с живыми клетками.

Слизь выделяют эпидермальные клетки трех типов: бокаловидные, зернистые и колбовидные. Бокаловидные железы выделяют слизь непосредственно наружу, а зернистые и колбовидные - в межклеточное пространство. Слизь выполняет многочисленные функции: способствует лучшему передвижению в плотной водной среде, уменьшая трение рыбы о воду, она обладает бактерицидными свойствами и защищает рыбу от патогенных микроорганизмов, участвует в выделении продуктов обмена и водно-солевом обмене, ускоряет свертывание крови. У многих рыб одноклеточные железы кожи выделяют секрет при поражении кожи (ихтиоптерин), который служит сигналом об опасности - так называемое «вещество страха». При определенном состоянии рыб кожные железы вырабатывают феромоны - вещества, стимулирующие брачное поведение.

В нижних слоях эпидермиса лежат особые клетки – хроматофоры, определяющие цвет кожи рыб.

Дерма имеет небольшое количество рыхлой соединительной ткани.

Снаружи тело костных рыб покрыто чешуей: циклоидной (тонкие пластинки с гладким краем), ктеноидной (пластинки с шипиками) (рис. 105) и ганоидной (ромбические пластинки с шипом). Чешуя состоит из

прозрачных костных пластинок. Каждая чешуйка лежит в особом кармане. Чешуйки налегают друг на друга в виде черепицы, на чешуе заметны светлые (широкие) и темные (узкие) годовичные кольца, так как рост чешуек идет неравномерно в течение года, по ним можно определить возраст рыбы. Степень развития чешуи у разных видов неодинакова, у некоторых (сом) чешуя может вторично отсутствовать.

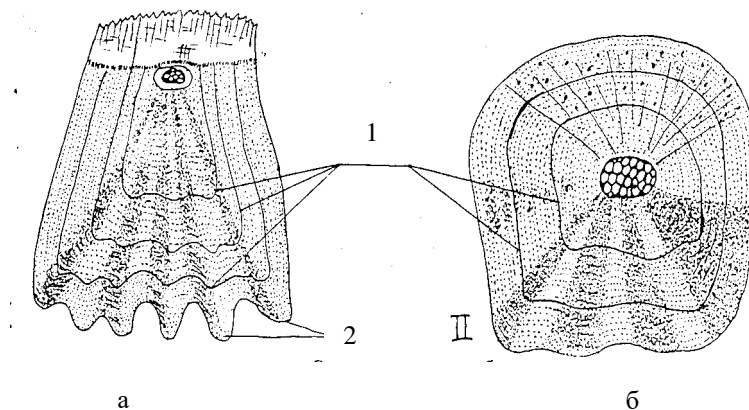


Рис. 105. Чешуя костных рыб (по Е.А. Веселову):

а - ктеноидная чешуя; б - циклоидная чешуя; 1 – годовичные кольца; 2 – отростки заднего края чешуи (ктены)

Наиболее примитивной является ганоидная чешуя, костные пластинки которой покрыты дентинообразным веществом ганоином (ею обладали многие ископаемые формы, из ныне живущих рыб она имеется у панцирной щуки и многоперов, кроме того, у осетровых слившиеся ганоидные чешуи образуют бляшки - жучки), и космоидная, покрытая космином (такая чешуя имеется у кистеперых и двоякодышащих рыб). У большинства костных рыб чешуя эласмоидная, т.е. образована только костными пластинками. В зависимости от состояния внешнего края различают циклоидную (гладкий край, например у карповых) и ктеноидную (наружный край покрыт зубчиками, например, у окуневых) чешую. Циклоидная чешуя является более примитивной. Иногда у одного вида (например, у лиопсетты из камбаловых) самцы обладают ктеноидной чешуей, а самки – циклоидной (рис. 105). Чешуя имеет защитное значение и улучшает гидродинамические свойства рыбы. Например, виды с плохо развитой чешуей плавают хуже.

В коже располагаются различные рецепторы, поэтому она имеет важное сигнальное значение, кроме того, у костных рыб в дерме образуются покровные кости черепа и кости пояса передних конечностей.

Скелет костных рыб почти целиком костный (кроме осетровых). Костный скелет развился из третьего зародышевого листка-мезодермы. Костный скелет эффективнее выполняет свои функции, поскольку он значительно прочнее и менее массивен.

Скелет подразделяется на осевой и добавочный. *Осевой* скелет состоит из позвоночного столба и черепа. Позвоночный столб разделяется на туловищный и хвостовой отделы. Позвонки двояковогнутые (амфицельные). От тела вверх отходят верхние дуги, которые, срастаясь между собой,

ограничивают позвоночное отверстие. Отверстия всех позвонков образуют позвоночный канал, через который проходит спинной мозг. Верхние дуги продолжаются в непарный верхний остистый отросток. Нижняя дуга разрастается в стороны в виде двух поперечных отростков, к которым причленяются ребра.

У хвостовых позвонков хорошо выражены нижние дуги, которые образуют гемальный канал и заканчиваются нижним остистым отростком. По гемальному каналу проходят кровеносные сосуды. Позвоночный столб неподвижно соединен с черепом.

Череп рыб содержит более чем 40 костных элементов, которые могут двигаться независимо друг от друга, и состоит из двух отделов: мозгового и висцерального, который образован костными челюстями, подъязычной дугой и жаберными дужками.

Пояс передних конечностей грудных плавников представлен небольшими лопаткой и коракоидом. Сверху к коракоиду прикрепляется большая серповидная кость с вытянутым, заостренным отростком – клейтрумом. С помощью двух маленьких косточек надклейтрума и заднетеменной плечевой пояс неподвижно сочленяется с черепом. У грудных плавников отсутствуют базалии, поэтому костные радиалии прикрепляются непосредственно к костям пояса. Скелет самих плавников образован костными лучами кожного происхождения, которые прикрепляются к радиалиям.

Пояс задних конечностей состоит из двух сросшихся костей, свободно лежащих в толще мышц, к которым прикрепляются костные лучи брюшных плавников. У брюшных плавников отсутствуют не только базалии, но и радиалии.

Непарные конечности поясов не имеют, их скелет образован палочковидными костными лучами, основаниями погруженными в толщу мышц. У некоторых рыб (ерш, окунь и др.) длинные острые костные лучи выполняют защитную функцию.

Мощная *мускулатура* костных рыб состоит из сегментов (миомеров), разделенных соединительнотканными перегородками (миосептами). Она представлена мышцами туловища, головы и плавников. Основную массу составляет мускулатура туловища, сегменты ее образуют две мышечные ленты, лежащие по бокам тела. Сегменты сложной формы образуют группы мышц в области головы, челюстей, жаберных крышек, грудных плавников и т. п. Поступательное движение осуществляется за счет работы специальных мышц парных плавников и хвостового плавника. Имеются мышцы, которые двигают глаза, челюсти и другие органы.

Полость тела - целом. Самая передняя и вентральная часть эмбрионального целома становится перикардиальной полостью, в которой формируется сердце. После отделения перикардиальной полости остается единая обширная целомическая полость, занимающая вместе с заключенными в ней органами большую часть туловища.

Пищеварительная система костных рыб начинается ротовой полостью. Рот у большинства расположен на переднем конце головы. Ротовая полость



вооружена многочисленными коническими зубами, которые расположены на челюстных костях: зубных, верхнечелюстных, межчелюстных, а также на небных, крыловидных костях, на сошнике, подъязычной дуге.

Все зубы однотипны и наклонены по направлению к глотке и служат только для удержания добычи. Основу зуба составляет дентин, покрытый снаружи тонким слоем эмали. В течение жизни изношенные зубы заменяются новыми. У рыб, питающихся растительной пищей или планктоном, в ротовой полости зубы отсутствуют. Настоящего языка нет, слюнные железы отсутствуют.

Рот постепенно переходит в глотку, прободенную жаберными щелями. Поступление пищи в ротовую полость происходит за счет движения жаберных крышек, при этом вода вместе с пищей засасывается в ротовую полость, из нее проходит в глотку и выталкивается из нее через жаберные щели. При этом пища остается в глотке, поскольку ее не пропускают жаберные тычинки, расположенные на жаберных дугах. Тычинки соседних дуг тесно прилегают друг к другу и образуют сепальный аппарат. Длина, форма, количество тычинок на жаберных дугах различны у разных рыб и зависят от их пищевой специализации.

У некоторых видов на задней жаберной дуге имеются широкие и массивные глоточные зубы, которые перетирают пищу. Такие зубы обычно образуются у бентосоядных рыб (например, у карповых). Глотка переходит в короткий пищевод, а затем в желудок, железы которого обильно выделяют пищеварительные соки.

Желудок разнообразной формы и размеров, у некоторых (карповых, бычков) он практически не выражен и пища поступает сразу в тонкий кишечник. В начальной части тонкой кишки расположены слепые выросты – пилорические придатки, увеличивающие пищеварительную поверхность кишечника и замедляющие прохождение пищи. Число пилорических отростков у разных видов варьирует от 3 до 400.

В начальный отдел тонкой кишки открываются протоки печени и поджелудочной железы.

Печень крупная, состоит из нескольких лопастей и снабжена желчным пузырем. Оформленная поджелудочная железа отсутствует, ее структуры в виде мелких долек рассеяны на брыжейке (в первой петле тонкого кишечника). Она выполняет экзокринную и эндокринную функции. Как экзокринная железа, она синтезирует и выделяет пищеварительные ферменты - трипсин, амилазу, мальтазу, липазу и др., которые через протоки поступают в полость тонкой кишки. В качестве эндокринной железы печень синтезирует некоторые гормоны, поступающие в кровь. Ею вырабатывается инсулин, и возможно использование ее в качестве сырья для получения этого ценного лечебного препарата. В петле кишечника располагается удлинённая селезенка.

Тонкая кишка переходит в толстую, которая внешне практически неотличима от тонкой и открывается анальным отверстием наружу. Длина кишечника зависит от характера пищи: у хищных видов он короче, чем у растительноядных.

Большинство костных рыб имеет плавательный пузырь – тонкостенный вырост кишечника, наполненный смесью газов и выполняющий гидростатическую функцию. Изменение объема газов в пузыре приводит к изменению плотности рыбы, что облегчает ее нахождение в определенном слое толщи воды. У некоторых он участвует в газообмене (как добавочный орган дыхания), выполняет функции акустического резонатора при воспроизводстве различных звуков и т.д.

Дыхательная система костных рыб представлена жабрами, расположенными на четырех жаберных дугах, пятая сильно редуцирована. На жаберных дугах в два ряда сидят жаберные лепестки. В основании лепестков лежит капиллярная жаберная артерия, ответвления которой распадаются на капилляры, идущие в каждый жаберный лепесток. Снаружи жаберные лепестки покрыты многочисленными тончайшими складочками, увеличивающими омываемую поверхность жабр. Рыбы способны усваивать от 45 до 85% растворенного в воде кислорода. Акт дыхания у рыб производится движением жаберных крышек: когда рыба приподнимает жаберную крышку, тонкая кожистая жаберная перепонка, продолжающаяся за край жаберной крышки, прижимается к жаберной щели. В результате образуется пространство с пониженным давлением и вода из ротоглоточной полости всасывается в боковую жаберную полость. При опускании жаберной крышки создается избыточное давление, и вода через наружные жаберные отверстия выталкивается наружу. Напротив каждого ряда жаберных лепестков находятся беловатые жаберные тычинки, образующие своеобразный цедильный аппарат, препятствующий обратному выходу пищевых частиц наружу.

Кровеносная система замкнутая (рис. 106). Один круг кровообращения. За головой, позади последних жаберных дуг, на брюшной стороне располагается двухкамерное сердце (предсердие и желудочек). Сердце заключено в окологердечную сумку. Выше предсердия находится венозный синус, имеющий вид воронки и собирающий венозную кровь со всего тела. Снизу к предсердию примыкает желудочек. От желудочка отходит брюшная аорта, которая у основания расширяется в луковичку аорты (вместо артериального конуса у хрящевых рыб).

Из брюшной аорты венозная кровь по четырем парам приносящих жаберных артерий направляется в жабры, где обогащается кислородом, затем по выносящим жаберным артериям впадает в парные корни аорты и далее в спинную аорту. Соединение корней аорты спереди образует характерный для рыб головной круг.

По спинной аорте артериальная кровь идет по всему телу к хвостовой части, давая ответвления ко всем органам. К пищеварительной системе отходит подкишечная и почечные артерии. Спинная аорта продолжается в хвостовую артерию, от которой отходят подвздошные артерии.

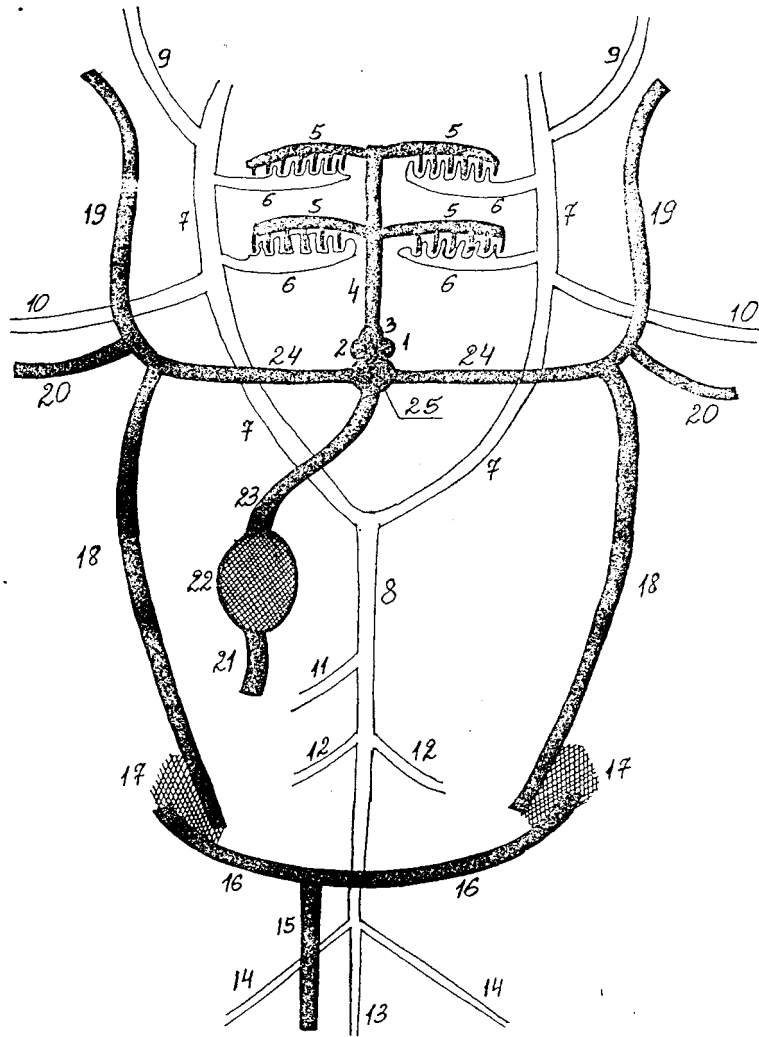


Рис. 106. Схема кровеносной системы окуня (по Е.А. Веселову):

1 – предсердие; 2 – желудочек; 3 – луковица брюшной аорты; 4 – брюшная аорта; 5 – приносящие жаберные артерии; 6 – выносящие жаберные артерии; 7 – корни спинной аорты; 8 – спинная аорта; 9 – сонные артерии; 10 – подключичные артерии; 11 – кишечная артерия; 12 – почечные артерии; 13 – хвостовая артерия; 14 – подвздошные артерии; 15 – хвостовая вена; 16 – почечные вены; 17 – воротная система почек; 18 – задние кардинальные вены; 19 – передние кардинальные вены; 20 – подключичные вены; 21 – кишечная вена; 22 – воротная система печени; 23 – печеночная вена; 24 – кювьеровы протоки; 25 – венозный синус. Черным цветом обозначена венозная кровь, белым - артериальная

Венозная кровь возвращается в сердце по непарной хвостовой вене и по парным задним и передним кардинальным (яремным) венам. Правая задняя кардинальная вена проходит через почки не разветвляясь, а левая дает сеть капилляров. Таким образом, воротная система почек развита только в левой почке.

Задние кардинальные вены сливаются с передними и образуют кювьеровы протоки.

Подкишечная вена проходит через печень и, распаясь там на капилляры, образует воротную систему печени. Из печени выходит

печеночная вена, впадающая, как и кювьеровы протоки, в венозный синус, а затем в предсердие.

У рыб имеются эритроциты, лейкоциты и тромбоциты. Наиболее многочисленными являются эритроциты (эритроциты ядерные). Лейкоцитов значительно меньше, они бывают зернистыми (в основном нейтрофилы) и незернистыми (в основном лимфоциты).

У большинства видов дыхательный пигмент (гемоглобин) не растворен в плазме, как у ланцетника, а содержится в эритроцитах, при этом относительное содержание гемоглобина невелико (примерно 0,5-4 г/кг массы тела, тогда как у млекопитающих - 5-25 г/кг). У некоторых представителей отряда окунеобразных, обитающих в богатых кислородом холодных водах Антарктики, гемоглобин отсутствует и кислород растворяется непосредственно в плазме крови, кроме того, у них наряду с жаберным большое значение имеет кожный газообмен (на 1 мм<sup>2</sup> поверхности кожи приходится до 45 мм капилляров).

Выделительная система представлена лентовидными туловищными почками (мезонефрос, или первичные почки), расположенными под брюшиной по бокам позвоночного столба над плавательным пузырем. Вольфовы каналы выполняют функцию мочеточников. По выходе из почки мочеточники сливаются и, образовав тонкостенный вырост - мочевой пузырь, открываются наружу мочевым отверстием. У некоторых костных рыб мочевого пузыря нет, и моча выводится прямо наружу.

У большинства рыб, особенно у пресноводных, продуктом азотистого обмена является аммиак. Аммиак ядовит, его высокая концентрация в организме недопустима. Рыбы разбавляют его большим количеством воды, и поэтому выделяют много жидкой мочи. Выведенная с мочой вода легко восполняется за счет ее постоянного поступления через кожу, жабры, вследствие низкого осмотического давления в окружающей среде. У морских рыб конечным продуктом белкового обмена является менее ядовитая мочеви́на, выведение которой требует меньшего количества воды. Морские рыбы пьют воду. Вместе с водой в организм поступает много солей, которые выделяются почками и жабрами. Через жаберные лепестки у рыб удаляется часть аммиака.

Органы выделения рыб не только выводят продукты азотистых веществ, но и обеспечивают физико-химическую устойчивость внутренней среды организма (регуляция осмотического давления, кислотно-основного и ионного равновесия). Это позволяет рыбам широко освоить пресные и соленые водоемы.

Нервная система подразделяется на центральную и вегетативную. Центральная нервная система рыб состоит из головного и спинного мозга. Головной мозг расположен в мозговой части черепа и представлен пятью отделами: продолговатым, средним, мозжечком, промежуточным, передним (конечным). Относительные размеры мозга малы. Продолговатый мозг постепенно переходит в спинной. На продолговатом мозге можно заметить ромбовидную ямку (четвертый желудочек). Средний мозг достигает наибольшего развития и осуществляет анализ зрительных восприятий.

Мозжечок также достаточно велик и налегает на продолговатый мозг. Он регулирует координацию движений и сохранение равновесия. Промежуточный мозг прикрыт большими полушариями, от него идут зрительные нервы к глазам. В его задней части имеется маленький булавовидный вырост – эпифиз, на нижней стороне – гипофиз (железы внутренней секреции). Передний мозг относительно мал по сравнению с другими отделами, от него отходят обонятельные нервы. Основная функция переднего мозга – переработка информации, получаемой от органов обоняния, а также он принимает участие в регуляции поведения.

Рыбы не так быстро формируют условные рефлексы, как это делают высшие позвоночные, и быстрее их теряют, но в течение жизни они не только способны воспринимать изменяющиеся условия внешней среды, но и оптимально адаптировать к ней свое поведение.

От головного мозга отходит десять пар черепно-мозговых нервов, одиннадцатая и двенадцатая пары берут начало за пределами черепа.

Спинной мозг находится в позвоночном канале, образованном верхними дугами позвонков. В хвостовом отделе спинного мозга у рыб имеется секреторный орган, названный урофизом. Он состоит из нейросекреторных клеток, вырабатывающих гормоны, которые участвуют в регуляции солевого состава крови.

Большое значение в жизни рыб имеют органы чувств, позволяющие им ориентироваться в водном пространстве, они у них хорошо развиты.

*Орган обоняния* у большинства костных рыб представлен парой расположенных в переднем конце головы обонятельных мешков, не имеющих внутреннего отверстия, открывающегося в ротовую полость. Только у двоякодышащих рыб и немногих придонных костных рыб обонятельный мешок имеет и внутреннюю ноздрю — хоану, сообщающуюся и с ротовой полостью. Дно обонятельного мешка обычно образует серию гребней — обонятельных складок.

Каждую ноздрю у рыб разделяет кожистый клапан на два отверстия. У рыб вода заходит в обонятельный мешок через переднее отверстие, а выходит через заднее.

У многих рыб обоняние очень тонкое, например, лососи чувствуют воду реки на расстоянии 800 км.

*Органы вкуса* представлены вкусовыми почками (рецепторами), которые разбросаны по всей наружной поверхности кожи, но особенно они многочисленны в слизистой оболочке ротовой полости, глотки, на жаберных лепестках, усиках, плавниковых лучах. Вкусовая почка образована скоплениями рецепторных клеток, среди которых располагаются опорные клетки. Чувствительные клетки оплетены нервными окончаниями лицевого, блуждающего и языкоглоточного нервов и снабжены на конце волоском. Установлено, что рыбы определяют сладкое, соленое, кислое и горькое.

Кроме того, хеморецепцию (восприятие химических раздражителей) осуществляют свободные окончания тройничного и блуждающего нервов, а также спинномозговых нервов.

*Орган боковой линии* костистых рыб имеет такое же строение, как и у

хрящевых. Воспринимает движение и давление воды, чувствителен к низким звукам, обеспечивает ориентацию при плавании.

*Глаза рыб* погружены в глубокие округлые впадины черепа, защищающие их от повреждений. Они имеют шарообразный хрусталик и плоскую роговицу, что является приспособлением к зрению в водной среде.

В полость глазного яблока вдается характерное для рыб образование – серповидный отросток. Он представляет собой соединительнотканную складку, которая отходит от сосудистой оболочки вблизи места вхождения зрительного нерва, прободает сетчатку и прикрепляется к хрусталику. Фокусное расстояние глаза – 1 м, но благодаря сокращению гладких мышечных волокон серповидного отростка хрусталик может оттягиваться назад, в результате чего достигается аккомодация на расстояние до 10-15 м. В сетчатке расположены светочувствительные клетки, к которым подходят ответвления зрительного нерва.

*Орган слуха* представлен внутренним ухом, и звуковые волны передаются ему непосредственно через ткани.

Внутреннее ухо состоит из трех полукружных каналов с ампулами, овального мешочка и круглого мешочка с выступом (лагеной). Ухо заключено в костную слуховую капсулу, внутренние стенки которой хрящевые.

Проведение колебаний к внутреннему уху происходит следующим образом: акустические звуки, проходя ткани, достигают плавательного пузыря и вызывают колебания воздуха в нем. Плавательный пузырь связан со слуховой областью внутреннего уха с помощью так называемых веберовых косточек — парные отростки самых передних позвонков, преобразованные в маленькие обособленные элементы. От стенки плавательного пузыря колебания распространяются через веберовые косточки к жидкостям внутреннего уха (перилимфе, а затем эндолимфе). Рецепторы, воспринимающие звук, видимо, расположены в овальном мешочке.

Звуки играют большую роль в жизни рыб, позволяют ориентироваться при поиске корма, межвидовой коммуникации, брачном поведении и т.д. При этом они способны не только улавливать звуки, но и сами издают их (скрипы, щелчки, шорохи и т.п.). Источником звука могут быть различные структуры: плавательный пузырь, кости жаберной крышки, лучи грудных плавников, зубы (челюстные и глоточные) и др.

*Поведение* костных рыб сложнее, чем у хрящевых, условные рефлексy многочисленны, причем вырабатываются значительно легче, а затухают медленнее. Это позволило костным рыбам отлично приспособляться к самым разнообразным условиям обитания, что нашло отражение в более высоком (чем у хрящевых рыб) видовом разнообразии.

Рыбы - раздельнополые организмы. Гермафродитизм встречается как исключение (морской окунь). Мужская половая система состоит из парных вытянутых мешкообразных семенников, от стенок которых внутрь органа отходят многочисленные семенные каналы, объединяющиеся по направлению к выводному протоку.

В отличие от хрящевых, семявыносящие протоки семенников костных рыб самостоятельные, они открываются общим половым отверстием позади анального отверстия. Таким образом, мужские половые протоки костных рыб не имеют никакого отношения к вольфовым протокам, которые у них служат только мочеточниками.

Женская половая система представлена парными удлинненными мешкообразными полыми яичниками (самки окуня имеют одиночный яичник), занимающими в теле примерно такое же положение, что и семенники. Часть оболочки яичника вытягивается и образует проток, через который созревшие яйца (икринки) выходят либо в мочеполовой синус, либо прямо наружу через самостоятельное непарное половое отверстие, лежащее позади анального отверстия. Таким образом, у самок костных рыб мюллеровы протоки редуцируются.

У большинства костных рыб оплодотворение наружное. Самки выметывают икринки, а самцы, находящиеся рядом с самкой, поливают икру молоками. Сложное инстинктивное поведение рыб в период размножения называется нерестом. У некоторых видов он может сопровождаться сложным поведением половых партнеров. Часто во время нереста изменяется поведение рыб; они прекращают питаться, нередко сильно истощаясь в этот период. Полового созревания рыбы достигают в возрасте от нескольких месяцев (тюлька) до 6—11 (треска) и 16—20 (белуга) лет. Созревшие рыбы обычно размножаются ежегодно, стареющие рыбы - не каждый год и к концу жизни перестают размножаться, а некоторые виды - только один раз в жизни, после чего погибают. Таковы дальневосточные лососи, некоторые сельди, азовские и каспийские бычки. Плодовитость рыб колеблется от нескольких десятков икринок (у некоторых арктических рогаток, у бычков) до 1—9 миллионов икринок (у камбаловых и тресковых) и даже 28 миллионов (у луны-рыбы).

Но из этого огромного количества икринок только единичные особи достигают взрослого состояния. Икра либо тяжелее воды (донная икра) и откладывается рыбой на дно, на водные растения или зарывается в грунт, либо ее удельный вес примерно равен удельному весу воды, и она плавает у поверхности или в толще воды (пелагическая икра). Большинство рыб откладывает икру при строго определенных условиях среды, специфических для каждого вида и гораздо менее изменчивых, чем те, при которых обычно живет рыба вне времени размножения. Для откладки икры рыбы собираются в места с определенной температурой, соленостью, аэрацией, щелочностью, грунтом или субстратом (для рыб с донной икрой); все эти факторы могут иметь существенное значение. Развивающиеся икринки и личинки, особенно в ранней стадии развития, обычно гораздо чувствительнее к факторам внешней среды, чем взрослые рыбы, поэтому выметывание икры при строго определенных значениях этих факторов способствует их лучшему выживанию. Стремление рыб собраться для нереста в места и условия, наиболее подходящие для развития икры, способствует необходимой для размножения концентрации производителей, а также обособлению разных видов друг от друга. Большинство рыб, выметывающих пелагическую икру,

ограничивает заботу о потомстве подходом на определенные нерестилища, места и условия среды, благоприятные для развития выметываемой икры.

Многие рыбы откладывают икру на водные растения: караси, карпы, плотва, лещ, линь, вьюны, окунь, сарганы, сельдь. Есть рыбы, выметывающие икру на плавучие водоросли — саргассы; таковы сайра, летучие рыбы. Лососи делают на местах нереста в песчано-гравиевом дне быстрых потоков ямы, в которые откладывают икру, сразу же засыпая ее гравием и насыпая над кладкой бугор с помощью сильных движений хвоста. Совершенно исключительные условия для развития откладываемой икры создают живущие в реках горчаки и камчатские карепрокты (рыбы — морские слизни). У самок этих рыб к моменту созревания икры отрастает длинный яйцеклад. С его помощью горчаки откладывают икру в раковины — на жабры отыскиваемых ими живущих на дне крупных моллюсков беззубок, а карепрокты — под край панциря крупных камчатских крабов — в жаберную полость крабов. Отложенные на жабры икринки развиваются в условиях идеального снабжения чистой водой, непрерывно пропускаемой через жабры «хозяевами». Многие рыбы, однако, заботятся о своем потомстве не только путем подыскивания специальных условий для откладываемой икры, но и оберегают ее от врагов на всех этапах развития. Пинагоры, бычки-керчаки, помацентровые рыбы охраняют икру, откладываемую между камнями, активно отгоняя и кусая приближающихся возможных врагов. Северные вьюны-маслюки откладывают икру в пустые створки раковин и охраняют ее, обвившись вокруг кладки. Многие азовские и каспийские бычки, центрарховые, некоторые американские сомы вырывают в дне ямы или норы, в которые откладывают икру, охраняемую затем «строителем» в течение всего развития. Многие рыбы строят для откладываемой икры специальные гнезда, а некоторые вынашивают развивающуюся икру в специальных сумках на брюхе.

Среди костных рыб имеются и живородящие формы. Живорождение обеспечивается путем внутреннего оплодотворения и развития икринок внутри яйчника, в отличие от хрящевых рыб, у которых зародыши развиваются в расширениях яйцеводов. В особенности развито оно у карпозубых рыб (пецилиевых и других), встречается также у полурылов и в нескольких семействах колочеперых рыб — у эмбиевых, бельдюговых, бротуловых, скорпеновых (морских окуней).

Развитие отложенной икры длится от нескольких часов (тюлька, многие аквариумные рыбки) до нескольких недель (треска, камбала), нескольких месяцев (лососи) и до года (агонус). Выходящие из икры личинки обычно сначала малоподвижны и имеют еще остаток желточного мешка (личинки с желточным мешком или предличинки), затем желток всасывается, и личинка переходит к активному питанию. Тело личинки претерпевает ряд изменений, у некоторых групп — очень значительных (например, камбаловых, угрей, сельдей). Окончательное приобретение личинкой облика, близкого к облику взрослой рыбы, происходит обычно с момента появления на ее теле чешуи — с этого времени личинка становится мальком. Мальков, имеющих возраст менее года, обычно называют сеголетками. Живут рыбы от года



(некоторые бычки) до 50—70 лет (щуки, карпы, палтусы); большей частью продолжительность жизни не выше 15—20 лет. Личинки и мальки рыб имеют множество врагов: их поедают хищные личинки насекомых, рачки, гидроиды и медузы, черви-стрелки, лягушки, ужи, птицы и т.д. Однако наибольшее количество личинок поедается рыбами. Мальки многих рыб находят себе защиту, прячась среди камней или водорослей, а некоторые (как, например, мерлан, пикша, ставрида) держатся под колоколом крупных медуз или сифонофор, совершая вместе с «хозяевами» дальние миграции вдоль океанских течений. С увеличением размеров рыбки количество ее врагов сокращается, и основными остаются для многих рыб хищные, а для рыб вообще — дельфины и водоплавающие птицы (чайки, пеликаны, бакланы, олуши и др.). Защитой от врагов многим рыбам служат не только покровительственная окраска, но и превращенные в острые шипы краевые лучи плавников, шипы на жаберной крышке и темени, скальпелевидные отгибающиеся шипы на боках хвостового стебля у рыб-хирургов. У некоторых рыб боковая и задняя поверхность шипов выстланы ядовитой железистой тканью, и уколы таких шипов могут вызывать сильную боль и опухание, а иногда и более тяжелые последствия. Такие ядовитые шипы имеются у морских ершей, морских окуней.

Рыб, которые проводят часть жизни в море, а часть в пресных водах, переходя из одной среды в другую, в определенные периоды жизни называют проходными. Различия районов размножения, откорма, роста, зимовок и летнего нагула обуславливают существование закономерных странствований по определенным путям и в определенное время — миграций. Миграции составляют неперемнную часть жизненного цикла многих рыб. Большинство рыб совершают сезонные, кормовые и нерестовые миграции. Проходные рыбы северного полушария — лососи, большинство осетровых, некоторые сельди, карповые и окуневые — растут и кормятся в море, а откладывают икру в пресной воде, в которой только и возможно развитие икры этих видов. Это анадромные проходные рыбы. Громадные стаи тихоокеанских лососей подходят в период размножения из океана к устьям рек и поднимаются в их верховья для нереста, совершая так называемые анадромные миграции — вверх, против течения. Проходные сельди, осетры и белуги поднимаются для нереста в реки Каспия, Азовского и Черного морей. Рыбы, живущие и откармливающиеся в пресных водоемах, для нереста идут вниз по течению рек в море. Миграции составляют закономерную часть жизненного цикла не только проходных, но и множества пресноводных и морских рыб. Многие речные и озерные рыбы поднимаются для размножения вверх по рекам, откладывая икру в верхнем течении, а откармливающиеся в солоноватых предустьевых районах морей полупроходные рыбы (например, каспийская вобла) входят для нереста в низовья рек.

Класс Костные рыбы (Osteichthyes) подразделяется на два подкласса: Лучеперые (Actinopterygii) и Лопастеперые (Sarcopterygii).

## Подкласс Лучеперые (*Actinopterygii*)

Это процветающая группа включает около 20 тыс., или 95% всех видов рыб. Подкласс Лучеперые включает два надотряда: Ганоидные (*Ganoidomorpha*) и Костистые рыбы (*Teleostei*).

**Надотряд Ганоидные (*Ganoidomorpha*). Отряд Осетрообразные (*Acipenseriformes*).** Отряд включает 25 видов и представляет древнюю группу рыб, ископаемые остатки которых известны с нижнеюрского времени. Это немногочисленная группа костных рыб, имеющих ряд черт организации, общих с хрящевыми рыбами. По внешнему виду они несколько похожи на акул. Имеется рострум, в связи с чем ротовое отверстие смещено на нижнюю сторону головы и имеет вид полулунной поперечной щели. Хвостовой плавник, как и у акул, неравнолопастный – гетероцеркальный, с хорошо развитой большой верхней лопастью. Парные плавники располагаются горизонтально. Мозговой череп почти сплошь хрящевой.

Основу осевого скелета составляет пожизненно сохраняющаяся упругая хорда, окруженная толстым соединительнотканым слоем. Тела позвонков не развиваются, но есть хрящевые верхние и нижние дуги позвонков. В кишечнике имеется спиральный клапан, а в сердце – артериальный конус.

Чертами костистых рыб следует считать наличие покровных костей в мозговом черепе. Они формируют крышу (носовые, лобные, теменные), бока и дно черепа (сошник). Тело покрыто ганоидной чешуей, слившиеся ганоидные чешуи образуют ганоидные бляшки – жучки, которые расположены вдоль тела пятью рядами. Имеется костная жаберная крышка и плавательный пузырь, сообщающийся с кишечником. Оплодотворение наружное, икра мелкая и многочисленная.

Осетровые распространены преимущественно в умеренных широтах северного полушария. В отряде осетрообразных имеется два семейства: Осетровые (*Acipenseridae*) и Веслоносы (*Polyodontidae*).

Большинство современных видов относится к семейству осетровых. Это – проходные, полупроходные и пресноводные рыбы; населяют они воды северного полушария — Европы, Северной Азии и Северной Америки. Различают 4 рода: белуги, осетры, стерляди и близкие виды, лопатоносы и лжелопатоносы. Осетровые имеют удлиненное веретенообразное тело. Рыло удлиненное, коническое или лопатовидное. Рот выдвижной, беззубый, но у мальков имеются слабые зубы. Осетровые, кроме стерляди, долго живущие рыбы. Половое созревание в разных бассейнах и реках наступает неодинаково. Осетры (русский, сибирский, амурский) – это проходные рыбы, для нереста идут в реки. Стерлядь всю жизнь проводит в пресных водоемах и питается личинками насекомых. Белуга, севрюга живут и кормятся в прибрежных водах морей, а на нерест заходят в реки.

Представители семейства Веслоносы распространены в Северной Америке и в Юго-Восточной Азии. Тело веслоносов голое или покрыто очень мелкими разрозненными чешуями, рыло удлиненное, веслообразное. На теле нет жучек, на нижней поверхности рыла два крошечных усика. На челюстях мелкие зубы. Каналы боковой линии на голове и туловище

окружены косточками. Во многом похожи на осетровых.

Осетрообразные – ценные промысловые животные, дающие высококачественное мясо и черную икру.

### **Надотряд Костистые рыбы (Teleostei)**

**Отряд Сельдеобразные (Clupeiformes).** Включает морских стайных рыб. Сельдеобразные рыбы имеют обычно сжатое с боков серебристое тело, покрытое круглой или имеющей гребенчатый край легко опадающей циклоидной чешуей. На боках тела нет прободенных чешуй боковой линии. Спинной плавник один, грудные плавники низкосидящие, брюшные многолучевые (более 6—7 лучей), хвостовой плавник выемчатый. Плавательный пузырь соединяется каналом с пищеводом и имеет отростки, входящие впереди в полость черепа — в слуховые капсулы. Сельдиевые имеют большие жаберные дуги, разветвленные по сторонам, и широкие жаберные щели. Большинство сельдеобразных — типичные пелагические рыбы, питающиеся планктоном.

Известно около 100 видов. Широко распространены во всех морях, особенно обильны в тропических водах. Чисто пресноводных очень мало, есть проходные виды. Откладывают многочисленную липкую икру на грунт или водоросли.

К отряду сельдеобразные относятся: атлантическая, тихоокеанская сельдь, балтийская (салака), кильки, сардины, хамса, анчоусы, иваси, которые имеют промысловое значение.

**Отряд Лососеобразные (Salmoniformes)** представлен проходными и пресноводными рыбами средних и крупных размеров. Распространены преимущественно в умеренных и северных широтах. Всего известно 350 видов. Тело вытянуто, слегка округлено. Питаются ракообразными колюшками, сельдями и другими рыбами.

Отличительной внешней чертой строения лососевых является наличие на спине мягкой кожной складки, так называемого жирового плавника. В спинном плавнике от 10 до 16 лучей, жировой плавник лучей не имеет. Для метания икры лососевые массами идут из моря в реки и поднимаются высоко против течения. У самок яйцеводы зачаточные или вообще отсутствуют, созревшая икра выпадает из яичника в полость тела. Они откладывают не очень большое число крупных красных икринок. Тихоокеанские и большинство атлантических лососей после икрометания погибают, некоторые выживают и могут нереститься два или три раза.

Лососевые – рыбы, легко изменяющие образ жизни, внешний вид, окраску в зависимости от внешних условий. К лососеобразным относятся: форель, семга, кета, горбуша, корюшка, ряпушка, кумжа, или таймень. Промысловое значение их очень велико, так как они дают высококачественное мясо и красную икру. Низкая эффективность размножения лососевых и высокая их ценность обусловили широкое применение мероприятий по искусственному разведению этих рыб.

**Отряд Щукообразные (Esociformes)** - немногочисленная группа хищных рыб, обитающих в пресных водах северного полушария. Щукообразные отличаются большой головой с сильно вытянутым и

сплюснутым рылом. Чешуя мелкая. Зубы сидят на многих костях ротовой полости: на межчелюстных, сошнике, нёбных, на нижней челюсти и языке. Жаберные перепонки не сращены между собой и свободны от межжаберного промежутка. Обитает в зарослях водной растительности. Питается рыбой, лягушками, птенцами водоплавающих птиц. Нерестится весной на мелководье в прибрежной зоне. Обыкновенная щука полезна как хищник, истребляющий малоценных сорных рыб. Промысловое значение не велико.

К **отряду Угреобразные (Anguilliformes)** относятся рыбы с очень характерной змееобразной формой тела, которое или голое, или покрыто очень мелкими нежными чешуйками. Их туловище не сужается к хвосту, нередко оно также не сплюснуто с боков (круглое в поперечном сечении). Ползают и плавают угри, изгибая тело, как змеи. По телу плывущего угря как бы пробегает волна с постоянной амплитудой, в то время как у рыб обычной формы эта амплитуда возрастает.

Известно около 350 видов. Брюшных, а иногда и грудных плавников нет; мягкие, без жестких лучей и колючек, спинной и анальный плавники идут оторочкой вдоль тела, часто сливаясь с хвостовым. Плавательный пузырь соединен с кишечником или редуцирован. Обычно исчезает чешуя, кожа слизистая. У многих угреобразных сливаются вместе и нередко редуцируются некоторые кости черепа. Подавляющее большинство видов обитает в морях. Среди них имеются и проходные виды, в том числе и обыкновенный, или европейский, угорь, распространенный от бассейна Балтийского моря до Черного и Средиземного морей. На нерест идет из рек в Атлантический океан, где размножается на больших глубинах (около 1000 м). Личинки мигрируют обратно в реки, проделывая этот путь примерно за четыре года. Взрослые рыбы после нереста погибают. У европейских берегов обитает обыкновенный угорь; в Атлантическом океане и Средиземном море – угорь морской; в бассейнах рек Южной Америки – электрический угорь. Имеют промысловое значение, так как мясо их очень вкусное.

В настоящее время к **отряду Карпообразных (Cypriniformes)** относят более 2000 видов пресноводных (реже – проходных) рыб, широко распространенных в Евразии, Северной Америке и Африке. Тело карпообразных продолговато-овальное, рыло небольшое, челюсти слабо развиты, на них нет зубов. Пища измельчается хорошо развитыми глоточными зубами, расположенными на нижнеглоточных костях. Рот у карпообразных часто выдвигной, у многих видов с усиками, помогающими находить пищу. Карпообразные всеядны, питаются растениями, а также личинками насекомых и моллюсков. Тело обычно покрыто циклоидной чешуей, реже – голое. Плавники обычно мягкие. Держатся эти рыбы в основном около дна, собираясь большими стаями.

Икра у большинства карпообразных клейкая – рыбы откладывают ее на камни, растительность или другой подходящий субстрат. Но у некоторых видов, например у белого амура, икра развивается, плавая в толще воды.

Для ряда видов карпообразных характерна забота о потомстве. Среди карповых встречаются и «кукушки», подбрасывающие свою икру в гнезда других рыб. Однако у большинства представителей отряда забота о

потомстве не выражена.

К карпообразным относятся плотва, лещ, линь, сазан, язь, тарань, вобла, горчак, вьюны. Они имеют промысловое значение, мясо их сочное, вкусное. В прудовых хозяйствах разводят сазанов (разные породы карпов), серебристого карася, линей, белого и пестрого толстолобиков, белых амуров и др.

**Отряд Сомообразные (Siluriformes)** включает около 30 семейств и в общей сложности более 1600 видов рыб, размеры которых варьируют от 1 см до 5 м. У сомов нет чешуи – их тело голое либо покрыто костными пластинками. Голова относительно велика, кости в верхней челюсти часто недоразвиты, жаберные крышки состоят из трех частей. У многих сомов есть жировой плавник, а вот Веберов аппарат (орган, соединяющий плавательный пузырь с внутренним ухом) развит не у всех видов. У большинства сомообразных основными органами чувств являются «усы», часто длинные и многочисленные.

Большинство представителей отряда – обитатели тропических и субтропических территорий Азии, Африки и Америки. Питаются сомы преимущественно животной пищей.

В основном это пресноводные рыбы, некоторые сомы вторично перешли к жизни в прибрежных водах теплых морей. Большинство сомов держится возле дна, некоторые населяют толщу и поверхностные слои воды. Среди сомов встречаются обитатели заболоченных водоемов, чистых горных рек, подземных водоемов, пещер. Некоторые сомы дышат в значительной степени атмосферным воздухом (у них имеется особый орган, отходящий от жаберной полости, складчатые стенки которого пронизаны множеством кровеносных сосудов) и без доступа к поверхности воды даже могут задохнуться. Зато при пересыхании водоема эти рыбы способны ползти по суше в поисках нового места жительства или зарываться в ил.

Многие сомы используются в пищу и являются промысловыми видами, например, обыкновенный сом. Мясо электрического сома, обитающего в водах Тропической Африки, не очень вкусное.

Представители **отряда Кефалеобразных (Mugiliformes)** - это небольшая группа рыб с закрытым плавательным пузырем и без боковой линии, обитающих преимущественно в южных морях. Всего насчитывается 20 видов. У кефалеобразных рыб имеется два спинных плавника; они короткие и разделены значительным промежутком. Брюшные плавники отодвинуты назад от груди, но находятся в передней части брюха. Хвостовой плавник имеет выемку. Тело и голова покрыты циклоидной или ктеноидной чешуей. Икра мелкая, пелагическая (плавающая). В Черном и Азовском морях распространено семейство кефалевых, основное промысловое значение имеет лобан, или обыкновенная кефаль. Кефали - стадные косящие рыбы. Большие косяки их заходят в поисках пищи в лагуны, осолоненные озера и устья рек, где производится их добыча. Кефаль успешно акклиматизирована в Каспийском море и известна там под видом сингиль. Кефалеобразные достигают крупной величины и имеют существенное практическое значение как промысловые рыбы.

В **отряде трескообразных (Gadiformes)** объединены такие рыбы, у которых непарные и брюшные плавники не имеют колючих лучей (за исключением первых лучей спинного плавника у некоторых долгохвостов), брюшные плавники находятся под грудными или впереди них, плечевой пояс прикреплен к черепу, скелет хвостового плавника симметричный, плавательный пузырь не соединен с кишечником. Это крупные рыбы, большинство обитает в северных морях. Налим является пресноводной рыбой. Большинство трескообразных ведут придонный образ жизни. Известно около 700 видов. К этому отряду относятся треска, навага, минтай, налим, путассу, сайка, пикша, сайда, хек. Многие из них обладают огромной плодовитостью (треска). Имеют большое промысловое значение: они дают 10—15% мирового улова, занимая второе место вслед за сельдеобразными. В пищу используется мясо и жир печени, который богат витамином Д (известен под названием медицинского рыбьего жира).

Представители этого **отряда Колюшкообразные (Gasterosteiformes)** - небольшие рыбки длиной от 3,5 до 30 см. Известно около 200 видов. Передняя часть спинного плавника превращена в острые шипы, а брюшные плавники - в виде острых колючек. У них более или менее трубковидная форма рыла. Обитают в северном полушарии в пресных и солоноватых водах. Икру откладывают в гнезда из растительности, икра немногочисленная. Кроме колюшек к этому отряду относятся морские коньки и морские иглы, у которых самцы вынашивают икру в специальных сумках на брюхе. Большинство видов обитает в теплых морях, но некоторые распространены и на Крайнем Севере, в пресных водах.

**Отряд Окунеобразные (Perciformes)** - самый обширный отряд костистых рыб, насчитывающий около 6000 видов. Распространены в пресных и солоноватых водах северного полушария. Размеры тела от нескольких сантиметров до 4-5 метров. Форма тела разнообразная: уплощенная (окунь), удлинённая (судак) и др. Плавательный пузырь не сообщается с кишечником. Плавники с колючими лучами. Брюшные плавники расположены близко к переднему концу тела под грудными или впереди их. Грудные плавники с одним шипом и 4-5 мягкими лучами. Спинной плавник длинный, состоит из двух частей: колючей и мягкой, которые у одних видов соединены, у других - обособлены. Анальный плавник содержит 1-3 колючки. Нет жирового плавника. На челюстях - щетинковидные зубы, у некоторых среди них сидят клыки, также зубы имеются на сошнике, на небных костях и на межчелюстных. Чешуя ктеноидная. В пресноводных водоемах обитают судак, окунь, морскими обитателями являются скумбрия, тунец, ставрида, нототения. Имеют промысловое значение.

Представители **отряда Камбалообразных (Pleuronectiformes)** - это хищные донные рыбы, лежат и плавают на боку. Размеры тела от 30 см до 5 метров. Насчитывается около 500 видов, обитают в морях. Тело сильно сжато с боков, глаза расположены не по бокам головы, а смещены на одну ее сторону. Брюшные плавники расположены впереди грудных. Плавательного

пузыря нет. Верхняя сторона рыбы пигментирована, нижняя - обычно белая. Мальки камбал первоначально плавают в толще воды, но в последующем, по мере перехода к донному образу жизни, их тело уплощается в боковом направлении, а глаза перемещаются на одну из сторон тела. Плодовитость очень большая - до нескольких миллионов икринок. Питаются донными беспозвоночными. Представителями отряда являются камбалы, палтусы. Важный объект тралового промысла.

### Подкласс Лопастеперые (*Sarcopterygii*)

Лопастепёрые – древняя группа рыб (рис. 107), сочетающая в себе как примитивные, так и прогрессивные признаки. Основу их осевого скелета составляет упругая хорда; тел у позвонков нет; очень подвижные и массивные или длинные опорные лопасти парных плавников, снабженные особым внутренним скелетом из удлинённых костей; опорный тазовый пояс брюшных плавников расположен вблизи клоакального выводного отверстия; чешуя на теле особого космоидного типа, развившаяся путем слияния мелких зубовидных чешуй; имеется спиральный клапан в кишечнике, артериальный конус в сердце и другие древние признаки. У них имеются легочные мешки, наружные и внутренние ноздри (хоаны).

Подкласс включает два надотряда: двоякодышащие и кистеперые.

Представители **надотряда Двоякодышащих (*Dipnoi*)** - своеобразная группа пресноводных рыб, у которых наряду с жаберным дыханием имеется лёгочное. Вместо плавательного пузыря для двоякодышащие характерно своеобразное «лёгкое», соединённое с пищеводом. Тело удлинённое, у одних - сжатое с боков, у других - угревидное. Верхняя челюсть сращена с черепом, хорда сохраняется всю жизнь, непарные плавники имеют своеобразное перистое строение. Парные конечности имеют осевой членистый луч с отходящими от него в две стороны расчленёнными лучами. Имеются внутренние ноздри — хоаны, через них воздух поступает в легкие. Сердце с артериальным конусом, предсердие частично разделено на правую и левую части. Есть лёгочное кровообращение. Кишечник со спиральным клапаном, открывается в клоаку. Двоякодышащие обитают в слабопроточных и пересыхающих водоемах. Длина до 2 м. Питаются беспозвоночными, рыбами, амфибиями.

Надотряд Двоякодышащие представлен ныне **одним отрядом Рогозубообразные (*Ceratodontiformes*)**, включающим два семейства: рогозубовые и чешуйчатниковые.

К этому семейству рогозубовые относят несколько вымерших родов, ископаемые остатки которых находят на всех континентах, и близкий к ним современный род *Neoceratodus* с одним видом. Характерны для них хрящевой нейрокраниум, наличие одного легкого и хорошо развитые ластообразные парные плавники, которые поддерживаются членистой центральной осью и двумя рядами боковых членистых лучей, отходящих от нее.

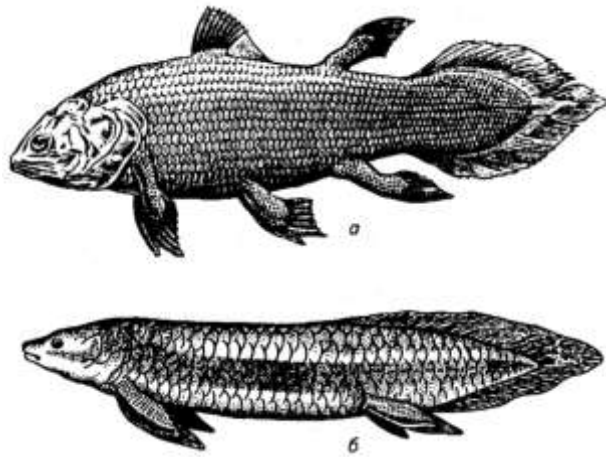


Рис. 107. Кистеперые и двоякодышащие рыбы (по Е.И. Лукину):  
а - латимерия; б - неоцератод

Рогозуб (*Neoceratodus forsteri*), или баррамунда, — встречается лишь в Квинсленде (Северо-Восточная Австралия), где он населяет бассейны рек Бёрнетт и Мэри. В последнее время он был пересажен также в некоторые озера и водохранилища Квинсленда, где и прижился. Рогозуб — крупная рыба, достигающая длины 175 см и веса свыше 10 кг. Его массивное тело сжато с боков и покрыто очень крупной чешуей, а мясистые парные плавники своими очертаниями чем-то напоминают лапы пингвинов. Окрашен рогозуб в однообразные тона - от рыжевато-коричневого до голубовато-серого, которые несколько светлее на боках; брюхо обычно от беловато-серебристого до светло-желтого. Рогозуб живет в реках с медленным течением и сильно заросших водной растительностью. Как и все рыбы, он дышит жабрами, но помимо этого каждые 40—50 минут поднимается к поверхности, чтобы подышать атмосферным воздухом. Выставив кончик рыла над водой, рогозуб с силой выбрасывает отработанный воздух из своего единственного легкого, издавая при этом характерный стонуще-хрюкающий звук, который далеко разносится по окрестности. Тотчас вслед за этим, сделав глубокий вдох, он медленно погружается на дно. И выдох, и вдох производятся им через ноздри при плотно сомкнутых челюстях.

Его пищу составляют различные беспозвоночные (моллюски, ракообразные, личинки насекомых, черви и т. п.).

Нерест рогозуба сильно растянут, и продолжается с апреля по ноябрь. Наиболее интенсивно он идет в сентябре—октябре, когда наступает период дождей, и во вздувшихся реках вода хорошо аэрируется. Рогозуб откладывает икру на водную растительность и не проявляет дальнейшей заботы о потомстве.

Представители **семейства Чешуйчатниковых** характеризуются удлинённым угребразным телом, которое вплоть до брюшных плавников округло в поперечном сечении. Они имеют парное легкое; мелкая циклоидная чешуя, покрывающая их тело и отчасти голову, глубоко спрятана



под кожу, а их гибкие парные плавники имеют жгутовидную форму. Характерна для рыб этого семейства способность в течение всей своей жизни существовать во временных водоемах, нередко полностью пересыхающих в засушливый сезон, длящийся подчас до 9 месяцев. На все это время они впадают в спячку, зарывшись в грунт и полностью переходя на дыхание атмосферным воздухом. В этом семействе насчитывается 5 видов: 4 вида, обитающих в тропической Африке, принадлежат к роду протоптеров (*Protopterus*), а южноамериканский род чешуйчатников (*Lepidosiren*) представлен всего одним видом. Пожалуй, самое существенное отличие протоптеров от чешуйчатников сводится к тому, что у первых имеется 6 жаберных дуг и 5 жаберных щелей, в то время как у вторых — всего 5 жаберных дуг и 4 жаберные щели. Иногда их рассматривают как представителей особых семейств (*Lepidosirenidae* и *Protopteryidae*). Четыре вида рода Протоптеры (*Protopterus*) внешне очень сходны и отличаются друг от друга по своей окраске, по количеству ребер, по степени развития и ширине кожной оторочки парных плавников и другим признакам.

Местные жители промышляют и протоптеров, и лепидосиренов, так как у этих рыб вкусное мясо.

**Надотряд Кистеперые рыбы (*Crossopterygii*)** - древняя и почти полностью вымершая группа лопастеперых рыб.

Первый экземпляр этих удивительных рыб был добыт в 1938 г. в улове южноафриканского траулера близ устья реки Халумны. Необыкновенная крупная рыба длиной 150 см и массой 57 кг оказалась кистеперой целакантовой рыбой. Хотя не удалось сохранить внутренние части пойманной рыбы, крупный ихтиолог из Грээмстауна, профессор Дж. Л. Б. Смит, сумел сразу же распознать ее принадлежность к древним целакантовым рыбам. Он назвал ее латимерией (*Latimeria chalumnae*) в честь хранителя музея мисс Куртенэ-Латимер, взявшей с траулера эту рыбу и передавшей ее Смиту для изучения.

Все современные кистепёрые - латимерии, или целоканты, обнаружены только в районе Коморских островов. Длина тела у половозрелых особей 125-180 см, масса - 25-80 кг. Позвонки зачаточные, пожизненно хорошо развита хорда. Первичный череп в значительной мере хрящевой. Целоканты - хищники: их рот вооружен многочисленными острыми зубами. У них нет внутренних ноздрей и они не могут дышать атмосферным кислородом.

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

Парные плавники имеют своеобразное строение, в основании их расположена широкая мясистая лопасть, внутри которой находится скелет плавника, напоминающий скелет конечности наземных позвоночных. Кистеперые представляют собой ветвь рыб, от которой произошли земноводные.

### 13.3.4. Класс Земноводные, или Амфибии (*Amphibia*)

Земноводные возникли в нижнем или среднем девоне, т. е. не меньше 300 млн лет назад. Предками их были рыбы, обладавшие легкими и такими парными плавниками, из которых могли развиваться пятипалые конечности. Древние кистеперые рыбы обладали легкими, а в скелете их парных плавников отчетливо обнаруживались элементы, гомологичные частям скелета наземной пятипалой конечности. На то, что предками земноводных были действительно древние кистеперые рыбы, указывает также поразительное сходство покровных костей их черепа с костями черепа палеозойских земноводных. Так же как у земноводных, у кистеперых встречались как верхние, так и нижние ребра. Напротив, двоякодышащие рыбы, также обладавшие легкими, по целому ряду признаков значительно отличаются от земноводных.

Таким образом, особенности дыхания и передвижения, обеспечивающие возможность выхода на сушу, предки земноводных приобрели, будучи еще настоящими водными позвоночными. Причиной возникновения этих приспособлений, видимо, был особый режим пресных водоемов, в которых жили некоторые кистеперые рыбы, — периодическое пересыхание их или бедность кислородом. Однако ведущим биологическим фактором, определившим разрыв предков земноводных с водоемом, закрепление их на суше, были новые кормовые возможности в новой среде обитания.

Наибольшего разнообразия и численности земноводные достигли в каменноугольном и пермском периодах, отличавшихся ровным, влажным и теплым климатом на больших пространствах.

#### **Общая характеристика.**

Земноводные представляют собой первых и наиболее просто организованных наземных позвоночных (рис. 108). Как обитатели суши, земноводные дышат легкими, имеют два круга кровообращения, трехкамерное сердце. Кожа земноводных функционирует в качестве дополнительного органа дыхания, лишена костных образований.

Передвигаются земноводные с помощью пятипалых конечностей, характерных для наземных позвоночных животных.

Череп сочленяется с позвоночником подвижно (двумя мышечками). Строение органа слуха более совершенно, чем у рыб: кроме внутреннего уха, имеется еще и среднее. Глаза приспособлены к жизни как в воде, так и на суше.

Температура их тела зависит от температуры и влажности окружающей среды; они отличаются ограниченными возможностями распространения, передвижения и ориентации на суше.

Для амфибий характерен метаморфоз, в течение которого они превращаются из водных животных в наземных, меняя не только образ жизни, но и строение (замена жаберного дыхания на легочное, появление второго (легочного) круга кровообращения, формирование развитых

конечностей и органов чувств).

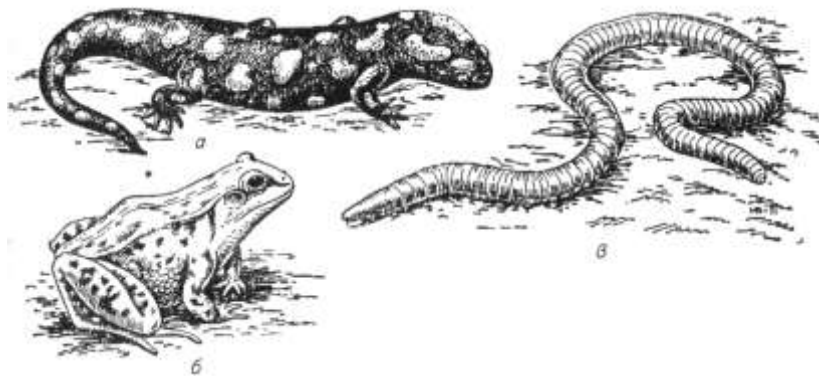


Рис. 108. Представители разных отрядов земноводных (по Е.И. Лукину):  
а - огненная саламандра; б - травяная лягушка; в - червяга

Земноводные включают лишь около 3400 видов, объединяемых в 3 отряда: безногие, бесхвостые и хвостатые.

Безногие земноводные (Aplousobranchia) представлены тропическими червягами, большинство из которых ведет подземный образ жизни.

К хвостатым земноводным (Caudata, или Urodela) относятся саламандры и тритоны, распространенные почти исключительно в северном полушарии.

Бесхвостые земноводные (Anura) приспособились к передвижению по суше прыжками с помощью удлиненных задних конечностей. Сюда относятся различные лягушки, жабы, чесночницы, жерлянки, квакши и т. д. Распространены бесхвостые по всем материкам, кроме Антарктиды.

Кожа у земноводных голая, что способствует свободному газообмену в кровеносных сосудах, образующих в ней густую сеть. Так как обмен газами между организмом и средой идет только через водную пленку, кожа земноводных постоянно увлажняется слизью, вырабатываемой многочисленными железами. Кроме слизистых, в коже земноводных помещаются еще и ядовитые железы, секрет которых защищает животное от врагов и различных микроорганизмов. Кожа земноводных не способна, как у других наземных позвоночных, противостоять поступлению в организм воды по законам осмотического давления. Амфибии «пьют» непроизвольно, всей поверхностью тела. Избыток воды удаляется из организма двумя туловищными (мезопефрическими) почками. У жаб наружный слой эпидермиса кожи слабо ороговевший.

Позвоночник состоит из шейного, туловищного, крестцового и хвостового отделов.

Шейный отдел представлен одним позвонком с двумя суставными ямками, которыми он сочленяется с мышцелками черепа. Туловищных позвонков - от 7 (бесхвостые) до 100 и более (безногие). Крестцовый позвонок один, имеет длинные отростки, к которым прикрепляются тазовые кости. У бесхвостых хвостовые позвонки образуют кость — уростиль.

Череп амфибий сплюснутый, широкий и состоит из большого количества костей, чаще - хрящевой с отдельными окостеневшими участка-

ми.

Плечевой пояс образован лопаткой, вороньей костью (коракоидом) и прокоракоидом. Впереди от места сочленения левого и правого прокоракоидов находится предгрудина, а позади — грудина. Грудная клетка и ребра отсутствуют. Скелет передних конечностей состоит из плеча, предплечья (локтевая и лучевая кости) и кисти (кости запястья, пястья и фаланг пальцев).

Тазовый пояс образован подвздошными костями, которые своими проксимальными концами прикрепляются к поперечным отросткам крестцового позвонка. Дистальные части подвздошных костей соединяются и образуют седалищную кость, направленная вперед часть которой называется лобковым хрящом. Седалищные кости имеют вертлужные впадины для сочленения с головкой бедра.

Скелет задних конечностей состоит из бедра, голени (большая и малая берцовые кости) и стопы (кости предплюсны, плюсны и фаланг пальцев).

Мышечная система дифференцирована на группы мышц, и метамерное расположение мышечных сегментов можно наблюдать у бесхвостых только в немногих местах туловища. Хорошо развита мускулатура на свободных конечностях. У безногих и хвостатых амфибий в отдельных участках тела метамерия мышц выражена более четко.

Пищеварительная система земноводных начинается ртом, который ведет в обширную ротоглоточную полость, переходящую в пищевод (рис. 109). В ротоглоточную полость открываются протоки слюнных желез, хоаны, евстахиевы трубы, гортанная щель. Секрет слюнных желез не содержит ферментов, участвующих в первоначальном химическом воздействии на пищу, а служит лишь для ее смачивания. На дне ротоглоточной полости располагается язык, имеющий собственную мускулатуру. Форма языка различна у представителей класса. У лягушек язык прикреплен ко дну ротоглотки своим передним краем, а его задняя часть обращена во внутрь. На языке располагаются железы, выделяющие клейкую слизь, служащую для ловли насекомых. Зубы у амфибий закреплены в верхнечелюстных, межчелюстных костях, на сошнике, реже — на нижней челюсти. Зубы имеют вид маленьких острых конусов, вершины которых слегка загнуты назад. Акт глотания облегчается благодаря втягиванию глазных яблок внутрь ротоглотки с помощью специальных мышц. Проглоченная пища по короткому пищеводу поступает в желудок, а из него в кишечник, где переваривается. В петле тонкого кишечника находится поджелудочная железа. Печень крупная, с желчным пузырем, проток которого впадает в переднюю часть тонкой кишки.

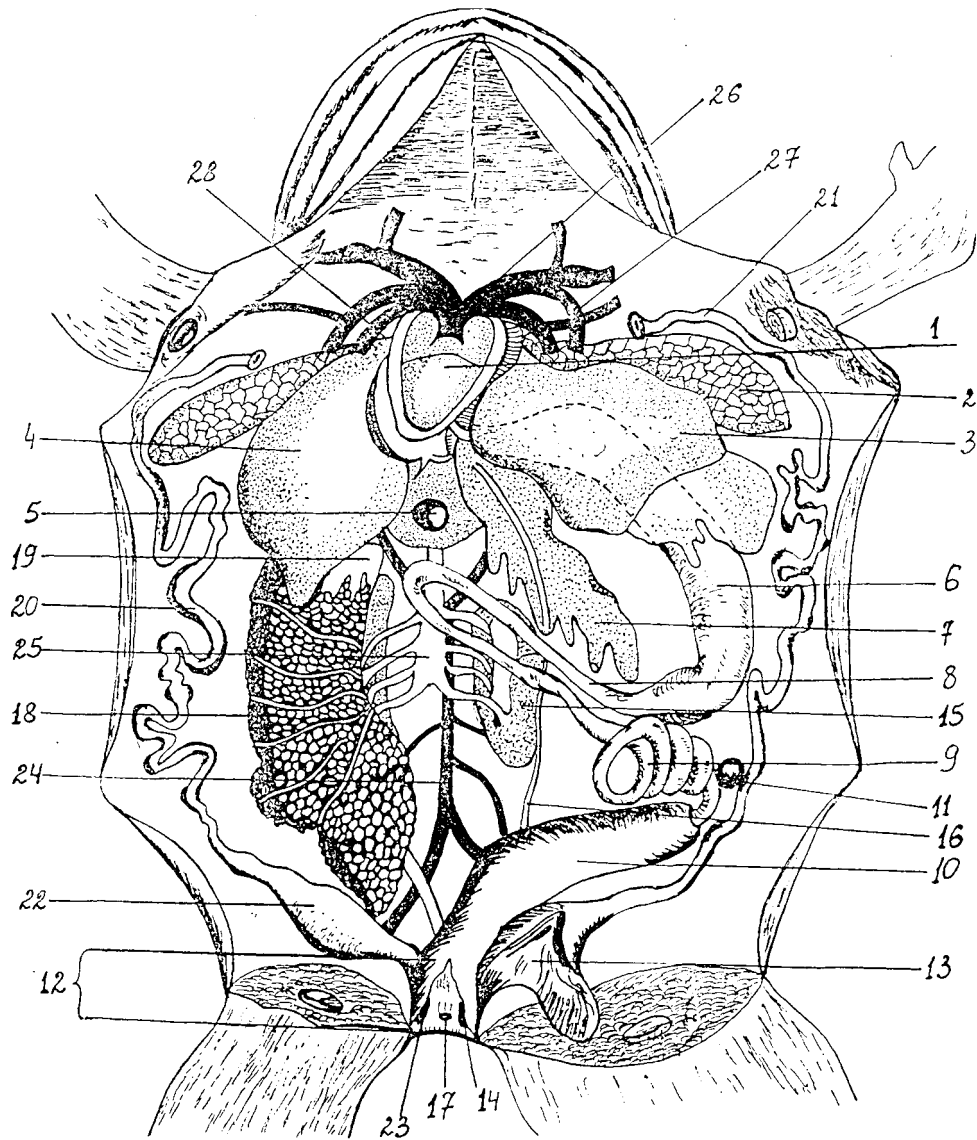


Рис. 109. Вскрытая лягушка ( по Е.И. Лукину):

1 – сердце; 2 – легкое; 3, 4 – лопасть печени; 5 – желчный пузырь; 6 – желудок; 7 – поджелудочная железа; 8 – двенадцатиперстная кишка; 9 – тонкая кишка; 10 – толстая кишка; 11 – селезенка; 12 – клоака; 13 – мочевой пузырь; 14 – отверстие мочевого пузыря в клоаку; 15 – почка; 16 – мочеточник; 17 – отверстие мочеточников; 18 – яичник; 19 – жировое тело; 20, 21 – яйцевод; 22 – маточный отдел яйцевода; 23 – отверстие яйцевода; 24 – спинная аорта; 25 – задняя полая вена; 26 – сонная артерия; 27 – левая дуга спинной аорты; 28 – легочная артерия

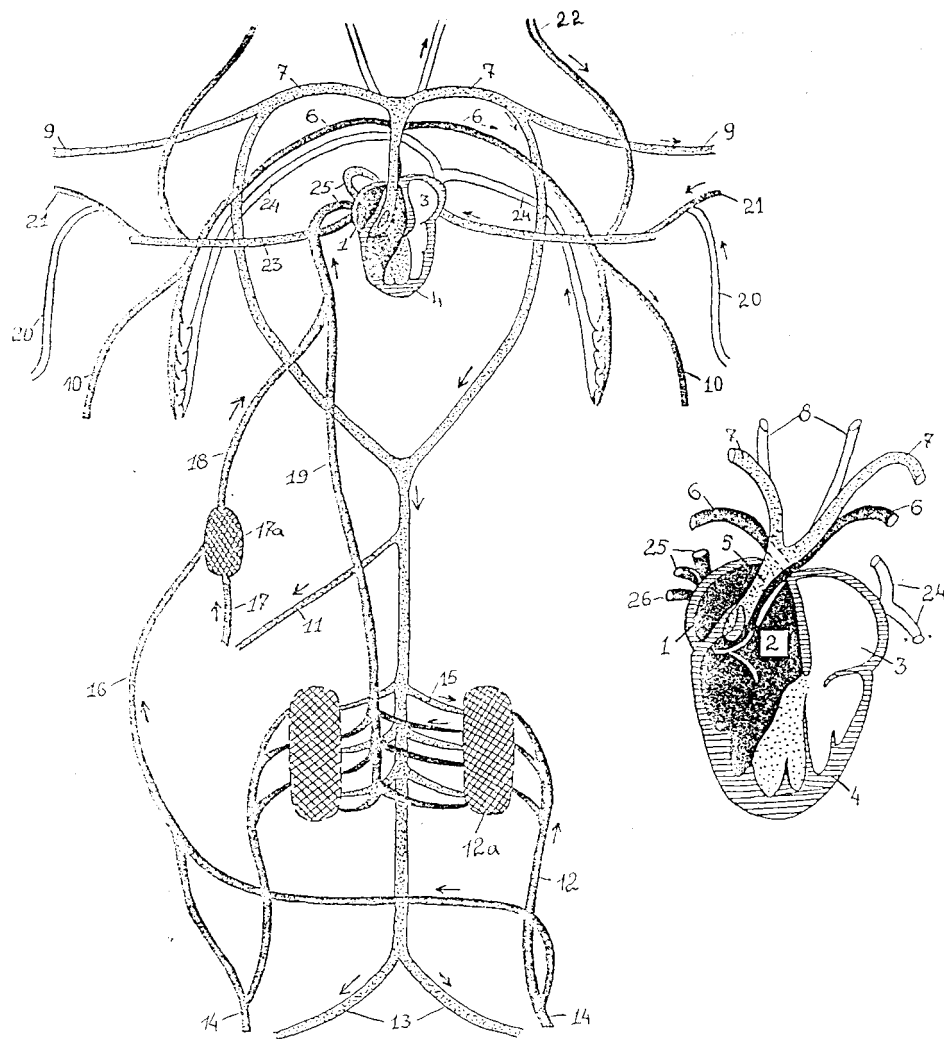
В желчный проток впадают и протоки поджелудочной железы. Толстый отдел кишечника слабо отграничен от тонкого. Прямая кишка заканчивается клоакой.

Дыхательная система амфибий хорошо приспособлена к условиям обитания. У некоторых земноводных (сирены) функционируют наружные и внутренние жабры, у других (безлегочные саламандры) дыхание осуществляется через кожу. Наиболее высокоразвитые амфибии дышат во взрослом состоянии легкими и через кожу. Кожное дыхание имеет большое функциональное значение не только в связи с несовершенством легких, но и как приспособление, обеспечивающее окисление крови при длительном

нахождении животного в воде. Легкие напоминают мешки с ячеистыми стенками. Воздух через ноздри, носовые ходы, хоаны и ротоглоточную полость поступает в гортанно-трахейную камеру, окруженную двумя черпаловидными хрящами. На них располагаются голосовые связки в виде двух складок слизистой оболочки. При опускании дна ротоглоточной полости воздух засасывается через ноздри, затем они закрываются, дно ротоглоточной полости поднимается и воздух проталкивается в легкие.

Кровеносная система земноводных развита значительно лучше, чем у рыб (рис. 110). Сердце амфибий трехкамерное, состоящее из двух предсердий и одного желудочка. С правым предсердием сообщается венозная пазуха и артериальный конус. Последний снабжен спиральным клапаном, который играет роль разделителя выходящей из сердца венозной и артериальной крови. От артериального конуса отходят три пары артериальных сосудов (сонные артерии, системные дуги аорты, легочные артерии) в виде короткого общего артериального ствола, окруженного единой оболочкой. По сонным артериям артериальная кровь идет к голове, по системным дугам аорты смешанная кровь направляется к остальным частям тела, по легочным артериям венозная кровь движется к легким. От системных дуг аорты отходят подключичные артерии, идущие к передним конечностям, после чего системные дуги аорты сливаются, образуя спинную аорту. От нее отходят кишечная, почечные и подвздошные артерии. От легочной артерии отходят большие кожные артерии, несущие венозную кровь в кожу. От передней части тела венозная кровь собирается в яремные вены, которые сливаются с кожными, несущими артериальную кровь. С большими кожными сливаются подключичные вены. Соединившись вместе, эти сосуды образуют передние (левую и правую) полые вены. Они открываются в венозную пазуху, куда поступает смешанная кровь. От задней части тела венозная кровь по подвздошным венам движется к почкам, где проходит через сеть капилляров — воротную систему почек. Выходящие из почек сосуды — почечные вены — сливаются и образуют заднюю полую вену. От органов пищеварительной системы венозная кровь собирается в подкишечную вену, которая впадает в печень. Сюда же впадает брюшная вена, несущая венозную кровь от задних конечностей. Из печени кровь по печеночной вене поступает в заднюю полую вену, а из нее — в венозную пазуху. Из нее кровь поступает в правое предсердие. По легочным венам артериальная кровь из легких движется в левое предсердие. Из предсердий артериальная и венозная кровь попадает в желудочек, а из него — вновь в кровеносные сосуды.

Нервная система амфибий имеет более сложное строение по сравнению с нервной системой рыб. Передний мозг у земноводных больше, полностью разделён на два полушария, а дно и боковые стенки мозговых желудочков содержат мозговое вещество. У амфибий формируется настоящий мозговой свод — архипаллиум. Средний мозг небольших размеров, мозжечок маленький. От головного мозга отходит 10 пар черепно-мозговых нервов (11-я пара не развита, а 12-я находится за пределами черепа). Отходящие от спинного мозга нервы образуют мощные плечевое и поясничное сплетения.



*Рис. 110.* Строение кровеносной системы и сердца лягушки (по Е.И. Лукину): 1 – венозный синус; 2 – правое предсердие; 3 – левое предсердие; 4 – желудочек; 5 – артериальный конус; 6 – легочные артерии; 7 – дуги спинной аорты; 8 – сонные артерии; 9 – подключичные артерии; 10 – кожные артерии; 11 – кишечная артерия; 12 – почечные вены; 12а – воротная система почек; 13 – подвздошные артерии; 14 – подвздошные вены; 15 – почечные артерии; 16 – брюшная вена; 17 – воротная вена печени; 17а – воротная система печени; 18 – печеночная вена; 19 – задняя полая вена; 20 – кожные вены; 21 – подключичные вены; 22 – яремные вены; 23 – правая передняя полая вена; 24 – легочные вены; 25 – передние полые вены; 26 – задняя полая вена

Органы чувств земноводных в связи с выходом их на сушу приобретают более сложное строение, чем у рыб.

Органами зрения амфибий являются глаза, защищенные подвижными верхним и нижним веками, третьим веком (мигательной перепонкой).

Роговица глаза у земноводных выпуклая, хрусталик линзовидной формы. Эти особенности строения глаз определяют большую дальность зрения амфибий по сравнению с рыбами. Четкость зрения земноводных на удаленные предметы достигается благодаря перемещению хрусталика под действием ресничной мышцы.

Органы слуха земноводных представлены внутренним и средним ухом. Внутреннее ухо состоит из перепончатого лабиринта и полукружных каналов. Среднее ухо одним концом открывается евстахиевыми трубами в ротоглотку, а вторым подходит к коже головы и затянато барабанной перепонкой. Пространство от барабанной перепонки до лабиринта называется барабанной полостью. В ней находится палочковидная косточка, которая одним концом упирается в перепонку, а другим — в овальное окно внутреннего уха, затянтое пленкой и ведущее в полость черепа, где располагается лабиринт с полукружными каналами. Под действием звуковых волн происходят колебания барабанной перепонки, передающиеся слуховой косточке, перепончатому лабиринту и воспринимающиеся слуховым нервом. Эволюционно полость среднего уха гомологична брызгальцам рыб, т.е. рудиментарной жаберной щели, а слуховая косточка — верхнему отделу подъязычной дуги. У безногих и хвостатых амфибий барабанная полость и перепонка отсутствуют, а сохраняется лишь слуховая косточка.

Органы обоняния земноводных представлены обонятельными капсулами, которые сообщаются с ротоглоточной полостью хоанами.

Органы осязания представлены боковой линией у личинок земноводных и кожными рецепторами у взрослых животных.

Выделительная система амфибий, также как и у рыб, представлена двумя туловищными (мезонефрическими) почками, каждая из которых состоит из клубочков и канальцев. Отличительная особенность туловищной почки состоит в том, что относительная поверхность клубочков здесь велика, а канальцы коротки. Такое строение почки приспособлено к выведению из организма большого количества воды. В клубочках происходит фильтрация мочи из крови. По мере прохождения ее по канальцам часть веществ, в том числе и вода, всасывается обратно. Моча в окончательном виде из канальцев попадает в мочеточники — вольфовы каналы. Отдельно от вольфовых каналов в клоаку открывается мочевой пузырь. Моча из вольфовых каналов поступает вначале в клоаку, а затем в мочевой пузырь. После его заполнения моча вновь поступает в клоаку, а затем уже наружу.

Половая система амфибий представлена у самцов парой семенников, от которых отходят многочисленные семявыносящие канальцы, которые, пройдя через почку, впадают в мочеточник. Над семенниками лежат жировые тела — образования неправильной формы желтого цвета. Их величина зависит от сезона года (осенью они больше, чем весной). Жировые тела служат для питания развивающихся в семенниках сперматозоидов.

Формирование яиц у самок амфибий происходит в парных яичниках, размеры которых меняются в зависимости от времени года: летом они малы, а к осени и особенно весной велики и переполнены круглыми яйцами темного цвета. Созревшая яйцеклетка, одетая тонкой оболочкой, выпадает из яичника в полость тела. Из полости тела она улавливается воронками яйцеводов. В качестве яйцеводов у земноводных функционируют мюллеровы каналы. Это парные, сильно извитые трубки, одним концом впадающие в клоаку, а на другом несущие воронки, открывающиеся в полость тела. Воронки яйцеводов у лягушек прирастают к сердечной сумке, так что при



сокращении сердца они попеременно сжимаются и расправляются, захватывая яйца из полости тела. В яйцеводах яйца покрываются сильно разбухающими слизистыми оболочками, которые играют большую роль в жизни развивающегося зародыша, но не могут в достаточной мере предохранить яйцо от высыхания, поэтому развитие зародышей происходит в воде.

Оплодотворение у большинства амфибий наружное. Через 8-10 дней после оплодотворения зародыш превращается в личинку — головастика, прорывает яйцевые оболочки и выходит наружу. Головастики отличаются от взрослых животных отсутствием конечностей, наличием боковой линии и 2-3 пар наружных ветвистых жабр. Сердце у головастика двухкамерное, один круг кровообращения. Дальнейшее развитие амфибий сопровождается появлением задних и передних конечностей, укорочением хвоста. Наружные жабры атрофируются и замещаются жаберными щелями. Из глоточного отдела пищеварительной трубки формируются легкие, жаберные щели зарастают, хвост исчезает и головастик превращается в молодую амфибию, переходящую к наземному образу жизни.

Некоторым видам хвостатых земноводных присуща задержка в метаморфозе. У других метаморфоз совсем не наступает, но развиваются органы размножения. Это явление носит название *неотении*, т.е. размножения личинок. Неотения известна у представителей почти всех семейств хвостатых земноводных и наиболее хорошо изучена у американских амбистом, личинок которых называют аксолотлями. Эти личинки способны неопределенно долгое время не метаморфозировать и размножаться. Неотения представляет большой теоретический интерес, так как указывает на возможность эволюционного развития не от взрослой стадии предков, а от личиночной.

Земноводные — класс позвоночных, включающий до 6867 видов животных, объединяемых в три отряда.

**К отряду Безногих земноводных (Apođa)** относится всего 201 вид, объединяемый в 33 рода и 4 семейства червяг, напоминающих по внешнему виду крупных червей или змей.

Поверхность их удлинённого, червеобразного тела разделена кольцевыми перехватами, число которых может достигать 400. Кожа голая, богатая железками, обильно смазываемая поверхностью едкой слизи. У червяг нет парных конечностей и поясов конечностей, нет хвоста, а клоака открывается почти на самом конце тела.

Все червяги, за исключением немногих представителей их двух родов (*Typhlonectes*, *Dermophis*), живущих в воде, ведут подземный образ жизни, прокладывая ходы во влажной тропической почве.

В связи с роющим образом жизни червяги утратили конечности, тело их удлинилось, левое легкое вытянулось в длинный мешок, а правое очень укоротилось (как у змей); вытянулись и стали узкими лентами почки. Безногие потеряли барабанную перепонку и среднее ухо (как и змеи); глаза их скрыты под кожей или даже под костями. Но, как приспособление к подземной жизни, у них сильно развиты обоняние и осязание. На голове червяг есть маленькое щупальце, помещающееся в специальной кожной

ямке. Внутри ямки открывается проток глазной железы, которую раньше ошибочно считали ядовитой. Червяги постоянно высовывают щупальце из ямки, как ящерицы язык, — это их орган осязания и обоняния.

Очевидно, в связи с подземным существованием у червяг развилось и внутреннее оплодотворение; клоака у самцов, имеющая специальную мускулатуру, может выворачиваться и служит копулятивным органом.

Червяги медленно передвигаются в земле путем змееобразных изгибаний тела. Кормятся они червями и другими почвенными беспозвоночными. Большинство червяг откладывает яйца во влажную почву. Из немногих крупных, богатых желтком яиц (до 2—3 десятков) вылупляются хорошо развитые личинки, которые вскоре здесь же превращаются во взрослое животное или после кратковременного развития в воде метаморфизируют и переходят к жизни на земле.

Распространены червяги в тропическом поясе Америки, Африки и Азии; их нет в Австралии и на Мадагаскаре.

Представителей **отряда Хвостатых земноводных (Urodela или Caudata)** относительно немного — около 340 видов, объединенных в 54 родов, 8 семейств и 5 подотрядов.

Все хвостатые амфибии характеризуются тем, что имеют удлиненное туловище, переходящее в хорошо развитый хвост. Передние ноги имеют от 3 до 4, задние — от 2 до 5 пальцев. У некоторых конечности вторично почти исчезли (амфиума) или задняя пара их совсем отсутствует (сирена). Большинство хвостатых ползает или плавает, змееобразно изгибая тело. Только немногие наземные саламандры могут быстро бегать, подобно ящерицам, или даже делать прыжки. При плавании конечности прижимаются к телу и не принимают участия в движении.

Форма тела, характер движения, как и многие черты строения хвостатых земноводных, являются примитивными и наименее специализированными для класса в целом. Газообмен осуществляется легкими, кожей и слизистой оболочкой ротовой полости. Иногда у взрослых исчезают легкие и газообмен осуществляется через кожу и слизистую рта; в связи с этим перестраивается кровеносная система и сердце становится двухкамерным.

Оплодотворение у подавляющего большинства хвостатых земноводных внутреннее, и самка захватывает клоакой слизистые мешки со сперматозоидами (сперматофоры), отложенные самцами. Всем видам присуща забота о потомстве, начиная от простого случая заворачивания яиц в листья подводных растений и кончая охраной яйцевых кладок и живорождением.

Метаморфоз личинок во взрослое животное происходит постепенно и не сопровождается коренными изменениями в организации. Личинки хвостатых амфибий имеют 4 пары жаберных щелей, которые у большинства во взрослом состоянии исчезают. Только у сирены остается 3 пары, а у протей и колодезного тритона — 2 пары жаберных щелей. У ряда видов наблюдается размножение в личиночной стадии — неотения.

Подавляющее большинство видов хвостатых земноводных постоянно живет в воде. К этому следует добавить, что многие наземные виды, такие

как обыкновенный тритон, проводят в водоемах большую часть летнего периода, а другие наземные виды, как, например, представители рода амбистом, часто имеют неотенических личинок (аксолотлей), постоянно живущих в воде.

Чем больше связан с водоемом вид, тем больше удлинено тело животного, на длинном хвосте развивается мощный плавник, а конечности, напротив, уменьшаются. В противоположность водным хвостатым земноводным, немногие наземные виды характеризуются укороченным телом и длинными и мощными конечностями.

Хвостатые земноводные ограничены в своем распространении почти исключительно северным полушарием. Так, в Австралии совсем нет хвостатых. В Африке, где обитает около 800 видов земноводных, всего 4 вида хвостатых, распространенных на севере континента. Почти не проникают хвостатые амфибии и в Южную Азию, и только в Южной Америке (и то ее северной горной части) обитает несколько видов безлегочных саламандр.

**Отряд Бесхвостые земноводные (Anura)** является наиболее многочисленным и представлен наиболее высокоорганизованными земноводными и амфибиями. Однако, несмотря на свою многочисленность, все они имеют довольно однообразное строение, что связано с приспособлением к передвижению прыжками. Одновременный толчок задними ногами повлек за собой выработку укороченного, клинообразного тела и удлинённых задних конечностей.

Ныне живущих 2900 видов бесхвостых амфибий объединяют в 297 родов, 19 семейств.

Бесхвостые земноводные — главным образом сухопутные формы. Число вторично вернувшихся к водному образу жизни по сравнению с хвостатыми очень невелико и не превышает 15%; лишь одно небольшое семейство пиповых (Pipidae) целиком состоит из постоянно живущих в воде видов. У некоторых водных форм редуцированы барабанная перепонка (жерлянки) и язык (пиповые). У наземных форм язык, выбрасывающийся наружу, играет важную роль в захватывании пищи. У водных форм эта функция языка выпадает. Видимо, в связи с этим он редуцируется. У африканской *шпорцевой лягушки* (Xenopus) редуцированы веки и сохраняется боковая линия.

Среди сухопутных бесхвостых есть роющие и древесные формы.

Древесные формы встречаются среди бесхвостых весьма часто: примерно у половины семейств есть древесные виды, а одно из самых больших семейств — *квакши* (Hylidae) — более чем на 90% состоит из древесных форм.

Роющие формы, как и древесные, весьма многочисленны в отряде бесхвостых. Роют бесхвостые земноводные задними лапами, совершая попеременные движения ногами в стороны, так что погружаются в землю задним концом тела. Переход к роющему образу жизни повлек за собой укорочение конечностей, что лишило животных возможности совершать большие прыжки. Жабы и чесночницы чаще передвигаются шагом, чем прыгают. Чередующиеся движения правой и левой лап привели также к

образованию подвижного сочленения в виде скользящих суставных поверхностей между подвздошными костями и крестцовыми позвонками при значительном расширении поперечных отростков последних. Наконец, появились острые роговые мозоли на основании первого пальца, принимающие, например у чесночниц, вид лопаты.

С роющим образом жизни связаны кожные окостенения на голове, как у чесночницы. Эти образования могут принимать причудливую форму костяного шлема.

Бесхвостые распространены очень широко по всем материкам (кроме Антарктиды) и по всем материковым островам, исключая самые северные.

Самые древние ископаемые остатки бесхвостых амфибий известны из нижнего триаса северной части Мадагаскара. Здесь найден единственный представитель особого отряда Proanura — *Protobatrachus massinoti*. У этого первичнобесхвостого, длина тела которого около 10 см, было 1-5 позвонков и все туловищные, за исключением первого, несли ребра. Между короткими подвздошными костями лежало 3 хвостовых позвонка. Локтевая и лучевая, а также большая и малая берцовые кости еще не были слиты.

Примечательно для нас семейство Гладконогие (*Leiopelmidae*). К этому семейству относится 4 вида самых древних представителей из ныне живущих бесхвостых земноводных, выделяющихся в 2 рода. Это *гладконог*, или *хвостатая лягушка* (*Ascarpius truei*), из Северной Америки и 3 вида *лиопельм* (*Leiopelma hochstetteri*, *L. archeyi*, *L. hamiltoni*), живущие в водоемах Новой Зеландии. Они обладают некоторыми чертами строения, свойственными хвостатым земноводным. Например, позвонки у них двояковогнутые (амфицельные) и в течение всей жизни у них сохраняются ребра.

Замечательная внешняя особенность хвостатой лягушки состоит в том, что у самца есть хвост. В отличие от саламандр и тритонов его хвост не имеет скелета и сухожилий, но снабжен двумя мускулами, как и у хвостатых.

**Значение земноводных, их использование и охрана.** Земноводные имеют существенное значение в биотическом круговороте веществ и распределении потока энергии в ряде экосистем. При этом, будучи преимущественно ночными хищниками, земноводные охотятся на насекомых и других беспозвоночных в то время, когда подавляющее большинство насекомых и птиц спит.

Среди добычи земноводных немало вредителей садов, огородов, полей, лесов и лугов. Поедают они и различных переносчиков и промежуточных хозяев паразитов: комаров, москитов, оводов, слепней и их личинок, а также моллюсков и червей. Амфибии гораздо больше, чем птицы, поедают насекомых с неприятным запахом и вкусом, а также обладающих покровительственной окраской.

Однако есть земноводные, по-видимому, наносящие некоторый ущерб рыбному хозяйству. Так, у американской лягушки-быка рыба составляет основу питания. В ряде районов Южной Африки большой урон малькам разводимых в прудах рыб наносит шпорцевая лягушка. Кроме того, ее личинки конкурируют за пищу с рыбами, питающимися водной

растительностью.

Лягушки издавна служат ученым как подопытные животные. Огромное количество наблюдений и экспериментов проводилось и проводится над этими животными. Исследования медиков и биологов очень часто и по сей день связаны с опытами над лягушками и другими земноводными. В ряде стран Европы, Азии и Северной Америки лягушек употребляют в пищу.

Массовый вылов земноводных, осушение земель и особенно широкое применение ядохимикатов (пестицидов) на полях, в садах и лесах привело к тому, что земноводные во многих местах катастрофически быстро стали исчезать.

По данным Международного союза охраны природы и природных ресурсов (МСОП), в IX—XX вв. вымерли 4 вида и 2 подвида амфибий в результате изменений среды обитания, вылова или истребления земноводных кошками, свиньями и завезенными человеком крысами и мангустами. К числу таких земноводных относятся: израильская дискоязычная лягушка, древесная лягушка Сейшельских островов, пещерный тритон Северной Америки, один из подвидов леопардовой лягушки и подвид безлегочной саламандры в США.

Многие виды земноводных находятся под угрозой исчезновения или стали очень редкими. В связи с этим они внесены в Международную Красную книгу, где к 1980 г. было 17 видов хвостатых и 18 видов бесхвостых амфибий, среди них такие как гигантские саламандры Японии и Китая, протей европейский, червеобразные саламандры тихоокеанского побережья Америки, узкоареальные амбистомы и др. В «печальный» список бесхвостых амфибий входят: примитивная группа гладконогих лягушек Новой Зеландии, пипы Южной Америки, многие островные и узкоареальные виды жаб, квакш, веслоногих лягушек.

В Западной Европе около одной трети видов земноводных в этой части континента находятся под угрозой исчезновения и большинство других уже на пути к такому состоянию. Учитывая исключительно большое значение лягушек, жаб и других земноводных для биологического контроля численности вредителей леса, садов, огородов и других сельскохозяйственных угодий в ряде стран Европы (Швейцарии, Греции, Германии, Великобритании), все виды земноводных охраняются специальными правительственными постановлениями. Как меры специальной охраны в нашей стране и в некоторых других странах, в период миграций лягушек к водоемам на икрометание на дорогах вывешивают особые знаки, под дорогами прокладывают специальные проходы, сооружают искусственные водоемы, некоторые дороги перекрывают на ночь.

В Республике Беларусь земноводные находятся под охраной закона. Виды, находящиеся в угрожающем состоянии, резко сокращающиеся в численности или редкие в связи с очень малым ареалом в пределах нашей страны, внесены в Красную книгу Республики Беларусь. Охрана их обеспечивается заповедниками, заказниками.

### 13.3.5. Класс Пресмыкающиеся, или Рептилии (Reptilia)

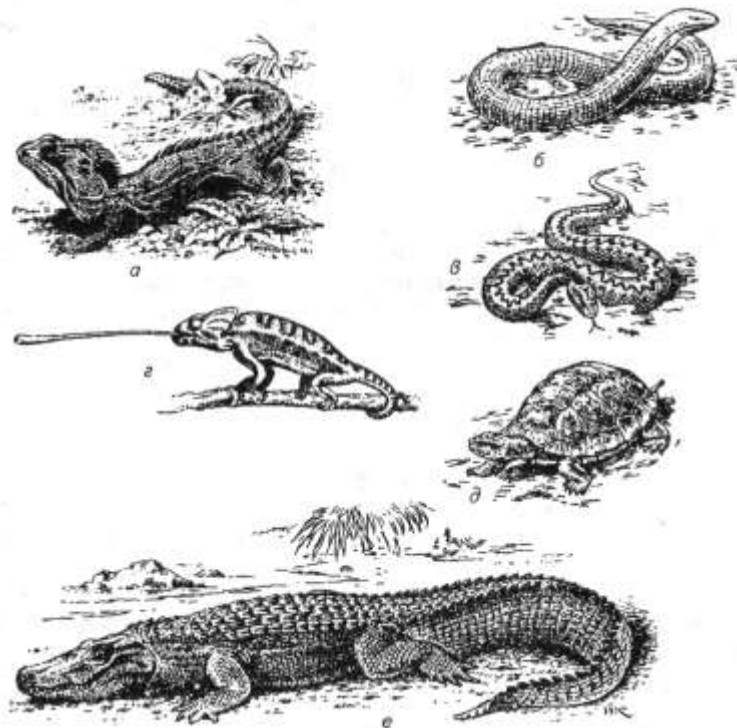
Ископаемые пресмыкающиеся представляют исключительный интерес, так как к ним принадлежат многочисленные группы, когда-то господствовавшие на земном шаре. Древние группы этого класса дали начало не только современным пресмыкающимся, но и птицам, и млекопитающим.

Древнейшие пресмыкающиеся, относящиеся к отряду *котилозавров*, или *цельночерепных* (Cotylosauria), из подкласса *анапсид*, известны уже из средних каменноугольных отложений. Котилозавры были массивными животными на толстых пятипалых ногах и имели длину тела от 10—15 см до нескольких метров. Череп был покрыт сплошным панцирем из кожных костей с отверстиями лишь для ноздрей, глаз и теменного органа. Такое строение черепа, а также многие другие признаки указывают на чрезвычайную близость котилозавров к примитивным стегоцефалам, которые, как считается, были их предками.

Котилозавры были исходной группой, давшей начало всем прочим основным группам пресмыкающихся. Эволюция в основном протекала по пути возникновения более подвижных форм: конечности стали удлиняться, в образовании крестца приняло участие не менее двух позвонков, весь скелет, сохраняя свою прочность, стал легче, в частности первоначально сплошной костный панцирь черепа стал редуцироваться путем возникновения височных ям, что не только облегчило череп, но, что особенно важно, способствовало усилению мышц, сжимающих челюсти, так как, если в костной пластинке, к которой прикрепляются мускулы, образуется отверстие, мышца при своем сокращении может несколько выпячиваться в это отверстие. Редукция черепного панциря пошла двумя основными путями: путем образования одной височной ямы, ограниченной снизу скуловой дугой, и путем образования двух височных ям, в результате чего образовались две скуловые дуги. Таким образом, всех пресмыкающихся можно разделить на три группы: 1) *анапсиды* — с цельным черепным панцирем (котилозавры и черепахи); 2) *синапсиды* — с одной скуловой дугой (звероподобные) и 3) *диапсиды* — с двумя дугами (все прочие пресмыкающиеся). Первая и вторая группы содержат по одному подклассу, последняя распадается на ряд подклассов и множество отрядов.

#### **Общая характеристика.**

Пресмыкающиеся - это первые высшие, настоящие наземные позвоночные (рис. 111). Они отличаются от земноводных особенностями строения, развития и биологии. Обитание в воде связано с вторичным приспособлением к жизни в водной среде.



*Рис. 111.* Представители разных отрядов пресмыкающихся (по Б.А. Кузнецову): а - гаттерия; б - желтопузик (безногая ящерица); в - гадюка; г - хамелеон; д - степная черепаха; е - нильский крокодил

Они размножаются на суше, откладывая яйца, дышат только легкими, у них хорошо развиты проводящие дыхательные пути, кожа покрыта роговыми чешуйками или щитками, кожных желез почти нет, в желудочке сердца имеется неполная или полная перегородка, вместо общего артериального ствола от сердца отходят три самостоятельных сосуда, почки тазовые (метанефрос).

У пресмыкающихся увеличивается подвижность, что сопровождается прогрессивным развитием скелета и мускулатуры.

К примитивным особенностям пресмыкающихся как обитателей суши следует отнести наличие двух дуг аорты, смешанную кровь в артериях туловищного отдела, низкий уровень обмена веществ и непостоянную температуру тела.

Сейчас насчитывают более 7000 видов рептилий.

Ныне живущих пресмыкающихся делят на 4 отряда: *Чешуйчатые*, *Черепахи*, *Крокодилы* и *Клювоголовые*.

Наиболее многочисленный отряд *чешуйчатых* (Squamata), включающий около 6500 видов. Это единственная ныне процветающая группа пресмыкающихся, широко распространенная по земному шару и составляющая основную массу рептилий нашей фауны.

К отряду чешуйчатых относятся ящерицы, амфисбены и змеи.

Значительно меньше известно *черепах* (Chelonia) — около 230 видов. Это очень древняя группа рептилий, дожившая до наших дней благодаря своеобразному защитному приспособлению — панцирю. В нашей стране обитает единственный вид - болотная черепаха.

*Крокодилы* (Crocodylia), которых известно 22 вида, населяют материковые и прибрежные водоемы тропиков. Они представляют собой прямых потомков древних высокоорганизованных пресмыкающихся мезозоя.

Современных *клювоголовых* (Rhynchocephalia) — гаттерий — насчитывается два вида. Они имеют много примитивных черт и сохранились только в Новой Зеландии и на прилежащих мелких островах.

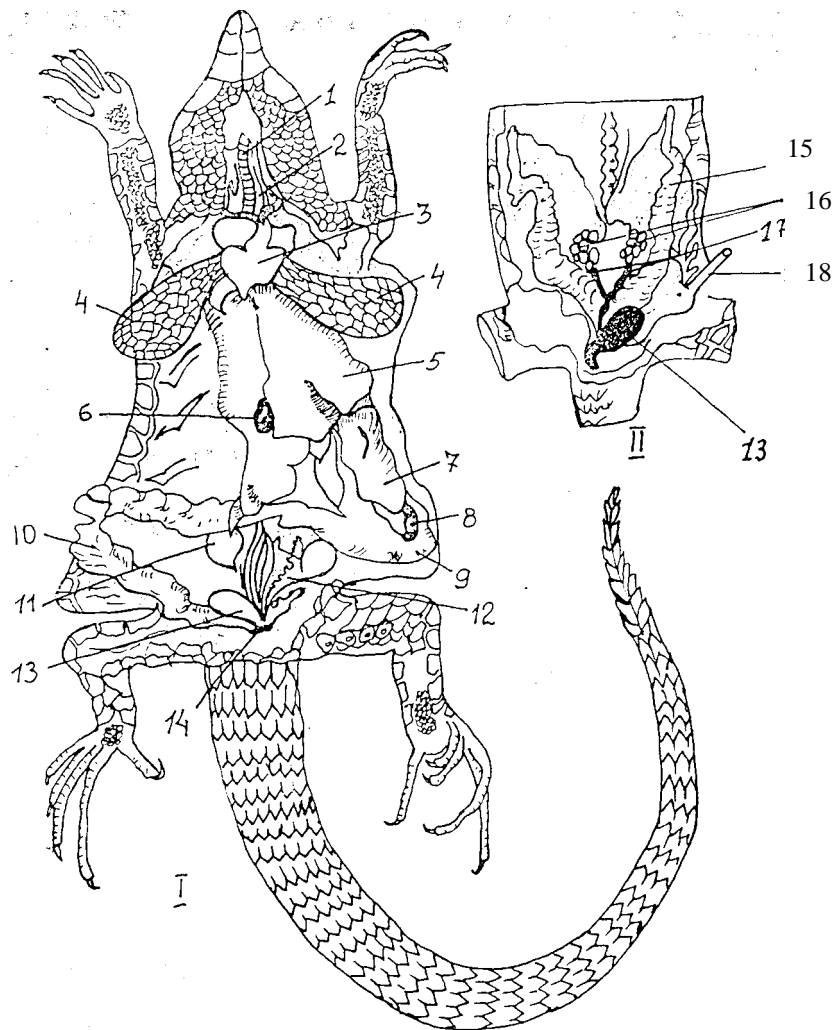
**Кожные покровы.** Кожа пресмыкающихся не принимает активного участия в процессе дыхания, потому что изменилось ее строение. Верхний слой эпидермиса ороговевает и постепенно слущивается благодаря росту нижнего, живого слоя эпидермиса. Снаружи тело покрыто *роговыми щитками, чешуями*. У некоторых рептилий под роговыми щитками залегают *костные бляшки*. Кожные железы рудиментарные, подкожные лимфатические мешки, характерные для амфибий, отсутствуют и кожа плотно прилегает к телу рептилий. Основная функция кожи сводится к защите организма от высыхания. Благодаря ороговевшему эпидермису осмотическое давление в теле рептилий становится более независимым от такового окружающей среды.

Скелет рептилий более расчлененный и подвижный, чем у амфибий. Позвоночник состоит из четырех отделов: *шейного, пояснично-грудного, крестцового и хвостового*. В шейном отделе у ящериц 8 позвонков. Первый шейный позвонок (*атлант*) имеет вид костного кольца, в нижней части которого находится отверстие для зубовидного отростка второго шейного позвонка (*эпистрофея*). Благодаря такому соединению, атлант может вращаться вокруг отростка эпистрофея, что обеспечивает большую подвижность головы. В пояснично-грудном отделе 22 позвонка, несущих *ребра*. Первые пять пар ребер, соединяясь с грудной костью, формируют *грудную клетку*. К двум крестцовым позвонкам присоединяются кости таза. Хвостовой отдел состоит из нескольких десятков позвонков.

Первые из них еще сохраняют остистые и поперечные отростки, а задние имеют вид коротких палочек. Каждый хвостовой позвонок разделен прослойкой хрящевой ткани на переднюю и заднюю части. При отламывании хвоста разрыв происходит именно по этой прослойке под действием сокращения специальных мышц. Череп пресмыкающихся костный. Затылочная кость черепа соединяется одним мышцелком с атлантом, что обеспечивает дополнительную подвижность головы. В состав черепа ящериц входит более 28 костей. Плечевой пояс состоит из *коракоида, лопатки, надлопаточного хряща, грудины, ключицы и надгрудинника*. Последний связывает грудину с ключицами. Тазовый пояс состоит из парных *подвздошной, седалищной и лобковой* костей, прочно соединенных между собой. В месте их соединения образуется вертлужная впадина, где укрепляется головка бедра. Подвздошные кости прикрепляются к поперечным отросткам крестцовых позвонков. Скелет свободных конечностей соответствует общему строению типичной пятипалой конечности позвоночных.



Мускулатура рептилий теряет метамерность расположения и приобретает дифференцированный характер в связи с более сложным строением скелета. У пресмыкающихся появляются *межреберные мышцы*, принимающие активное участие в процессе дыхания.



*Рис. 112.* Внутреннее строение ящерицы (I - самец; II - самка) (по Е.И. Лукину): 1 – трахея; 2 – пищевод; 3 – сердце; 4 – легкие; 5 – печень; 6 – желчный пузырь; 7 – желудок; 8 – поджелудочная железа; 9 – тонкий кишечник; 10 – толстый кишечник; 11 – семенники; 12 – семяпроводы; 13 – мочевого пузыря; 14 – клоака; 15 – яйцевод; 16 – яичники; 17 – почки; 18 – прямая кишка

Пищеварительная система пресмыкающихся устроена сложнее, чем у земноводных (рис. 112). Ротовая полость полностью отграничена от глотки. Язык подвижный и мускулистый, у разных представителей класса имеет различную форму. Зубы сидят на верхнечелюстных, нижнечелюстных, межчелюстных и крыловидных костях, прирастая к их краям. Исключение составляют крокодилы, у которых зубы располагаются в *альвеолах* на верхней и нижней челюстях. Желудок хорошо выражен и имеет собственную мускулатуру. На границе тонкого и толстого кишечника находится слабо развитая *слепая кишка*, однако у растительноядных черепах она развита достаточно хорошо. Печень крупная, с желчным пузырем, проток которого

открывается в тонкий кишечник вблизи отверстия протока поджелудочной железы. Последняя лежит в петле двенадцатиперстной кишки в виде удлиненного плотного тела. Толстый кишечник оканчивается клоакой.

Органы дыхания рептилий – легкие, которые соединяются с окружающей средой посредством хорошо развитых дыхательных путей. От гортани отходит длинная дыхательная трубка, или трахея, поддерживаемая многочисленными хрящевыми кольцами. Сзади трахея разделяется на два бронха, ведущих каждой в соответствующее легкое. Легкие разрастаются вперед в виде выступов по бокам от бронхов, так что последние открываются не в передний конец легкого, а на боковой его стенке. От этого путь воздуха в легкие становится более извилистым.

Стенки легких у пресмыкающихся имеют губчатое строение. Однако самое существенное преобразование в строении легкого заключается в том, что в нем сокращаются размеры внутренней полости, вытесняемой перекладинами, отходящими от спинной и брюшной поверхности органа. В результате от внутренней полости остается только сравнительно узкий центральный ход, служащий как бы продолжением бронха. Перекладины, вдающиеся в полость легкого, так же как и его стенки, имеют ячеистое строение и богаты кровеносными сосудами. От каждой такой перекладины, разделяющей легкие на камеры, отходят перекладины, разбивающие каждую из этих камер на более мелкие участки. Внутренними краями этих перекладин образуются добавочные дыхательные пути — бронхи второго порядка, делящиеся иногда и дальше на бронхи третьего порядка.

Преобразования в системе органов дыхания приводят к тому, что легкие у рептилий приобретают значение единственного органа дыхания.

Процесс дыхания осуществляется при действии межреберных мышц, сужающих и расширяющих грудную клетку, благодаря подвижному сочленению ребер с позвоночником.

Кровеносная система пресмыкающихся приобрела прогрессивные эволюционные изменения параллельно с дыхательной (рис. 113). У рептилий происходит дальнейшее разделение артериального и венозного кровотоков. У большинства пресмыкающихся сердце трехкамерное, желудочек разделен *неполной перегородкой* на две половины: левую — артериальную и правую — венозную. При сокращении желудочка его перегородка соприкасается с дорсальной стенкой, почти полностью разделяя полость желудочка на две половины. У крокодилов перегородка в желудочке полная, сердце четырехкамерное. *Артериальная* система рептилий имеет ряд особенностей. Наиболее важная – заключается в том, что артериальный ствол разделен на три сосуда, которые самостоятельно отходят от различных частей желудочка. От правой части желудочка (содержит венозную кровь) отходит легочный сосуд, который делится на левую и правую легочные артерии. От левой части желудочка (содержит артериальную кровь) отходит правая дуга аорты, от которой в свою очередь отходят сонные и подключичные артерии. От середины желудочка отходит левая дуга аорты, которая затем соединяется с правой дугой аорты и образует спинную аорту. В связи с такой дифференцировкой артериальных сосудов в легочные артерии поступает

только венозная кровь, в правую дугу аорты, а из нее в сонные и подключичные артерии - чистая артериальная кровь. В левую дугу аорты поступает смешанная кровь. Венозная система не имеет особенностей. От головы кровь собирается в парные яремные вены, которые, соединившись с подключичными венами, образуют левую и правую передние полые вены, впадающие в правое предсердие. Сюда же впадает задняя полая вена, которая несет кровь от задней части тела. Передние и задняя полая вены перед впадением в правое предсердие соединяются, образуя *венозный синус*. В левое предсердие изливают артериальную кровь легочные вены.

Нервная система рептилий более прогрессивно устроена, чем у амфибий. Полушария переднего мозга крупнее, их кора состоит из *серого мозгового вещества*. Передний мозг сближается с промежуточным, с обонятельными луковицами соединяется длинным трактом. Первичный мозговой свод — архипаллиум — хорошо развит, начинается закладка вторичного мозгового свода — *неопаллиума*. Расширяясь, передний мозг налегает на средний и промежуточный, поэтому они становятся заметными только снизу. У рептилий хорошо развит *теменной орган* и *эпифиз*. Теменной орган по строению напоминает глаз, располагается в отверстии межтеменной кости и хорошо воспринимает световые и тепловые лучи. Передняя часть теменного органа прозрачная и плотная, задняя часть имеет чувствительные и пигментные клетки (подобно хрусталику и сетчатке). Мозжечок более выпуклый, его поверхность увеличивается за счет борозд и извилин. Продолговатый мозг образует изгиб, характерный для всех высших позвоночных.

Органы чувств. У пресмыкающихся идет дальнейшее совершенствование возможностей ориентации в окружающей среде, и благодаря дальнейшему развитию органов чувств они получают более полную информацию из внешнего мира.

Органы осязания пресмыкающихся представлены *осязательными волосками*, располагающимися на чешуйках и связанными со скоплениями рецепторных клеток, лежащих под эпидермисом.

Органы обоняния отличаются развитой складчатостью носовых раковин, обособлением *якобсонова органа*, удлинением носоглоточного хода в связи с развитием *вторичного нёба*. Якобсонов орган представляет собой парное углубление, расположенное впереди хоан в крыше ротовой полости. Это образование служит для восприятия запаха и вкуса добычи, находящейся в ротовой полости.

Органы слуха представлены *внутренним* и *средним ухом*. В среднем ухе находится одна слуховая косточка — *стремя*.

Глаза рептилий снабжены подвижными веками. Третье веко, или мигательная перепонка, закрывает глаз из его переднего угла. У змей и гекконов верхнее и нижнее веки срастаются между собой и совершенно прозрачны. Аккомодация глаза более совершенная за счет наличия поперечнополосатой мускулатуры в ресничной мышце. Она не только перемещает хрусталик, но и способна изменять его кривизну. Изменение кривизны хрусталика позволяет четко видеть предметы, находящиеся на разном расстоянии.

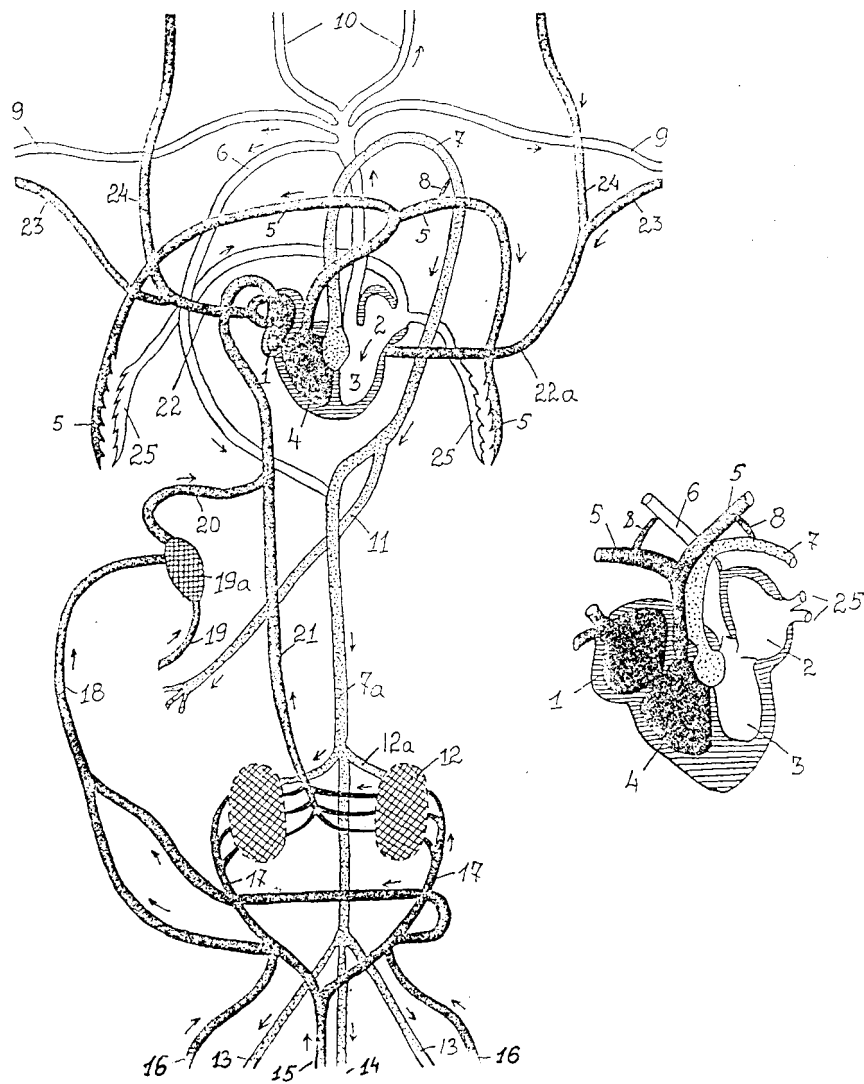


Рис. 113. Кровеносная система и строение сердца ящерицы (по Е.А. Веселову):

1 – правое предсердие; 2 – левое предсердие; 3 – левая часть желудочка; 4 – правая часть желудочка; 5 – легочные артерии; 6 – правая дуга спинной аорты; 7 – левая дуга спинной аорты; 8 – баталловы протоки; 9 – подключичные артерии; 10 – сонные артерии; 11 – кишечная артерия; 12 – воротная система почек; 12а – почечные артерии; 13 – подвздошные артерии; 14 – хвостовая артерия; 15 – хвостовая вена; 16 – бедренная вена; 17 – воротные вены почек; 18 – брюшная вена; 19 – воротная вена печени; 19а – воротная система печени; 20 – печеночная вена; 21 – задняя полая вена; 22 – правая передняя полая вена; 22а – передняя левая полая вена; 23 – подключичные вены; 24 – яремные вены; 25 – легочные вены

Выделительная система пресмыкающихся подверглась некоторым изменениям по следующим причинам: 1) поступление воды в организм рептилий происходит только с пищей, в связи с чем ослабилась осморегулирующая функция почек; 2) отсутствует необходимость удаления из организма излишка воды, а возникает необходимость ее экономного расходования. Туловищная почка у пресмыкающихся заменяется *тазовой*. Почки расположены в тазовой области по бокам от клоаки. Мочеточники открываются на дорсальной стороне клоаки, не имеют никакой связи с

вольфовыми каналами, как у земноводных. Мочевой пузырь тонкостенный, соединяется с клоакой тонкой шейкой. Особенность строения тазовых почек рептилий заключается в том, что относительная фильтрационная площадь почечных клубочков небольшая, а протяженность почечных канальцев увеличивается. В канальцах большая часть воды, отфильтрованная клубочками, всасывается обратно, поэтому выделение жидких продуктов метаболизма у рептилий происходит с затратой минимального количества воды, циркулирующей в организме.

Половая система пресмыкающихся имеет некоторые особенности. Яичники и семенники существенно не отличаются от таковых у земноводных. Яйцеводы представлены *мюллеровыми*, а семяпроводы — *вольфовыми каналами*. Яйцеводы рептилий имеют белковые и скорлуповые железы, формирующие оболочки яиц. Вольфов канал у самцов перестает выполнять функцию мочеточника и является исключительно семяпроводом, исчезая, в связи с этим, у самок.

Развитие рептилий начинается с оплодотворения яйцеклеток и откладки самками яиц. В отличие от земноводных, пресмыкающиеся откладывают яйца только на суше. Для защиты от высыхания яйца покрыты *скорлуповой оболочкой* и содержат большое количество питательных веществ, необходимых для развивающегося зародыша. Внутри яйца вокруг яйцеклетки находится *желточная оболочка*. *Белочная оболочка*, покрывая желточную, выполняет защитную функцию и снабжает желток влагой. Эти функции были бы невозможны, если бы белок яйца не был защищен скорлупой. Однако развивающийся зародыш может быть поврежден в результате соприкосновения с твердой скорлупой. Эта опасность устраняется благодаря образованию *кольцевой складки*, которая, разрастаясь, полностью окружает зародыш. Он оказывается заключенным в *амниотическую полость*, заполненную *амниотической жидкостью*. Накопление продуктов метаболизма в амниотической полости привело бы к гибели зародыша. Это устраняется развитием другой зародышевой оболочки — *аллантоиса*, или зародышевого мочевого пузыря. Он обеспечивает также дыхательную функцию, так как его стенки оплетены густой сетью кровеносных сосудов, прилегающих к яйцевым оболочкам. Благодаря пористости скорлупы кислород свободно проникает внутрь яйца к оболочкам и сосудам аллантоиса. Газообразные продукты метаболизма зародыша легко выделяются из яиц наружу. Наличие этих эмбриональных приспособлений у пресмыкающихся позволило объединить их с птицами и млекопитающими в группу высших позвоночных, или амниот.

Некоторые рептилии являются *живородящими*. При этом кровеносные сосуды желточного мешка связаны с сосудами маточного отдела яйцевода, и питание эмбриона происходит за счет материнского организма. Живорождению способствует холодный климат, водный, древесный или подземный образ жизни.

Общее число видов рептилий составляет более 7000 видов. Среди позвоночных животных, ведущих наземный образ жизни, рептилии по видовому разнообразию уступают лишь птицам.

Представители **отряда Крокодилов (Crocodylia)** - наиболее высокоорганизованная группа рептилий. Тело вытянутое, сжато в спинно-брюшном направлении, а хвост сжат с боков и служит для плавания. Передние конечности с пятью пальцами, задние — с четырьмя. Пальцы соединены между собой плавательными перепонками. Кожа - с роговыми щитками, под которыми развиваются костные пластинки. На хребте, под нижней челюстью и в области клоаки располагаются кожные железы. Зубы сидят в альвеолах, как у млекопитающих, и располагаются на межчелюстных, верхнечелюстных и зубных костях.

Хорошо выражены отделы позвоночника. Плечевой пояс - без ключицы и состоит из лопаток и коракоидов.

В связи с тем, что эти животные ведут водный образ жизни, в строении органов пищеварения и дыхания есть особенности. От заднего края нёба свешивается мускулистая складка — небная занавеска, примыкающая к тыльной части языка. Небная занавеска разделяет ротовую полость и глотку, благодаря чему крокодилы могут дышать, когда рот в воде раскрыт и наружу выставлена только верхняя часть морды с ноздрями. При погружении животного ноздри закрываются специальными клапанами. Легкие большие, имеют сложное строение. Желудочек сердца полностью разделен на две половины, т.е. сердце четырехкамерное. Функционируют обе (левая и правая) дуги спинной аорты. В настоящее время известны 22 вида крокодилов. Половозрелости они достигают в возрасте 8-10 лет, а продолжительность жизни составляет 80-100 лет. Семейства крокодилов: аллигаторы (*Alligatoridae*), настоящие крокодилы (*Crocodylidae*), гавиалы (*Gaxialidae*).

**Отряд Черепахи (Testudines).** Панцирь служит черепахам средством пассивной защиты и позволяет безошибочно отличать черепах от других животных.

Он состоит из спинного щита — карапакса и брюшного — пластрона. Спереди и сзади панцирь имеет отверстия, через которые животное выдвигает свои конечности. У некоторых видов подвижные части панциря могут плотно закрывать переднее и заднее отверстия (или одно из них) в минуту опасности.

Челюсти черепах лишены зубов и имеют острые роговые края. Голова расположена на длинной подвижной шее и обычно может втягиваться под панцирь.

Насчитывают около 230 видов современных черепах, группируемых в 12 семейств и 5 подотрядов. Они распространены главным образом в тропических и экваториальных областях. Места обитания черепах разнообразны. Окраска черепах соответствует окружающей обстановке.

Пищу сухопутных черепах составляют зеленые растения, плоды, изредка - мелкие животные. Пресноводные черепахи, наоборот, в большинстве своем питаются мелкими моллюсками, членистоногими, рыбами, поедая растительность в небольших количествах.

Размножение черепах. Самки откладывают яйца в кувшинообразную ямку, которую они выкапывают задними ногами. Яйца шарообразные или

эллиптические, белого цвета, покрыты твердой известковой скорлупой. Лишь у некоторых видов черепах яйца покрыты мягкой кожистой оболочкой.

Новорожденные черепашки несут на брюхе желточный мешок и нередко проводят до полугода в спячке, выходя на поверхность лишь на следующую весну после рождения. Рост черепах происходит в течение всей жизни, постепенно замедляясь. Многие виды доживают до ста и более лет.

**Отряд клювоголовых, или хоботноголовых, пресмыкающихся (Rhynchocephalia)** в современной фауне представлен одним семейством *клинозубых* (Sphenodontidae) с единственным современным родом и двумя видами - *гаттерией* (Sphenodon punctatus и Sphenodon guntheri).

Гаттерия, или туатара, внешне очень напоминает ящерицу с массивным телом, большой головой и пятипалыми конечностями. От затылка по спине и хвосту тянется невысокий гребень из треугольных вертикальных пластинок. Окрашена гаттерия в тусклый оливково-зеленый цвет, на боках тела и конечностях мелкие и более крупные желтые пятна.

Зрачки больших глаз, расположенных по бокам головы, в виде вертикальной щели. Барабанных перепонки у гаттерии нет, полость среднего уха заполнена жировой тканью. На верхней стороне головы, несколько позади глаз под кожей скрыт своеобразный орган — так называемый теменной глаз. Теменной глаз у гаттерий — пузыревидный орган, имеющий слой светочувствительных клеток и подобие хрусталика. Он служит для восприятия степени освещенности окружающей среды. Такой орган помогает животному регулировать температуру своего тела путем выбора места и позы по отношению к солнечным лучам. Кроме того, он участвует в регуляции сезонных и суточных ритмов организма.

Ныне гаттерия встречается примерно на 20 мелких островках у северо-восточного побережья Северного острова и в проливе Кука между Северным и Южным островами. Популяции, встречающиеся на разных группах островков, отличаются друг от друга некоторыми особенностями чешуйного покрова, окраски и другими признаками, по которым выделяют три подвида гаттерий.

В суточном цикле гаттерии периоды активности чередуются с отдыхом в норах и обогреванием в лучах солнца, причем животные активны и днем, и ночью. Уникальной среди современных рептилий особенностью физиологии гаттерий является сохранение активности при низких температурах воздуха (до +6 °С). Максимальная активность наблюдается при 17—20 °С. Зимой гаттерии впадают в непрочную спячку, появляясь в солнечные дни у входов в норы.

Основная пища гаттерий — различные беспозвоночные, особенно насекомые, а также пауки, многоножки, черви, моллюски, иногда ящерицы, лягушки, яйца и птенцы буревестников, даже взрослые птицы мелких видов. Добычу гаттерия проглатывает целиком.

Спаривание гаттерий происходит в январе. С октября до декабря самки откладывают по 8—15 яиц в одной кладке в небольшие гнездовые камеры, выкопанные в почве, которые потом зарывают. Яйца, длиной до 3 см, имеют кожистую оболочку. Развитие эмбрионов

очень длительно, и молодые гаттерии выходят из яиц через 12—15 месяцев. Дальнейший рост и развитие также очень медленны. Гаттерии достигают половозрелости лишь к 20 годам. Продолжительность жизни - более 70 лет.

**Отряд Чешуйчатые (Squamata)** подразделяется на несколько подотрядов. Важнейшими из них являются следующие:

**Подотряд Ящерицы (Sauria).** Ящерицы — наиболее многочисленная и широко распространенная группа современных пресмыкающихся. Внешний вид ящериц чрезвычайно разнообразен. Их голова, туловище, ноги и хвост могут быть в той или иной мере видоизменены и значительно отклоняются от обычного типа, хорошо знакомого каждому. Большинство видов имеет две пары развитых пятипалых конечностей, однако в ряде случаев сохраняется только передняя или задняя пара ног, причем число пальцев может сокращаться до четырех, трех, двух и одного, или же они отсутствуют вовсе.

Очень разнообразны форма и размеры хвоста. Многие ящерицы обладают способностью к произвольному обламыванию хвоста в результате резкого сокращения мускулов. Разлом происходит по особой неокостеневшей прослойке поперек одного из позвонков, а не между ними, где соединение прочнее. Вскоре хвост отрастает заново, но позвонки не восстанавливаются, а заменяются хрящевым стержнем, из-за чего новый отрыв возможен лишь выше предыдущего. Часто надорванный хвост отделяется не полностью, но все же отрастает новый, в результате чего появляются двуххвостые и многохвостые особи.

Наиболее мелкие из известных ящериц (некоторые гекконы) длиной всего до 4 см, тогда как самые крупные (вараны) вырастают длиной до 3 м. массой до 150 кг.

Глаза ящериц в большинстве случаев хорошо развиты и защищены веками, из которых подвижно лишь одно нижнее, тогда как верхнее сильно укорочено и обычно утрачивает свою подвижность. Наряду с этим у многих видов происходит замена подвижных век цельной прозрачной оболочкой, покрывающей глаз наподобие часового стеклышка, как у змей.

Как правило, ящерицы обладают хорошим слухом. Барабанная перепонка может быть расположена открыто по сторонам головы, скрыта под чешуей тела или же может совершенно зарастать кожей, так что наружное слуховое отверстие исчезает.

Многие ящерицы имеют теменной глаз, заметный обычно в виде небольшого светлого пятна в центре одного из покрывающих заднюю часть головы щитков. Окраска ящериц чрезвычайно разнообразна и, как правило, хорошо гармонирует с окружающей обстановкой.

Максимальное число видов ящериц живет в тропической и субтропической зонах земного шара, а в странах с умеренным климатом их меньше, и к северу и югу число их сокращается. До Северного полярного круга доходит, например, лишь один вид — *живородящая ящерица* (*Lacerta vivipara*).

В специфических условиях среды ящерицы приобретают соответствующие черты специализации. Так, у пустынных форм по бокам



пальцев развиваются особые роговые гребешки — песчаные лыжи, позволяющие быстро передвигаться по сыпучей поверхности песка и копать норы. Ящерицы, живущие на деревьях и скалах, обычно обладают длинными и цепкими конечностями с острыми когтями и зачастую помогающим лазанью цепким хвостом. У многих гекконов, некоторых игуан и сцинковых ящериц на пальцах обеих пар ног независимо друг от друга развились особые микроскопические приспособления, позволяющие им удерживаться и легко передвигаться по совершенно гладким вертикальным и отвесным поверхностям. У лишенных конечностей и ведущих роющий образ жизни ящериц тело змеевидно вытянуто.

Большинство ящериц — хищники, питающиеся всевозможными животными, которых они в состоянии схватить и осилить. Основную пищу мелких и средней величины видов составляют насекомые, пауки, черви, моллюски и другие беспозвоночные. Более крупные ящерицы поедают небольших позвоночных — грызунов, птиц и их яйца, лягушек, змей, других ящериц, а также падаль. Меньшее число ящериц растительноядно. Их пищу составляют плоды, семена и сочные части растений.

Ящерицы пьют воду, слизывая ее языком или черпая нижней челюстью. Пустынные виды довольствуются водой, находящейся в теле поедаемой добычи, а у некоторых из них она может накапливаться в особых мешковидных образованиях, расположенных в брюшной полости.

Для многих ящериц характерны своеобразные брачные игры, во время которых самец демонстрирует перед самкой яркую окраску тела, принимая специфические позы «ухаживания». При спаривании самцы ящериц удерживают самку челюстями за шею, за бока тела или у основания хвоста, причем вначале хватают ее, как правило, за хвост.

подавляющее большинство ящериц откладывает яйца, количество которых в одной кладке колеблется от 1—2 у самых мелких видов до 8—20 у средних и нескольких десятков у крупных ящериц.

Меньшее число ящериц (около 20 % всех известных видов) яйцеживородящи. Их яйца, лишенные плотной оболочки, развиваются внутри тела матери, и детеныши рождаются живыми, освобождаясь от одевающей их тонкой пленки еще в яйцеводах или сразу же после появления на свет.

Половозрелость у некоторых ящериц наступает уже на следующий год после рождения, а у других — на 2—4-й или даже на 5-й год жизни.

Существуют ящерицы, которые лишены самцов и размножаются путем партеногенеза. Самки таких видов откладывают неоплодотворенные яйца, из которых развивается вполне нормальное потомство. Партеногенез известен у ряда видов гекконов, агамовых ящериц, тейид, лацертид и игуан и, видимо, распространен среди ящериц гораздо шире.

Врагов у ящериц чрезвычайно много. Ящериц поедают всевозможные птицы, змеи, многие из которых специализировались на питании исключительно ящерицами. Поедают ящериц и млекопитающие — барсуки, хори, лисицы, ежи и др. и, наконец, некоторые крупные ящерицы, например вараны, поедают более мелких. При нападении врагов ящерицы в большин-

стве случаев спасаются бегством или же затаиваются неподвижно, маскируясь под окружающий фон. Последнее особенно эффективно при нападении змей, охотящихся, как правило, лишь за двигающейся добычей. Единственно ядовитые и потому опасные для хищников ящерицы — североамериканские *ядозубы* (*Heloderma*).

Продолжительность жизни ящериц значительно варьирует. У многих сравнительно мелких видов она не превышает 1—5 лет, тогда как крупные игуаны и вараны живут по 50—70 и более лет.

Представители **подотряда Змей (*Ophidia* или *Serpentes*)** — одни из самых своеобразных существ на земле. Около тридцати признаков внешнего и внутреннего строения отличает змей от ящериц, но почти все они «как исключение» встречаются и у последних, поэтому только по комплексу всех этих отличий можно достоверно разделить два подотряда чешуйчатых пресмыкающихся.

Череп змей имеет наиболее характерные и устойчивые признаки этих животных, отличающие их от ящериц. Строение черепа обеспечивает исключительную растяжимость рта змей, что позволяет им заглатывать целиком добычу, которая значительно толще их тела.

Кости лицевой части черепа большинства видов змей подвижно соединены между собой, а нижняя челюсть подвешена к черепу на сильно растяжимых связках. Эластичная связка соединяет также правую и левую половины нижней челюсти. Мозг змей целиком заключен в костную капсулу, межглазничная перегородка не развита.

Зубы змей развиты хорошо, сравнительно тонкие, острые и загнуты назад. Помимо обычных сплошных зубов, у змей некоторых семейств имеются бороздчатые или трубчатые зубы, служащие для введения яда в тело жертвы. Змеиный яд вырабатывается височными слюнными железами и имеет вид желтоватой прозрачной жидкости. В высушенном состоянии он сохраняет отравляющие свойства десятки лет.

Яд змей представляет собой сложную смесь белков, обладающих свойствами ферментов и ферментных ядов. По отравляющему действию змеиные яды разделяются на две группы.

Первую группу образуют яды аспидовых и морских змей. В их составе преобладают нейротоксические ферменты, которые действуют парализующе на нервную систему. Вторую группу образуют яды гадюковых и ямкоголовых змей, содержащие главным образом ферменты, разрушающие ткани и свертывающие кровь. Соответственно ферментному составу картина отравления при укусах змей этих двух групп совершенно различна.

При укусе аспидовых и морских змей почти не наблюдается поражений в месте укуса, зато быстро развиваются явления общего паралича и в особенности паралича дыхательного центра.

При укусе гадюковых и ямкоголовых змей преобладают местные поражения — отек и кровоизлияния в области укуса, в тяжелых случаях распространяющиеся на большую часть туловища.

Пояс передних конечностей у змей полностью отсутствует, а от пояса задних конечностей у некоторых змей (удава, вальковатые змеи, слепо-

змейки, узкоротые змеи) сохраняются небольшие костные рудименты таза. Позвоночник змей в связи с исчезновением поясов конечностей нечетко разделяется на отделы. Число позвонков очень велико, от 141 до 435. Ребра подвижны. Грудина отсутствует, и поэтому ребра могут широко расходиться в стороны.

Внутренние органы имеют вытянутую форму и расположены асимметрично. Кроме того, некоторые из парных органов утратили одну половину и стали непарными. Пищевод змей очень мускулист, что облегчает проталкивание пищи в желудок. Мочевой пузырь отсутствует.

Для нервной системы змей характерен небольшой головной и мощный, длинный спинной мозг. Важнейшим органом чувств змей является язык в сочетании с органом Якобсона.

Глаза также играют большую роль в ориентации змей, однако у большинства зрение не отличается остротой. Глаза прикрыты тонкой и прозрачной кожистой пленкой, образовавшейся из сросшихся век. Зрачок глаза у дневных змей круглый, а у сумеречных и ночных - часто вытянут в вертикальную щель.

Обоняние змей хорошо развито и служит им одним из руководящих чувств. Органы слуха сильно ослаблены - наружного слухового отверстия нет вовсе, а среднее ухо также упрощено.

У некоторых змей обнаружены органы термического чувства, позволяющие им на расстоянии улавливать тепло, исходящее от тела добычи.

Тело змеи одето роговыми щитками и чешуей. Верхний слой кожи периодически отслаивается, и происходит линька. При линьке отслоившийся эпидермис отходит вначале на переднем конце морды, а затем чулком снимается с тела змеи.

Всего на земном шаре известно более 2500 видов змей, разделяемых обычно на 12 семейств. Самое обширное среди них — ужеобразные, куда входит более половины всех змей.

Змеи населяют все материки, за исключением Антарктиды, однако распределены они неравномерно. Наибольшее обилие змей мы находим в экваториальном и тропических поясах.

Места обитания змей разнообразны. Целое семейство — морские змеи - ушло полностью в воды океана, отдельные представители различных семейств — аспидов, ужеобразных, гадюк — перешли к роющему, подземному образу жизни.

Пищей змеям служат самые разнообразные животные, от червей, моллюсков и насекомых до рыб, птиц, грызунов и мелких копытных. Подавляющее большинство охотится за живой добычей. Все змеи заглатывают добычу целиком, не разрывая и не пережевывая ее. Благодаря растяжимости рта и покровов тела змеи могут заглатывать добычу, которая в 2—3 раза толще их самих. Возникновение ядовитого аппарата также связано с этой особенностью змей.

Размножение змей происходит либо откладыванием яиц, либо рождением живых детенышей. Яйца змей покрыты мягкой кожистой оболочкой. Змея закапывает их в листву, рыхлую почву или навоз, где есть

подходящие для развития условия температуры и влажности. Совсем недавно у некоторых змей из семейства слепунов обнаружена способность к партеногенезу — размножению неоплодотворенными яйцами, без участия самцов.

**Значение пресмыкающихся, их охрана.** Пресмыкающиеся, имея более широкое географическое распространение, разнообразнее питание и общую активность, чем земноводные, занимают в биоценозах заметное место. В отдельных биоценозах пустынь, морских островов и побережий они играют ведущую роль. Однако, поскольку пресмыкающиеся в основном немногочисленные, их роль в круговороте веществ в целом невелика.

Пресмыкающиеся служат пищей для разных групп позвоночных животных (например, хищных птиц). Некоторые виды змей, черепах, крокодилов, а также их яйца употребляет в пищу человек. Большинство видов ящериц и змей приносят большую пользу, уничтожая насекомых, моллюсков и грызунов, наносящих вред сельскому хозяйству.

Некоторые виды пресмыкающихся опасны для здоровья и жизни человека. Иногда люди становятся жертвами ядовитых змей в результате неосторожного обращения с ними, либо когда наступают на змею. В то же время яд змей широко используется в медицине. Для получения змеиного яда создаются специальные заведения, где содержат отловленных в природе змей.

Серьезный вред приносят водяные ужи, уничтожающие большое количество мальков промысловых рыб: карпа, лосося, осетра. Поэтому в районах рыбозаводства следует регулировать численность водяных ужей

Большинство крупных змей, особенно удавов и питонов, испытали очень сильное воздействие промысла, оказавшись в ряде стран на грани исчезновения: 7 видов этого семейства внесены в Красную книгу МСОП. Ядовитые змеи в результате перелома их для серпентариев, уничтожения из-за страха быть укушенными, а также освоения под сельское хозяйство мест их обитания стали очень редкими. Многие виды ядовитых змей занесены в Красную книгу, в том числе кобра и гадюки — носатая, переднеазиатская, кавказская.

Особенно интенсивно истребляли морских черепах (среди них и зеленую черепаху). В результате 39 видов и подвидов черепах (около 10%) внесены в Красную книгу МСОП. Благодаря принятым мерам некоторые виды удалось спасти от полного истребления.

### 13.3.6. Класс Птицы (Aves)

Вопрос о происхождении птиц выяснен только в самых общих чертах. Не вызывает сомнений, что предками их были древние рептилии. Ближе всего к птицам стоят *псевдозухии* (*Pseudosuchia*), давшие начало динозаврам, крокодилам и некоторым другим группам рептилий. Среди них *орнитозухи* (*Ornithosuchus*) обнаруживали наибольшее морфологическое сходство с птицами. Они передвигались на задних ногах, а передние конечности служили для схватывания пищи. Хвост был длинный. В строении таза также

были черты сходства, сводящиеся к значительному усилению этого образования. Наружные покровы состояли из вытянутых чешуй с продольной осью, от которой по бокам ответвлялись короткие бороздки, так что чешуйка в некоторой мере по своему строению напоминала перо.

Появление перьев не только позволило летать (первоначально, видимо, только перепархивать), но и играло очень важную термоизоляционную роль.

Непосредственные предки птиц пока еще не обнаружены. В палеонтологической летописи имеются четыре факта находок удивительных животных, занимающих промежуточное положение между рептилиями и птицами. По найденным отпечаткам пера и скелетов были описаны *археоптерикс* и близкий к нему *археорнис*.

У этих животных птичьими чертами являются перьевой покров, видоизмененные в крылья передние конечности, саблевидные лопатки, сросшиеся в дужку ключицы, строение таза, наличие в задних конечностях сросшейся плюсны - цевки и первого пальца, противопоставленного трем остальным пальцам ноги. Наряду с этим указанным животным свойственны многие черты рептилий: отсутствие рогового клюва, наличие зубов, длинный (около 20 позвонков) хвостовой отдел позвоночника, узкая и без киля грудина, брюшные ребра.

Анализ строения археоптериксов дает основание для предположения об их образе жизни. Это были древесные, лазающие животные, которые могли перепархивать и планировать, но не летать. Об этом говорят слабый скелет передних конечностей, свободные пальцы, слабая, без киля грудина и гладкая поверхность костей крыла, свидетельствующие об отсутствии мощной летательной мускулатуры. Судя по строению таза, они откладывали мелкие яйца, размером в  $\frac{1}{4}$  часть куриных яиц. Слабые зубы говорят о питании насекомыми или плодами. Они вряд ли могли ходить на одних задних ногах, но хорошо лазали по деревьям, на что указывает строение конечностей и их поясов.

Никаких звеньев, связывающих первоптиц с настоящими летающими птицами, не обнаружено.

Из отложений мелового периода известны две своеобразные группы птиц: *ихтиорнисы* (*Ichthyornis*) и *гесперорнисы* (*Hesperornis*). Гесперорнисы были водными птицами, не имевшими способности к полету. Крыльев не было, и передние конечности у них представлены лишь рудиментами плеча. Грудина не имела киля. Птицы вели водный образ жизни и гребли при плавании хорошо развитыми задними ногами. Внешне они несколько напоминали гагар. Ихтиорнисы были хорошими летунами, о чем можно судить по развитому скелету крыла и большой грудине с высоким килем. У обеих групп птиц челюсти были вооружены зубами.

В результате ученые пришли к выводу, что предками птиц были раннемезозойские рептилии, систематически близкие к псевдозухиям. Первоначально они представляли наземных животных, бегающих только на задних ногах. Передние конечности их имели хватательную функцию. В последующем образ жизни стал древесным, лазающим. Начала развиваться способность к перепрыгиванию, а затем и к планирующему полету, что было

связано с разрастанием и удлинением чешуи. Появилась способность перепархивать с ветки на ветку, с дерева на дерево и обратно. Развитие этой способности привело к возникновению полета. Исходной средой для птиц (во всяком случае для большинства их) был лес. Об этом, между прочим, свидетельствует и то, что наибольшее число видов птиц и наибольшее разнообразие экологических их типов мы и сейчас находим в лесу.

Одновременно с приспособлением к полету шло совершенствование многих черт строения. Появление перьевого покрова служило важнейшей предпосылкой для «теплокровности».

### **Общая характеристика.**

Птицы - это класс позвоночных животных, тело у которых покрыто перьями, а передние конечности видоизменены в крылья. Птицы – летающие животные, а те редкие виды, которые не летают, имеют недоразвитые крылья. Задние конечности птиц – ноги - служат им для передвижения по твердой поверхности.

Птицы принадлежат к гомойотермным животным, способным поддерживать постоянную температуру тела, независимо от температуры окружающей среды.

Птицы характеризуются высоким уровнем развития высшей нервной деятельности, подвижностью и адаптивностью нервных процессов, зачатками рассудочной деятельности. Высокоразвитые анализаторные системы, в первую очередь зрение и слух, позволяют птицам точно воспринимать предметы и явления окружающего мира, использовать их в качестве ориентиров. Пространственная ориентация птиц уникальна, специфична и не имеет равных в животном мире.

Кровеносная система замкнутая, сердце четырехкамерное, имеется правая дуга аорты, артериальная и венозная кровь не смешивается. В связи с высоким уровнем обменных процессов в организме, работа пищеварительных органов также активна - птицы потребляют большое количество пищи, усвоение ее идет быстро и очень полно.

Дыхательная система представлена легкими, развита система воздухоносных мешков, позволяющая птицам дышать во время полета. Активная часть дыхательного процесса у птиц, в отличие от других позвоночных, происходит не только при вдыхании, но и при выдыхании.

Птицы встречаются по всему земному шару, за исключением внутренних частей Антарктиды, в самых разных местностях и в самых различных климатических условиях. По приблизительным подсчетам на земном шаре обитает около 100 млрд особей птиц.

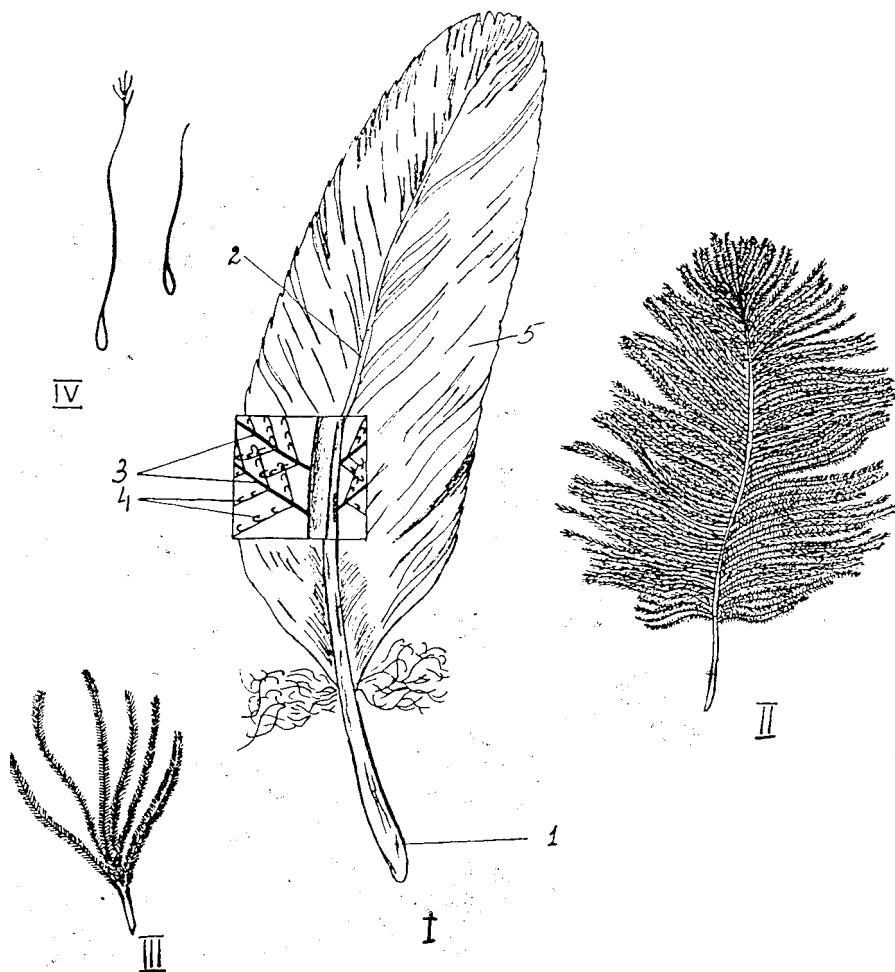
Кожа птиц имеет слабо развитый *эпидермис* и лишена желез (кроме копчиковой железы), тонкая и без костных образований. Копчиковая железа хорошо развита у водоплавающих птиц. Она располагается под корнем хвоста, а ее секрет обладает водоотталкивающими свойствами.

*Верхняя и нижняя челюсти* птиц лишены зубов и покрыты *роговыми чехлами*, которые образуют *клюв*. *Роговые щитки* у птиц имеются на нижних частях ног, а их пальцы заканчиваются *когтями*.

Тело птиц покрыто *перьями*, которые располагаются на *птерилиях* —

отдельных участках тела. Те участки, где перьев нет, называются *аптериями*. Этим облегчается движение кожи при полете, плавании или хождении по земле. Различают несколько типов перьев у птиц: *контурные*, *пуховые*, *нитевидные* и *пух* (рис. 114). Контурные перья покрывают тело птицы снаружи и являются основой оперения.

Типичное контурное перо состоит из *стержня*, к которому прикреплены боковые пластинки — *опахала*. Погруженная в кожу нижняя часть стержня называется *очином*, а непогруженная верхняя — *стволом*. Опахало состоит из длинных тонких упругих стерженьков — *бородок первого порядка*, от которых отходят *бородки второго порядка*. Они заканчиваются крючочками, сцепляющими соседние бородки второго порядка между собой. Образуется цельная пластинка, формирующая опахало. Контурные перья, проходящие по заднему краю крыла, называются *маховыми*, по переднему краю крыла — *верхними кроющими*, а длинные хвостовые — *рулевыми*. Пуховые перья располагаются под контурными перьями.



*Рис. 114.* Типы перьев птиц и строение контурного пера (по Б.А. Кузнецову): I - контурное перо; II - пуховое перо; III - пух; IV - нитевидное перо; 1 - очин; 2 - стержень; 3 - бородки первого порядка; 4 - бородки второго порядка; 5 - опахало

Пуховые перья имеют тонкий укороченный стержень и бородки первого порядка. Пух представляет собой разновидность пуховых перьев с очень коротким стерженьком. У водоплавающих птиц и птиц, обитающих в холодном климате, пух и пуховые перья развиты особенно сильно. Нитевидные перья лишены бородок, располагаются около клюва. Периодически у птиц происходит смена перьевого покрова — *линька*. Она может протекать постепенно, при этом птицы не утрачивают способности к полету, или единовременно, когда полинявшие птицы долгое время не могут летать и скрываются в труднодоступных местах.

У птиц хорошо развита мускулатура шеи, крыльев и ног, тогда как большая часть мышц туловища развита слабо. Между плечевой костью и килем грудины располагается *большая грудная мышца*, составляющая до  $\frac{1}{10}$  -  $\frac{1}{14}$  массы тела. *Глубокий сгибатель пальцев* устроен таким образом, что позволяет птицам удерживаться на ветках деревьев, электрических проводах и других опорах. Сухожилие этой мышцы имеет поверхность с «насечками», которым на сухожильной сумке соответствуют выступы. У сидящей птицы под влиянием ее тяжести насечки цепляются за выступы и пальцы фиксируются в согнутом положении.

Скелет птиц отличается прочностью и легкостью (рис. 115). Легкость костей объясняется их пневматичностью, т.е. образованием воздушных полостей на месте редукции костного мозга. Передние конечности превращены в *крылья*, сложный крестец развивается в результате перенесения функций хождения и хватания на задние конечности. Из отделов позвоночника подвижностью обладает только шейный отдел. Грудина хорошо развита и несет высокий гребень — *киль*, к которому прикрепляются мышцы, участвующие в движении крыльев. Малая подвижность позвоночника, наличие большой грудины и крючковидных отростков на ребрах придают грудной клетке особую прочность, что имеет важное значение при полете.

Череп птиц имеет узкое основание и сильно сближенные, иногда сросшиеся стенки глазниц. Он облегчен за счет пневматичности костей, больших глазниц, замены челюстей роговыми чехлами и редукции зубов. Затылочный мышцелок один.

Позвоночник птиц состоит из пяти отделов: *шейного, грудного, поясничного, крестцового* и *хвостового*. Количество позвонков в шейном отделе колеблется от 9 до 25. Атлант и эпистрофей сходны с таковыми рептилий, обеспечивают хорошую подвижность головы. Тела других позвонков вытянуты и имеют спереди и сзади по две *сочленовые поверхности* для соединения с соседними позвонками. Передние сочленовые поверхности выпуклые сверху вниз и вогнутые справа налево, а задние выпуклые снизу вверх и вогнутые слева направо. Такие позвонки называются *гетероцельными*. Между сочленовыми поверхностями лежат *хрящевые мениски*. В грудном отделе голубя пять позвонков, несущих ребра. Первые четыре позвонка неподвижно срастаются между собой, а пятый — со сложным крестцом. Поясничных позвонков шесть, все они слились в



сплошную костную пластину. Крестцовый отдел состоит из двух позвонков, несущих *крестцовые рёбра*. Первые пять хвостовых позвонков входят в состав сложного крестца, следующие шесть остаются свободными, а четыре задние сливаются и образуют вертикальную пластинку — *копчик*, или *тигостиль*, выполняющий опорную функцию для рулевых перьев хвоста. Грудная клетка птиц состоит из грудины и грудных ребер. Грудина имеет вид широкой, слегка выпуклой костной пластины, по средней линии вентрально несущая высокий гребень, или *киль*. Грудные ребра верхней частью прикрепляются к одноименным позвонкам, а нижней — к грудине. Каждое ребро состоит из *спинного* и *брюшного отделов*, сочлененных между собой подвижно под углом. Это позволяет птицам при неподвижности грудной клетки расширять и сужать ее при дыхании, особенно во время полета. На спинной поверхности ребра несут *крючковидные отростки*, налегающие на соседние ребра.

Пояс передних конечностей состоит из *лопатки*, *коракоида* и *ключицы*. Они соединяются своими проксимальными частями и образуют площадку для прикрепления плечевой кости. Лопатка длинная, изогнутая, лежит на ребрах, двигается свободно. Коракоид дистальным концом упирается в грудину, а проксимальным соединяется с плечевой костью. Ключицы в виде тонкой парной косточки, левая и правая половины которой срастаются дистальными частями, образуя т.н. *вилочку*.

Пояс задних конечностей состоит из парных *подвздошных*, *седалищных* и *лобковых костей*. Подвздошная кость срастается внутренним краем с позвоночником, а наружным — с седалищной костью. По наружному краю последней располагается тонкая палочковидная лобковая кость. Все три кости принимают участие в образовании *вертлужной впадины*, куда входит головка бедра.

Скелет передних конечностей (крыльев) состоит из *плеча*, *предплечья* и *кисти*. Плечо представлено мощной плечевой костью, предплечье — локтевой и лучевой.

Кисть сильно видоизменена в результате сращения и утраты некоторых костей, входящих в ее состав. Кости запястья своими проксимальными частями срастаются в две косточки, а дистальными частями срастаются с костями пястья. Последние представлены двумя сросшимися костями. Кисть имеет три пальца, из которых первый и третий несут по одной фаланге, второй — две. Скелет задних конечностей состоит из *бедрра*, *голеньи*, *цевки* и *стопы*. Бедро мощное, короткое, представлено бедренной костью. Кости голени (большая берцовая и малая берцовая) срастаются между собой. Малая берцовая кость в значительной степени редуцирована. К дистальной части голени прирастает дистальный ряд костей предплюсны. Он сливается с тремя плюсневыми костями и образует т.н. *цевку*. Такое сочленение костей называется межплюсневым, или интертарзальным.

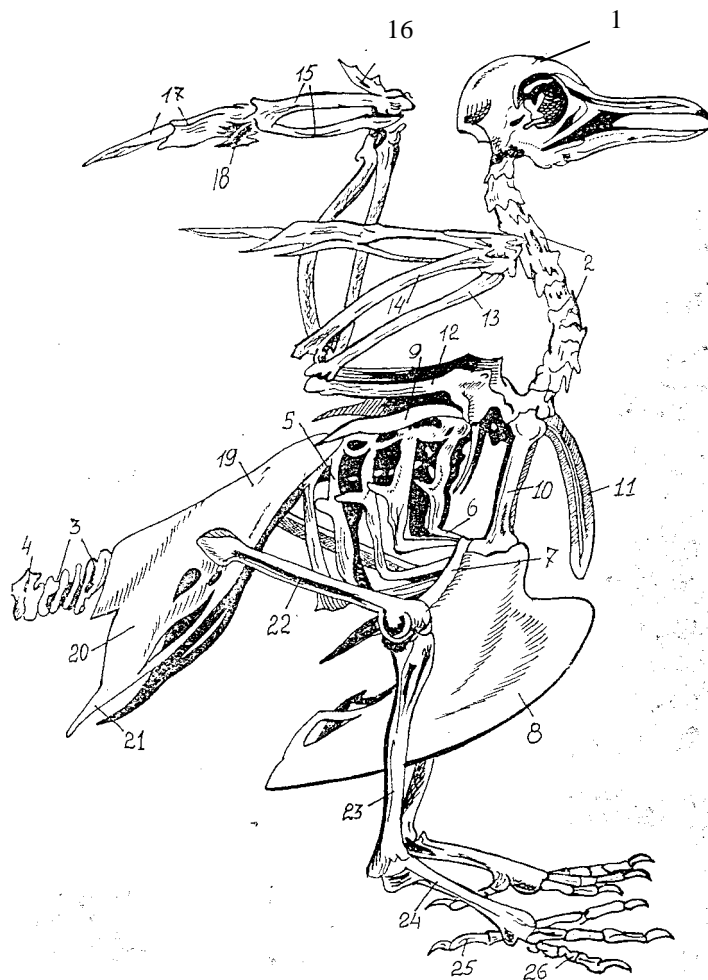


Рис. 115. Скелет голубя (по Б.А. Кузнецову):

1 — череп; 2 — шейные позвонки; 3 — хвостовые позвонки; 4 — копчик; 5 — спинная часть ребра; 6 — брюшная часть ребра; 7 — грудина; 8 — киль; 9 — лопатка; 10 — коракоид; 11 — ключица; 12 — плечо; 13 — лучевая кость; 14 — локтевая кость; 15 — пясть; 16 — первый палец; 17 — второй палец; 18 — третий палец; 19 — подвздошная кость; 20 — седалищная кость; 21 — лобковая кость; 22 — бедро; 23 — голень; 24 — цевка; 25 — первый палец; 26 — четвертый палец

Пальцы хорошо развиты, чаще в количестве 3 или 4. Первый палец обращен назад, развит слабо, а в случае трехпалой конечности отсутствует. Африканский страус имеет на ноге всего два пальца.

Пищеварительная система птиц во многом отличается от таковой пресмыкающихся (рис. 116). У птиц отсутствуют зубы, на челюстях появляются роговые чехлы, образующие клюв.

На дне ротовой полости лежит *язык*, форма и консистенция которого варьирует у разных птиц и зависит от пищевой специализации. Благодаря хорошо развитой мускулатуре язык весьма подвижен. *Слюнные железы* хорошо развиты (стрижи, дятлы) либо отсутствуют (козодой и др.).

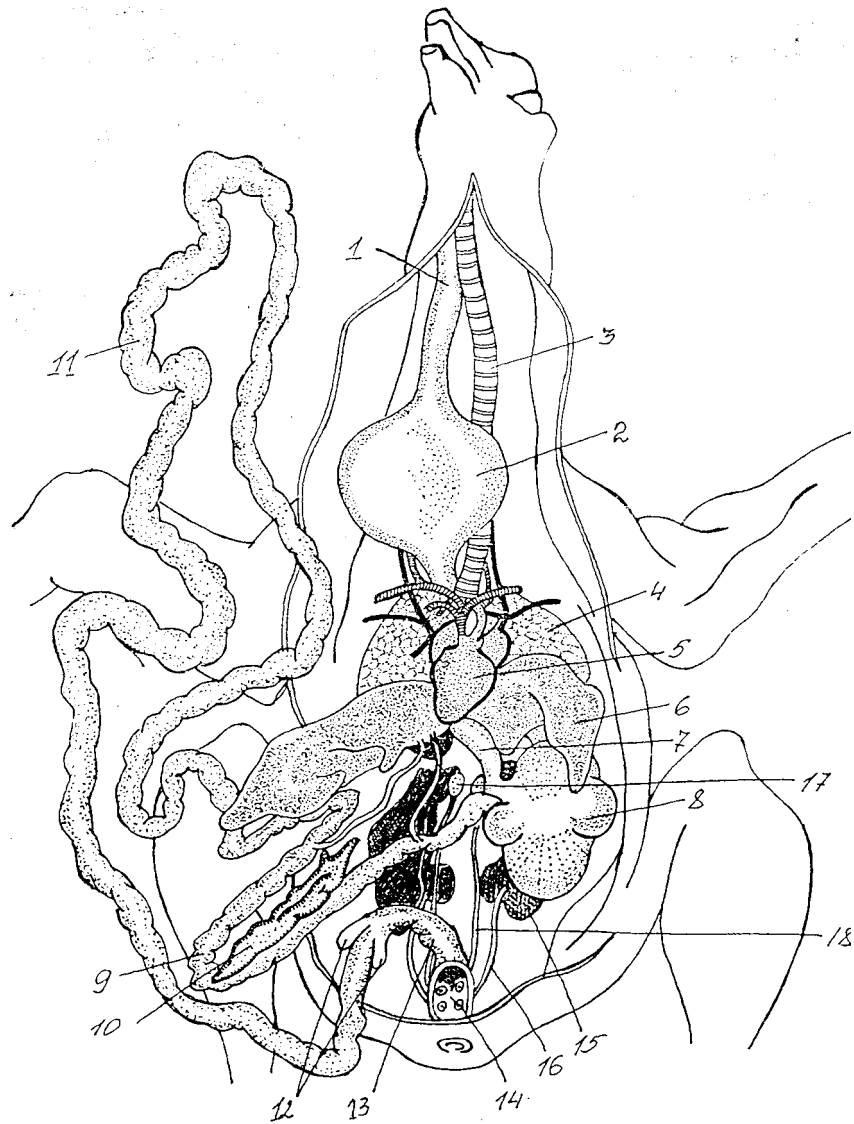


Рис. 116. Внутреннее строение голубя (самец) (по Е.А. Внселову):

1 – пищевод; 2 – зоб; 3 – трахея; 4 – легкое; 5 – сердце; 6 – печень; 7 – железистый желудок; 8 – мускульный желудок; 9 – двенадцатиперстная кишка; 10 – поджелудочная железа; 11 – тонкий кишечник; 12 – слепые выросты; 13 – толстый кишечник; 14 – клоака; 15 – почка; 16 – мочеточник; 17 – семенник; 18 – семяпровод

*Пищевод* в виде длинной тонкостенной трубки, имеет расширение — *зоб*, который служит для временного накопления и первоначального переваривания пищи. У голубей в стенке зоба находятся *железы*, выделяющие в период выкармливания птенцов особое жирное творожистое вещество — “*маточное молочко*”. Пищевод впадает в тонкостенный *железистый желудок*, где пища подвергается действию пищеварительного сока. Далее она поступает в *мускульный желудок*, где происходит ее механическая обработка, возможная благодаря наличию роговой кутикулы и мелких камешков, которые птицы постоянно заглатывают. Наилучшим образом мускульный желудок развит у растительноядных птиц и слабее - у хищных и насекомоядных. Из мускульного желудка пища продвигается в длинный *тонкий отдел кишечника*, начальная часть которого является *двенадцатиперстной кишкой*. В ее петлеобразном изгибе лежит *поджелудочная железа*, три протока которой впадают в кишку. На границе

тонкого и толстого отделов кишечника хорошо заметны два *слепых выроста*. *Толстый кишечник* относительно короткий, открывается в *клоаку*. На дорсальной стороне слизистой оболочки клоаки у молодых птиц имеется вырост — *фабрициева сумка*, атрофирующаяся после полового созревания. Это орган *иммунной системы*, продуцирующий лимфоциты и лейкоциты (антитела). *Печень* у большинства птиц большая, состоит из двух лопастей. *Желчный пузырь* находится в правой доле печени (у голубя - отсутствует). Клоака поперечными складками делится на три отдела. В ее средний отдел открываются мочеточники, у самцов — семяпроводы, а у самок — яйца из матки. Особенности пищеварительной системы птиц являются:

- 1) отсутствие зубов;
- 2) небольшая длина кишечника;
- 3) разделение желудка на мускульный и железистый;
- 4) отсутствие прямой кишки;
- 5) наличие в клоаке фабрициевой сумки.

Дыхательная система птиц весьма своеобразна. *Ноздри* открываются в дорсальной части надклювья, снабжены клапанами. В носовой полости находятся хрящевые раковины. *Гортань* состоит из трех хрящей: двух черпаловидных и одного перстневидного. От гортани отходит *трахея*, в месте бифуркации которой (разделение на два бронха) располагается расширение, поддерживаемое костными кольцами — *певчая гортань*. Она на своих медиальных стенках несет *наружные и внутренние голосовые перепонки*, приводимые в движение специальными певчими мышцами. Различные варианты движения перепонки позволяют птицам издавать разнообразные по своей тональности и громкости звуки. *Главные бронхи* входят в относительно небольшие легкие, и, пронизывая их насквозь, расширяются в тонкие *брюшные воздухоносные мешки*. Внутри легких от главных бронхов отходят *вторичные*, образующие *легочные альвеолы*, а часть вторичных бронхов, подобно главным, образует воздухоносные мешки. Из них парными являются *шейные, межключичные, грудные*. Внутри легких бронхи именуются *энтобронхами*, а вне их — *эктобронхами*. Девять воздухоносных мешков располагаются между внутренними органами, а их отростки проникают между мышцами и даже внутрь костей. Воздухоносные мешки способствуют охлаждению и облегчению тела, а также участвуют в двойном дыхании.

Сущность *двойного дыхания* птиц заключается в том, что позволяет птицам дышать как на земле, так и в полете. Сидящая птица дышит благодаря движению грудины относительно позвоночника. При поднятии ее объем грудной клетки уменьшается, воздухоносные мешки сжимаются и воздух выталкивается наружу. При опускании грудины объем грудной клетки увеличивается, растягиваются воздухоносные мешки и воздух проходит в легкие. В полете грудина неподвижно зафиксирована и роль насоса выполняют только воздухоносные мешки. При подъеме крыльев они растягиваются, воздух проходит через легкие и поступает дальше в мешки. Этот процесс протекает так быстро, что воздух, проходя через легкие, практически не участвует в газообмене. При опускании крыльев

насыщенный кислородом воздух вновь проходит через легкие в обратном направлении, но более медленно и окисляет гемоглобин. Поэтому чем энергичнее птица работает крыльями, тем интенсивнее она дышит. Кроме описанных функций, воздухоносные мешки способствуют уменьшению трения между внутренними органами.

Кровеносная система птиц характеризуется полным разделением артериальной и венозной крови (рис. 117). *Сердце* четырехкамерное, состоит из двух *предсердий* и двух *желудочков*. Правая (венозная) часть сердца более тонкостенная, чем его левая (артериальная) часть. Относительно других органов сердце довольно крупное. Из легких окислившаяся (артериальная) кровь по *легочным венам* поступает в левое предсердие, а оттуда — в левый желудочек. Из него выходит *правая дуга аорты* (левая редуцируется на эмбриональных стадиях развития), отдающая *сонные артерии*. Затем дуга поворачивает направо и идет под позвоночником, образуя *спинную аорту*. От нее артериальная кровь поступает ко всем органам и тканям. Венозная кровь из средней и задней частей тела собирается в *непарную заднюю полую вену*, а от головы — в *парные передние полые вены*. Передние и задняя полые вены впадают в правое предсердие. Из него венозная кровь изливается в правый желудочек, а оттуда по *легочным артериям* поступает в легкие.

Лимфатическая система состоит из *лимфатических сосудов*, *лимфоузлы* есть только у водоплавающих птиц. На границе железистого и мышечного отделов желудка располагается шаровидная *селезенка*, являющаяся органом кроветворения.

Нервная система птиц устроена сложнее, чем пресмыкающихся. Это связано с разнообразными формами поведения птиц, условиями жизни и ускорением метаболических процессов в их организме. *Головной мозг* имеет крупные размеры, главным образом, за счет *переднего мозга*. Его полушария крупные, гладкие, без борозд и извилин. *Обонятельные доли* развиты слабо, что связано с недостаточным развитием органов обоняния. *Зрительные доли*, напротив, развиты хорошо. *Промежуточный мозг* развит слабо. *Мозжечок* состоит из *червячка*, развит хорошо в связи со сложной координацией птиц при полете. *Черепно-мозговых нервов* 12 пар. *Спинной мозг*, как и у рептилий, имеет расширения в области плечевого и тазового сплетений.

Органы слуха состоят из *внутреннего* и *среднего уха*. *Слуховая косточка* одна. *Барабанная перепонка* лежит на дне небольшого углубления, представляющего собой зачаток *наружного слухового прохода*. Многие птицы, например, совы, обладают достаточно тонким слухом.

Птицы обладают очень хорошим зрением за счет изменения кривизны хрусталика под действием ресничной мышцы и расстояния между хрусталиком и сетчаткой. Последняя достигается путем сокращения *кольцевых мышц*, окружающих склеру.

Сосудистая оболочка глазного яблока имеет вырост — гребешок. Кроме верхнего и нижнего век, во внутреннем углу глаза расположено третье веко, которое может затягивать роговицу и защищать ее при полете, сильных ветрах. Обоняние развито слабо, и только некоторые птицы (киви, трубконосы, грифы, кулики, утки) обладают им в полной мере.

Выделительная система птиц представлена *почками* и *мочеточниками*. Почки буровато-красного цвета, большие, состоящие из трех долей, лежат в углублениях под крестцом. Отходящие от них мочеточники открываются в среднем отделе клоаки. *Мочевой пузырь* закладывается на эмбриональных стадиях развития, а позже атрофируется. У эмбрионов вначале функционируют туловищные почки, а затем формируются тазовые. Моча птиц, как и рептилий, состоит из мочевой кислоты. Вода подвергается обратному всасыванию в клоаке. Потребность птиц в воде невелика, за исключением домашних птиц, а многие хищные птицы ее вовсе не пьют.

В половом отношении птицы раздельнополы. Половая система самца состоит из парных *семенников* и *семяпроводов*. Семенники овальной формы, лежат в брюшной полости впереди и ниже почек. Семяпроводы имеют вид белых, сильно извитых синусов, тянущихся в клоаку по бокам от мочеточников. Объем семенников к периоду размножения может увеличиваться в 1500 раз. К их внутренним краям прилегают слабо выраженные *придатки*, от которых начинаются семяпроводы. Последние у некоторых птиц перед впадением в клоаку образуют расширения — *семенные пузыри*, где резервируется сперма. Для большинства самцов птиц характерно отсутствие *копулятивного органа*. У гусиных, тинаму и страусов он представляет собой выпячивание клоаки. Оплодотворение у птиц внутреннее, происходящее либо путем введения совокупительного органа в клоаку самки, либо путем сближения отверстий клоак самца и самки.

Половая система самок асимметрична, она состоит из *левого яичника* и

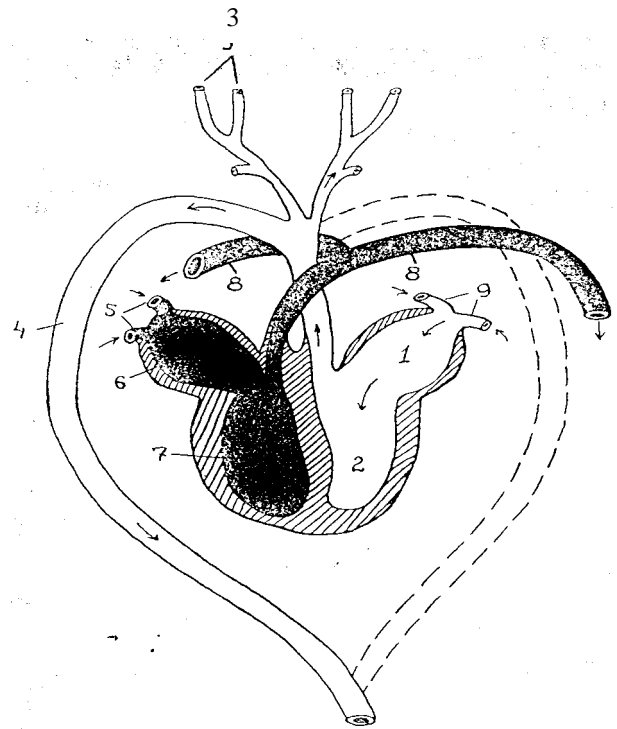


Рис. 117. Схема кровеносной системы птиц (по Е.А. Веселову):

1 — левое предсердие; 2 — левый желудочек; 3 — наружные и внутренние сонные артерии; 4 — правая системная дуга спинной аорты; 5 — передние и задняя полые вены; 6 — правое предсердие; 7 — правый желудочек; 8 — легочные артерии; 9 — легочные вены

*яйцевода*. Правый яичник, как правило, отсутствует, правый яйцевод отсутствует всегда. Причиной такой асимметрии является откладывание птицами очень крупных яиц. Яичник находится у переднего края левой почки, в виде зернистого тела неправильной формы. Его величина зависит от степени зрелости формирующихся яиц. В *корковом* слое яичника сосредоточены яйцеклетки, а внутренний *мозговой* слой обильно оплетен кровеносными сосудами. Незрелые яйцеклетки (овоциты) находятся в корковом слое внутри *фолликулов*. В период яйцекладки среди мелких фолликулов располагаются крупные, сильно увеличенные за счет желтка. Яйцевод имеет вид длинной трубки, открывающейся одним концом в клоаку, а противоположным — в полость тела. Из лопнувшего зрелого фолликула (*граафова пузырька*) яйцеклетка попадает в полость тела, а из нее — в *воронку* яйцевода и двигается по нему дальше. Начальный отдел яйцевода богат железами, которые выделяют белок. Он покрывает проходящие яйца толстым слоем. В среднем отделе яйцевода яйца покрываются пергаментобразными подскорлуповыми белковыми оболочками. В следующем отделе яйцевод, который физиологически соответствует матке, снабжен многочисленными железами, покрывающими яйцо известковой скорлупой и тонкой надскорлуповой оболочкой. Задняя часть яйцевода физиологически соответствует влагалищу, откуда сформировавшееся яйцо выталкивается в клоаку. Весь период прохождения яйца по яйцеводу составляет у курицы около суток, у голубя — 41 час.

Яйцо птицы представляет собой сложное образование, состоящее из яйцеклетки и покрывающих ее оболочек (*желточная, белочная, подскорлуповая, скорлуповая и надскорлуповая*), а также запаса питательных веществ (рис. 118). На верхнем полюсе желточной оболочки находится *зародышевый диск*, из которого развивается эмбрион. Под желточной оболочкой содержится материал для питания развивающегося зародыша — *желток*. Он неоднороден по своему составу, поэтому различают слои концентрически расположенного желтого и белого желтка. Состав куриного желтка таков: воды — 50 %, жиров — 23 %, белков — 16 %, липоидов (жироподобных веществ) — 11 %. У разных видов птиц количественное соотношение входящих в состав желтка компонентов неодинаков. Снаружи от желточной оболочки располагается полужидкий *белок*, отграниченный от скорлупы *наружной и внутренней подскорлуповыми оболочками*. Белок яйца выполняет питательную и защитную функции. Последняя заключается в том, что он предохраняет желток от толчков и повреждений. Как питательный материал, он содержит 87 % воды, 12 % протеина и 1 % прочих компонентов. У полюсов яйца через толщу белка к желтку идут уплотненные белковые слои, закрученные спирально — *халазы*. Своими внутренними концами они прикреплены к желточной оболочке, что позволяет желтку удерживаться в белке на одном месте. Если яйцо переворачивается, то халазы обращают желток зародышевым диском вверх, обеспечивая оптимальную температуру для развития зародыша во время насиживания яиц. На тупом конце яйца подскорлуповые оболочки расходятся, образуя пространство — *воздушную камеру*. Она обеспечивает изменение объема содержимого яйца

при изменении температуры. *Скорлупа* — наружная известковая оболочка яйца, основным компонентом которой является карбонат кальция. Она защищает развивающийся зародыш от механических повреждений и обеспечивает газообмен. В поздние сроки насиживания известковые элементы скорлупы расходуются на построение скелета эмбриона, поэтому скорлупа постепенно истончается. Скорлупа покрыта тончайшей надскорлуповой оболочкой, функция которой заключается в защите содержимого яйца от проникновения в него микроорганизмов.

По особенностям развития птенцов птиц делят на *выводковых* и *птенцовых*. Птенцы выводковых птиц сразу или через непродолжительное время после выхода из яйца оставляют гнездо и могут самостоятельно передвигаться. Выходят они из яиц с открытыми глазами, хорошим слухом и развитым пуховым покровом. К этой группе относятся птицы, держащиеся на земле и у воды: утки, гуси, пастушки, дрофы, журавли, гагары, поганки, чайки, кулики, рябки, фламинго, трехперстки и др. Молодь птенцовых птиц выходит из яиц со слабо развитой мускулатурой конечностей, без пухового покрова, часто слепыми и глухими. Такие птенцы совершенно беспомощны и первые дни жизни проводят в гнезде под присмотром родителей, пока не смогут самостоятельно передвигаться и летать.

К птенцовым птицам относятся воробьиные, дятлы, кукушки, удоны, стрижи, голуби, зимородки, пеликаны, многие хищные птицы, совы, трубконосы и др.

Выкармливание птенцов у разных видов птиц отличается. Насекомоядные птицы при прилете в гнездо дают пищу только одному птенцу, мясоядные и зерноядные — всему выводку.

**Надотряд Плавающие птицы (Impennes). Отряд Пингвинообразные (Sphenisciformes)** — хорошо обособленная группа птиц, имеющая древнее происхождение. В настоящее время в надотряде

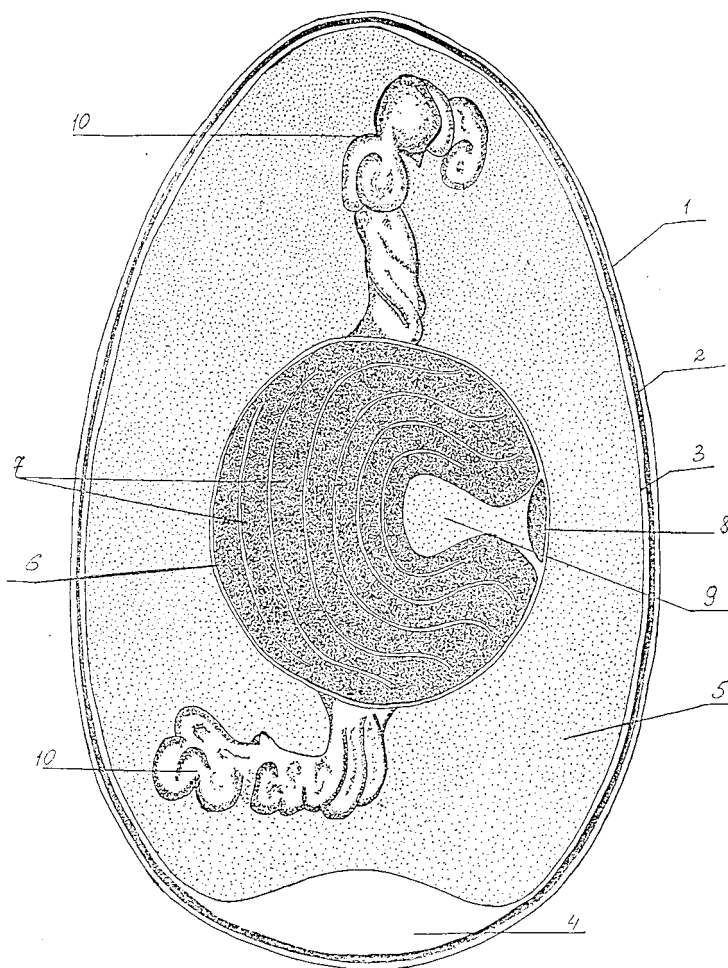


Рис. 118. Строение яйца птицы (по С.П. Наумову):

- 1 — надскорлуповая оболочка; 2 — скорлупа; 3 — подскорлуповая оболочка; 4 — воздушная камера; 5 — белок; 6 — желточная оболочка; 7 — желток; 8 — зародышевый диск; 9 — белый желток; 10 — халазы



насчитывают 6 родов и 16 видов, образующих одно семейство — *пингвиновые* (Spheniscidae) (рис. 119).

Летать и бегать пингвины не могут, но отлично плавают и ныряют. По суше пингвины ходят неуклюже, переваливаясь и держа туловище вертикально. В случае нужды они падают брюхом на снег и скользят по нему, отталкиваясь всеми четырьмя конечностями. Скорость передвижения - 3—6 км/ч. Передние конечности пингвинов видоизменены в эластичные ласты, которые благодаря особому устройству скелета находятся в полурастянутом состоянии и во время плавания под водой вращаются в плечевом суставе почти винтообразно. К хорошо развитому килю грудины прикреплены мощные грудные мышцы, управляющие движением крыльев-ластов. Кости, образующие скелет крыльев, доскообразно уплощены.

По размерам пингвины различны. Самый крупный — императорский пингвин (массой 35—40 кг) — достигает в длину 117 см. Самый мелкий — малый пингвин - имеет длину 40 см. Телосложение у пингвинов плотное, тело немного сжато в спинно-брюшном направлении. Ноги короткие, толстые, имеют по 4 пальца, соединенных плавательными перепонками. Ноги отнесены далеко назад, благодаря чему обеспечивается вертикальное положение туловища на суше. В строении короткого хвоста, состоящего из 16—20 перьев, на который опирается стоящая птица, есть черты, сходные со строением хвоста дятлов. Шея толстая и гибкая, клюв сильный и острый. Ротовой аппарат действует как насос, всасывающий струю воды вместе с мелкой добычей. Оперение очень густое, аптерии отсутствуют. Мелкие перья напоминают плотно прилегающие к телу чешуйки. Окраска у большинства видов сходная: темная (черная) спина и белое брюхо.

Пингвины распространены в холодных частях южного полушария, главным образом в Антарктике и Субантарктике. Некоторые виды встречаются у южных оконечностей Австралии, Африки, Южной Америки, а там, где в тропики вторгаются холодные течения, они встречаются до экватора (Галапагосские острова).

Все пингвины — моногамы, пары у них постоянны. В море они обычно держатся стаями, на суше во время размножения — колониями, размер которых может достигать сотен тысяч пар. Одни виды делают на поверхности земли простые гнезда, другие гнездятся в норах или углублениях скал. Обычно в кладке бывает 2 яйца, реже - одно, очень редко - 3. Насиживают обычно оба родителя. Насиживание, как правило, длится около месяца (30—39 дней), у императорского пингвина - 62—66 дней, у королевского - 54 дня. Только что вылупившийся птенец императорского пингвина весит 315 г, пингвина Адели - 80—90 г. Птенцы покрыты густым пухом и до конца второй недели жизни слепы. У птенцов температура тела выше, чем у взрослых птиц. В воду птенцы идут только после линьки.

Примерно до трехнедельного возраста с птенцами постоянно держится одна из взрослых птиц. Затем родители покидают птенцов и только изредка возвращаются их кормить. С этого времени птенцы начинают объединяться в своеобразные тесные группы — «ясли». В яслях может быть от 3 до 64 птенцов (обычно их около десятка).

Взрослые пингвины кормятся мелкими рыбами, некрупными головоногими моллюсками и планктонными ракообразными, главным образом рачками-эвфаузидами (криль). Линька у пингвинов происходит раз в году.

В негнездовое время стаи пингвинов странствуют по морю, удаляясь от мест гнездования на много сотен (до 1000) километров. Большинство птиц возвращается на прежние места гнездовий.

Врагов у пингвинов немного. В море для них опасны морской леопард и косатка, на суше для птенцов — поморник.

**Надотряд Бегающие птицы (Eatitae).** Представители **отряда Страусообразных (Struthioniformes)** - самые крупные из ныне живущих птиц. Это нелетающие птицы (рис. 119). Для них характерны сравнительно малая величина грудной кости и отсутствие киля. Передние конечности слабо развиты и для полета непригодны. Слабо развита и грудная мускулатура. Задние конечности длинные и сильные. Пальцев на ногах всего два. Оперение рыхлое, перья растут по всему телу более или менее равномерно. Строение пера примитивное: бородки почти не сцеплены друг с другом, поэтому плотных пластинок - опахал - не образуется. На груди имеется голый участок утолщенной кожи, так называемая грудная мозоль. Птица на нее опирается, когда ложится. В отличие от других птиц, страус имеет закрытый таз, так как концы лобковых костей в нем срастаются. Вилочки (ключиц) у страусов нет. Скелет не пневматичен, за исключением бедренной кости.

В отряде одно семейство — *страусовые* (Struthionidae) с 1 родом и 1 видом, распространенным в настоящее время только в Африке.

*Страус* (Struthio camelus), или, как его нередко называют, чтобы отличать от нелетающих птиц других континентов, *африканский страус*, намного крупнее других современных нам птиц. Высота его (до темени) 270 см, масса достигает 70—90 кг (чаще - 50 кг).

Страус имеет плотное телосложение, длинную шею и небольшую уплощенную голову, не очень крупный, но широкий клюв. Шея покрыта коротким пухом. Ноги также неоперены. Цвет оперения у самца страуса черный, а маховые и рулевые перья (которые вследствие указанных выше особенностей строения непригодны для полета) белые. Их насчитывается большое количество: маховых (16 первостепенных, 20—23 второстепенных) и рулевых перьев (50—60). Самка мельче самца и окрашена однообразно в серовато-бурые тона.

Страус образует несколько подвидов, которые различаются размерами, цветом кожи на шее (синяя, красная, серая), некоторыми чертами биологии — числом яиц в кладке, наличием или отсутствием в гнезде подстилки, строением скорлупы яйца.

Распространены страусы в сухих безлесных частях Африки.

Чаще всего страусов можно встретить небольшими группами по 3—5 птиц. При этом самец только один, остальные - самки. Во внегнездовое время страусы собираются иногда стадами до 20—30 птиц, а неполовозрелые птицы на юге Африки - и до 50—100 особей. Оберегая свою территорию,

самцы иногда рычат подобно львам. Для этого они набирают полный зоб воздуха и с силой проталкивают его в пищевод, голая шея раздувается, как баллон, и при этом слышен громкий глухой рев.

Почти вся забота о потомстве лежит на самце. Он выскребает в песке плоскую гнездовую ямку, куда несколько самок откладывают яйца. Масса яиц от 1,5 до 2 кг (это примерно 25—36 куриных яиц). Скорлупа их очень толстая. Длина яиц около 150 мм, цвет их соломенно-желтый, иногда более темный, иногда белый. Скорлупа может быть блестящей, гладкой, у некоторых подвигов она пористая.

Ночью яйца насиживает самец, днем на них сидит самка, но не весь день. Нередко днем яйца обогрываются лучами солнца. Длительность насиживания - 42 дня или несколько больше. Птенцы в течение первых двух месяцев жизни покрыты буроватыми жесткими щетинкоподобными перьями, затем одеваются в наряд, сходный с нарядом самки. Способными к размножению они становятся на третьем году жизни.

В случае опасности страусы стремительно бегут, делая шаги в 4—5 м и развивая скорость до 70 км/ч. Догнать их на лошади практически невозможно. Рассерженный, защищающийся страус опасен для человека.

Страусы питаются преимущественно растительной пищей — травой, листьями, плодами, причем последние могут иметь очень твердую оболочку. Кроме того, они поедают различных мелких зверьков, птичек, ящериц и насекомых. В желудке страуса можно найти камни и даже металлические предметы. Страусы могут длительное время обходиться без воды, но при случае охотно пьют и любят купаться.

**Надотряд Типичные птицы (Neognathae).** Представители **отряда Гусеобразных (Anseriformes)** — крупные и средней величины птицы, реже меньших размеров. Самый крупный представитель отряда в нашей фауне - лебедь-шипун - достигает массы 13 кг, самый мелкий - чирок-свистунок – 200-300 г (рис. 119).

В связи с водным образом жизни тело у гусеобразных плотное, вальковатой формы, с удлиненной, а иногда и очень длинной шеей, облегчающей добывание пищи из-под воды. Ноги четырехпалые, умеренной длины, несколько отставлены назад. Передние три пальца относительно длинные, соединены плавательной перепонкой, задний - короткий, находится выше уровня передних. Клюв обычно уплощенный и широкий, покрыт тонкой чувствительной кожей, переходящей на вершине в твердое роговое утолщение, так называемый «ноготок». Края надклювья и подклювья с узкими поперечными роговыми пластинками, образующими у речных уток цедильный аппарат. У гусей и казарок жесткие поперечные пластинки по краям надклювья служат для щипания травы. Оперение густое, плотное, с большим количеством пуха, равномерно покрывающего тело. Перья без побочного ствола. Окраска оперения весьма разнообразная, часто неодинаковая у самцов и самок. Помимо окраски оперения, половой диморфизм выражен и в размерах: самцы обычно крупнее самок.

Крылья у гусеобразных средних размеров, заостренные; хвост у большинства видов короткий. Полет быстрый, с частыми взмахами крыльев;

при этом концы их перьев, вибрируя, издают характерные для каждого вида звуки. Некоторые виды почти не могут летать. По земле многие гусеобразные передвигаются плохо, ходят вперевалку, и лишь гуси и казарки могут довольно быстро бегать. Зато гусеобразные, как правило, прекрасно плавают и ныряют, оставаясь под водой до 3,5 мин. и погружаясь на глубину до 40 м. Под водой передвигаются с помощью ног, а некоторые и - крыльев. Неныряющие виды при добывании пищи погружают в воду переднюю часть тела и вытянутую шею, доставая клювом дно водоема.

Жизнь птиц этого отряда тесно связана с водой. Населяют они самые разнообразные морские и внутренние водоемы, в которых добывают пищу, или же кормятся на их побережьях.

Большинство видов — моногамы: пары образуются или на всю жизнь, или только на период размножения. Гнездятся гусеобразные большей частью отдельными парами, реже — разреженными колониями. Гнезда располагаются чаще всего вблизи водоемов. Число яиц в кладке колеблется у разных видов от 2 до 15, но у большинства - больше 5. Яйца крупные, одноцветные белые или слегка зеленоватые и охристо-белые. Насиживание длится от 20 до 41 дня, у большинства - около 25 дней.

Гусеобразные относятся к выводковым птицам. Птенцы выклевываются покрытые пухом и спустя несколько часов, как только обсохнут, способны плавать, нырять, бегать и самостоятельно кормиться.

Линька у представителей описываемого отряда бывает двукратная или один раз в году. У большинства видов маховые перья выпадают одновременно, и птицы теряют способность к полету на 21—45 дней, пока не отрастут новые перья крыла.

Пища у гусеобразных довольно разнообразна. Некоторые из них питаются исключительно животными — рыбой, ракообразными, насекомыми, донными моллюсками и т. п., которых добывают, ныряя в воду. Для многих характерна смешанная пища, добываемая на мелководье. Такие виды, как гуси и паламедеи, кормятся на суше исключительно растительной пищей. Осенью перед отлетом птицы сильно жиреют: подкожный слой жира иногда достигает 18% общей массы их тела.

Гусеобразные имеют большое значение как предмет любительской охоты. Они дают ценное мясо, высококачественное перо и пух, пуховые шкурки. Ряд видов одомашнен, что в значительной мере повышает хозяйственную значимость отряда. Однако в этом отношении гусеобразные еще далеко не полностью использованы, так как многие из них легко приручаются.

Количество гусеобразных в последнее время катастрофически уменьшается на всем земном шаре главным образом в результате нарушения их местообитаний. Отряд гусеобразных делится на 2 семейства: *паламедеи* (Anhimidae) и *утиные* (Anatidae). К первому относятся 3 вида, ко второму - 147 видов. Паламедеи — крупные грузные птицы, отличающиеся от птиц другого семейства рядом анатомических признаков. Населяют побережья мелководных водоемов Южной Америки. В семействе 2 рода: *Chauna* с 2 видами и *Anhima* с 1 видом.



Рис. 119. Представители и особенности птиц разных отрядов (по С.П. Наумову): 1 – африканский страус; 2 — казуар; 3 — двойное перо эму; 4 — плечевой пояс и грудина страуса; 5 — киви; 6 — императорский пингвин; 7 — крыло пингвина; 8 – скелет ноги пингвина с короткой цевкой; 9 — гагара; 10 – лапа гагары; 11 — большая поганка (чомга); 12 – лапа поганки; 13 – баклан; 14 – пеликан; 15 – лапа пеликана; 16 – серая цапля рядом с гнездом; 17 – серый гусь; 18 — черная казарка; 19 — лебедь-шипун; 20 — шилохвость; 21 — широконоска; 22 – лапа настоящей утки (задний палец без лопасти); 23 — кряква (впереди - селезень, сзади – утка); 24 — самец и самка обыкновенной гаги (самка на гнезде); 25 – лапа нырковой утки (задний палец с кожистой лопастью); 26 — гоголь; 27 — белоголовый сип; 28 — степной орел; 29 — ястреб тетеревятник; 30 — канюк; 31 — степной лунь; 32 — птенец дневного хищника; 33 — клюв луня; 34 — настоящий сокол, или сапсан; 35 – клюв сокола с предвершинным зубцом; 36 — рябчик; 37 — тетерев; 38 — глухарь и глухарка с птенцами; 39 — белая куропатка (впереди - в зимнем оперении, сзади — в летнем); 40 – фазан (самец); 41 — серая куропатка



Рис. 120. Представители разных отрядов птиц (по С.П. Наумову):

1 – журавль (взрослый и птенец); 2 – лысуха; 3 – дрофа; 4 – чайка серебристая; 5 – топорик; 6 – кроншнеп; 7 – голубь витютень; 8 – кукушка; 9 – филин; 10 – птенец совы; 11 – большой пестрый дятел; 12 – лапа дятла; 13 – серая ворона; 14 – ласточка деревенская (касатка); 15 – мухоловка-пеструшка; 16 – славка; 17 – дрозд-рябинник; 18 – свиристель; 19 – сорокопут; 20 – белая трясогузка; 21 – большая синица; 22 – домовый воробей; 23 – клест; 24 – жаворонок

В семействе утиных 3 подсемейства: *полулапчатые гуси* (Anseranatinae) с 1 видом из Новой Гвинеи и Австралии; *гусиные* (Anserinae) с 30 широко распространенными видами лебедей, гусей, казарок и древесных уток; *утиные* (Anatinae) со 116 видами пеганок, речных уток, уток-пароходов, крохалей, нырковых уток, мускусных уток и савок, свойственны почти всему земному шару.

**Отряд Курообразные (Galliformes)** - широко распространенная и хорошо обособленная древняя группа птиц. Основную массу ее составляют птицы средней величины; крупных и мелких птиц мало. Масса перепела - 80—120 г, глухаря — до 6 кг.

Внешний вид куриных птиц находится в соответствии с наземным образом жизни, характерным для большинства представителей этого отряда. Телосложение их плотное, голова небольшая, шея короткая, клюв короткий, сильный, слегка выпуклый, приспособленный для добывания грубого, преимущественно растительного корма с

поверхности земли или с древесно-кустарниковой растительности.

Полет куриных птиц быстрый, но тяжелый, обычно совершается на короткое расстояние. Дальний полет свойствен лишь немногим перелетным видам, например перепелу, у которого, в отличие от других куриных, крыло не тупое, а относительно острое.

Ноги у куриных средней длины, сильные, с крепкими пальцами и короткими, слегка изогнутыми когтями; с их помощью многие птицы разгребают поверхность почвы при поиске пищи. У некоторых куриных (тетеревиные) по краям пальцев имеются бахромки из роговых пластинок, которые способствуют удержанию на ветвях и передвижению по заснеженной земле. Куриные хорошо передвигаются по земле — ходят и бегают. Взлетают лишь при крайней необходимости.

Оперение куриных плотное и жесткое. Окраска оперения разнообразная. У многих видов резко выражен половой диморфизм, проявляющийся как в окраске оперения, так и в размерах птиц. Как правило, самцы крупнее и ярче самок.

Куриные населяют самые разнообразные ландшафты и биотопы, встречаясь в тундре, лесу и степи. Большинство представителей этого отряда ведет наземный образ жизни. Преобладающее большинство видов полуоседлые или совершают относительно небольшие кочевки. И только немногим свойственны дальние (перепел) или сравнительно близкие (белая и серая куропатки) перелеты.

Большинство куриных — полигамы, пар не образуют, самцы заботы о потомстве не проявляют, гнездятся на земле.

Как правило, у куриных одна кладка в году, яйца мелкие, но количество их в кладке в общем большое (колеблется от 4 до 25 яиц).

Продолжительность насиживания у куриных относительно небольшая и колеблется у разных видов от 12 до 30 дней. Развитие птенцов идет по выводковому типу. Птенцы вылупляются одетые пухом и у одних видов покидают гнездо, как только обсохнут, у других — через сутки и более. В развитии птенцов характерно то, что у них очень рано отрастают маховые и рулевые перья, в результате чего еще не оперенные птенцы могут перепархивать, а затем и более уверенно летать.

Куриные имеют одну полную линьку в году, протекающую после окончания периода размножения осенью. Исключение составляют белые куропатки, у которых самец имеет 4, а самка 3 линьки в году.

Смена пера при линьке происходит постепенно; птицы не теряют способности к полету, хотя заметно снижают активность передвижения.

Питаются куриные преимущественно растительной пищей, которую разыскивают на земле. Животные корма являются дополнительными.

Хозяйственное значение куриных весьма большое. Благодаря вкусному мясу они являются наиболее популярным объектом массовой спортивной охоты. Особенно в этом отношении выделяются тетеревиные, а из них — рябчик, тетерев, глухарь, белая куропатка. Из фазановых видное место в спортивной охоте занимают фазан, перепел, серая куропатка. Значение куриных в охотничьем хозяйстве увеличивается еще в связи с тем, что они

легко акклиматизируются.

Многие куриные, и в первую очередь серая куропатка, истребляют вредных для сельского хозяйства насекомых, принося тем самым значительную пользу. Но наиболее велико значение куриных в качестве домашних сельскохозяйственных птиц. Дикие виды куриных послужили источником для выведения разнообразных домашних пород, дающих мясо, перо, яйца. Представители куриных — куры, индейки, цесарки - составляют основу такой важной отрасли сельского хозяйства, как птицеводство.

Распространены куриные чрезвычайно широко, почти по всему земному шару, за исключением Антарктики, крайних северных островов Евразии и Америки, южной части Южной Америки и Аравии. В настоящее время к отряду курообразных относится 250 видов птиц.

Отряд состоит из подотрядов *гоацинов* (Opisthocomi) и собственно *куриных* (Galli). Подотряд собственно куриных имеет в своем составе несколько семейств: *большеноги*, или *сорные куры* (Megapodiidae), *древесные куры*, или *гокко* (Cuculidae), *тетеревиные* (Tetraonidae), *фазановые*, или *павлины* (Phasianidae, или Pavoidea), *цесарковые* (Numididae) и *индейковые* (Meleagrididae).

**Отряд Соколообразные, или Хищные птицы (Falconiformes)**, включает около 290 видов птиц средней и крупной величины: от кондора (общая длина — 115 см, размах крыльев - около 3 м, масса - 10—12 кг) до сокола-крошки (общая длина - 14—15 см, масса - 35 г). Подавляющее большинство соколообразных имеет длину тела 30—60 см и массу от 200 до 1200 г (рис. 119).

Для всех видов хищных птиц характерен крепкий, загнутый крючком клюв, основание которого одето голый, ярко окрашенной (обычно в желтый цвет), подчас будто лакированной кожей — восковицей, где открываются наружные отверстия ноздрей. Ноги умеренной длины (кроме длинноногой птицы-секретаря), но очень сильные, с серповидно-изогнутыми острыми когтями (слабые, почти плоские когти у птицы-секретаря и у падальщиков: кондоров, грифов, каракар). Пальцы относительно длинные, на подошвенной их стороне имеются подушечки, помогающие удерживать добычу. Телосложение плотное, оперение жесткое, прилегающее. Лапы у многих видов желтые (реже красные или серо-синие), глаза коричневые или серые (очень редко желтые).

У большинства видов самцы и самки окрашены сходно, но птицы-первогодки (иногда и старше) отличаются от взрослых более бурым однотонным цветом. Обычно самцы мельче самок (у хищников, добывающих птиц, — на 30—40%), но у грифов оба пола одинаковых размеров, а у кондоров самцы немного крупнее самок.

Распространены соколообразные по всему свету: нет их только в Антарктике и на некоторых океанических островах.

Продолжительность жизни соколообразных довольно значительна. Крупные орлы, кондоры и грифы доживают в природе примерно до 50 лет, небольшие орлы, коршуны, канюки, ястребы и т. п. живут 15—25 лет, мелкие ястребы и соколы — 5—15 лет. В Московском зоопарке кондор прожил почти



70 лет, орел-скоморох жил в неволе 55 лет, беркут - 48 лет, черный коршун - 26 лет, ястреб-тетеревятник - 25 лет.

Соколообразные — моногамы, для размножения образуют семейные пары. Гнездятся один раз в году, кондоры и некоторые орлы - через год. Гнезда обычно на деревьях, иногда в дуплах, на скалах, на земле. Нередко занимают готовые гнезда (например, все настоящие соколы), построенные другими видами хищных птиц, вороновых, цапель и т. п.

Число яиц в кладке - от 1—2 (у крупных видов) до 5—7 (у мелких соколов и ястребов). Насиживание начинается после откладки первого яйца, поэтому птенцы в выводке разновозрастные. Насиживает главным образом самка, самец сменяет ее лишь на непродолжительное время. Крупные виды насиживают почти 2 месяца, виды средней величины - примерно месяц. Птенцы появляются хорошо опушенными и зрячими, но нуждаются в кормлении, обогреве и защите от врагов.

Соколообразные ведут дневной образ жизни (отсюда их прежнее название - дневные хищные птицы), лишь немногие из них охотятся в сумерках.

Большинство соколообразных соответствует второму названию отряда — хищные птицы. Они плотоядны, т. е. кормятся в основном позвоночными животными: млекопитающими, птицами, рептилиями, амфибиями, которых добывают активной охотой. Но среди них немало видов (особенно мелких соколов), которые охотятся почти исключительно на насекомых. Грифы, кондоры и каракары питаются падалью.

Не менее 80-96% соколообразных - активные хищники. Добычу съедают вместе с небольшими костями, шерстью и мелкими перьями; все эти неперевариваемые остатки периодически отрываются в виде так называемых погадок.

Большинство хищных птиц разыскивает добычу в полете. Поэтому у них безупречное зрение - в 3-8 раз острее, чем у человека. Орел отыскивает суслика с высоты в несколько сотен метров, а сапсан видит голубя за километр. Слышат хищники тоже намного лучше человека. А вот обоняния они практически лишены. Способность улавливать запахи установлена только у высокоспециализированных падальщиков.

Практическое значение соколообразных для хозяйственной деятельности человека несомненно положительно. Большинство из них приносит прямую пользу сельскому и лесному хозяйству, во множестве добывая грызунов и насекомых, наносящих значительный ущерб земледелию и лесоводству. Существенна санитарная роль пернатых хищников, уничтожающих павших животных, а также избирательно вылавливающих больных и слабых особей.

Сохранение и восстановление численности соколообразных — задача неотложная и всеобщая, особенно в связи с тем, что в 50—60-е гг. нынешнего столетия произошло резкое падение численности многих, в том числе редких, видов хищных птиц из-за неумеренного и ненужного отстрела, широкого использования пестицидов в сельском хозяйстве, изменения природных мест обитания, постоянного беспокойства и т. д. Сейчас все виды

хищных птиц практически повсеместно охраняются.

К отряду **Совообразные (Strigiformes)** относятся в основном ночные хищные птицы (рис. 120). Надклювье загнутое, с острыми режущими краями и крючковатой вершиной. Основание клюва одето мягкой, голой, часто вздутой кожей (восковицей) прикрытой волосовидными перышками (вибриссами), направленными вперед. Глаза большие, обращенные вперед. Ушные отверстия очень велики и часто снабжены кожистой складкой, нередко асимметричны. Оперение лица образует так называемый лицевой диск и отделено от оперения лба, горла и шеи короткими плотными перышками. Нередко на голове торчат 2 пучка перьев — перьевые «ушки». Все это придает голове сов определенный и характерный вид.

Ноги короткие или умеренной длины. Наружный (четвертый) палец оборотный, т. е. может быть обращен и вперед, и назад. Цевка, а у большинства видов и пальцы ног оперены. Крылья длинные, с широкими и закругленными на вершине первостепенными маховыми. Хвост у сов относительно короткий, более или менее закругленный на конце, обычно из 12 рулевых перьев.

Оперение густое, мягкое и рыхлое. Окраска неяркая, чаще всего сероватая или буроватая, с пестринами. Самцы и самки у сов окрашены сходно, но самки превышают самцов по величине.

Размножаются совы 1 раз в году. Гнезда помещаются в дуплах, в расщелинах скал, в брошенных гнездах других птиц, нередко на земле, в сооружениях человека. Совы — моногамы, пары у них постоянные. В кладке - от 1—2 до 8, иногда до 10—11 яиц. Насиживание продолжается около месяца, начинается с откладки первого яйца. Птенцы поэтому разновозрастные. Птенцы вылупляются опушенными, но слепыми, с закрытыми ушными отверстиями и глазами.

Совы ведут ночной образ жизни, хотя видят и днем. У всех сов очень хорошо развиты и слух, и зрение.

Характерной особенностью сов является их способность к восприятию низкоинтенсивных звуков. При этом они способны с высокой степенью точности определять местонахождение звучащего источника в пространстве. Эти способности сов связаны с их ночным образом жизни и питанием грызунами, которых они лоцируют с точностью до 1°, почти как летучие мыши — насекомых, однако пользуются при этом, в отличие от летучих мышей, не активно-лоцирующим (летучие мыши сами излучают звук, который после отражения от объекта воспринимают), а пассивно-лоцирующим способом, при котором источником звука является сама жертва. Характерное совиное лицо, или лицевой диск, является на самом деле не украшением, а важным приспособлением, увеличивающим размеры наружного уха с помощью перьев специальной структуры.

Наружные уши сов по своему строению напоминают два сплюснутых рупора, выгнутых в противоположные друг от друга стороны соответственно форме головы, симметричные по размерам и направленные своими осями в разные стороны - один из рупоров вверх, другой - вниз.

Слуховая система используется совами не только для восприятия звуков своих жертв, но и собственных акустических сигналов — голосов своих птенцов и слетков, которых совы-родители отыскивают в темном ночном лесу также с помощью издаваемых ими звуков. Для того чтобы отыскать кричащего слетка в условиях ограниченной видимости, требуется хороший слух и способность лоцировать звучащий источник в пространстве.

Хороший слух необходим совам и для того, чтобы воспринимать брачные сигналы и с их помощью определять местоположение издающего их партнера,— в период размножения многие совы особенно активны ночью.

Многие совы днем малоактивны и прячутся в укрытиях. Однако если мелкие птицы обнаруживают их пребывание, они издадут специфический «крик на сову», похожий у разных видов и вызывающий у всех, кто его слышит, аттрактивную реакцию. Вокруг обнаруженной совы собираются дрозды, славки, синицы, сороки, вороны, даже ястребы. Птицы атакуют сову, стремятся ее клюнуть, ударить крылом. На этой реакции основаны старинные способы отлова и добычи мелких птиц, некоторые из них употребляются и в настоящее время (например, добывание ворон, слетевшихся на живого филина или его чучело).

Кормятся совы животной пищей, главным образом мелкими и средними по величине млекопитающими, птицами, насекомыми и т. д.

С хозяйственной точки зрения сов следует считать очень полезными.

Распространены совы по всему свету, кроме Антарктики и некоторых океанических островов. Большинство видов ведет оседлый или полuosедлый образ жизни, за исключением северных и горных форм.

В отряде сов 134 вида. Они подразделяются на 2 семейства: *нормальные совы* (Strigidae) и *сипуховые* (Tytohidae).

### 13.3.7. Класс Млекопитающие (Mammalia)

Млекопитающие — наиболее высокоорганизованный класс позвоночных животных, имеющих разнообразную форму и строение. Размеры тела варьируют от 4,5 см и веса в 2 г (землеройка-малютка) до 33 м и веса в 150 т (синий кит).

Тело млекопитающих покрыто шерстью, кожа снабжена потовыми и сальными железами. Млечные железы самок служат для выкармливания потомства на ранних стадиях развития. Череп соединяется с позвоночником двумя затылочными мышцами, нижняя челюсть является непарной костью, в полости среднего уха имеются три слуховые косточки: молоточек, наковальня и стремечко. Зубы дифференцированы на резцы, клыки и коренные, расположены в альвеолах верхней и нижней челюстей. Сердце четырехкамерное, сохраняется только левая дуга аорты. Эритроциты не содержат ядер. Центральная и периферическая нервная система получают наивысшее развитие. В результате у млекопитающих появляются четкие приспособительные реакции на воздействие факторов внешней среды. Живорождение и выкармливание детенышей молоком позволило млекопитающим широко расселиться в различных климатических зонах.

Млекопитающие обладают наиболее совершенной терморегуляцией. Среди них различают летающие, полуводные, водные, наземные и почвенные формы. По способу питания разделяют на хищников, всеядных и травоядных животных.

Кожа млекопитающих состоит из *эпидермиса*, *дермы* (собственно кожи) и *подкожной жировой клетчатки*. Эпидермис — тонкий верхний слой кожи, состоящий из нескольких слоев эпителиальных клеток. Глубоко лежащие слои эпителия постепенно перемещаются в верхние слои, теряют ядра, способность к делению, ороговевают и отмирают. Эти мертвые клетки постоянно слущиваются с поверхности кожи и заменяются новыми. Эпидермис выполняет защитную функцию, заключающуюся в сохранении воды и тепла организма, препятствует проникновению микробов и химических веществ. Клетки эпидермиса содержат пигмент меланин, придающий коже окраску и защищающий ее от воздействия ультрафиолетовых лучей солнца. Отдельные группы клеток эпидермиса образуют *производные кожи* — *волосы, когти, ногти, рога, копыта, чешуи*. Собственно кожа, или дерма, состоит из волокнистой соединительной ткани. Основная масса дермы образована коллагеновыми и эластическими волокнами, которые придают коже прочность и эластичность. Под слоем дермы лежит подкожная жировая клетчатка, между волокнами которой находятся жировые клетки в виде скоплений. Этот слой предохраняет тело от переохлаждения и служит резервом питательных веществ при голодании. Волосы своими основаниями погружены в особые образования - *волосяные луковицы*, размножение клеток которых вызывает рост волос. В дно волосяной луковицы вдается питающий сосочек дермы с кровеносными сосудами и нервами. Корень волоса находится в волосяной луковице, а его стержень выдается над поверхностью кожи. В волосяную луковицу открываются протоки *сальных желез* (от одной до трех) выделяемый секрет которых способствует эластичности волос. От нижней части волосяной луковицы отходят пучки гладких мышечных волокон, при сокращении которых волос меняет свое положение относительно поверхности кожи из наклонного в прямостоячее. В зависимости от строения волосы млекопитающих делят на две категории: *остевые* и *пуховые*. Остевые волосы длинные, упругие, с прямым или слегка изогнутым стержнем. Пуховые волосы короткие, тонкие, чаще волнообразно изогнутые. Специальное назначение имеют очень длинные волосы, образующие хвост, гриву, баки, бороду. Эти волосы спасают животных от укусов насекомых и в дождливую погоду не дают скапливаться воде на голове и шее животного. Большинству млекопитающих свойствен двухъярусный мех, состоящий из шерсти и подшерстка. Шерсть предохраняет пуховые волосы и кожу от механических воздействий, подшерсток выполняет терморегулирующую функцию. У некоторых млекопитающих в результате редукции волос может наблюдаться отсутствие шерсти или подшерстка (только пуховые волосы у кротов, слепышей; остевые волосы - летом у оленей, взрослых тюленей), а также полное отсутствие волос (китообразные). Видоизменениями волос являются *вибриссы, щетина* и *иглы*. Вибриссы располагаются на голове вокруг рта,

подбородка, на щеках, над глазами. Они выполняют осязательную функцию, реагируя на прикосновения к окружающим предметам, колебания воздуха. Иглы имеют защитное значение и образуют колючий панцирь (ежи, дикобразы, ехидны). Щетина занимает промежуточное положение между волосами и иглами (свиньи). Чешуи хорошо развиты у ящеров и броненосцев, нередко под ними располагаются костные пластины. У бобров, выхухолей, некоторых грызунов и сумчатых чешуи развиты на частях тела, подверженных постоянным механическим воздействиям. Ногти, копыта защищают конечные фаланги пальцев от повреждений, служат орудиями нападения и защиты, рытья, лазания по деревьям. Рога характерны для многих копытных. Чисто эпидермальное образование представляет рог носорога. У полорогих (быки, козлы) копытных рога в виде полых внутри роговых чехлов, сидящих на отростках лобных костей. Такие рога медленно растут и сохраняются на протяжении всей жизни. У жирафов и оленей на роговых отростках развивается кожа с волосами. У оленей костные стержни рогов сильно разрастаются в виде ветвей. Такие рога ежегодно сбрасываются при разрушении костной ткани у их основания. Из оставшихся костных отростков затем формируются новые рога. Они служат животным для защиты и нападения, турнирным оружием самцов во время гона. У китов имеются небные роговые образования, известные под названием “*китовый ус*”. Они пластинчатой формы, служат в качестве цедильного аппарата при питании. У некоторых млекопитающих (ламы, верблюды и др.) на безволосых участках тела, подвергающихся частому трению и давлению, образовались утолщения эпидермиса — *кожные мозоли*. У ехидны и утконосов *челюстные роговые чехлы* функционально замещают отсутствующие зубы.

*Кожные железы* млекопитающих бывают *потовыми, сальными, млечными* и *пахучими*. Потовые железы располагаются в нижней части дермы в виде клубочков, а их выводные протоки открываются на поверхности эпидермиса или в волосяные сумки. Секрет потовых желез — *пот* - состоит из воды, мочевины и хлорида натрия. У лошадей пот содержит много белка, образуя у переутомленного животного густую белую пену. У африканских антилоп пот голубого цвета, а у бегемотов окрашен в красный цвет. Потовые железы выполняют выделительную и терморегулирующую функции. Собаки и кошки имеют слабо развитые потовые железы, у грызунов и куньих они находятся на подошвах ног, у кротов, ящеров, сирен и китообразных полностью отсутствуют. Сальные железы залегают в верхней части дермы, а их протоки открываются в волосяные сумки. Секрет сальных желез состоит из липидов и предохраняет кожу с волосами от смачивания водой и пересыхания.

Производными потовых желез являются молочные. У большинства млекопитающих они имеют альвеолярное строение и лишь у однопроходных - трубчатое. Секретом этих желез является *молоко*, служащее для выкармливания детенышей после рождения. Наибольшая секреторная активность млечных желез наблюдается в период беременности и первых дней после родов. Протоки млечных желез открываются у однопроходных на

брюхе, у сумчатых — на внутренней стенке сумки, у остальных млекопитающих — на *сосках*. Количество последних зависит от плодовитости самок того или иного вида. Соски могут находиться на груди (обезьяны, сирены), на брюхе (слоны, антилопы), в области паха (китообразные). Самцы имеют рудиментарные соски.

Пахучие железы — специфические образования, выполняющие различные функции. Их летучие секреты облегчают встречу особей противоположного пола, используются для мечения территории, служат средством отпугивания врагов. У американского скунса выделения пахучих желез настолько едкие, что вызывают у человека тошноту и даже обморочное состояние.

Скелет млекопитающих выполняет функции опоры тела, служит для прикрепления сухожилий мышц и связок, защищает жизненно важные внутренние органы от механических повреждений. В процессе онтогенеза скелет закладывается как хрящевой, затем окостеневаает. Скелет делится на *осевой* (череп, позвоночник) и *периферический* (кости конечностей).

В *черепе* различают два отдела: *мозговой (невральный)* и *лицевой (висцеральный)*. Кости черепа в местах соединений образуют швы с хрящевой тканью, а их позднее срастание и окостенение обеспечивает возможность роста головного мозга. Мозговой отдел черепа состоит из *затылочной, каменистой, барабанной, чешуйчатой, клиновидных, слезных, решетчатой, сошника, носовых, теменных, межтеменной* и *лобных* костей. Висцеральный отдел черепа включает *верхнечелюстные, нижнечелюстную, небные, крыловидные* и *подъязычную* кости. Как и у рептилий, у млекопитающих четыре затылочные кости срастаются воедино, несут *два мышцелка*.

У всех млекопитающих число *шейных позвонков* соответствует семи, лишь у ламантинов и двупалых ленивцев их 6, ящеров — 8 и трехпалых ленивцев — 9. Количество *грудных позвонков* варьирует от 9 до 25, хотя у большинства млекопитающих их 12-13. В *поясничном отделе* 2-9 (чаще 6-7) позвонков, в *крестцовом* — 1-10 (чаще 2-4), в *хвостовом* — от 3 до 49. *Первый шейный позвонок (атлант)* имеет вид широкого кольца с двумя суставными ямками, куда входят мышцелки затылочной кости. *Второй шейный позвонок (эпистрофей)* снабжен зубовидным отростком. Каждый позвонок, кроме атланта, имеет *тело, остистые* и *поперечные отростки*. Остистые отростки соединяются с телом позвонка двумя дужками, между которыми находится *спинномозговое отверстие*. Между собой позвонки соединяются *суставными отростками*. Между телами позвонков заложены *мениски* — прослойки из хрящевой ткани. Первый, второй и седьмой шейные позвонки называют *нетипичными*, третий, четвертый, пятый и шестой — *типичными*.

*Ребра* у млекопитающих полного развития достигают в грудной области, где, соединяясь с *грудиной*, образуют *грудную клетку*. В поясничном и крестцовом отделах ребра сильно редуцированы.

*Плечевой пояс* млекопитающих состоит из *лопатки, коракоида* и *ключицы*. Лопатка имеет вид треугольной кости, лежащей на дорсо-

латеральной поверхности грудной клетки. Верхняя поверхность лопатки снабжена *костным гребнем*, к которому прикрепляются мышцы. У плацентарных млекопитающих коракоид прирастает к лопатке, образуя отросток. Ключица - в виде палочковидной кости, соединяющей плечо с грудиной. У хоботных, копытных и некоторых хищных млекопитающих ключица отсутствует, что связано с характером их передвижения.

*Тазовый пояс* представлен парными *безымянными костями*, образовавшими в результате срастания *подвздошных, седалищных* и *лонных* костей. В месте их срастания располагается *вертлужная впадина* — место приращения суставной головки бедренной кости.

*Передняя конечность* состоит из *плечевой кости, костей предплечья* (*локтевая и лучевая*) и *кисти*. В состав последней входят кости *запястья, пясти* и *фаланг пальцев*. Запястье состоит из 8-10 костей, расположенных в три ряда. В состав пясти входит пять костей. Кисть представлена *пятью пальцами*, по три фаланги в каждом, за исключением первого, имеющего всего две фаланги.

*Задняя конечность* состоит из *бедренной кости, костей голени* (*большая и малая берцовые*) и *стопы*. Сустав между бедром и голенью прикрыт спереди коленной чашечкой, образовавшейся из окостеневших мышечных сухожилий. Стопа включает три ряда костей *предплюсны*, среди которых обособлена пяточная кость, пять костей *плюсны* и пять *пальцев*. Каждый палец (часто за исключением первого внутреннего) имеет по три фаланги. Число пальцев конечностей и их развитие у млекопитающих неодинаково. У летучих мышей лучше развиты второй, третий, четвертый и пятый пальцы, у парнокопытных — третий и четвертый, у непарнокопытных — третий.

Мышечная система у млекопитающих достигает наиболее совершенного развития. *Скелетная мускулатура* состоит из поперечнополосатой мышечной ткани. Наилучшего развития достигают мышцы конечностей, шеи, дыхательная и сердечная мускулатура. В области головы развиты жевательные и подкожные лицевые мышцы. Между органами грудной и брюшной полостей в виде купола залегает непарная мышца — *диафрагма*. При сокращении она отодвигается в сторону брюшной полости и способствует вдоху, при расслаблении — выпячивается в грудную полость и способствует выдоху. Центральная часть диафрагмы состоит из сухожилия, переходящего в мышечные пучки по краям.

Пищеварительная система млекопитающих отличается наибольшей сложностью и дифференцировкой (рис. 121). Пищеварительный тракт начинается *предротовой полостью* — пространством между губами и аркадами зубов. В ротовой полости млекопитающих имеется несколько пар *слюнных желез, зубы, мускулистый подвижный язык*.

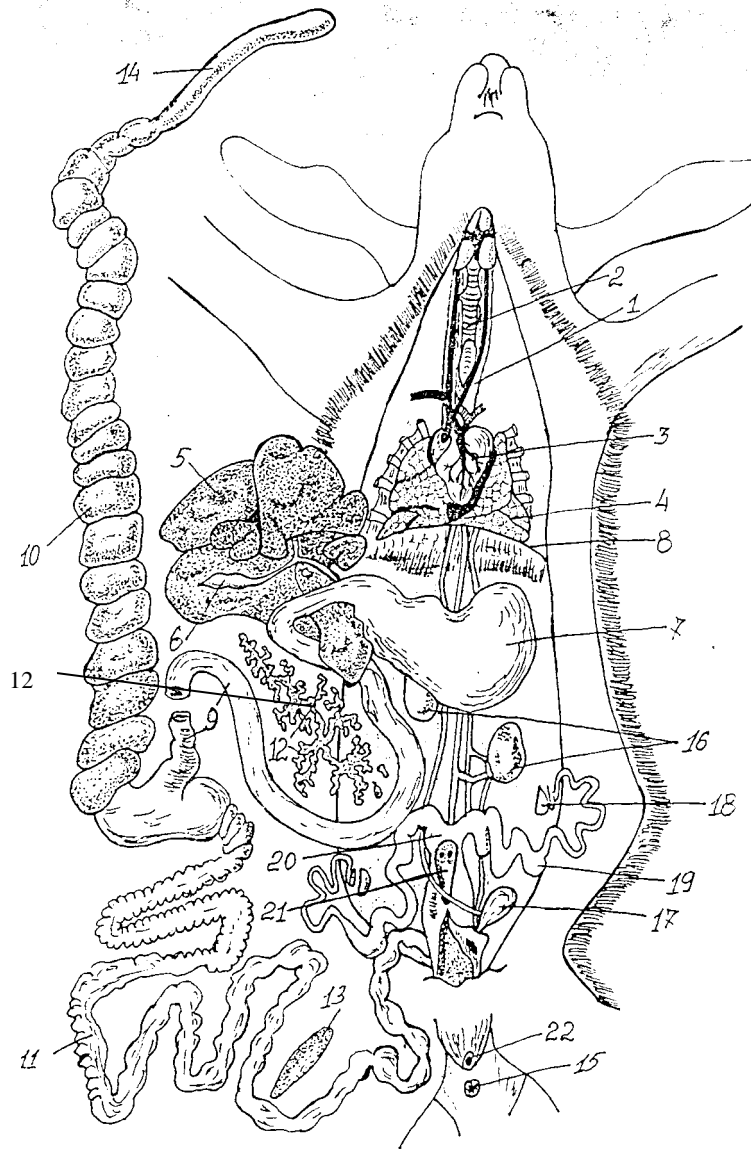


Рис. 121. Внутреннее строение кролика (самка) (по Е.И. Лукину):

1 – пищевод; 2 – трахея; 3 – сердце; 4 – легкие; 5 – печень; 6 – желчный пузырь; 7 – желудок; 8 – диафрагма; 9 – тонкий кишечник; 10 – слепая кишка; 11 – толстый кишечник; 12 – поджелудочная железа; 13 – селезенка; 14 – червеобразный отросток (аппендикс); 15 – анальное отверстие; 16 – почки; 17 – мочевого пузыря; 18 – яичник; 19 – яйцевод; 20 – матка; 21 – влагалище; 22 – мочевого отверстия

Далее располагаются *глотка, пищевод* и *желудок*. Последний имеет мешковидную форму, лежит в левой части брюшной полости и прикрыт сверху печенью. Желудок состоит из двух отделов: *кардинального* и *пилорического*. У жвачных различают собственно желудок — *сычуг* и *преджелудки: рубец, сетку, книжку*. Слабо переваренная пища поступает в рубец, где подвергается мацерации и биохимической ферментации симбионтных организмов (бактерий, грибков, инфузорий). Из рубца пища поступает в сетку и отрывается в ротовую полость. После тщательного вторичного пережевывания кашицеобразная пища стекает по *пищеводному желобу* в книжку, а оттуда — в сычуг. Сложный многокамерный желудок имеют китообразные, сирены, ленивцы и др. звери. *Кишечник* имеет два отдела: *тонкий* и *толстый*. Передняя часть тонкого кишечника носит



название *двенадцатиперстной кишки*. Ее слизистая оболочка снабжена пальцеобразными выпячиваниями — *кишечными ворсинками* (1500-2000 на 1 см<sup>2</sup>). Они выполняют роль насоса, всасывая питательные вещества. Стенка двенадцатиперстной кишки богата трубчатыми и сложно-трубчатыми железами, которые вырабатывают *кишечный сок*, включающий в свой состав около 20 ферментов. За двенадцатиперстной следует *тощая кишка* — наиболее длинная часть кишечника, переходящая в *подвздошную*. Толстый отдел кишечника состоит из *слепой, ободочной и прямой* кишок. Здесь происходит окончательное всасывание питательных веществ, а в прямой кишке формируются каловые массы. Слизистая оболочка толстого кишечника лишена ворсинок. Их место занимает *однослойный призматический эпителий*. Прямая кишка заканчивается *анальным отверстием*. Пищеварительные железы млекопитающих представлены слюнными, кишечными, *печенью* и *поджелудочной железой*. Слюнные железы вырабатывают секрет (*слюну*), который поступает в ротовую полость и служит для смачивания пищи, а также облегчает ее проталкивание в глотку и пищевод. Слюна содержит 99% воды и 1% сухого вещества. В ее состав входят ферменты амилаза, мальтаза и др., участвующие в первоначальном расщеплении углеводов. У жвачных, непарнокопытных и плотоядных эти ферменты не вырабатываются. Наиболее крупными слюнными железами являются *околоушные, нижнечелюстные* и *подъязычные*. Под куполом диафрагмы лежит печень. Она секретирует *желчь*, поступающую в *желчный пузырь*, а из него — в просвет двенадцатиперстной кишки. У некоторых млекопитающих, например, лошадей и крыс, желчный пузырь отсутствует. В состав желчи входит вода, соли желчных кислот, пигменты, холестерин, мочевины, мочевины и другие вещества. Под влиянием желчи происходит эмульгация жиров, что облегчает действие фермента липазы, расщепляющего их. Поджелудочная железа располагается вдоль двенадцатиперстной кишки, куда открывается своим протоком. Она является железой пищеварительной системы, участвует в регуляции метаболических процессов в организме, стабилизации гемостаза, а также в работе остальных желез внутренней секреции. Поджелудочная железа синтезирует вещества белковой природы, участвующие в расщеплении сложных жиров, белков и углеводов. Для регуляции процессов обмена веществ в организме клетки островкового аппарата поджелудочной железы (клетки Лангерганса-Соболева) выделяют в кровь инсулин и глюкагон. Недалеко от желудка находится *селезенка* — орган кроветворения.

Дыхательная система млекопитающих включает *носовую полость, носоглоточные ходы, гортань, трахею, бронхи* и *легкие*. В носовой полости и носоглоточных путях воздух согревается, увлажняется, очищается от мелких пылевых частиц и обеззараживается, т.к. слизь носовой полости обладает бактерицидными свойствами. Гортань млекопитающих состоит из хрящей (надгортанник, щитовидный, кольцевидный, черпаловидные), соединенных между собой подвижно связками и мышцами. Между щитовидным и черпаловидным хрящами залегают *голосовые связки*, при вибрации которых возникают звуки. Гортань переходит в трахею, стенки которой образованы

хрящевыми кольцами.

Трахея при подходе к легким разделяется на два *главных бронха*, которые внутри легких делятся на *бронхи второго, третьего и четвертого порядков*. Последние образуют мельчайшие каналцы — *бронхиолы*, конечные расширения которых называются *легочными пузырьками*, или *альвеолами*. Они сплетены густой сетью капилляров, благодаря чему осуществляется газообмен. Число альвеол составляет несколько миллионов, поэтому общая поверхность легких составляет десятки квадратных метров (у человека - 90 м<sup>2</sup>). При вдохе грудная клетка расширяется, диафрагма отодвигается в сторону брюшной полости, легкие расширяются. При выдохе грудная клетка сужается, диафрагма принимает форму купола, изгибается в сторону грудной полости, легкие спадаются. Кровеносная система (рис. 122) млекопитающих замкнутая, с двумя кругами кровообращения, желудочек разделен полной перегородкой на правую и левую половины.

Млекопитающие, как и птицы, являются *гомойотермными животными*, т.е. имеют постоянную температуру тела независимо от условий окружающей среды. *Сердце* четырехкамерное, заключено в окологердечную сумку — *перикард*. От левого желудочка отходит единственная *левая дуга аорты*. По ней артериальная кровь разносится ко всем органам и тканям тела. Венозная кровь собирается в *переднюю и заднюю полые вены*, впадающие в правое предсердие. Такова циркуляция крови по большому кругу кровообращения. Малый круг кровообращения начинается *легочными артериями* из правого желудочка. По ним венозная кровь поступает в легкие, а оттуда, окислившись, возвращается по *легочным венам* в левое предсердие. Из него артериальная кровь вновь поступает в левый желудочек.

Отверстия между желудочками и предсердиями снабжены *створчатыми клапанами*, препятствующими обратному току крови. В начале аорты и легочной артерии имеются карманообразные *полулунные клапаны*, выполняющие аналогичную функцию. Сокращение и расслабление (систола и диастола) предсердий и желудочков происходит в следующей

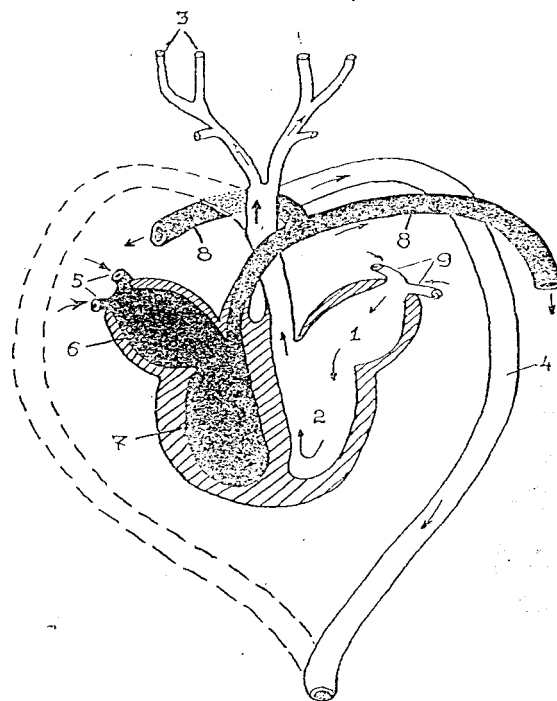


Рис. 122. Схема кровеносной системы млекопитающих (по Е.А. Веселову):

1 – левое предсердие; 2 – левый желудочек; 3 – наружные и внутренние сонные артерии; 4 – левая системная дуга спинной аорты; 5 – передние и задняя полые вены; 6 – правое предсердие; 7 – правый желудочек; 8 – легочные артерии; 9 – легочные вены

последовательности: вначале предсердия наполняются кровью и сокращаются, кровь выталкивается в желудочки, затем расслабляются предсердия и сокращаются желудочки — кровь проталкивается в аорту и легочные артерии. В последствии наступает общее расслабление предсердий и желудочков.

*Кровь* состоит из жидкой *плазмы* и *форменных элементов*. В плазме содержатся соли, питательные вещества, белки, ферменты и др. К форменным элементам относятся *эритроциты*, *лейкоциты*, *лимфоциты* и *моноциты*. Эритроциты являются переносчиками кислорода, благодаря пигменту гемоглобину, способному окисляться и восстанавливаться. Эритроциты имеют форму плоского двояковогнутого диска и не содержат ядер. Лейкоциты служат транспортерами питательных веществ, поглощают микроорганизмы и обезвреживают их токсины. Кровь образуется в красном костном мозге, селезенке, лимфоузлах и зубной железе. Часть плазмы крови, выходя через стенки капилляров, образует лимфу. Она по лимфатическим сосудам собирается в *грудной лимфатический проток* и поступает в сердце. Лимфатические сосуды подходят к *лимфоузлам*, где лимфа обогащается лимфоцитами, освобождается от микроорганизмов и токсинов. Обогащение лимфы лимфоцитами также происходит в одиночных лимфоузлах кишечника — *пейеровых бляшках*, и глотки — *миндалинах*.

Центральная нервная система млекопитающих состоит из *головного* и *спинного мозга*. В головном мозге хорошо развиты *большие полушария*, поверхность которых покрыта *бороздами* и *извилинами* (за исключением однопроходных). *Серое мозговое вещество* лежит не только на дне, но и на крыше мозга, формируя *вторичный мозговой свод*, или *неопаллиум*. Впереди больших полушарий лежат относительно крупные *обонятельные доли*. *Промежуточный мозг* расположен под полушариями переднего мозга. Основную часть промежуточного мозга занимают *зрительные бугры*. Надбугорная часть несет *эпифиз* — рудимент теменного органа рептилий, подбугорная часть — воронку, составляющую дно третьего желудочка, и *гипофиз*. Последний делится на переднюю, среднюю и заднюю части, вырабатывающие особые гормоны. За промежуточным мозгом следует *средний мозг* с т.н. четверохолмием, передние бугры которого связаны с восприятием световых, а задние — слуховых раздражений. Желудочек этого отдела мозга имеет вид узкого канала, именуемого *сильвиевым водопроводом*. *Мозжечок* состоит из *средней доли (червячка)* и *боковых долей (полушарий)*, которые связаны между собой лежащей под ними комиссурой из нервных волокон — *варолиевым мостом*. Основная функция мозжечка заключается в координации движений и мышечного тонуса (регуляции равновесия тела в пространстве). *Продолговатый мозг* содержит ряд жизненно важных нервных центров (дыхательный, сосудодвигательный и др.), а его желудочек образует ромбовидную ямку и переходит в канал спинного мозга.

*Спинной мозг* является продолжением продолговатого, располагается в позвоночном канале. В поясничной, реже грудной области позвоночника спинной мозг заканчивается, а пучок отходящих от него нервов вместе с

конечной нитью самого мозга образует «конский хвост». Серое вещество в спинном мозге находится внутри, а белое — по периферии. В плечевой и поясничной областях спинной мозг образует утолщения, размеры которых находятся в прямой зависимости от степени развития конечностей.

Периферическая нервная система млекопитающих представлена нервными волокнами, отходящими от головного и спинного мозга. Различают *черепно-мозговые* и *спинномозговые нервные волокна*. Черепно-мозговых нервов у млекопитающих 12 пар.

Органы чувств млекопитающих являются различные *анализаторы*. Наиболее просто устроен *кожный*, или *осязательный, анализатор*. Его рецепторами служат свободные нервные окончания в эпителии, осязательные клетки, оплетенные сетью нервных волокон и осязательные тельца, образованные группами осязательных клеток. Химические раздражения воспринимаются *вкусовыми почками*, которые располагаются на грибовидных, листовидных и нитевидных сосочках языка. *Равновесно-слуховой анализатор* достигает у млекопитающих наибольшего развития. Он состоит из *слуховых нервов, внутреннего, среднего уха и впервые появляющегося наружного уха* и нервного центра в височной области головного мозга. Внутреннее ухо включает *улитку* с подходящим к ней слуховым нервом. Улитка имеет два мешочка — круглый и овальный. С последним из них соединяются три *полукружных канала*, заполненных эндолимфой с мельчайшими известковыми тельцами. Функция полукружных каналов заключается в определении положения тела животного. Все вместе эти образования составляют *перепончатый лабиринт*, находящийся в костном лабиринте каменистой кости черепа. Только у млекопитающих в среднем ухе имеются три *слуховые косточки: стремечко, наковальня и молоточек*. Так возникает цепочка, передающая звуковые колебания от барабанной перепонки через среднее ухо к внутреннему. Среднее ухо сообщается с полостью глотки евстахиевыми трубами, а от наружного уха отделяется *барабанной перепонкой*. Для наружного уха характерно значительное развитие *наружного слухового прохода* и *ушной раковины*. Последняя обладает подвижностью, что значительно облегчает улавливание звуковых волн. Водные и подземные формы млекопитающих ушных раковин не имеют.

Летучие мыши и китообразные выработали механизм ориентации с помощью ультразвуковой эхолокации. Сущность ее заключается в улавливании отраженных от предметов звуков высокой частоты, издаваемых голосовым аппаратом этих животных. Это позволяет им не только обнаруживать предметы, но и определять расстояние до них.

*Обонятельный анализатор* млекопитающих состоит из воспринимающего аппарата, проводящих путей и коркового центра. В задней части носовой полости расположены *обонятельные раковины*, покрытые чувствительным эпителием. На поверхности его клеток находится множество микроскопических ресничек, увеличивающих площадь соприкосновения с пахучими веществами. От обонятельных клеток отходят нервные отростки — *обонятельные нити*, часть из которых заканчивается в обонятельных

луковицах, а часть — в обонятельной области головного мозга. Большинство млекопитающих обладает хорошо развитым обонянием (макросматики), слабо развито оно у обезьян, китообразных и человека (микросматики) и отсутствует у зубатых китов (аносматики).

*Зрительный анализатор* состоит из воспринимающего аппарата — *глаз*, проводящих путей — *зрительных нервов*, и *зрительного центра* в коре больших полушарий. Наружная часть глазного яблока представлена *белковой фиброзной оболочкой*, которая в передней части образует стекловидную *роговицу*, а в остальной части — непрозрачную *склеру*. Под ней располагается *сосудистая оболочка*, переходящая спереди в *ресничное тело* и *радужную оболочку*. Последняя в середине имеет отверстие — *зрачок*. Под сосудистой оболочкой лежит *пигментная оболочка* и *сетчатка*. За зрачком располагается *хрусталик*, прикрепляющийся *цинновыми связками* к ресничному телу. Впереди зрачка находится *передняя камера глаза*, заполненная водянистой жидкостью, сзади — *задняя камера*. Она заполнена прозрачным *стекловидным телом* гелеобразной консистенции. В месте отхождения *глазного нерва* расположено *слепое пятно*, а вблизи него — *желтое пятно* — место наиболее четкого видения объектов. Луч света, проходя через роговицу, жидкость передней камеры глаза, зрачок, хрусталик и стекловидное тело, попадает на сетчатку. На ней появляется уменьшенное перевернутое изображение. Наружный слой сетчатки состоит из *пигментных клеток*, содержащих пигмент *фусцин*. Под ним располагается слой *светочувствительных клеток* — *колбочек* и *палочек* (фоторецепторов). Через них нервные импульсы, возникающие при воздействии света, передаются ганглиозным клеткам. Аксоны последних образуют волокна зрительного нерва. Фоторецепторы сетчатки содержат светочувствительные вещества: палочки — *родопсин* (пигмент красного цвета), колбочки — *йодопсин* (пигмент фиолетового цвета). На свету родопсин разлагается на ретинин (альдегид витамина А) и белок опсин. В темноте происходит восстановление родопсина, для чего используется витамин А, содержащийся в пигментном слое сетчатки. Палочки в 1000 раз чувствительнее к свету, чем колбочки. При слабом освещении функционируют только палочки, при ярком свете — колбочки. В связи с этим у животных, ведущих дневной образ жизни, в сетчатке преобладают колбочки, а у ночных животных — палочки. Аккомодация зрения осуществляется у млекопитающих путем изменения кривизны хрусталика, расширения и сужения зрачка. Цветное зрение связано с функцией колбочек. Одни из них воспринимают красный свет, другие — зеленый, третьи — фиолетовый. Лучи разных частей спектра неравномерно возбуждают различные виды колбочек, дающих различные по силе нервные импульсы. При равномерном одновременном возбуждении всех видов колбочек возникает ощущение белого цвета. Цветовое зрение у млекопитающих изучено недостаточно. Методом условных рефлексов установлено, что лошади и крупный рогатый скот хорошо различают цвета, а в отношении собак и кошек общего мнения нет. Защитными образованиями глаз являются *веки*, выстланные изнутри слизистой оболочкой — *конъюнктивой*. *Третье веко* рудиментарное, располагается во внутреннем

углу глаза. Веки снабжены *ресницами*, которые предохраняют поверхность глаза от засорения. Увлажнение конъюнктивы, склеры и роговицы осуществляется секретом *слезных желез*, находящихся в наружных углах глаз. Избыток слезной жидкости стекает по *слезному каналу* в носовую полость.

*Двигательный анализатор* (мышечно-суставное чувство) дает представление о положении тела и его отдельных частей в пространстве. В мышцах, сухожилиях, связках, на поверхности суставов находятся *проприорецепторы*. От них нервные импульсы поступают в теменную область коры больших полушарий.

*Интерорецептивные анализаторы* посылают в центральную нервную систему сигналы о состоянии внутренних органов. Одни из них реагируют на изменение давления, другие — химического состава крови, лимфы, третьей — температуры. Все центры анализаторов связаны между собой в коре больших полушарий, поэтому возбуждение одного центра влияет на состояние остальных. В результате взаимодействия анализаторов осуществляются сложные аспекты поведения животных.

Железы внутренней секреции регулируют обменные процессы между внутренними органами, оказывают влияние на рост и развитие организма путем выделения своих инкретов в кровь или лимфу. К железам внутренней секреции млекопитающих относятся: *гипофиз, эпифиз, щитовидная железа, околощитовидные железы, надпочечники, поджелудочная железа, яичники и семенники, тимус*.

Гипофиз — орган округлой формы, массой 3-4 г, лежащий в ямке турецкого седла клиновидной кости. Эта железа вырабатывает *гормон роста*, регулирует функцию щитовидной железы, стимулирует работу надпочечников, сперматогенез у самцов и развитие яйцевых фолликулов у самок, стимулирует образование молока в молочной железе, способствует обратному всасыванию воды из первичной мочи в почечных канальцах, повышает артериальное давление, вызывает сокращение гладких мышц матки.

Эпифиз, или шишковидная железа, — небольшой орган конической формы, массой 1,5 г. Находится между полушариями переднего мозга и мозжечком. Влияет на репродуктивную функцию и выработку пигмента.

Щитовидная железа располагается вблизи гортани. Ее гормоны стимулируют клеточное дыхание, усиливают расщепление белков, жиров и углеводов, влияют на рост и развитие животных, угнетают функцию остеокластов.

Околощитовидные железы — парные образования округлой или овальной формы, находятся снаружи и внутри щитовидной железы. Вырабатывают *паратгормон*, регулирующий уровень кальция и фосфора в крови, стимулирует активность остеокластов, усиливает всасывание кальция из кишечника и канальцев почек.

Надпочечники — парные железы, лежащие краниомедиальнее почек. Вырабатывают *глюкокортикоиды, минералкортикоиды и половые гормоны*. Глюкокортикоиды участвуют в регуляции углеводного обмена,

минералкортикоиды регулируют минеральный и водный обмен, половые гормоны влияют на развитие половых признаков, но вырабатываются в небольшом объеме.

Поджелудочная железа выделяет *инсулин* и *глюкагон*. Под влиянием инсулина происходит окисление глюкозы в клетках, превращение ее в гликоген и жир. Глюкагон превращает гликоген в глюкозу, усиливает расщепление жира в жировой ткани.

Мужские половые железы (*семенники*) выделяют в кровь *андрогены*. Они стимулируют рост и развитие половых органов самцов, способствуют появлению вторичных половых признаков и определяют половое поведение самцов (влечение к самкам) в период размножения.

Женские половые железы (*яичники*) вырабатывают *эстрогены* и *прогестерон*. Эстрогены стимулируют рост половых органов и молочных желез, а у половозрелых самок вызывают циклические изменения в половых органах и течку, состояние половой охоты, обеспечивая спаривание с самцом. Прогестерон способствует закреплению оплодотворенной яйцеклетки в матке, беременности и развитию железистой ткани в молочных железах. Он тормозит появление охоты, делает мышцы нечувствительными к окситоцину.

Тимус (вилочковая железа) — основной орган иммунитета. Это дольчатый орган, лежащий в области трахеи. Тимус хорошо развит только у новорождённых, у взрослых животных он постепенно атрофируется. Из тимуса выделено пять биологически активных полипептидов. Наиболее изучены из них *тимозин*, *тимин* и *T-активин*. Эти вещества оказывают стимулирующее влияние на развитие и созревание лимфоцитов.

Выделительная система млекопитающих представлена парными *тазовыми почками*, *мочеточниками*, *мочевым пузырем* и *мочеиспускательным каналом*. Почки у большинства млекопитающих имеют гладкую поверхность бобовидной формы. У медведей, китообразных, ластоногих почки состоят из большого количества отдельных долек (множественные). В почке различают *наружную (корковую)* и *центральную (мозговую)* зоны. В корковой зоне находятся *почечные тельца (капсулы Боумена-Шумлянского)* с *сосудистыми клубочками* и *извитыми почечными канальцами*. Мозговая зона содержит *прямые собирательные канальцы*, соединяющиеся в пирамиду, которая открывается сосочком в воронкообразный резервуар — *почечную лоханку*. От нее берет начало мочеточник, впадающий в мочевой пузырь. У самок моча выводится через мочеиспускательный канал, идущий по вентральной поверхности влагалища и открывается особым отверстием — *дивертикулом*. У самцов мочеиспускательный канал соединяется с семяпроводами, образуя *мочеполовой канал*, открывающийся на конце копулятивного органа.

В половом отношении млекопитающие раздельнополы. Половая система самца представлена парными *семенниками* и их *придатками*, *семяпроводами*, *мочеполовым каналом*, *придаточными половыми железами* и *копулятивным органом (половым членом)*. Семенники лежат вне полости тела в особом кожаном мешке — *мошонке*, которая разделена на две камеры.

К каждому семеннику прилежит зернистое тело — придаток семенника, представляющий собой клубок сильно извитых *семявыносящих канальцев*. От придатка берет свое начало семяпровод (гомолог вольфова канала), который у корня полового члена впадает в мочеиспускательный канал. В нижней части семяпроводы образуют парные тела с ребристой поверхностью — *семенные пузырьки*, выделяющие жидкость для поступающих из семенников сперматозоидов. Придаточные половые железы представлены парными *пузырьковидными*, *бульбоуретральными* и непарной *предстательной железой*. Пузырьковидные железы залегают по бокам от шейки мочевого пузыря. Предстательная железа находится на дорсальной поверхности шейки мочевого пузыря. Бульбоуретральные железы расположены в начальной части мочеполового канала. Секреты придаточных половых желез и сперматозоиды образуют гелеобразное вещество — *сперму*, имеющую беловатый цвет и обладающую специфическим запахом. Половой член (*пенис*) состоит из *головки*, *тела*, *корня* и *двух ножек*. В основе головки лежит одно *венозное пещеристое (кавернозное) тело*, а в теле члена — два. Они продолжают в ножки пениса, которые закрепляются на седалищных буграх тазовых костей. Тело полового члена имеет *дорсальный желоб*, где проходят артерии, вены, нервы и *вентральный желоб* с мочеполовым каналом. У некоторых млекопитающих (собаки, кошки) в половом члене находится кость — *os penis*. Снаружи головку полового члена покрывает кожная складка — *препуций*, предохраняющая нежную кожу головки от повреждения.

Половая система самки состоит из *яичников*, *яйцеводов*, *матки*, *влагалища* и *наружных половых органов*.

Яичники — органы овальной формы, размером 2-5 см, массой 10-20 г. Они подвешены на собственной связке под 5-6 поясничными позвонками. В яичниках происходит образование и созревание яйцеклеток.

Яйцеводы — тонкие извитые трубчатые органы, с расширенной краниальной частью (*воронкой*), которая открывается в брюшную полость. Каудальные части яйцеводов без резких границ переходят в рога матки. В яйцеводах происходит окончательное созревание яйцеклеток.

Матка имеет *тело*, *два рога* и *шейку*. Рога матки изогнуты, сливаясь вместе, они формируют тело матки. В рогах матки находятся 80-120 выпячиваний ее стенки (*карункулов*), составляющих материнскую плаценту. Полость матки сообщается с влагалищем через канал шейки.

Влагалище расположено в тазовой полости под прямой кишкой. В верхней передней части влагалища (*преддверия*) находится *клитор* (аналог пениса самцов), состоящий из ножек, тела, головки и препуция.

Наружные половые органы представлены двумя кожными складками — *срамными губами*, между которыми имеется *срамная щель*.

Оплодотворение яйцеклетки происходит в верхней трети яйцевода. Образовавшаяся зигота начинает дробиться, формируя дочерние клетки — *бластомеры*. В фазе морулы бластомеры дифференцируются на два слоя: наружный — *трофобласт (питающий зародышевый листок)* и *внутренний* — *эмбриобласт (собственно зародышевый листок)*. В дальнейшем основная



масса клеток эмбриобласта образует *зародышевую пластинку*, а оставшиеся клетки образуют стенку желточного мешка. Сокращениями стенок яйцеводов и движением ресничек его эпителия яйцо продвигается в матку. При попадании в нее, зародыш освобождается от яйцевой оболочки и ее функцию берет на себя трофобласт. Его клетки оказывают биохимическое воздействие на стенку матки, вызывая в месте соприкосновения ответные реакции с ее стороны, что обуславливает возможность прикрепления зародыша, т.е. его имплантацию. Вступив в тесный контакт с материнским организмом, зародыш начинает быстро расти, происходит формирование *плодных оболочек*. Ближайшая к зародышу оболочка — *амнион*, возникает в результате углубления зародышевой пластинки в толщу плодного пузыря и смыкания над ней складки наружного зародышевого листка. Нижняя часть складки образует амнион, а верхняя — наружную оболочку — *прохорион*, на всей поверхности которого возникают особые выросты — *ворсинки*. Выпячивание задней части первичной кишки дает начало третьей зародышевой оболочке — *аллантоису*. Разрастаясь, он внедряется в пространство между амнионом и прохорионом, а его кровеносные капилляры вырастают в ворсинки прохориона, превращая последний в *хорион* — сосудистую оболочку. У высших (плацентарных) млекопитающих развивается специальный временный орган связи плода с материнским организмом — *плацента*, или детское место, послед. Закладывается этот орган путем внедрения ворсин хориона в стенку матки, чем обеспечивается тесная связь между кровеносными системами матери и зародыша. Через плаценту происходит поступление из крови матери питательных веществ и кислорода к зародышу, удаление углекислого газа и продуктов метаболизма. Сама плацента выделяет секреты, действующие как на зародыш, так и на организм матери. После родов в стенке матки на месте имплантации эмбрионов остаются т.н. плацентарные пятна.

У млекопитающих отличие самцов от самок обусловлено не только первичными половыми признаками, но и целым рядом *вторичных половых признаков*. Самцы обычно несколько крупнее самок, обладают более крепким телосложением, волосяной покров у них грубее. Большинство вторичных половых признаков развивается под влиянием половых гормонов, что доказывается сглаживанием различий между особями разных полов, наступающими вслед за кастрацией или нарушением деятельности половых желез. Все млекопитающие, за исключением однопроходных (утконосы, ехидны, проехидны), являются живородящими животными. Класс Млекопитающие включает два подкласса: подкласс Первозвери (Prototheria) и подкласс Настоящие звери (Theria).

### **Подкласс Первозвери (Prototheria)**

**Отряд Однопроходные (Monotremata)**, или яйцекладущие, — наиболее примитивные среди современных млекопитающих (рис. 123).

Присутствием коракоидной кости однопроходные отличаются от сумчатых и других млекопитающих, у которых эта косточка стала простым

выростом лопатки. Вместе с тем волосяной покров и млечные железы — это признаки, характерные именно для млекопитающих. Однако млечные железы яйцекладущих примитивны и аналогичны по строению потовым железам, в то время как млечные железы сумчатых и высших млекопитающих похожи на сальные железы.

Откладка яиц больше сближает однопроходных с пресмыкающимися, чем с птицами. Желток в яйце у них гораздо менее развит, чем у птиц. Ороговевшая скорлупа яиц состоит из кератина и также напоминает скорлупу яиц рептилий. Птиц напоминают такие черты строения, как некоторая редукция правого яичника, наличие в пищеварительном тракте карманов, похожих на зоб птицы, отсутствие внешнего уха.

Кишечник, половые протоки и мочевой пузырь яйцекладущих открываются в клоаку (отсюда название отряда — однопроходные).

У взрослых яйцекладущих зубы отсутствуют. В 1888 г. были обнаружены молочные зубы у детеныша утконоса, которые у взрослого животного исчезают. По температуре тела однопроходные занимают промежуточное положение между пойкилотермными (рыбами, земноводными, пресмыкающимися) и настоящими теплокровными (млекопитающими и птицами). Температура тела у ехидны колеблется около 30 °С, у утконоса — около 25 °С. Это средние цифры: они меняются в зависимости от температуры внешней среды. Так, температура тела ехидны при изменении температуры среды с 5 до 30 °С повышается на 4—6 градусов.

В настоящее время отряд однопроходных включает пять видов, относящихся к двум семействам. Все они распространены только в Австралии, на Новой Гвинее и Тасмании.

К семейству **Ехидновые (Tachyglossidae)** отряда однопроходных относятся ехидны, покрытые иглами, как дикобразы, но по типу питания напоминающие муравьедов. В настоящее время различают 2 рода ехидн: *ехидны* (род *Tachyglossus*), живущие в основном в Австралии, и *проехидны* (род *Zaglossus*) из Новой Гвинеи.

Ехидна — наземное животное. Она живет в сухом буше (зарослях кустарников), предпочитая каменистые участки. Нор она не роет. Главная ее защита — иглы. Потрясенная, ехидна сворачивается в шар, как еж. С помощью когтей она может частично зарываться в рыхлую землю; зарывая переднюю часть тела, она подставляет врагу лишь направленные назад иглы. Ночью ехидна отправляется на поиски насекомых. В холодное время она остается в своем логове, впадая в непродолжительную спячку, как наши ежи. Запасы подкожного жира позволяют ей в случае необходимости голодать месяц и больше.

Найдя насекомое, ехидна выбрасывает свой тонкий, длинный и липкий язык, к которому прилипает добыча.

Зубы у ехидны отсутствуют во всех стадиях ее развития, но на задней части ее языка находятся роговые зубчики, которые трутся о гребенчатое нёбо и перетирают пойманных насекомых. С помощью языка ехидна заглатывает не только насекомых, но и землю, и камешки, которые, попадая

в желудок, довершают измельчение пищи.

Ехидна насиживает яйца и кормит детенышей молоком. Единственное яйцо помещается в примитивной сумке, которая образуется к сезону размножения. Как яйцо попадает в сумку - точно до сих пор неизвестно. Яйцо «высиживается» в этой сумке, где из него вылупляется детеныш. Чтобы выбраться из яйца, детеныш разбивает скорлупу с помощью роговой шишечки на носу. Затем он засовывает голову в покрытый волосками мешочек, куда открываются млечные железы, и слизывает молочные выделения с волосков этого мешочка. Детеныш находится в сумке довольно долго, пока у него не начнут развиваться иглы. Тогда мать оставляет его в каком-нибудь убежище, но еще некоторое время она навещает его и кормит молоком.

*Проехидны* (род *Zaglossus*) встречаются во внутренних частях Новой Гвинеи и на острове Салавати, у его крайней северо-западной оконечности. От австралийских ехидн они отличаются более длинной и изогнутой мордой «клювом» и высокими трехпалыми конечностями, а также небольшими наружными ушами.

Единственный представитель семейства **Утконосые** (**Ornithorhynchidae**) — *утконос* (*Ornithorhynchus anatinus*) — был открыт в самом конце XVIII в.

Утконос — зверек с коричневым мехом, длиной до 65 см, включая длину уплощенного хвоста, похожего на хвост бобра. Голова заканчивается знаменитым «утиным клювом», который на самом деле представляет собой просто морду в форме расширенного клюва, покрытую особым родом кожей, богатой нервами. Этот «клюв» утконоса - осязательный орган, служащий также для добывания пищи.

Голова утконоса круглая и гладкая, внешнего уха нет. Передние лапы сильно перепончатые, но перепонка, служащая животному при плавании, складывается, когда утконос ходит по суше или если ему нужны когти для рытья норы. Перепонки на задних лапах развиты гораздо слабее. Основную роль при рытье и плавании играют передние лапы, задние конечности имеют большое значение при передвижении на суше.

В воде утконос проводит обычно около двух часов в сутки. Основную часть времени он проводит в своей норе, на суше.

Утконос питается мелкими водными животными. Нырять и роюсь в иле, он руководствуется в основном осязанием; уши и глаза у него защищены мехом. На суше утконос, кроме осязания, руководствуется зрением и слухом.

Каждый год утконос впадает в кратковременную зимнюю спячку, после которой у него наступает период размножения. Самцы и самки встречаются в воде. Когда самке приходит время нести яйца, она вырывает специальную нору.

Яйца утконоса небольшие (меньше 2 см в диаметре), округлые, с грязно-белой скорлупой, состоящей из мягкого, эластичного роговидного вещества. Обычно в гнезде бывает 2 яйца, иногда 1, 3 и даже 4.

Продолжительность насиживания может меняться от 7 до 10 суток, при условии, что мать находится в гнезде. Во время насиживания самка

лежит особым образом, изогнувшись, и держит яйца у себя на теле.

Млечные железы утконоса без соска и открываются наружу простыми расширенными порами. Из них молоко стекает по шерсти матери, и его слизывают детеныши. Детеныши слепы в течение 11 недель, затем у них открываются глаза, но они продолжают оставаться в норе еще целых 6 недель. Пока детеныши питаются только молоком, они имеют зубы; по мере роста животного молочные зубы исчезают и сменяются простыми роговыми пластинками.

### **Подкласс Настоящие звери (Theria) Инфракласс Сумчатые (Marsupialia)**

Представители Сумчатых, за исключением американских опоссумов, распространены на материке Австралии, на Новой Гвинее и близлежащих островах (рис. 123). К этому отряду относятся 21 семейство (американские опоссумы, хищные сумчатые, сумчатые волки, сумчатые муравьеды, сумчатые кроты, лазающие сумчатые, сумчатые летяги, кенгуровые, коаловые и др.).

Среди сумчатых есть насекомоядные, хищные и растительноядные формы. Сильно различаются они и по размерам. Длина их тела, включая длину хвоста, может колебаться от 10 см (сумчатая мышь Кимберли) до 3 м (большой серый кенгуру).

Сумчатые — более сложно организованные животные, чем однопроходные. Температура тела у них 34—36 °С. Все сумчатые рожают живых детенышей и выкармливают их молоком. Однако по сравнению с высшими млекопитающими у них много древних, примитивных черт строения, которые резко отличают их от остальных зверей.

Первая характерная черта сумчатых — наличие так называемых сумчатых костей (особых косточек таза, которые развиты и у самок, и у самцов). Сумка для вынашивания детенышей есть у большинства сумчатых, однако не у всех она развита в одинаковой степени; есть виды, у которых сумка отсутствует. У большинства примитивных насекомоядных сумчатых нет «законченной» сумки — кармана, а есть лишь небольшая складка, ограничивающая млечное поле.

Вторая характерная особенность сумчатых — это особое строение нижней челюсти, нижние (задние) концы которой загнуты внутрь. Коракоидная кость у сумчатых слита с лопаткой, как у высших млекопитающих, — это отличает их от однопроходных.

Строение зубной системы — важный классификационный признак отряда сумчатых. По этому признаку весь отряд делится на 2 подотряда: многорезцовых и двурезцовых.

Характерно строение млечных желез: они имеют соски, к которым прикрепляются только что родившиеся детеныши. Протоки млечных желез открываются у края сосков, как у обезьян и у человека, а не во внутренний резервуар, как у большей части млекопитающих.

Однако основное отличие сумчатых от всех остальных млекопитающих

— это особенности их размножения. Детеныши в сумке матери малы и недоразвиты, однако они могут сами передвигаться по телу матери, залезать в сумку и прикрепляться к соску.

Зародыш у сумчатых начинает развиваться в матке. Однако со стенками матки он почти не связан и питается почти исключительно содержимым окружающего его желточного мешка, которого хватает ненадолго. Задолго до того, как зародыш полностью сформируется, ему уже нечем питаться, и его «преждевременное» рождение становится необходимостью. Новорожденный очень мал. Его размеры не превышают 25 мм у рыжего исполинского кенгуру — самого крупного представителя отряда.

Чтобы прикрепиться к соску, новорожденный должен попасть в сумку матери, где его ожидают защита, тепло и пища. Новорожденный, слепой и недоразвитый, очень скоро выбирает нужное направление и начинает ползти прямо к сумке. Он движется с помощью передних лапок с коготками, извиваясь, как червяк, и вертя головой по сторонам. Пространство, по которому он ползет, покрыто шерстью; это, с одной стороны, мешает ему, но, с другой, помогает: он крепко цепляется за шерсть, и стряхнуть его очень трудно. Иногда детеныш ошибается в направлении: доползет до бедра или груди матери и поворачивает назад, ищет до тех пор, пока не найдет сумку, ищет непрерывно и неутомимо. Найдя сумку, он тут же влезает внутрь, находит сосок и прикрепляется к нему. Прикрепившись к соску, детеныш теряет всю свою энергию, он снова на долгий срок становится инертным, беспомощным зародышем. Детеныш пассивно получает молоко, количество которого регулирует мать с помощью сокращений мускулатуры млечного поля.

Оберегаемый и снабжаемый пищей детеныш быстро растет. Первое время, когда он хочет вылезти наружу, его не пускает мать, которая может регулировать размер выходного отверстия сумки. Разные виды сумчатых проводят в сумке различный срок - от нескольких недель до нескольких месяцев.

### **Инфракласс Плацентарные, или Высшие звери (Eutheria)**

Данный инфракласс объединяет большинство видов млекопитающих, разделенных на несколько отрядов (рис. 123 и 124).

Для большинства видов **отряда Землеройкообразные (Soricomorpha)** характерны небольшие размеры, удлинённая конусовидная голова с вытянутым в подвижный хоботок носом. У многих представителей семейства 44 зуба. Среди них заднекоренные зубы многобугорчатые, островершинные бугорки на них соединены режущими гребнями (комиссурами).

Тело большинства зверьков покрыто густым бархатистым мехом, у многих — жесткими щетиновидными волосами или короткими иглами. Для многих характерны специфические (пахучие, мускусные) железы.

В зубной системе от 26 до 44 зубов. Резцы передней (внутренней) пары у многих крупнее остальных резцов и сложнее устроены. На жевательной поверхности заднекоренных зубов между островершинными буграми

проходят режущие гребни, образующие узор, похожий на букву W или V.

Из органов чувств наиболее развиты органы обоняния и осязания. Органы зрения почти у всех сформированы слабо, а у некоторых глаза вообще скрыты под кожей. В связи со слабым развитием головного мозга условные рефлексы у землеройкообразных вырабатываются медленно и быстро утрачиваются (затухают).

Отряд землеройкообразные включает такие семейства, как щелезубые, кротовые, землеройковые.

**Отряд Ежеобразные, или Ежи, гимнуры (Erinaceomorpha)** - включает семейство Ежовые - Erinaceidae. Включают 23 вида, относящихся к 7 родам, объединяемым в 2 подсемейства: настоящие ежи и крысиные ежи (гимнуры).

Представители **отряда Рукокрылых (Chiroptera)** — мелкие и средних размеров зверьки, способные к настоящему длительному маневренному полету. Передние конечности их видоизменены в крылья: плечи, предплечья, пястные кости и фаланги всех пальцев, кроме первого, сильно удлинены. Между плечом, предплечьем, пальцами, боками тела и задними конечностями натянута тонкая эластичная летательная перепонка. Она и образует несущую поверхность крыла. Задние конечности вывернуты так, что колени обращены кверху (дорсально). Ушные раковины обычно большие, у некоторых видов очень большие, у многих с хорошо развитым кожным выступом — козелком. Хвост у большинства видов длинный, полностью или частично заключенный в межбедренную перепонку. Свободный край этой перепонки поддерживается парной хрящевой, или костной, шпорой, отходящей от пятки.

Молочные зубы есть у детенышей уже в первые часы жизни. Они отличаются от постоянных не только по размерам, но и по форме. Постоянные зубы всех категорий. Всего зубов от 38 до 20.

Седьмой шейный и первый грудной позвонки обычно срастаются. На груди есть в разной степени развитый киль. В плечевом поясе сильно развиты ключица и лопатка. Все конечности пятипалые. На передней конечности только первый (большой) палец имеет ногтевую фалангу и всегда хорошо развитый острый изогнутый коготь.

Мускулатура наиболее мощная в области плечевого пояса, она обеспечивает движение крыльев.

У большинства видов глаза маленькие, и они плохо видят независимо от времени суток. Осязание развито хорошо. Но особенно высокого уровня развития достиг слух.

Человек воспринимает колебания, частоты которых лежат в интервале примерно от 20 до 16—20 тыс. Гц. Кожаны, воспринимая звуки такого же интервала, воспринимают и ультразвуки, частота которых достигает 120—150 тыс. Гц. Они воспринимают не только ультразвуковой сигнал, исходящий от другого источника, но и отражение (эхо) собственного сигнала. Это первое и главное условие явления эхолокации. Отражение «своего» сигнала они отличают от смеси множества других звуковых и ультразвуковых волн.

По скорости возвращения сигнала (эхо) зверьки определяют расстояние до предмета (не только до стены пещеры или ствола дерева, но и до таких мелких существ, как летящая муха дрозофила). По отражению ультразвукового импульса зверек точно определяет форму и размеры предмета. В этом смысле он своим воспринимающим (слуховым) аппаратом «видит» предметы с не меньшей точностью, чем мы их воспринимаем своими органами зрения.

Слуховым анализатором рукокрылые пользуются и при кормежке — при поисках и добывании летающих в воздухе насекомых. Они слышат шум от крыльев летящего насекомого и, возможно, издаваемые им ультразвуки на расстоянии до 4 м. Приблизившись к насекомому на расстояние в среднем около 2,3 м, зверек учащает излучение сигналов.

Температура тела тропических рукокрылых изменяется, но в относительно узком диапазоне. А у животных, расселившихся в страны с умеренным и холодным климатом, она стала непостоянной, изменяющейся в зависимости от температурных условий среды и состояния зверька.

Зимняя спячка наступает и нормально проходит в убежищах, где температура держится в пределах от 0 до 8—10 °С. Различные виды проводят спячку по-разному. В плотные кучи они обычно не сбиваются, подвешиваясь на потолке убежища поодиночке, на некотором расстоянии друг от друга.

Зверек в состоянии глубокой спячки неподвижный, холодный. Его дыхание замедляется до 5—6 вдохов и выдохов в минуту. У активного зверька в минуту происходит до 420 сокращений сердца, а в состоянии спячки лишь 6—7 сокращений.

Для большинства видов рукокрылых характерно образование колоний. В одной колонии может быть от 2—3 особей до нескольких миллионов зверьков, обитающих в одном убежище.

Биология размножения рукокрылых имеет свои особенности. У некоторых крыланов матка двойная, как у сумчатых, а у большинства кожановых — двурогая, как у насекомоядных и грызунов. Но у иных рукокрылых, например у американских листоносов, матка простая, как у приматов. Две молочные железы у всех животных этого отряда, как у приматов, располагаются на груди; сосков обычно одна пара (грудная). У кожанов очень немногих видов есть по 2 пары сосков, расположенных попарно на паре молочных желез. Половые органы самцов такие же, как у высших приматов. По строению половой системы сходство рукокрылых с приматами больше, чем с любыми другими отрядами высших зверей.

Практическое значение мелких рукокрылых преимущественно положительное. К вредным относят только вампировых Южной Америки, питающихся кровью позвоночных животных, а иногда и человека. Главный вред, причиняемый ими, связывают не столько с потерей крови, сколько с передачей вампировыми вируса бешенства и болезнетворных трипаносом.

Около 1200 видов рукокрылых группируются в 2 подотряда: *крыланов* (Megachiroptera) с одним семейством — *крылановых* (Pteropidae) и *летучих мышей* (Microchiroptera) с 16 семействами.

Сравнительно недавно отряд **Зайцеобразные (Lagomorpha)** кроме

общеизвестных зайцев включали в отряд грызунов в качестве подотряда.

От грызунов зайцеобразные принципиально отличаются тем, что в верхней челюсти у них не одна, а две пары резцов. Вторая пара резцов развита слабее и располагается позади основной пары; вершины их далеко не доходят до вершин основных (передних) резцов. Кроме того, костное нёбо у зайцеобразных устроено очень своеобразно. Оно имеет вид узкого поперечного мостика между левым и правым рядом коренных зубов. Есть существенные отличия в организации желудка. У зайцеобразных он состоит (физиологически, но не морфологически) из двух отделов, в одном из которых происходит бактериальное брожение пищи, в другом, ближнем к выходу кишки, пища переваривается пепсином.

Основное сходство зайцеобразных и грызунов состоит в том, что у них отсутствуют клыки, а резцы отделены от коренных зубов широким, лишенным зубов пространством — диастемой.

Зубы у зайцеобразных лишены закрытых корней и постоянно растут, что связано с быстрым снашиванием их коронок.

К описываемому отряду принадлежат звери сравнительно однообразной внешности, хотя размеры тела сильно варьируют — от 12 до 70 см, редко более. У большинства зайцеобразных крупные трубкообразные уши, задние конечности более длинные, чем передние. Передние конечности пятипалые, задние — четырехпалые. Когти хорошо развиты, но сравнительно слабо изогнуты даже у видов, способных лазать по деревьям. Хвост короткий, у некоторых снаружи он даже незаметен. На нижней стороне кистей и ступней имеются густые щетки волос.

Волосной покров весьма разнообразен — от высокого пушистого и мягкого до жесткого и щетинистого. Окраска подавляющего большинства видов неяркая. Для многих видов обычна в той или иной мере выраженная сезонная смена окраски. Характерный пример дает заяц-беляк: бурый летом и снежно-белый зимой. В меньшей мере сезонные изменения окраски свойственны зайцу-русаку.

Потовых желез в коже туловища нет, они имеются на подошвах лап, особенно между пальцами. В силу этого следы зверьков, прошедших даже по сухой земле, сильно пахнут.

Среди зайцеобразных есть виды, роющие норы, лазающие по деревьям и не устраивающие постоянных убежищ. Большинство зайцеобразных бегают быстро, прыжками, отталкиваясь задними ногами.

Корма разнообразны, но почти исключительно растительные. В этой связи кишечный тракт длинный, с хорошо развитой слепой кишкой, выполняющей роль бродильного чана.

Приносят обычно по несколько пометов в год. Половая зрелость наступает рано, на следующее после рождения лето.

Всего современных видов около 60, объединенных в 2 семейства: *зайцевые* (Leporidae) и *пищуховые* (Ochotonidae).

**Отряд Грызуны (Rodentia).** Размеры грызунов очень разнообразны: длина составляет от 5 до 130 см. Внешний вид в зависимости от образа



жизни различен: уши могут отсутствовать, быть маленькими, средних размеров или длинными, достигающими почти половины длины туловища. Конечности стопоходящие или полустопоходящие. На передних конечностях обычно 5 пальцев, иногда - 4, на задних - от 3 до 5. Пальцы вооружены когтями разных размеров и формы. Хвост снаружи может быть настолько коротким, что даже незаметен, может быть коротким, длинным или очень длинным, раза в полтора превышающим длину тела (например, у тушканчиков). Волосяной покров очень изменчив: от густого и мягкого до грубого, изреженного или даже иглистого.

В зубной системе клыки отсутствуют. Характерно большое пространство (диастема) между резцами и коренными зубами. Резцов всего по одному с каждой стороны верхней и нижней челюстей. Резцы не имеют корней и растут в течение всей жизни животного. Эмаль покрывает только переднюю поверхность резцов, а сзади — более мягкий дентин. В связи с этим происходит самозатачивание резцов. Число зубов - от 12 до 22. Жевательная поверхность коренных зубов разнообразна — от бугорчатой до гребенчатой. Ее характер учитывается в систематике грызунов.

Распространены грызуны по всему земному шару (кроме Антарктиды и некоторых арктических и океанических островов). Расселились эти животные всюду, куда проник человек. Живут в самых разнообразных зонах, высотных поясах и ландшафтах. Большинство - наземные, некоторые - подземные, полуводные, древесные. Некоторые имеют складки кожи по бокам и способны к планирующему полету. Большинство активны круглый год, некоторые впадают в спячку. Среди грызунов есть виды ночные, дневные и активные в любое время суток.

Питаются представители отряда грызунов преимущественно растительными кормами, иногда также мелкими животными. Есть виды насекомоядные или хищные.

Для большинства представителей отряда грызунов характерна высокая плодовитость: несколько пометов (6—8) в год с большим количеством (8 — 15) детенышей в каждом. Многим свойственно раннее (на втором-третьем месяце жизни) половое созревание.

Практическое значение грызунов велико и разнообразно. Некоторые (белка, ондатра, тарбаган) имеют большое промысловое значение. Многие виды служат объектами питания хищных пушных зверей. Есть массовые вредители сельского, лесного хозяйства, пищевых запасов. Велико эпидемиологическое значение ряда грызунов.

Отряд грызунов самый большой в классе млекопитающих. К этому отряду относят около 1600 современных видов, что составляет около 40% видов млекопитающих всей мировой фауны.

В отряде грызунов различают до 35 семейств (дикобразовые, беличьи, бобровые, тушканчиковые, мышинные, хомяковые и др.).



*Рис. 123.* Представители разных отрядов млекопитающих (по С.П. Наумову): 1 – утконос; 2 – плечевой пояс утконоса спереди; 3 – ехидна; 4 – яйцо ехидны; 5 – рыжий кенгуру; 6 – сумчатый волк; 7 – сумчатый крот; 8 – сумчатая белка; 9 – таз сумчатого с сумчатыми костями; 10 – еж; 11 – крот; 12 – череп крота со сплошным рядом зубов; 13 – землеройка; 14 – крылан; 15 – летучая мышь; 16 – заяц беляк; 17 – заяц русак; 18 – белка; 19 – суслик; 20 – бобр; 21 – дикобраз; 22 – мышь; 23 – череп грызуна; 24 – волк; 25 – лисица; 26 – песец; 27 – енотовидная собака; 28 – череп собаки; 29 – бурый медведь; 30 – африканская виверра; 31 – хорек; 32 – ласка в зимнем меху; 33 – соболь; 34 – леопард; 35 – череп кошки; 36 – рысь



Рис. 124. Представители разных отрядов млекопитающих (по С.П. Наумову):  
 1 – гренландский тюлень; 2 – дельфин; 3 – африканский слон; 4 – кабан; 5 – джейран; 6 – архар; 7 – индийский буйвол; 8 – як; 9 – антилопа канна; 10 – марал; 11 – северный олень; 12 – нога парнокопытного; 13 – чепрачный тапир; 14 – нога тапира; 15 – индийский носорог; 16 – лошадь Пржевальского; 17 – кошачий лемур; 18 – руконожка; 19 – долгопят; 20 – лапа лемура; 21 – череп лемура; 22 – игрунка; 23 – ревун; 24 – мандрил; 25 – мартышка; 26 – череп гориллы; 27 – гиббон; 28 – орангутан; 29 – шимпанзе; 30 – горилла

Звери, входящие в **отряд Хищных (Carnivora)**, характеризуются необычайным разнообразием внешнего облика, величины, биологических особенностей, приспособлений к среде обитания, способов передвижения и т. д. Достаточно сказать, что к отряду хищных принадлежат и миниатюрная ласка, и могучий тигр, и огромный белый медведь. Большинство хищных зверей ведет наземный образ жизни, но отдельные виды, вроде норки и выдра, стали обитателями пресных водоемов, а калан - морским животным. Вопреки своему названию некоторые хищники предпочитают питаться не мясом, а насекомыми, водными беспозвоночными и даже растительной пищей. Соответственно этому они сильно различаются по своей биологии, давая широкий спектр приспособительных типов. Тем не менее всех этих, казалось бы, столь непохожих друг на друга зверей мы относим к одному отряду. Причина тому - сходство морфологических особенностей (главным образом в строении черепа и зубной системы) и историческое родство.

Длина тела хищных колеблется от 14 см до 3 м, масса - от 100 г до 1000 кг. Форма тела — от вытянутой, гибкой до массивной, иногда неуклюжей. У одних зверей высокие, стройные конечности, у многих других — короткие, неуклюжие. На каждой лапе насчитывается не менее 4 пальцев, а у медведей и собак - по 5. Они вооружены когтями, особенно острыми у кошачьих, у которых (за исключением гепарда) могут втягиваться. Напротив, у отдельных видов выдр и у калана когти превратились в подобие ногтей. У большинства хищников имеется длинный, нередко пушистый хвост, и лишь у медведей, большой панды и ряда других он мал и скрыт в меху. Представители двух семейств, енотовых и виверровых, обладают хватательным хвостом. Наружные ушные раковины у большинства видов хорошо развиты, заострены, у фенека и большеухой лисицы - необычайно велики, тогда как у песца, горноста, ласки и других едва выдаются из окружающего меха, а у калана недоразвиты.

У всех хищных зверей хорошо развит волосяной покров, варьирующий по густоте, длине, пышности, а также окраске.

В соответствии с характером питания череп у большинства видов обладает сильно развитыми гребнями, широко расставленными скуловыми дугами, а иногда также крупными отростками в затылочной части, служащими для прикрепления мощной мускулатуры. Количество зубов колеблется от 28 до 48. Среди них обращают внимание хорошо развитые, более или менее изогнутые, заостренные клыки. Последний верхний предкоренной и первый нижний коренной у большинства представителей видов превратились в особые хищнические зубы, отличающиеся значительной величиной и острыми режущими бугорками.

Высокий уровень нервной деятельности, свойственный хищникам, обеспечивается большим совершенством головного мозга. Он обладает хорошо развитыми полушариями с тремя бороздками, многочисленными извилинами, крупными обонятельными долями. Из особенностей строения внутренних органов отметим простой, изобилующий железами желудок. Длина кишечника у плотоядных видов хищников сравнительно невелика. Матка двурогая. Семенники находятся вне брюшной полости, в специальной

мошонке. У всех хищных, за исключением гиен, имеется кость полового члена. Целый ряд видов обладает хорошо развитыми анальными железами, которые выделяют резко пахнущее содержимое, служащее для маркировки территории, а иногда (у скунса) и для защиты от врагов.

подавляющее большинство хищных зверей ведет наземный образ жизни, населяя прежде всего леса, в меньшей мере — открытые пространства и горы.

Убежищами хищным зверям служат самостоятельно вырытые, иногда очень глубокие норы, чужие жилища, а также расщелины скал, пещеры, ниши среди корней деревьев, дупла, груды камней и бурелома, на севере зимой заваленные снегом. Нередко один хищник имеет по несколько убежищ, иные обходятся открытыми логовами и простыми лежками на земле и в снегу.

Большинству видов свойствен одиночный или одиночно-семейный образ жизни и соответствующий способ использования территории. Границы своих участков звери метят мочой (так называемые мочевые точки), выделениями желез, экскрементами, задирами коры на деревьях и т. д.

Некоторые звери ведут преимущественно групповую жизнь. Основу их стаи составляет семья из родителей и сеголетков, к которым может присоединиться потомство предыдущих лет. Таковы стаи волков, прайды львов.

Для хищных наиболее характерно питание мясом пойманных ими животных. Однако многие поедают падаль, остатки чужой добычи, насекомых и других беспозвоночных, растительные корма.

Среди хищных преобладает моногамия, причем у некоторых видов пары сохраняются в течение всей жизни, до гибели одного из партнеров. Время спаривания в высоких и умеренных широтах обычно приходится на определенный сезон. Гон нередко сопровождается драками самцов.

Хищные встречаются по всему земному шару, не считая Антарктиды и мелких океанических островов.

В отряд хищных входят такие семейства, как волчьи, медвежьи, енотовые, куньи, кошачьи, ластоногие и др.

Представители **отряда Китообразных (Cetacea)** - группа водных млекопитающих, внешне похожих на рыб, но отличающихся от них теплокровностью, легочным дыханием, внутриутробным развитием, выкормом детенышей молоком и многими другими чертами.

В водной среде за долгую эволюцию менялось строение и образ жизни китообразных. На теле исчезло все, что мешает скольжению: шерстный покров, задние ноги, ушные раковины. Большая упругость и эластичность голой неороговевающей кожи способствовала быстрому плаванию.

Кожа китообразных способна самонастраиваться и задерживать образование вихрей вокруг тела китообразных при их стремительном движении. Передние конечности этих пловцов превратились в грудные уплощенные жесткие плавники — рули высоты, поворотов и торможения. Сжатый с боков мускулистый хвостовой стебель китообразных очень гибкий, подвижный, заканчивается широкими горизонтальными лопастями. У большинства видов развился спинной плавник, придающий устойчивость

телу в воде. Грудные, спинной и особенно хвостовой плавники китообразных имеют переменную упругость, которая меняется в зависимости от скорости плавания и регулируется специфическими комплексными кровеносными сосудами.

Все плавники выполняют также роль терморегуляторов, через которые в первую очередь отдается избыток тепла при перегреве тела. Потовых и сальных желез нет. Толстый подкожный слой жира защищает тело от охлаждения и используется как энергетический запас во время сезонных голодовок китообразных, поэтому толщина его сильно колеблется по сезонам года.

Под слоем жира в задней половине или трети тела расположены две млечные железы, каждая с соском. Соски у китообразных помещаются в двух продольных кожных карманах по бокам мочеполовой щели и только у кормящих самок выступают наружу.

Скелет китов губчатый, пропитанный жиром. Утрата задних конечностей, крестцового отдела позвоночника и таза увеличивает свободу движения хвостового стебля и позволяет рожать очень крупных и развитых детенышей. Ключица исчезает, лопатка веерообразной формы.

Легкие упруги и эластичны, приспособлены к быстрому сжатию и расширению, что обеспечивает очень короткий дыхательный акт и позволяет обновлять воздух за одно дыхание на 80—90% (у человека только на 15%). Китообразные могут долго (кашалоты и бутылконосы - до 1,5 ч) находиться под водой с одним и тем же запасом воздуха: большая емкость легких и богатое содержание мышечного гемоглобина позволяют им уносить с поверхности повышенное количество кислорода, который расходуется очень экономно. Добычу китообразные заглатывают обычно только живую, целиком, без пережевывания; зубатые киты — «хваталыщики» хватают ее поодиночке, удерживая зубами, или движением языка всасывают лишь по нескольку рыб в один прием. Усатые киты — «фильтровальщики», добывают пищу сразу большими партиями и процеживают ее через китовый ус. Китообразные очень прожорливы. Желудок их многокамерный.

Большинство китообразных размножается через два года. Беременность разных видов продолжается от 10 до 16 месяцев. Роды китообразных происходят под водой. Малыш кормится очень жирным молоком (до 54%).

Половое созревание длится 3—6 лет. Живут киты до 50 лет, мелкие — до 30.

Распространение большинства видов китообразных очень широкое, чему способствует отсутствие резко выраженных преград в океане.

Китообразные издают звуковые сигналы в тех же частотах, какие они воспринимают (от нескольких десятков герц до 200 кГц). Звуки дельфины производят тремя парами воздушных мешков, связанных с носовым каналом, а усатые киты — мощным горловым мешком, соединенным с гортанью.

Сигналы, издаваемые дельфинами, используются для связи и ориентации по отраженным звукам. Сигналы у одного и того же вида разнообразны. При одном поведении издаются сигналы одного типа, а при

другом — иные. Оказалось, что имеются сигналы питания, беспокойства, страха, бедствия, спаривания, боли и т. д. Замечены также видовые и индивидуальные отличия в сигналах китообразных.

В отряде китообразных насчитывают 38 живущих родов, объединяющих 80 видов. Два подотряда — усатые и зубатые киты — резко различаются между собой как по строению, так и по биологии.

Подотряд усатые киты — самые крупные животные в мире. Они добывают корм посредством цедильного аппарата — китового уса, который находится во рту. В связи с этим голова усатых китов очень крупная. Зубов нет. В подотряде 3 семейства: гладкие, полосатиковые и серые киты.

Представители подотряда зубатые киты обладают одновершинными зубами и одной наружной ноздрей. В подотряде 4 семейства: речные или пресноводные дельфины, кашалотовые, клюворылые и дельфиновые.

**Отряд Хоботные (Proboscidea).** Ископаемые предки современных слонов, начиная с эоцена, населяли почти все континенты мира (за исключением Австралии и Антарктиды). К настоящему времени сохранилось лишь три вида, относящихся к одному семейству, но представляющих два самостоятельных рода.

В строении слонов особенно поражает хобот, аналогов которому нет в животном мире. Это не нос, как иногда думают, а верхняя губа, сросшаяся с носом. Благодаря сложной системе мускулов и сухожилий хобот обладает удивительной подвижностью и огромной силой. Вместе с тем особое хватательное устройство, которым он заканчивается, позволяет ему поднимать с земли мельчайшие предметы. С его помощью слоны дышат, добывают пищу, пьют, защищаются, выражают свои эмоции, избавляются от паразитов, купаются. Единственное время, когда слону при еде не нужен хобот,— раннее детство: материнское молоко слоненок сосет прямо ртом. Млечные железы и два соска у слонихи располагаются на груди, между передними ногами, как у приматов, сирен и летучих мышей.

Интересно устройство ноги слона: на подошве, под кожей, имеется особая пружинящая масса, которая позволяет ступать совершенно бесшумно. Когда слон опирается на ногу, подошва расширяется, как бы набухает, опорная поверхность увеличивается. Но стоит ему разгрузить ногу, как она принимает первоначальную форму. Поэтому слон легко преодолевает болотистые топи и не вязнет, даже погрузившись в трясину по брюхо.

У слонов нет клыков. Резцы верхней челюсти - в виде бивней. Всего 26 зубов. Однако одновременно в каждой половине челюсти функционирует лишь по одному зубу. По мере стирания зубы замещаются новыми, которые прорезаются сзади и продвигаются вперед на место своих предшественников.

Кожа слонов толстая, почти лишена волосяного покрова и изрезана частой сетью морщин.

В настоящее время сохранилось два вида африканских слонов (африканский саванный (*Loxodonta africana*) и африканский лесной (*Loxodonta cyclotis*)) — самые крупные из современных наземных животных. Масса старых самцов достигает 7,5 т, а высота в плечах - 4 м. Однако, несмотря на массивное сложение, слон подвижен. Он прекрасно

плавает, без видимых усилий преодолевает крутой подъем, свободно чувствует себя среди скал. Стадо слонов в лесу совершенно бесшумно буквально прорезает густые заросли.

Слоны редко живут в одиночку. Но многосотенных стад, о которых писали путешественники прошлого века, сейчас почти нет. Обычный состав слоновьего стада — 9—12 старых, молодых и совсем маленьких животных. Стадо слонов — очень дружная община. Животные хорошо узнают друг друга, сообща защищают детенышей; известны случаи, когда слоны оказывали помощь раненым собратьям, уводя их из опасного места. Кроме человека, врагов у слона почти нет.

Размножение у слонов не связано с определенным сезоном. Беременность длится 22 месяца. Новорожденный слоненок имеет массу около 100 кг при росте около 1 м, хобот у него короткий, бивней нет. Половая зрелость наступает у слона к 12—20 годам, а старость и смерть — к 60—70 годам. Обычно самки приносят детенышей один раз в 4 года.

Слон в хозяйственном отношении очень ценное животное. Помимо бивней используется мясо, кожа, кости и даже кисточка жестких волос на конце хвоста. Мясо местное население использует в пищу в свежем и вяленом виде. Из костей изготавливают костную муку. Из ушей делают своеобразные столики, а из ног — корзины для мусора или табуреты.

Индийский слон меньше африканского. Масса даже очень рослых старых самцов не превышает 5 т, а высота в плечах — 2,5—3 м. В отличие от африканского слона у индийского большие бивни имеются только у самцов, и они в 2—3 раза меньше, чем у африканского. Уши индийского слона много меньше, они несколько вытянуты вниз и сильно заострены. Индийский слон отличается от африканского также деталями строения хобота, коренных зубов, числом позвонков и некоторыми другими анатомическими особенностями.

Дикие слоны обитают в Северо-Восточной, Восточной и Южной Индии, Восточном Пакистане, Бирме, Кампучии, Таиланде, Лаосе, Непале, на Малакке, Суматре и Шри-Ланке.

Индийский слон в значительно большей степени, чем африканский, лесной житель. Он предпочитает светлые леса с густым подлеском из кустарников и особенно бамбука.

Чаще всего дикий индийский слон держится семейными группами по 10—20 животных, но встречаются одиночки и стада до 100 и более голов.

Размножение индийского слона происходит в различные сезоны года. Беременность длится 607—641 день, т. е. 20—21,5 месяца; рождается один, редко два слоненка, массой около 90 кг. Половой зрелости индийский слон достигает в 8—12-летнем возрасте и живет 60—70 лет.

В отличие от африканского слона индийский легко приручается, быстро становится очень послушным, поразительно легко поддается обучению и может выполнять сложную работу. В неволе слоны размножаются очень плохо, поэтому пополнение стада ручных слонов проводится за счет диких, главным образом молодых слонов.



**Отряд Парнокопытные (Artiodactyla)** объединяет копытных, характеризующихся наибольшим развитием третьего и четвертого пальцев, между которыми проходит ось конечности. Другие боковые пальцы (у большинства видов два) развиты слабо и расположены выше средних. Концевые фаланги всех пальцев одеты копытами. Ключицы нет. Желудок у большинства видов сложный, состоящий из нескольких отделов, редко - простой.

В настоящее время парнокопытные населяют все материки, кроме Антарктики (в Австралию завезены человеком), и объединяют 9 семейств, около 85 родов и примерно 200 видов.

В настоящее время принято подразделять отряд парнокопытных на три подотряда: нежвачные (Nonruminantia), жвачные (Ruminantia) и мозолоногие (Tylopoda).

**Подотряд Нежвачные (Nonruminantia)** объединяет 3 современных семейства: свиньи (Suidae), пекариевые (Tayassuidae) и бегемотовые (Hippopotamidae), включающих 8 родов и 12 видов. Все нежвачные характеризуются массивным туловищем, короткими четырехпальными конечностями (у пекари задние ноги трехпалые). Боковые (второй и четвертый) пальцы развиты довольно хорошо и касаются земли. Животные не способны к быстрому бегу. Желудок относительно простой, состоит из 1, 2 или 3 отделов.

Коренные зубы бугорчатые, клыки большие, с постоянным ростом. Большинство представителей кормится как растительной, так и животной пищей.

**Подотряд Жвачные (Ruminantia)** объединяет многочисленных парнокопытных животных, имеющих сложный желудок, состоящий из 4 отделов: рубца, сетки, книжки и сычуга. Пища из пищевода поступает в рубец, отсюда - в сетку. При отрыгивании обильно смоченная слюной пища в виде жидкой кашицы поступает прямо в книжку, а оттуда в сычуг. Коренные и задние предкоренные зубы имеют лунчатое строение. В верхней челюсти резцов нет. Пальцев 2 или 4, в последнем случае боковые пальцы малы и не касаются земли. Пястные и плюсневые кости (метаподии) третьего и четвертого пальцев слиты в одну кость — канон. Боковые метаподии и кости пальцев тонкие и короткие. У большинства жвачных копытных на лобных костях имеются рога.

Подотряд жвачных обычно разделяют на 6 семейств, 76 родов, объединяющих около 180 видов.

**Подотряд Мозолоногие (Tylopoda)** объединяет верблюдов и лам.

У мозолоногих нет копыт, а на двупалых конечностях имеются лишь тупые искривленные когти. Мозолоногие опираются не на концы пальцев, как копытные, а на совокупность фаланг пальцев. Нижняя поверхность ступни образована расширенной парной или непарной эластичной мозолистой подушкой. Эритроциты крови овальные, а не дисковидные, что отличает мозолоногих от всех остальных млекопитающих. Желудок трехкамерный, а рубец и сычуг особого строения и сильно отличаются от таковых у жвачных. В телосложении мозолоногих обращает на себя внимание не включенное в

контуры туловища свободное бедро и очень длинная шея. Рогов нет. Зубов 30—34. В настоящее время 1 дикий вид (двугорбый верблюд) распространен в Центральной Азии и 2 диких вида (гуанако и викунья) — в Южной Америке. Кроме того, отряд включает домашнего одnogорбого верблюда, домашних ламу и альпаку. Все они объединяются в 3 рода и 1 семейство верблюдовые (Camelidae): обитают в засушливых областях и горных странах; растительноядны; бегают иноходью; рожают одного (очень редко двух) детеныша.

Двугорбый верблюд — крупное животное с длинной шеей и двумя жировыми горбами на спине.

Обычно верблюды держатся табунами по 5—9 голов. Такой табун состоит из самок и молодых. Возглавляет табун взрослый самец. Нередко самцы встречаются и поодиночке.

Самки верблюда становятся половозрелыми в 3 года. Самцы принимают участие в размножении, видимо, не раньше 5-летнего возраста. Беременность длится около 13 месяцев (365—440 суток), так что самки приносят потомство через год. Самка рождает стоя, всегда одного верблюжонка. Домашняя верблюдица кормит детеныша молоком больше года, давая за сутки 4—5 л молока.

Одногорбый верблюд, или дромадер, известен только как домашнее животное. У него выше ноги, один горб, короче и светлее шерсть. Отсутствие каких-либо данных о диком одногорбом верблюде и тот факт, что у зародыша одnogорбого верблюда образуется сначала два горба, послужили основанием для предположения, что одnogорбый верблюд - всего лишь домашнее животное, выведенное человеком от двугорбого.

Представители **отряда Непарнокопытных (Perissodactyla)** - крупные копытные, длина тела которых от 180 до 500 см, высота в холке - от 73 до 200 см. Телосложение легкое и стройное или тяжелое. Конечности короткие и толстые, средней длины или длинные, приспособленные к быстрому бегу, неспособные к супинации и пронации идвигающиеся только в сагиттальной плоскости. Ось конечностей проходит через III палец, наиболее длинный по сравнению с другими пальцами. I палец всегда отсутствует. Число пальцев изменчиво: четыре на передних конечностях (нет I пальца) и три на задних (нет I и V пальцев) - у тапиров; по три на передних и задних конечностях (нет I и V) - у носорогов; по одному на всех четырех конечностях (есть лишь III палец) - у лошадей. Конечные фаланги пальцев покрыты копытами. Ось конечностей проходит по среднему пальцу, который развит сильнее остальных. Волосяной покров низкий и грубый, иногда сильно изреженный или почти полностью редуцированный. В году две линьки. В носовой или в носовой и лобной частях могут находиться один или два рога длиной до 155 см эпидермального происхождения. Соски паховые, одна пара.

Череп массивный с большим лицевым отделом. Кости могут быть пневматизированы. Орбиты открытые или замкнутые. Носовые кости хорошо развиты, сзади расширены. Этмоидальных отверстий нет.

Желудок простой. Слепая кишка большая. Желчного пузыря нет. Матка

двурогая. Плацента диффузная. Ключицы отсутствуют. Распространены повсеместно.

Очень многочисленная в прошлом группа, от которой к настоящему времени сохранились три хорошо обособленные ветви: тапиры, носороги и лошади.

**Отряд Приматы (Primates).** Приматы (обезьяны и полуобезьяны) отличаются большим разнообразием и богатством форм. Но, несмотря на внешние различия, их объединяют многие общие черты строения тела, которые выработались в процессе эволюции в условиях древесного образа жизни.

Приматы обладают хорошо развитой пятипалой хватательной конечностью, приспособленной к лазанью по ветвям деревьев. Для всех приматов характерно наличие ключицы и полное разделение лучевой и локтевой костей, что обеспечивает подвижность и разнообразие движений передней конечности. Большой, или первый, палец (как принято у млекопитающих) подвижен и у многих видов может противопоставляться остальным пальцам. Концевые фаланги пальцев снабжены ногтями. При передвижении по земле приматы опираются на всю стопу. С древесной жизнью связаны у них редукция обоняния и усиленное развитие органов зрения и слуха. Имеется только 3—4 носовые раковины. Глаза более или менее направлены вперед, и глазницы отделены от височной ямы окологлазничным кольцом (тупайи, лемуры) или костной перегородкой (долгопяты, обезьяны). На мордочке низших приматов имеется 4-5 групп осязательных волос - вибрисс, у высших - 2-3 группы. Кожные гребешки у обезьян, как и у человека, развиты на всей ладонной и подошвенной поверхности, у полуобезьян они имеются только на подушечках.

Активная жизнь и разнообразие функций передних конечностей обусловили у приматов сильное развитие головного мозга, а в связи с этим увеличение объема черепной коробки и соответственно сокращение лицевого отдела черепа. Но хорошо развитые большие полушария мозга с обильными бороздами и извилинами характерны только для высших приматов. У низших представителей отряда мозг гладкий или имеет мало борозд и извилин.

Приматы в основном питаются смешанной пищей с преобладанием растительной, реже - насекомоядные. В связи со смешанным питанием желудок у них простой. Зубов 4 типа — резцы, клыки, малые (премоляры) и большие (моляры) коренные; моляры с 3—5 бугорками. Имеет место полная смена зубов — молочные и постоянные.

Значительные вариации отмечаются в размерах тела приматов — от маленьких мышинных лемуров до горилл ростом 180 см и выше. Волосяной покров густой, с подшерстком у полуобезьян, у большинства обезьян он развит слабо. У многих видов шерсть и кожа ярко окрашены, глаза карие или желтые. Хвост длинный, но имеются короткохвостые и бесхвостые формы.

Размножаются приматы круглый год, у самки рождается обычно один (у низших форм иногда 2—3) детеныш. Как правило, приматы живут на деревьях, но есть наземные и полуназемные виды. Активны приматы в основном днем, реже - ночью. Держатся они стадами, редко парами или

поодиночке. Обитают главным образом в тропических и субтропических лесах Африки, Азии и Америки, встречаются и в высокогорных областях.

Современных приматов известно около 200 видов. Они объединяются в 14 семейств и 2 подотряда — *полуобезьяны* (Prosimii) и *обезьяны*, или *высшие приматы* (Anthropoidea). Мы включаем в отряд приматов тупай, которые в качестве самостоятельного семейства *гнунайевых* (Tupaiaidae) вместе с лемурами и долгопятами составляют подотряд полуобезьян.

Человек по многим анатомическим и биологическим чертам относится к высшим приматам, где составляет отдельное семейство *гоминид* (Hominidae) с родом *человек* (Homo) и одним видом - *современный человек разумный* (H. sapiens).

Практическое значение приматов очень велико. В последние годы обезьяны все большее значение приобретают в биологических и медицинских экспериментах. По очень многим анатомо-физиологическим признакам обезьяны (не только человекообразные, но и низшие) обнаруживают поразительное сходство с человеком. Они даже подвержены многим свойственным человеку заболеваниям (например, дизентерии, туберкулезу, полиомиелиту, дифтериту, кори, ангине), в общем протекающим так же, как и у человека. Иногда человекообразные обезьяны погибают от аппендицита. Все это говорит о морфологическом и биохимическом сходстве крови и тканей обезьян и человека. Вот почему некоторые органы обезьян используются в лечении людей.

## Список использованной литературы

- Билич, Г.Л.* Биология: полный курс: в 3 т. Т. 3 : Зоология / Г. Л. Билич, В. А. Крыжановский. – 3-е стер. изд. – М. : ООО «Изд-во Оникс», 2005. – 544 с.
- Блохин, Г. И.* Зоология / Г. И. Блохин, В. А, Александров. – М.: Колос, 2005. – 512 с.
- Буруковский, Р. Н.* Зоология беспозвоночных : учебное пособие. – СПб. : Проспект науки, 2010. – 960 с.
- Веселов, Е.А.* Практикум по зоологии : учебное пособие для с.-х. вузов. – 3-е изд., доп. – М.: Высш. школа, 1979. – 240 с., ил.
- Догель, В. А.* Зоология беспозвоночных / В. А. Догель. – М. : Высш. шк. 1981. – 559 с.
- Догель, В. А.* Зоология беспозвоночных : учебник / Под ред. Ю. И. Полянского. Изд. 8-е. – М. : ЛЕНАНД, 2015. – 628 с., цв. Вкл.
- Жизнь животных : в 7 т. / В. Е. Соколов [ и др.]; под ред. В. Е. Соколова. – М. : Просвещение, 1989. – Т. 1 : Простейшие. Кишечнополостные. Черви. – 560 с.*
- Жизнь животных : в 7 т. / В. Е. Соколов [ и др.]; под ред. В. Е. Соколова. – М. : Просвещение, 1989. – Т. 2 : Моллюски. Членистоногие. Иглокожие. – 547 с.*
- Жизнь животных : в 7 т. / В. Е. Соколов [ и др.]; под ред. В. Е. Соколова. – М. : Просвещение, 1989. – Т. 3 : Членистоногие. – 568 с.*
- Жизнь животных : в 7 т. / В. Е. Соколов [ и др.]; под ред. В. Е. Соколова. – М. : Просвещение, 1989. – Т. 4 : Ланцетники. Круглоротые. Рыбы. – 538 с.*
- Жизнь животных : в 7 т. / В. Е. Соколов [ и др.]; под ред. В. Е. Соколова. – М. : Просвещение, 1989. – Т. 5 : Земноводные. – 510 с.*
- Жизнь животных : в 7 т. / В. Е. Соколов [ и др.]; под ред. В. Е. Соколова. – М. : Просвещение, 1989. – Т. 6 : Птицы. – 587 с.*
- Жизнь животных : в 7 т. / В. Е. Соколов [ и др.]; под ред. В. Е. Соколова. – М. : Просвещение, 1989. – Т. 7 : Млекопитающие. – 560 с.*
- Константинов, В. М.* Зоология позвоночных : учебник / Константинов В.М., Наумов С.П., Шаталова С.П. – М. : Академия, 2004. – 272 с.
- Красная книга Республики Беларусь. Животные : редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды диких животных / И. М. Качановский (предс.), М. Е. Никифоров, В. И. Парфенов [и др.]. – 4-е изд. – Минск : Беларус. Энцыкл. Імя П. Броўкі, 2015. – 320 с. : ил.*
- Крылов, М.В.* [ и др.]. Протисты : руководство по – СПб. : Наука, 2000. – Ч.1. – 679 с.
- Крылов, М.В.* [ и др.]. Протисты : руководство по зоологии /М.В. Крылов, О.Н. Пугачев, Л.Н. Серавин, Я.И. Старобогатов. – СПб. : Наука, 2007. – Ч.2. – 1144 с.
- Курс зоологии / Н. А. Бобринский [ и др.]; под ред. Б. С. Матвеева. – М. : Высш. шк., 1966. – 484 с.*
- Лопатин, И. К.* Зоология беспозвоночных : учеб. Пособие / И. К. Лопатин, Ж. Е. Мелешко. – Минск : БГУ, 2009. – 247 с. : ил.

- Лукин, Е. И.* Зоология / Е. И. Лукин. – М. : Агропромиздат, 1989. – 384 с.
- Мигулин, А.А.* Зоология : пособие для студентов агропромышленного факультета стационарного и заочного обучения. – Харьков, 1960. – 215 с.
- Натали, В. Ф.* Зоология беспозвоночных : учебник / В. Ф. Натали. – М. : М-во просвещения РСФСР, 1963. – 552 с.
- Наумов, С. П.* Зоология позвоночных : учебник / С. П. Наумов. – М. : Просвещение, 1974. – 421 с.
- Паразитология и инвазионные болезни животных / М. Ш. Акбаев [и др.]; под ред. М. Ш. Акбаева – М. : «Колос», 1998. – 743с.
- Пехов, В. П.* Биология с основами экологии : учебник / А. П. Пехов. – СПб. : Лань, 2000. – 672 с.
- Хаусман, К.* Протозоология : Пер. с нем.- М.: Мир, 1988. – 336 с., ил.
- Шарова, И. Х.* Зоология беспозвоночных / И. Х. Шарова. – М. : Владос, 1999. – 591 с.
- Ятусевич, А.И.* Паразитология и инвазионные болезни животных / А.И. Ятусевич, Н.Ф. Карасев, М.В. Якубовский. - Минск : ИВЦ Минфина, 2007. – 580 с.
- Ятусевич, А.И.* Практикум по зоологии: учеб. Пособие для вузов / А.И. Ятусевич [и др.]; под ред. А.И. Ятусевича – Витебск, 2003. – 271 с.
- Ятусевич, А.И.* Руководство оп ветеринарной паразитологии / А.И. Ятусевич [и др.]; под ред. А.И. Ятусевича – Минск : Техноперспектива, 2015. – 481 с.
- Яхонтов, А. А.* Методика преподавания зоологии / А. А. Яхонтов, Е. А. Флерова. – Академия пед. наук РСФСР, 1955. – 528 с.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>Введения</b> .....	3
<b>Раздел I. ЦАРСТВО ПРОТИСТ</b> .....	19
Общая характеристика протист.....	19
Глава 1. Уровень организации Жгутиконосцев .....	21
Группа типов автотрофных жгутиконосцев.....	22
<b>Тип Эвгленовые</b> .....	22
<b>Тип Хлорофиты</b> .....	24
Группа типов гетеротрофных жгутиконосцев .....	25
<b>Тип Кинетопластыды</b> .....	26
<b>Тип Полимастиготы</b> .....	29
Глава 2. Уровень организации Саркодовых .....	30
<b>Тип Корненожки</b> .....	30
<b>Тип Фораминиферы</b> .....	34
Глава 3. <b>Тип Переднекомплексные</b> .....	36
Класс Споровики .....	37
Глава 4. <b>Тип Инфузории</b> .....	42
Класс Ресничные инфузории .....	43
<b>Раздел II. ЦАРСТВО ЖИВОТНЫЕ</b> .....	53
Глава 5. <b>Тип Губки</b> .....	54
Глава 6. <b>Надтип Кишечнополостные</b> .....	56
<b>Тип Стрекающие</b> .....	56
Класс Гидроидные .....	58
Подкласс Гидроиды .....	58
Подкласс Сифонофоры .....	65
Класс Сцифоидные .....	66
Класс Коралловые полипы .....	69
Глава 7. <b>Тип Плоские черви</b> .....	71
Класс Ресничные черви, или Турбеллярии .....	72
Класс Дигенетические сосальщики .....	76
Класс Моногенетические сосальщики .....	86
Класс Ленточные черви .....	87
Глава 8. <b>Тип Круглые черви</b> .....	102
Класс Нематоды .....	103
Глава 9. <b>Тип Скребни, или Колючеголовые</b> .....	116
Глава 10. <b>Тип Кольчатые черви</b> .....	118
Класс Многощетинковые кольчецы .....	120
Подкласс Свободноподвижные многощетинковые кольчецы ..	125
Подкласс Сидячие многощетинковые кольчецы .....	125
Подкласс Мизостомиды .....	125
Класс Малощетинковые кольчецы .....	125
Класс Пиявки .....	129
Глава 11. <b>Тип Членистоногие</b> .....	134
Подтип Жабернодышащие .....	136
Класс Ракообразные .....	137
Подкласс Жаброногие .....	144

Подкласс Максиллоподы .....	146
Подкласс Ракушковые .....	150
Подкласс Высшие Ракообразные .....	150
Подтип Трилобитообразные .....	155
Класс Трилобиты .....	155
Подтип Хелицеровые .....	156
Класс Меростомовые .....	157
Класс Паукообразные .....	159
Подтип Трахейнодышащие .....	175
Надкласс Многоножки .....	175
Класс Губоногие .....	177
Класс Двупарноногие .....	178
Надкласс Насекомые .....	179
Насекомые, развивающиеся с неполным метаморфозом .....	199
Насекомые, развивающиеся с полным метаморфозом .....	205
Глава 12. <b>Тип Моллюски</b> .....	213
Класс Брюхоногие .....	215
Класс Двустворчатые .....	220
Класс Головоногие .....	228
Глава 13. <b>Тип Иглокожие</b> .....	232
Класс Морские звезды .....	235
Класс Морские ежи .....	236
Класс Голотурии .....	236
Класс Морские лилии .....	237
Класс Офиуры .....	237
Глава 14. <b>Тип Хордовые</b> .....	237
Подтип Личиночно-хордовые, или Оболочники .....	238
Подтип Бесчерепные .....	239
Подтип Позвоночные, или Черепные .....	244
Класс Круглоротые .....	246
Надкласс Рыбы .....	248
Класс Хрящевые рыбы .....	249
Подкласс Пластинчатожаберные .....	249
Класс Костные рыбы .....	259
Подкласс Лучеперые .....	274
Подкласс Лопастеперые .....	279
Класс Земноводные, или Амфибии .....	282
Класс Пресмыкающиеся, или Рептилии .....	294
Класс Птицы .....	308
Класс Млекопитающие .....	331
Подкласс Первозвери .....	345
Подкласс Настоящие звери .....	348
Инфракласс Сумчатые .....	348
Инфракласс Плацентарные, или Высшие звери .....	349
<b>Список использованной литературы</b> .....	365



Учебник

**Антон Иванович Ятусевич  
Николай Иванович Олехнович  
Александр Михайлович Субботин  
Тамара Вячеславовна Медведская  
Ольга Владимировна Кузьмич  
Любовь Евгеньевна Трофимчик**

# **ЗООЛОГИЯ**

**Учебник для вузов**

Ответственный за выпуск  
Технический редактор  
Компьютерный набор  
Компьютерная верстка  
Корректор

Подписано в печать 2017. Формат 60x84/16. Бумага офсетная.  
Ризография. Усл. п. л. . Уч.-изд. л. . Тираж экз. Заказ № .

Издатель и полиграфическое исполнение:  
учреждение образования «Витебская ордена «Знак Почета»  
государственная академия ветеринарной медицины».

Свидетельство о государственной регистрации издателя, изготовителя,  
распространителя печатных изданий № 1/ 362 от 13.06.2014.

ЛИ №: 02330/470 от 01.10.2014 г.

Ул. 1-я Доватора, 7/11, 210026, г. Витебск.

Тел.: (0212) 51 75 51.

E-mail: [rio\\_vsavm@tut.by](mailto:rio_vsavm@tut.by)

<http://www.vsavm.by>



#### **ЯТУСЕВИЧ Антон Иванович**

Доктор ветеринарных наук, профессор, заслуженный деятель науки Республики Беларусь, действительный член (академик) Российской академии наук, Петровской академии наук и искусств (г. Санкт-Петербург), Международной академии аграрного образования, Международной академии информационных технологий, почетный профессор 4 иностранных университетов. Автор и соавтор свыше 800 научных работ, в т.ч. 54 учебников, монографий, справочников. Под его руководством подготовлено свыше 25 кандидатов и докторов наук. Работал ректором Витебской ордена «Знак Почета» государственной академии ветеринарной медицины, в настоящее время заведующий кафедрой паразитологии.



#### **СУББОТИН Александр Михайлович**

Доктор биологических наук, профессор. Автор и соавтор свыше 240 научных работ. Работает заместителем Министра сельского хозяйства и продовольствия Республики Беларусь - директор департамента ветеринарного и продовольственного надзора. Главный ветеринарный инспектор Республики Беларусь. Генеральный секретарь МЭБ по Европе. Председатель совета по ветеринарии СНГ. Научные интересы связаны с изучением паразитофауны домашних и диких животных и разработкой средств терапии и профилактики паразитарных болезней.



#### **ОЛЕХНОВИЧ Николай Иванович**

Кандидат ветеринарных наук, доцент. Автор и соавтор более 150 научных работ, 5 рацпредложений и 1 изобретения. С января 2004 года по декабрь 2013 года - декан факультета заочного обучения. В настоящее время работает заведующим кафедрой зоологии Витебской ордена «Знак Почета» государственной академии ветеринарной медицины. Занимается изучением гельминтозов свиней.



#### **МЕДВЕДСКАЯ Тамара Вячеславовна**

Кандидат ветеринарных наук, доцент. Автор и соавтор свыше 100 научных работ. Работает доцентом кафедры зоологии Витебской ордена «Знак Почета» государственной академии ветеринарной медицины. Изучает паразитозы пушных зверей, преимущественно кроликов.



#### **КУЗЬМИЧ Ольга Владимировна**

В 1978 году окончила факультет естествознания Минского педагогического института им. А.М. Горького. С 1992 года - ассистент, с 1998 года - старший преподаватель, заведующий кафедрой зоологии (2006–2014 гг.) Витебской ордена «Знак Почета» государственной академии ветеринарной медицины. Является соавтором учебных пособий «Зоология», «Практикум по зоологии», ряда научных и учебно-методических работ.