

Е. И. ЛУКИН

# ЗООЛОГИЯ

УЧЕБНИКИ И УЧЕБНЫЕ ПОСОБИЯ ДЛЯ СТУДЕНТОВ  
ВЫСШИХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ

Е. И. ЛУКИН

# ЗООЛОГИЯ

Допущено Управлением высшего и среднего специального образования Государственного агропромышленного комитета СССР в качестве учебника для студентов высших учебных заведений по специальностям «Зоотехния» и «Ветеринария».

**3-Е ИЗДАНИЕ,  
ПЕРЕРАБОТАННОЕ И ДОПОЛНЕННОЕ**



МОСКВА ВО · АГРОПРОМИЗДАТ · 1989

ББК 28.6  
Л84  
УДК 591 (075.8)

59  
Л 721

Редактор *Е. В. Мухортова*

Рецензенты: кафедра зоологии и дарвинизма Харьковского зооветеринарного института имени Борисенко (зав. кафедрой *Р. А. Огуль*, доцент кафедры *Э. Б. Дембицкий*), кафедра зоологии ТСХА (доцент кафедры *Л. Н. Катанова*)

Библиотека  
Сам...  
ИНВ. ...

**Лукин Е. И.**

**Л84** Зоология.— 3-е изд., перераб. и доп.— М.: Агропромиздат, 1989.—384 с.: ил.— (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).

ISBN 5—10—000722—2

В учебнике в сжатой и компактной форме изложен полный курс зоологии беспозвоночных и позвоночных животных. В каждой систематической категории рассматриваются строение, образ жизни, практическое значение и происхождение животных. Изложены наиболее важные общебиологические и общезоологические положения. Главное внимание уделяется описанию тех групп животных, которые имеют наибольшее значение в практической работе зооинженера и ветеринарного врача. В третье издание (второе вышло в 1981 г.) в переработанном виде включены материалы в «Общую» и «Систематическую» части.

Для студентов по специальностям «Зоотехния» и «Ветеринария»

Л  $\frac{1907000000-285}{035(01)-89}$  241—ИВ

ББК 28.6

ISBN 5—10—000722—2

© Издательство «Высшая школа», 1981

© ВО «Агропромиздат», 1989, с изменениями

---

## ВВЕДЕНИЕ. ЗНАЧЕНИЕ ЗООЛОГИИ ДЛЯ ЗООТЕХНИИ И ВЕТЕРИНАРИИ

Зоология — наука о строении, зародышевом 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. Все группы животных объединяются в одно из царств органического мира — Animalia. В состав органического мира, кроме царства животных, входят царства: дробянки (самые простые из современных организмов — бактерии, вирусы, синезеленые водоросли и др.), растения, грибы. Последние два царства раньше и часто в настоящее время объединяются в одно царство растений. Различия между упомянутыми царствами весьма значительны, однако всем организмам присущи общие свойства, которые отличают их от предметов неживой (неорганической) природы. Поэтому изучение животных невозможно без знания общих свойств организмов.

Значение зоологии для зоотехнии и ветеринарии заключается в следующем:

1. В курсе зоологии большой и разнообразный материал по разным группам животных рассматривается в свете общебиологических законов: единства формы и функции, корреляции, приспособления организмов как целостных систем к среде обитания в свете теории естественного отбора Ч. Дарвина. Перечисленные закономерности в полной мере применимы и ко всем одомашненным видам, и специалисты по зоотехнии и ветеринарии руководствуются ими при организации содержания, профилактике и лечении домашних животных от разных болезней. Эти закономерности особенно важны при выведении новых продуктивных, устойчивых к различным заболеваниям пород. Таким образом, зоология — основа всех дисциплин о домашних животных, она служит *общебиологическим введением в изучение последних.*

2. На основании данных зоологии (дополненных сведениями по археологии) удалось выяснить, от каких именно диких видов человек вывел домашних животных, в каких местах земного шара произошло их приручение;

3. В большинстве групп животных есть виды, полезные или вредные для животноводства. Внимательное изучение характеристик упомянутых групп облегчает распознавание видов, о которых идет речь. Приводятся также данные о ряде полезных животных, которые не причисляются к домашним, так как в отличие от последних обитают в природе, но часто содержатся и разводятся в специальных хозяйствах: некоторые виды пушных зверей (соболь, норки, лисицы и др.), некоторые виды оленей, различные виды рыб и др.;

4. Основные сведения, изложенные в курсе зоологии, имеют большое значение при изучении других дисциплин, занимающих ведущее место в программе зооветеринарного образования: анатомии сельскохозяйственных животных, эмбриологии, физиологии, ботаники, паразитологии, дисциплин, посвященных разным группам домашних животных (скотоводство, коневодство, свиноводство, птицеводство, рыбоводство, пчеловодство и др.). Данные зоологии широко используются в курсе «Охрана природы»;

5. Зоология, излагаемая на основе теории естественного отбора и в свете общебиологических закономерностей, имеет существенное значение для формирования диалектико-материалистического мировоззрения, опровержения метафизических и идеалистических взглядов.

## ОБЩАЯ ЧАСТЬ

---

### ОСНОВНЫЕ СВОЙСТВА ОРГАНИЗМОВ

**Химический состав.** Тела живых существ в отличие от разнообразных предметов неорганического мира состоят из белков, углеводов, липидов (называемых часто жирами), липоидов (жироподобных соединений) и других органических веществ. В составе организмов обязательно имеются различные неорганические соединения и вода. Ведущую роль в химических превращениях, постоянно происходящих в живых организмах, играют белки, которые вступают в связь с углеводами, липидами и другими органическими соединениями, а также с неорганическими веществами. В превращениях, о которых идет речь, участвуют активные катализаторы — ферменты. Каждый фермент состоит из определенного белка, соединенного с небелковым веществом (коферментом), и катализирует только один этап определенного многоступенчатого биохимического процесса. Благодаря ферментам химические реакции совершаются с большой быстротой.

Химический состав каждой части организма (клеток, тканей, органов) в известной степени специфичен. Специфичность его присуща любой группе организмов — виду, роду, семейству и т. д. и должна учитываться при проведении различных биологических исследований.

**Физическое состояние «живого вещества».** Содержимое клеток организма находится в коллоидном состоянии, т. е. оно раздроблено на частицы (мицеллы), состоящие из значительного количества белковых и других молекул. На обширной поверхности мицелл, поглощающей из окружающего их раствора разные вещества, совершаются сложные реакции. Таким образом, химический состав и коллоидное состояние, присущие организмам, обеспечивают быстроту биохимических превращений, идущих в разных направлениях.

**Обмен веществ.** Совокупность всех биохимических процессов, происходящих в организме, называется обменом веществ, который складывается из процессов ассимиляции и диссимиляции.

Сущность процессов *ассимиляции* состоит в синтезе больших молекул сложных органических веществ и построении из них структур, характерных для каждой части (клеток, тканей, органов) тела живых существ. Таким образом, для процессов ассими-

ляции характерно уподобление воспринятых организмами веществ в результате последовательных химических реакций веществам их тел. Латинское слово ассимиляция и означает уподобление. Организмы по характеру процессов ассимиляции разделяются на автотрофы и гетеротрофы.

*Автотрофы* осуществляют первичный синтез органических веществ за счет поступающих из внешней среды простых неорганических веществ — углекислого газа, воды и солей неорганических кислот. Меньшинство автотрофов (некоторые группы бактерий) для обеспечения подобного синтеза используют энергию, выделяемую при окислении поглощенных ими неорганических веществ — аммиака, водорода, сероводорода и др. Подобный первичный синтез органических соединений называется *хемосинтезом*. Другие автотрофы (к ним относится подавляющее большинство растений) осуществляют первичный синтез органических соединений с поглощением органоидами их клеток, имеющими хлорофилл или близкие к нему другие пигменты солнечной энергии. Этот способ синтеза называется *фотосинтезом*.

*Гетеротрофы* могут синтезировать органические вещества только в результате ряда изменений органических соединений из тел съеденных ими других организмов или остатков тел последних. Создавать органические соединения из простых неорганических веществ гетеротрофы не в состоянии. К гетеротрофам относятся некоторые группы бактерий, грибы (у которых могут сохраняться черты автотрофного обмена веществ), растения, перешедшие к паразитизму (в связи с этим утратившие пластиды с хлорофиллом или близкими к нему пигментами), и все животные.

Сущность процессов *диссимиляции* заключается в распаде во всех частях тела организма ассимилированных веществ, в результате чего высвобождается энергия, необходимая для обеспечения различных видов жизнедеятельности любых живых существ. Процессы диссимиляции, как и процессы ассимиляции, проходят ряд этапов. Важнейшим из первичных этапов диссимиляции является разложение больших молекул органических веществ на молекулы меньшей величины (так, например, белки разлагаются на аминокислоты), сопровождающееся выделением энергии, значительная часть которой запасается в образующихся при этом молекулах аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) и других фосфатных соединениях и используется в течение последующих процессов обмена веществ.

Различают два основных вида процессов диссимиляции — брожение и дыхание. Процессы *брожения* идут без участия свободного кислорода, вследствие чего распад ассимилированных органических веществ совершается не полностью и остаются органические вещества (например, этиловый спирт при дрожжевом брожении), еще богатые энергией. Более совершенны процессы *дыхания*, идущие с участием свободного кислорода. Они заканчиваются полным распадом ассимилированных органических

веществ на воду, углекислый газ и неорганические азотистые соединения (аммиак и др.) с выделением большого количества энергии, чем при брожении.

Процессы ассимиляции и диссимиляции протекают в организмах одновременно и тесно связаны между собой. Благодаря этому сохраняется относительное постоянство химического состава и структур, характерных для каждой группы организмов, без чего невозможна их жизнедеятельность.

Жизнедеятельность организмов связана с определенными процессами обмена веществ. *Раздражимость* — способность организмов отвечать на разные изменения внешней среды изменением обмена веществ и поведения. *Движение* организмов невозможно без затраты энергии, высвобождаемой в результате процессов диссимиляции. В частности, *рост* организмов, в течение которого происходят качественные изменения строения тела и увеличение массы последнего, совершается благодаря тому, что меняется характер обмена веществ и, как правило, процессы синтеза преобладают над процессами распада. Такой же вывод нужно сделать в отношении *размножения*, присущего всем живым существам.

*Наследственность*, т. е. развитие в потомках свойств, характерных для их родителей, обуславливается генетическим аппаратом, заключенным в хромосомах и вызывающим ряд последовательных процессов обмена веществ, приводящих к возникновению упомянутых свойств. Изменения, происходящие в генетическом аппарате в результате различных мутаций и новых комбинаций генов, являются факторами *наследственной изменчивости* свойств организмов.

Обмен веществ, постоянно происходящий в организмах, возможен только при тесной связи их со средой, в которой они обитают. Химический состав и физическое состояние живого вещества, необходимые для осуществления обмена веществ, могут сохраняться только при более или менее определенных условиях среды.

Следовательно, организация и жизнедеятельность живых существ на всех этапах их развития должны быть приспособлены к неорганическим (температуре, влажности, составу веществ, растворенных в воде или находящихся в почве и т. д.) и органическим (т. е. к составу других организмов, населяющих те же места обитания) условиям среды. Изучение *приспособлений* (адаптаций) — одна из главных задач всех видов практической деятельности людей, имеющих дело с организмами: растениеводства, зоотехнии, ветеринарии, медицины, охраны биосферы (т. е. всех частей земного шара, населенных организмами) и ряда других.

Проблема возникновения приспособлений теснейшим образом связана с центральным вопросом биологии — происхождением живых существ.

Как известно, в течение тысячелетий существования человеческого общества господствовало мнение, что виды, возникнув каким-то чудесным образом независимо друг от друга, с тех пор оставались неизменными. Это мнение нашло отражение во всех религиозных верованиях, а позднее, когда начали развиваться ботаника и зоология, разделялось и учеными. Отдельные попытки объяснить возникновение естественным путем одних видов от других успеха не имели. Только в начале XIX в. французский ученый Ж. Ламарк (1744—1829) в книге «Философия зоологии», вышедшей в свет в 1809 г., ясно сформулировал *эволюционную идею*. Суть последней заключалась в том, что самые простые группы организмов возникли из неживой материи, а потом постепенно развивались, становясь все более сложными. Однако Ламарк не смог достаточно убедительно доказать, что эволюция действительно происходила, он не объяснил, каковы причины эволюционного развития органического мира, каким образом возникли приспособления организмов к окружающей их среде (например, рыб к плаванию, птиц к полету). Последний вопрос представлял особый интерес, ибо считалось, что виды были созданы неким мудрым творцом, который наделил их совершенными приспособлениями. Только спустя 50 лет после опубликования «Философии зоологии» английский ученый Чарлз Дарвин (1809—1882) в своем труде «Происхождение видов путем естественного отбора», изданном в 1859 г., используя многочисленные данные разных биологических наук, накопленные главным образом в первой половине XIX в., и результаты своих разнообразных исследований, привел неопровержимые доказательства исторического развития органического мира и объяснил, как естественным путем возникли и постепенно совершенствовались приспособления растений и животных к их среде обитания, т. е. разработал **теорию естественного отбора**. Основные положения этой теории таковы. Любые признаки всех организмов подвержены наследственной изменчивости, причины которой подробно излагаются в курсах общей биологии и генетики. Изменения признаков происходят в разных направлениях. Например, окраска шерсти может становиться темнее или светлее. Причем размах этих изменений может быть различным.

Все организмы способны к усиленному размножению, источники же питания, места обитания и другие блага, необходимые для жизни, ограничены. Поэтому в природе между организмами происходит *борьба за существование*, принимающая различные формы. *Внутривидовая борьба за существование* наблюдается между представителями одного и того же вида из-за пищи, мест обитания и т. д. *Межвидовая борьба за существование* происходит между разными видами, например между хищниками и их жертвами. Так, на зайцев нападают волки, лисицы и другие хищники. Одно-

временно межвидовая борьба идет между разными видами хищников, нападающих на одних и тех же животных. Межвидовая борьба всегда переплетается с внутривидовой борьбой. Среди преследуемых зайцев одни легче спасаются от хищников, другие — труднее. Схватив жертву, хищник не будет преследовать более осторожных и быстрее бегающих. Аналогичная картина наблюдается между хищниками одного и того же вида: менее сильные и медленнее бегающие животные могут остаться без пищи. *Конституционная борьба за существование* проявляется в том, что организмы одного и того же вида неодинаково переносят воздействия различных факторов неорганической среды (изменений температуры, влажности, освещения и т. д.). Этот вид борьбы связан с двумя выше упомянутыми видами борьбы. В процессе борьбы за существование организмы, менее приспособленные к условиям среды, чем другие представители того же вида, вымирают, а более приспособленные выживают и передают эти свойства потомкам. Выживание более приспособленных к среде обитания организмов Ч. Дарвин назвал *естественным отбором*. В результате естественного отбора на протяжении многих поколений возникали новые группы организмов, резко отличающиеся от исходных предков.

Одним из примеров, подтверждающих сказанное, может служить история происхождения лошадей (рис. 1). Их далекими предками, как показало изучение многочисленных остатков скелетов и зубов вымерших видов, были небольшие животные (величиной с лисицу), с короткими многопалыми ногами (на передних конечностях было четыре пальца, на задних — три), короткой шеей, зубной системой с небольшими резцами, с развитыми клыками, отделенными от малых коренных зубов (сильно отличающихся от больших коренных зубов и имевших сравнительно небольшую жевательную поверхность) узким промежутком, лицевым отделом черепа умеренной длины и рядом других признаков. В течение огромного периода времени (около 50 млн лет) шло постепенное преобразование всего организма рассматриваемых животных. В результате возникли крупные млекопитающие с длинными однопалыми ногами (сохранился лишь один средний палец с хорошо развитым копытом), длинной шеей, с резко измененной зубной системой (с большими, широкими резцами, сильно уменьшенными клыками, отделенными большим промежутком от малых коренных зубов с большой жевательной поверхностью, ставших похожими на большие коренные зубы), с сильно удлинненным лицевым отделом черепа и т. д.

Выдающийся русский ученый В. О. Ковалевский (1842—1883) дал объяснение описанной выше эволюции предков лошадей с точки зрения теории естественного отбора. Исходные предки последних обитали во влажных лесистых местах и питались мягкой листвой. Быстро бегать на далекие расстояния в таких условиях было трудно, да и не было надобности. Постепенно климат на земном шаре становился суше и площади лесов сокращались, уступая

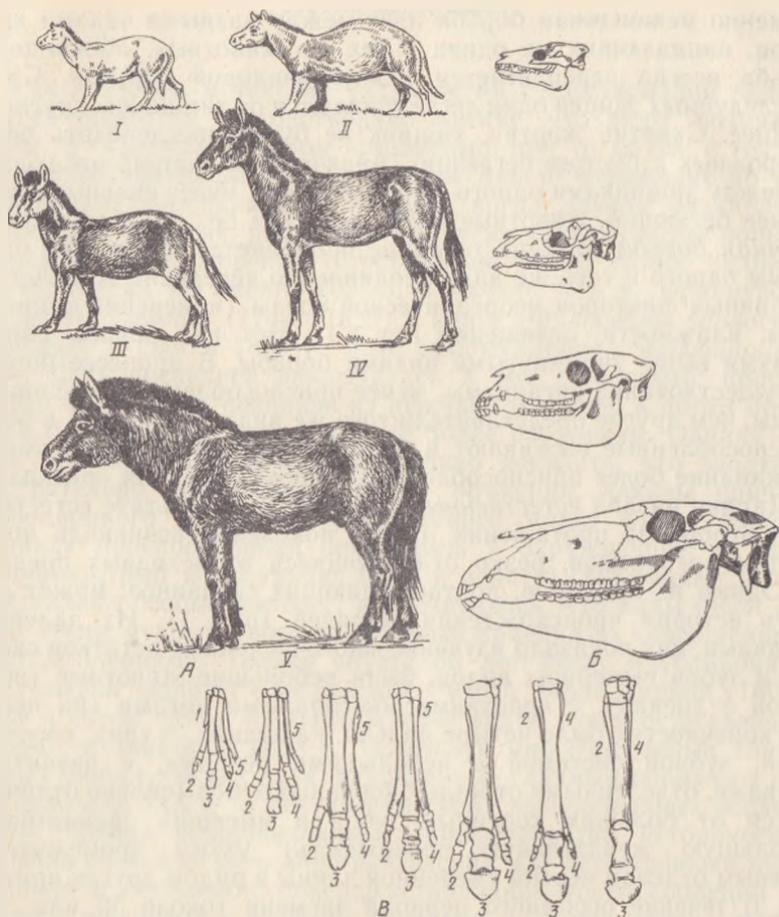


Рис. 1. Эволюция семейства лошадиных:

*А* — предки лошади (*I* — зогиппус, *II* — орогиппус, *III* — мезогиппус, *IV* — гиппарион, *V* — современная дикая лошадь Пржевальского),  
*Б* — эволюция черепа, *В* — эволюция передних конечностей (пальцы обозначены арабскими цифрами)

место степям с жесткой травянистой растительностью, куда вынуждены были переселяться лесные предки лошадей. В новых условиях выживали животные, способные к более быстрому передвижению (т. е. более длинноногие, с меньшим количеством пальцев). Это было необходимо для поиска водоемов и новых пастбищ, а также спасения от хищников и т. д. Сильно измененная зубная система обеспечивала откусывание сразу большого количества травы и совершенную механическую ее обработку. Удлинение шеи позволяло питаться, не ложась на землю и т. д. Сильное

увеличение лицевого отдела черепа было связано с преобразованием зубной системы, увеличением размеров языка и т. д. Кроме скелета и зубов, изменились и другие системы органов, остатки которых не сохраняются в ископаемом состоянии.

Рассмотренный пример дает ясное представление о *филогенезе*, г. е. *историческом развитии* живых существ. В ходе филогенеза изменяются строение каждой части организма, соотношение между ними, возникают новые виды, приспособленные к изменившимся условиям существования.

Теория Дарвина была подтверждена многочисленными исследованиями, проведенными во второй половине прошлого века и на протяжении прошедших лет текущего века. В нашей стране ведущую роль в развитии дарвинизма сыграли труды В. О. Ковалевского (1842—1883), К. А. Тимирязева (1843—1920), И. И. Мечникова (1845—1916), М. А. Мензбира (1855—1935), А. Н. Северцова (1866—1936), И. И. Шмальгаузена (1884—1963) и ряда других биологов.

Возникновение каждой новой группы организмов, согласно теории естественного отбора, определяется организацией предшествующей группы и условиями изменившейся среды (включая неорганические и органические особенности ее), для обитания в которой нужны новые приспособления. Так как точное повторение организации предков и условий среды невозможно, то возникают разные виды, из которых одни оказываются более приспособленными, чем другие, и при встрече их происходит вытеснение менее приспособленных. Таким образом, любая группа (начиная с низших и кончая высшими) возникает только один раз. В этом заключается хорошо обоснованное множеством исследований положение о *монофилетизме* (от греч. моно — один, единый; фил — род, происхождение) каждой группы организмов от низших (видов) до самых высших (типов и царств). Доказательством единства происхождения какой-нибудь группы является наличие ряда общих признаков у разных групп, входящих в более высшую группу (например, видов в род, классов в тип и т. п.). В отношении различных групп животных доказательства их монофилетического происхождения будут приведены в «Систематической части» учебника.

Положение о монофилетизме имеет значение и при выяснении происхождения домашних пород животных. Потомки монофилетически возникшей группы, распространяясь, могут попасть в новые места обитания, которые по своим условиям отличаются от условий места их происхождения. Очевидно, в зависимости от различий в условиях среды естественный отбор будет проходить неодинаково, что приведет к возникновению новых групп, каждая из которых будет приспособлена к условиям занимаемого ею места. Этот важнейший процесс, заключающийся в расхождении родственных форм, получил название *дивергенции*. По мере хода эволюции степень дивергенции возрастает и происходит освоение

организмами новых мест обитания, разнообразие органического мира постепенно увеличивается.

Теория естественного отбора была успешно использована при разработке проблемы возникновения на Земле первых живых существ и их дальнейшей эволюции. Краткое ознакомление с этими вопросами имеет большое значение для выяснения вопроса о происхождении царства животных.

#### **ВОЗНИКНОВЕНИЕ ПЕРВЫХ ОРГАНИЗМОВ НА ЗЕМЛЕ И ИХ ДАЛЬНЕЙШАЯ ЭВОЛЮЦИЯ**

Наиболее разработанная теория происхождения жизни на нашей планете принадлежит советскому ученому А. И. Опарину. Основные положения этой теории таковы. Земля после ее возникновения длительное время находилась в таком раскаленном состоянии, что никаких химических соединений на ней не могло быть. Первые соединения, которые появились после охлаждения земного шара, были углеводороды и аммиак. В результате химических превращений производных этих веществ и взаимодействия их между собой в водной среде образовались углеводы, аминокислоты, жироподобные вещества и другие сложные органические соединения. Дальнейшие взаимодействия между упомянутыми соединениями привели к возникновению и объединению больших молекул в каплевидные образования, отделенные от окружающего их водного раствора, из которого они могли поглощать разные вещества. В одних случаях поглощение каплями различных веществ могло приводить к распаду этих капель, в других — к их увеличению. Оставались такие капли, в которых устанавливалось определенное соотношение между процессами синтеза и распада составляющих их веществ, на ход которых влияли различные катализаторы. Впоследствии появились наиболее совершенные каталитические вещества белковой природы — ферменты, способствующие ускорению химических процессов и усилению их специфичности. Такие системы, которые были прообразами очень простых живых существ, имели больше шансов сохраниться, чем те системы, в которых процессы шли медленнее и взаимодействие их с веществами водного раствора было менее активным. Таким образом, с известным правом можно утверждать, что в возникновении первых организмов сыграли роль процессы, напоминающие те, которые совершаются при естественном отборе.

Первые организмы были гетеротрофами и в основном питались органическими веществами, возникшими без участия организмов. Размах их синтетических процессов был еще незначителен; создавать из неорганических соединений органические вещества они не могли ввиду отсутствия у них необходимых для этого аппаратов. В атмосфере, окружавшей рассматриваемые организмы, свободного кислорода не было, так как он был поглощен при остывании Земли в процессе различных реакций. Следовательно,

у первых организмов диссимиляция происходила по типу брожения с освобождением сравнительно небольшого количества энергии. Это ограничивало их активность и уменьшало возможности синтеза органических веществ, образующихся с поглощением энергии. Строение их было простое, специальных частей, выполняющих определенные функции, еще, вероятно, не было.

В процессе эволюции, которая шла очень медленно, естественный отбор благоприятствовал тем организмам, у которых размах органического синтеза постепенно возрастал, и они могли использовать для ассимиляции менее сложные органические вещества. Очевидно, усложнялось и их строение. Поворотный этап в описываемой эволюции наступил тогда, когда у некоторых организмов появились пигменты, способные поглощать световую энергию. Эту энергию можно было использовать для превращения неорганических соединений в органические, т. е. возникали примитивные процессы фотосинтеза. Таким образом появились первые автотрофы, дальнейшие прогрессивные изменения которых обусловили появление в атмосфере свободного кислорода и переход ряда организмов к процессам дыхания. Эволюция постепенно убыстрялась, и строение организмов, среди которых были и автотрофы, и гетеротрофы, усложнялось: появились некоторые органоиды (части клеток), выполнявшие определенные функции в процессах обмена веществ, развивался аппарат (в виде хроматиновых тел), обеспечивающий более точную передачу наследственных свойств, но сформированного ядра с хромосомами еще не было. Сложное деление клетки (митоз) и типичный половой процесс еще не могли совершаться. Появившиеся органоиды имели примитивное строение, а некоторые органоиды, которые развились впоследствии у более сложных организмов, отсутствовали. Для этих живых существ было предложено название *доядерные организмы*, или *прокариоты* (Procarvota). От них в результате прогрессивных изменений в течение длительного промежутка времени возникли настоящие *ядерные организмы*, или *эукариоты* (Eucaryota). У последних дифференцировалось настоящее ядро с хромосомами, подвергающееся сложному делению (митозу), возник типичный половой процесс, усложнились имевшиеся и появились новые органоиды и т. д. К потомкам доядерных организмов, конечно, сильно изменившимся, относятся современные дробянки. Растения, грибы и животные — ядерные организмы, тоже изменившиеся по сравнению с древними представителями эукариот.

В клетках всех ядерных организмов (рис. 2), кроме сформированного ядра с хромосомами, имеются органоиды: *лизосомы* (в которых разлагаются органические вещества), *рибосомы* (в которых синтезируются белки), *эндоплазматическая сеть* (на стенках каналов которой синтезируются углеводы и жиры, а сами каналы служат для переноса веществ), *митохондрии* (в которых происходит накопление веществ, богатых энергией, и выделение ее в процессе диссимиляции), *аппарат Гольджи* (служащий для выделе-

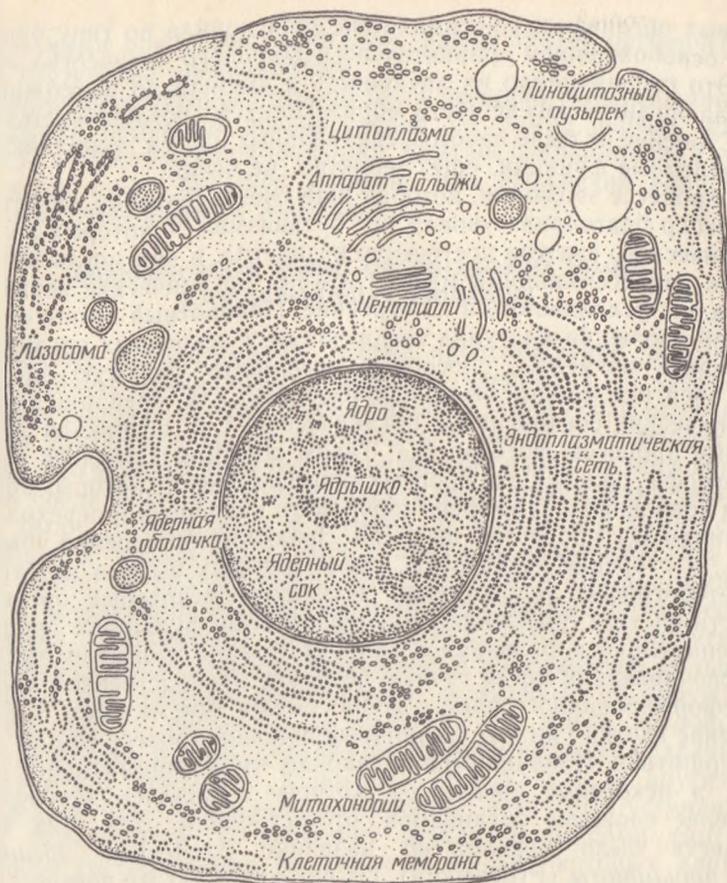


Рис. 2. Строение клетки ядерных организмов по данным электронно-микроскопических исследований

ния некоторых веществ наружу и для других функций). У доядерных автотрофных организмов, имеющих хлорофилл, последний распылен в клетке, у ядерных организмов он сосредоточен в особых органоидах — *пластидах*, или *хроматофорах* (см. рис. 6). Оболочки клетки и ядра имеют сложное строение и состоят из трех слоев. В процессах митоза важнейшую роль играет расположенный около ядра *клеточный центр* (с центриолями и центросферой). Следует отметить, что у более прогрессивных представителей прокариот имеются митохондрии, но более простые, чем у ядерных организмов, есть зачатки эндоплазматической сети и другие особенности, приближающие их к эукариотам.

Большое сходство в строении клеток всех ядерных организмов можно объяснить только тем, что они произошли от общего

предка, который уже имел все главные особенности ядерных организмов.

Кто же был этим предком: автотрофный организм, т. е. растение, или гетеротрофный организм, т. е. животное? Мнения ученых расходятся. Одни полагают, что первыми ядерными организмами были растения, от которых произошли грибы и животные. Согласно этой гипотезе животные возникли из растительных организмов, перешедших к активному захвату других организмов или их остатков. Грибы же возникли из растений в результате перехода их предков к питанию разлагающимися органическими веществами, но сохранили способность к некоторым процессам автотрофной ассимиляции. Происхождение животных от растений, по мнению сторонников этой гипотезы, подкрепляется существованием в классе жгутиковых типа простейших многих организмов, сочетающих оба способа ассимиляции — автотрофный и гетеротрофный.

Другие считают, что первыми ядерными организмами были животные, произошедшие от доядерных гетеротрофов и давших потом начало грибам и растениям. Ряд сторонников этой гипотезы высказали мнение, что какие-то животные заглатывали ядерных автотрофов, у которых хлорофилл был распылен в цитоплазме. Первоначально захваченные древними животными доядерные автотрофы переваривались, но впоследствии некоторые из них благодаря каким-то биохимическим изменениям перестали разлагаться под действием пищеварительных ферментов и превратились в пластиды возникших таким путем растений. Что же касается грибов, то, по мнению этих ученых, они непосредственно возникли из первичных ядерных гетеротрофов, т. е. животных. Необходимо отметить, что сторонники обеих гипотез признают непосредственное родство растительного и животного царств. Это означает, что вначале различия между растениями и животными были невелики, а в ходе дальнейшей эволюции все больше возрастали. В чем же причина расхождения обоих царств и каковы отличия типичных животных от типичных растений?

#### **ОТЛИЧИТЕЛЬНЫЕ ЧЕРТЫ ЖИВОТНЫХ**

Причина постепенного, все возрастающего в процессе эволюции расхождения животных и растений кроется в главном различии между ними, а именно в характере обмена веществ: первые являются гетеротрофами, вторые — автотрофами. Неорганические соединения, которыми питаются растения, рассеяны в непосредственной близости от них (в воде, почве, атмосфере). Поэтому растения могут питаться, ведя неподвижный образ жизни. Животные же могут синтезировать органические вещества только из органических веществ, содержащихся в телах других организмов. Следовательно, они в поисках пищи должны двигаться, что и обусловило типичные различия между представителями обоих царств.

**Форма тела.** Растения, как правило, имеют разветвленную форму тела, что облегчает им поглощение различных неорганических веществ из окружающей среды. Животные же, напротив, имеют компактную форму тела, что облегчает им передвижение в пространстве. Только сидячие животные, относящиеся, как правило, к низшим типам, могут иметь разветвленную форму благодаря развитию хватательных придатков (щупалец и др.).

**Нервная система.** Подвижный образ жизни связан со сменой условий окружающей среды, с необходимостью воспринимать и отвечать на большее количество раздражений, чем при сидячем образе жизни, искать добычу. Поэтому уже у самых низших многоклеточных животных появились нервные клетки и органы чувств, обеспечивающие выполнение указанных функций. В процессе дальнейшей эволюции в связи с увеличивающейся активностью животных организмов происходило усложнение нервной системы и ее роль в различных процессах жизнедеятельности животных все больше возрастала.

Развитая нервная система состоит из *центральной* нервной системы (у позвоночных животных это головной и спинной мозг) и *периферической* (многочисленных нервов). Различные раздражения воспринимаются соответствующими органами чувств (световые — органами зрения, звуковые — органами слуха и т. д.) и по *центростремительным (чувствующим)* нервам передаются в центральную нервную систему, а оттуда идут импульсы по *центробежным (двигательным)* нервам к различным органам тела, обеспечивающим целесообразный ответ организма на раздражение (рис. 3). Например, если пища попала млекопитающему в рот, то химические и механические раздражения, вызванные ею, воспринимаются органами вкуса и другими чувствительными аппаратами, находящимися на языке и стенках ротовой полости. Эти раздражения по центростремительным нервам передаются в нервные центры продолговатого мозга (задний отдел головного мозга), а оттуда по центробежным нервам идут импульсы к железам, выделяющим слюну, которая смачивает пищу и отчасти ее переваривает. Ответ животного организма на раздражение, осуществляемый нервной системой, называется *рефлексом*.

Различают рефлексы безусловные и условные. *Безусловные рефлексы* — врожденные реакции животного организма на те или иные раздражения, например глотание, сосание, чихание и т. д. *Условные рефлексы* возникают в течение всей жизни животного. Например, собака бежит к человеку, который неоднократно кормил ее, и убегает от человека, который причинил ей боль. Как показал И. П. Павлов, условные рефлексы развиваются на

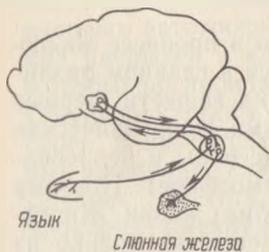


Рис. 3. Схема рефлекторной дуги

основе безусловных или ранее возникших условных рефлексов. В то время как безусловные рефлексы сохраняются всю жизнь, условные рефлексы без упражнения (подкрепления) исчезают. Способность к образованию условных рефлексов возрастает по мере усложнения в процессе эволюции нервной системы организма. Благодаря условным рефлексам животные могут приспосабливаться к новым, ранее отсутствующим условиям среды.

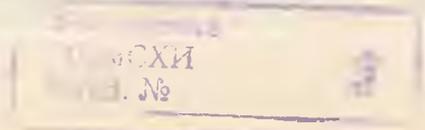
Животным, нервная система которых хорошо развита, свойственны проявления сложной врожденной нервной деятельности — *инстинкты*. Например, пчелы искусно строят соты, выполняют ряд сложных действий по кормлению личинок и уходу за ними и т. д.; рыбы совершают миграции иногда на тысячи километров из морей в реки для метания икры; птицы сооружают, не имея никакого предварительного опыта, подчас очень сложно устроенные гнезда, осенью совершают дальние перелеты, а весной возвращаются по тому же пути обратно и т. д. Каждый из описанных инстинктов складывается из ряда безусловных рефлексов.

Постепенное развитие в процессе эволюции нервной системы, усложнение ее центров привели к возникновению у высших животных способности к простейшей *рассудочной деятельности*, как это в настоящее время доказано специальными опытами и наблюдениями над птицами и в особенности над высшими млекопитающими. Слабые зачатки деятельности, о которой идет речь, как полагают некоторые ученые, замечаются и у более примитивных позвоночных (пресмыкающихся и др.).

**Эндокринная система.** Воздействие на работу отдельных органов и всего организма животных оказывают особые химические вещества — *гормоны*, вырабатываемые так называемыми *железами внутренней секреции*. Последние не имеют выводных протоков и выделяют гормоны в кровь. Каждая из желез вырабатывает особый гормон. Например, гормон, выделяемый особыми частями поджелудочной железы, играет важнейшую роль в обмене углеводов, один из гормонов гипофиза оказывает воздействие на функции половых желез, гормоны последних способствуют формированию половых различий самцов и самок. Все железы внутренней секреции функционируют согласованно и являются органами эндокринной системы, на работу которой оказывает регулирующее воздействие нервная система. В свою очередь, гормоны влияют на работу последней. Наибольшего развития эндокринная система достигла у высших животных.

Подобные вещества, в основном влияющие на рост организмов, открыты и у растений, однако их роль в жизнедеятельности последних не имеет такого большого значения, как у животных. Следовательно, сильное развитие химической регуляции жизненных процессов у животных стоит в явной связи с постепенным возрастанием их активности, усложнением их образа жизни.

**Двигательная система.** Для животных в отличие от растений характерно появление и постепенное совершенствование специаль-



ной двигательной системы, основу которой составляет мышечная ткань. Различают мышцы гладкие и поперечнополосатые. Первые состоят из одноядерных клеток разной формы, способных к сравнительно медленным сокращениям; вторые — из длинных, веретеноподобных многоядерных волокон, имеющих поперечную исчерченность (чем объясняется их название), способных к очень быстрым сокращениям. Эволюция двигательной системы сопровождалась развитием опорных для мышц тканей, начиная с простой соединительной и кончая костной, и появлением у высших беспозвоночных и позвоночных специальных органов передвижения (членистых ног, плавников, крыльев и др.).

**Система переноса веществ.** Организмы могут существовать лишь когда в их телах постоянно происходит передвижение различных веществ (питательных, кислорода, продуктов диссимиляции и др.). У животных в связи с их большей, чем у растений, общей активностью и сильно выраженной способностью к передвижению в пространстве перенос веществ приобретает особенно большое значение. Наиболее древний способ переноса веществ в органическом мире — диффузный (т. е. проникновение растворимых веществ через стенки клеток из одних частей организма в другие), который присущ всем организмам и, следовательно, всем животным, вплоть до самых высших. Однако по мере увеличения размеров тела, усложнения строения и возрастания активности животных передвижение веществ путем диффузии становится недостаточным даже у низших многоклеточных животных (кишечнополостных и плоских червей), у которых вспомогательную транспортную роль могут играть разветвления пищеварительного аппарата. Затем у более высокоорганизованных животных большое значение в переносе веществ имеют полости тела, жидкость которых находится в постоянном движении. Наконец, после сравнительно длительного эволюционного развития появляется самая совершенная система переноса веществ — кровеносная, имеющаяся у всех высших групп беспозвоночных и достигшая наибольшей сложности у позвоночных.

**Дыхательная система.** Подавляющее большинство организмов для осуществления процессов диссимиляции нуждается в свободном кислороде. У низших типов животных, как и у всех растений, газообмен (т. е. поступление кислорода в организм и отдача наружу углекислого газа) совершается через наружную поверхность тела.

Такой газообмен облегчается, когда появляются полости тела, наполненные водянистой жидкостью, омывающей изнутри кожные покровы. Еще больше усиливается кожный газообмен у тех животных, у которых в коже разветвляются кровеносные сосуды. По мере дальнейшего усложнения организации животных и возрастания их активности интенсивность процессов дыхания усиливается и кожный газообмен становится недостаточным. В связи с этим у высших типов животных развиваются специаль-

ные органы дыхания: водных — *жабры*, воздушных — *трахеи* и *легкие*.

**Выделительная система.** Животные как более активные организмы (по сравнению с растениями) выделяют большее количество продуктов диссимиляции, и у них в связи с этим, уже начиная с низших типов многоклеточных беспозвоночных, появляются специальные органы выделения. У растений же специальной выделительной системы нет. Органы выделения животных различны по своему строению, но все они представляют систему канальцев. Эффективность работы рассматриваемых органов увеличивается после появления полостей тела, жидкость которых собирает продукты диссимиляции, и особенно после развития кровеносной системы, сосуды которой вступают в тесное взаимодействие с выделительными канальцами. Продукты диссимиляции могут поглощаться у животных и особыми клетками — *нефроцитами*.

**Пищеварительная система.** Животные как гетеротрофные организмы питаются органическими веществами: белками, жирами, углеводами и др. Молекулы этих веществ, как правило, очень велики и не могут пройти через оболочки клеток, для того чтобы проникнуть в разные части организма, где они ассимилируются. Поэтому в организме животных эти вещества подвергаются под воздействием определенных ферментов процессам пищеварения, в результате которых белки расщепляются на аминокислоты, сложные углеводы — на простые, жиры — на глицерин и жирные кислоты. Перечисленные продукты пищеварения, оставаясь достаточно сложными, растворимы, они имеют молекулы значительно меньшей величины, чем исходные органические соединения, и могут диффундировать внутри клеток простейших (одноклеточных) животных и проникать через оболочки клеток в разные части многоклеточных животных.

У простейших, как правило одноклеточных, животных пищеварение может быть только внутриклеточным. У многоклеточных животных, за исключением самых примитивных из них — губок, есть кишечник (который у представителей некоторых групп редуцируется в связи с особенностями их образа жизни), но пищеварение у низших типов совершается чаще всего в клетках стенки кишечника, т. е. остается внутриклеточным, а кишечная полость служит в основном для захвата большего количества пищи и предварительного механического расщепления ее. Лишь после длительной эволюции пищеварение начинает совершаться в полости кишечника, т. е. становится более эффективным. По мере совершенствования пищеварительного аппарата улучшаются способы механической обработки пищи (дробление ее на мелкие куски), ускоряющие последующий химический распад сложных органических веществ. Непереваренные остатки пищи, которые удаляются у низших животных через единственное отверстие кишечника — ротовое, а у более высокостоящих — через специальное анальное отверстие, ни в коем случае не следует путать

с продуктами диссимиляции: первые не входят в состав клеток тела, а последние образуются в результате распада ассимилированных организмом веществ.

**Размножение.** В органическом мире известно два главных способа размножения: *бесполое* и *половое*. Различают три основных вида бесполого размножения животных: *деление* материнского организма на два новых организма приблизительно равной величины; *почкование* — отделение от материнского организма небольшой по сравнению с ним почки; *множественное деление* всего материнского организма на несколько (часто очень большое количество) новых организмов. Конкретные примеры этих видов бесполого размножения приведены при описании ряда групп животных. Способность к бесполому размножению наблюдается у всех групп растений, вплоть до самых высших. В царстве животных бесполое размножение свойственно преимущественно низшим группам, хотя встречается и у некоторых сравнительно сложных по своему строению животных. Упомянутое различие между растениями и животными в основном объясняется большей дифференциацией тела последних, препятствующей превращению специализированной в определенном направлении части организма в новый организм. Следует отметить, что у животных при возникновении нового организма бесполом путем большую роль играют скопления неспециализированных клеток, которые могут превращаться в различные ткани и органы.

При половом размножении новый организм развивается из особых половых клеток — *гамет*. Половые клетки у одноклеточного организма образуются из единственной клетки его тела, а у многоклеточного организма — в особых органах, называемых *половыми железами (гонадами)*. Зрелые гаметы развиваются в результате сложных изменений в ядрах и цитоплазме клеток, дающих начало гаметам.

Половые клетки бывают мужские, или *микрогаметы* (называемые также *сперматозоидами*), и женские, или *макрогаметы* (называемые также *яйцеклетками*). Типичные сперматозоиды меньше, чем яйцеклетки, форма их обычно вытянутая и передвигаются они, как правило, с помощью тонкого выроста, или жгутика. Типичные яйцеклетки снабжены запасом питательных веществ, необходимых для развития зародыша, форма их округлая, они неподвижны (или малоподвижны). Упомянутые различия между мужскими и женскими половыми клетками возникли в процессе эволюции уже у самых низших животных — простейших.

Половое размножение связано с *оплодотворением*, т. е. слиянием микрогаметы с макрогаметой, ядер обеих клеток в одно ядро; сливается и цитоплазма обеих клеток. Образовавшаяся в результате слияния новая клетка называется *зиготой*. Из нее развивается новый организм. Подвижность сперматозоидов способствует их соединению с яйцеклетками.

Половое размножение имеет большое физиологическое зна-

чение. При слиянии половых клеток обычно усиливается обмен веществ и улучшаются физиологические свойства нового организма, развивающегося из зиготы, особенно при слиянии гамет, происходящих от неродственных организмов (того же вида). В связи с этим в органическом мире развился ряд приспособлений, препятствующих близкородственному половому размножению. Важно, что потомство, возникшее в результате полового размножения, более или менее разнообразно, так как гаметы, сливающиеся в зиготу, имеют, как правило, разный состав генов. При бесполом же размножении организмы развиваются из части тела материнского организма и вполне похожи на него. Положительное же значение разнообразия потомства заключается в том, что в борьбе за существование, в особенности при смене условий обитания, среди потомков могут оказаться особи, лучше приспособленные к новым условиям.

Большинство животных раздельнополы, т. е. особи вида делятся на самцов и самок. Преимущества раздельнополости понятны: она исключает возможность самооплодотворения, а самцы и самки выполняют разные функции, обеспечивающие существование вида. У животных встрече мужских и женских особей для осуществления полового размножения благоприятствует развитие у них нервной и двигательной систем. *Гермафродитизм*, т. е. развитие в одном организме мужских и женских половых органов, присущ преимущественно группам животных, ведущих малоподвижный или неподвижный образ жизни. Самооплодотворение у гермафродитов возможно, но часто оно благодаря разным приспособлениям исключается. Выгода же обоеполости у малоподвижных животных состоит в том, что два гермафродита могут оплодотворить друг друга, при встрече же раздельнополых организмов оба могут оказаться самцами или самками. Гермафродитизм может быть первичным (что характерно для некоторых низших групп животных) и вторичным (возникшим у потомков более высокоорганизованных животных, перешедших к малоподвижному образу жизни или к обитанию в такой среде, где встреча организмов затруднена). Вообще проблема пола очень сложна и здесь рассмотрены лишь некоторые стороны ее. Нужно только подчеркнуть, что у самой высшей группы животных — позвоночных — гермафродитов нет, а у высшего типа беспозвоночных — членистоногих — обоеполость присуща одной группе сидячих раков и редко встречается у других групп типа. У растений же в связи с их неподвижным образом жизни гермафродитизм характерен для подавляющего большинства высших групп, но и у них, как известно, имеются разные приспособления, препятствующие самооплодотворению.

Оплодотворение яйцеклеток сперматозоидами может происходить во внешней среде — *наружное оплодотворение* или внутри организма — *внутреннее оплодотворение*. Наружное оплодотворение может совершаться только в воде, поэтому оно характерно

для многих водных животных и для наземных животных, размножающихся в воде (например, для лягушек). У настоящих сухопутных животных известно только внутреннее оплодотворение. Кроме того, оно свойственно и ряду животных, обитающих в воде. При внутреннем оплодотворении обеспечивается встреча сперматозоидов и яйцеклеток и уменьшается опасность их гибели. У животных с наружным оплодотворением эта система, как правило, устроена просто и может состоять только из половых желез. У животных с внутренним оплодотворением половая система более сложная и, кроме половых желез, включает ряд других органов, которые будут описаны при характеристике разных групп животных.

Многие беспозвоночные размножаются при помощи неоплодотворенных яйцеклеток. Этот способ полового размножения называется *девственным размножением*, или *партеногенезом*. Девственное размножение, к которому способны только самки, обеспечивает появление в течение определенного периода времени более многочисленного потомства, чем при типичном половом размножении, так как вид тогда представлен только женскими особями.

Партеногенез преимущественно наблюдается у тех животных, которые подвергаются массовой гибели, но и у них периоды девственного размножения, как правило, сменяются периодами типичного полового размножения, что способствует по указанным выше причинам усилению жизнеспособности таких животных.

**Индивидуальное развитие (онтогенез).** Любой организм, появившийся в результате бесполого или полового размножения, должен для достижения вполне сформированного (взрослого) состояния пройти определенные стадии индивидуального развития. При бесполом размножении различия между начальной (например, почкой) и взрослой стадиями обычно не так велики, как при половом размножении. Онтогенез (если не учитывать процессы созревания половых клеток) подразделяется на два периода: *зародышевый (эмбриональный)* и *послезародышевый (постэмбриональный)*. У животных первый период заканчивается выходом из яйцевых оболочек или из тела матери (при живорождении) сформированного организма. У одних животных (например, у дождевых червей, речного рака, пауков, ящериц, птиц, млекопитающих) эмбриональное развитие заканчивается образованием организма, во всех существенных чертах похожего на взрослый. Такой тип развития называется *прямым*. У других животных (например, у насекомых, земноводных и др.) эмбриональное развитие заканчивается образованием личинки, которая отличается по строению и образу жизни от взрослой формы. Такой тип развития называется *развитием с превращением*, или *метаморфозом*. Следует, однако, подчеркнуть, что степень различия между личинками и взрослыми формами может быть разной (см. описание насекомых).

## ЗАКОНОМЕРНОСТИ СТРОЕНИЯ И ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ОРГАНИЗМОВ

**Единство формы и функции.** Для выполнения определенной работы, т. е. *функции*, каждый орган должен иметь соответствующее наружное и внутреннее строение, т. е. *форму* (в широком смысле этого слова). Например, мышечные волокна имеют удлиненную форму и состоят из органических веществ, физические и химические изменения которых обеспечивают сокращение волокон и последующее растяжение их.

**Корреляция (связь) строения и работы разных органов.** Мышцы для осуществления своих функций должны иметь опору, роль которой у позвоночных выполняют различные части внутреннего скелета (костного или хрящевого); чем лучше развита мышца и интенсивнее ее работа, тем шире и прочнее должна быть ее опора. Например, у летающих птиц наиболее развита большая грудная мышца, от которой зависит опускание крыла: ее опорой служит широкий киль грудной кости (грудины). У страусов, т. е. не летающих птиц, но приспособленных к быстрому бегу, киля на груди нет, но у них значительно сильнее, чем у летающих птиц, развиты мышцы и кости ног. Приведенные примеры показывают, что одни органы для выполнения их функций нуждаются в развитии других органов. Однако наблюдаются такие явления, когда усиленное развитие одних органов происходит для возмещения недоразвития или полной редукции других. Например, китообразные произошли от наземных хищных млекопитающих, имевших волосяной покров. Для обитания в водной среде такой покров непригоден. Так как теплоотдача в воде сильно возрастает, то выжили те китообразные, у которых вместо редуцированного волосяного покрова развился мощный подкожный жировой слой. Таким образом, каждый организм представляет собой *целостную систему скоррелированных органов*.

**Приспособление организмов как целостных систем к определенному образу жизни в окружающей их среде.** Такова, например, организация тела птиц, столь совершенно приспособленная к полету, хотя отдельные части ее непосредственного отношения к последнему не имеют. Ноги птиц в полете не участвуют, но строение их сильно изменилось, так как в связи с превращением передних ног в крылья вся масса тела стала опираться на задние конечности и понадобилось укрепление их тазового пояса и костей самой конечности. Подобные изменения произошли в течение эволюции предков лошадиных (см. рис. 1). Объяснить возникновение таких изменений можно, только учитывая целостность систем организмов, анализируя их приспособления в свете теории естественного отбора. В разработке проблемы ведущего значения целостности организмов в онтогенезе и филогенезе животных весьма большое значение имеют труды советских ученых А. Н. Северцова, И. И. Шмальгаузена и др.

## ЗНАЧЕНИЕ РАЗЛИЧНЫХ БИОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ ДЛЯ ВСЕСТОРОННЕГО ИЗУЧЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

Основная задача зоологии состоит во всестороннем изучении всех групп животных, начиная с самых примитивных, объединяемых в тип простейших, и кончая самыми высшими — млекопитающими. Для решения указанной задачи необходимы исследования различного рода: морфологические, физиологические, экологические, зоогеографические и др.

**Морфологические исследования.** Они помогают в изучении наружного и внутреннего строения организмов. В течение многих веков исследования этого рода велись невооруженным глазом на целых и вскрытых животных. Около 300 лет назад при изучении живых существ начали применять световые микроскопы. В результате были открыты многие организмы (о существовании которых ранее не подозревали ввиду их очень малой величины) и стали возможными исследования тонкого строения тел всех организмов. Постепенное совершенствование световых микроскопов, возрастание их увеличивающей силы, изобретение новых способов изучения строения организмов (дифференциальная окраска разных частей клеток, тканей и органов, получение тонких срезов тел животных при помощи особых приборов — микротомов с последующей окраской таких срезов и др.) значительно повысили эффективность морфологических исследований. Благодаря микроскопическим исследованиям в конце 30-х годов XIX в. была обоснована теория клеточного строения растений и животных, все больше совершенствовалось познание особенностей строения различных групп организмов, в том числе животных.

В течение последних десятилетий изучение строения организмов происходит с помощью электронных микроскопов, дающих увеличение в десятки и сотни тысяч раз (в световых микроскопах максимальное увеличение не превышает 2500 раз). Электронно-микроскопические исследования вместе с изобретением новых, весьма тонких методик изучения биохимического состава клеток способствовали более точному выявлению особенностей строения и эмбрионального развития животных и в ряде случаев привели к серьезному изменению взглядов ученых на строение разных групп животных.

Сравнение строения различных животных позволяет установить глубокое сходство там, где оно на первый взгляд отсутствует. Так, например, огромный ласт кита, представляющий собой мощный плавник, совершенно не похож на лапу сухопутного хищного млекопитающего. Однако обе конечности состоят из одних и тех же отделов: плеча, предплечья (в состав которого входят локтевая и лучевая кости) и кисти (в состав которой входят кости запястья, пясти и фаланги пальцев). Это глубокое сходство объясняется тем, что, как показали палеонтологические исследования, китообразные произошли от сухопутных хищников. Органы, выпол-

няющие одинаковые или различные функции и имеющие в основном сходное строение, называются *гомологичными*.

В то же время между двумя органами может быть чисто поверхностное сходство. Так, например, конечности наземных позвоночных и насекомых сходны тем, что и те и другие членистые. Однако строение их различно: конечности позвоночных имеют внутренний, костный скелет, насекомых — наружный, хитиновый. Органы, выполняющие одинаковые функции и имеющие некоторое внешнее сходство, но резко различающиеся между собой по строению, называются *аналогичными*.

**Физиологические исследования.** Они проводятся в тесной связи с биохимическими и биофизическими исследованиями, посвящены изучению функций отдельных частей тела и жизнедеятельности всего организма. Исследования этого рода позволяют выявить связь между строением и работой каждой части тела и согласованность в строении и функционировании разных частей тела между собой.

**Экологические исследования.** С их помощью изучают связи организмов со средой обитания, выявляют их приспособления к характерным особенностям последней. Эти исследования проводятся в тесном взаимодействии с морфологическими, физиологическими исследованиями и основаны на всестороннем познании образа жизни изучаемых животных и условий среды обитания.

**Биогеографические исследования.** Они помогают изучению закономерностей распространения каждой группы организмов на земном шаре, выяснению состава *флоры* (т. е. совокупности всех видов растений) и *фауны* (т. е. совокупности всех видов животных) разных частей нашей планеты. Виды, обитающие в той или иной части Земли, приспособлены к условиям окружающей среды. Но органический мир в сходных по климату и другим условиям частях земного шара может быть совершенно различен. Это объясняется тем, что условия, в которых протекала в прошлые геологические времена эволюция организмов в таких частях Земли, различались. Общеизвестно, что в Австралии и на прилегающих к ней островах (Тасмания и Новая Гвинея) обитают только самые низшие млекопитающие: клоачные (ехидны и утконос) и сумчатые (кенгуру и др.). До появления в Австралии человека там не было высших (плацентарных) млекопитающих, за исключением некоторых видов мышей и рукокрылых. Когда некоторые плацентарные были завезены на материк, они сильно размножились. Следовательно, условия жизни на нем были для ряда высших млекопитающих вполне благоприятными, но они не могли туда попасть, так как Австралия еще в давние геологические времена была отделена от других материков. До изоляции ее на всех материках существовали только низшие млекопитающие. Когда же от них произошли плацентарные, то последние постепенно вытеснили своих предков. Исключение составила Южная Америка, которая дольше была связана с Австралией.

Фауна Северной Америки имеет большое сходство с фауной Северной Азии, потому что эти части земного шара сравнительно недавно отделились друг от друга Беринговым проливом. Животный же мир Южной Америки значительно отличается от фауны Северной Америки, так как соединение материков посредством Панамского перешейка произошло сравнительно недавно, что препятствовало обмену видами животных. Значительное сходство имеется между фауной Южной Азии и Африки (южнее Сахары), так как связь между ними существовала с давних времен.

Существует разделение на следующие наземные *зоогеографические области* Земли: Палеарктическую (Северная Азия, Европа, Передняя Азия и Север Африки), Неарктическая (Северная Америка), Эфиопская (Африка — южнее Сахары), Индо-Малайская (Южная Азия и большая часть Малайского архипелага).

Знания сведений о животных, характерных для различных зоогеографических зон, необходимы для специалистов по зоотехнии и ветеринарии.

**Палеонтологические исследования.** Они имеют для выяснения эволюции разных групп животных исключительно большое значение, хотя палеозоологи (ученые, занимающиеся вымершими животными) имеют в своем распоряжении, как правило, лишь останки вымерших видов (скелеты, раковины и др.). Благодаря широкому использованию в палеонтологии положения о корреляциях различных систем органов, введенному в эту науку впервые выдающимся французским ученым Ж. Кювье (1769—1832) еще в конце XVIII в., палеозологам удалось восстановить во многих случаях по скелетам позвоночных строение нервной, мышечной и других систем, не сохраняющихся в ископаемом состоянии. Знание же строения вымерших животных (в сочетании с данными о ныне живущих родственными последним групп) позволило составить более или менее вероятное представление о их физиологии и образе жизни. Экологические исследования палеозологов, как правило, увязаны с работами геологов, изучающих климатические и другие условия в минувшие времена на земном шаре, что крайне важно для познания роли внешних факторов в происхождении разных групп животных (см. характеристики разных классов позвоночных). Методика палеонтологических исследований в текущем столетии, особенно в течение последних десятилетий, достигла большого совершенства и помогла разрешить ряд вопросов о происхождении первых наземных позвоночных, млекопитающих и др. (рис. 4).

**Эмбриологические исследования.** Они имеют очень большое значение для всестороннего познания животных. В курсе зоологии сведения о зародышевом развитии широко используются для выяснения происхождения всех групп животных, в особенности тех, по которым скудны или совсем отсутствуют палеонтологические данные.

Еще в начале XIX в. было установлено, что у эмбрионов по-

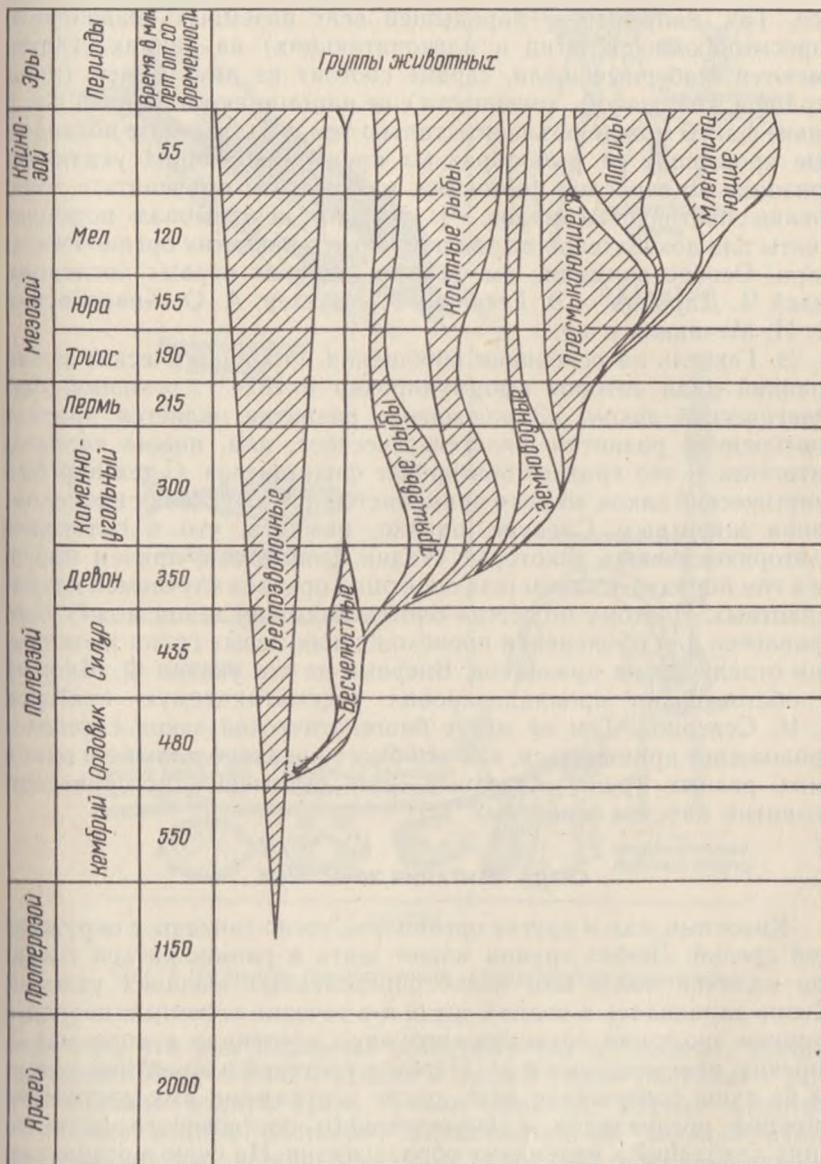


Рис. 4. Геологические эры и периоды

являются такие признаки, которые у сформированных особей отсутствуют, но они имеются у взрослых особей других организмов. Так, например, у зародышей всех наземных позвоночных (пресмыкающихся, птиц и млекопитающих) на ранних стадиях имеются жаберные щели, сердце состоит из двух камер (предсердия и желудочка), конечности еще напоминают плавники и т. д. Такие факты можно объяснить только тем, что наземные позвоночные произошли от рыбообразных предков, имеющих указанные признаки во взрослом состоянии, и их нельзя объяснить с точки зрения постоянства видов. Ч. Дарвин использовал подобные факты для доказательства эволюционного развития органического мира. Особое внимание им уделили одни из первых последователей Ч. Дарвина — Э. Геккель, Ф. Мюллер, А. О. Ковалевский, И. И. Мечников и др.

Э. Геккель на основании обобщения эмбриологических исследований ряда авторов сформулировал в 1874 г. *основной биогенетический закон*: «Зародышевое развитие является кратким повторением развития филогенетического, или, иными словами, онтогенез — это краткое повторение филогенеза». С тех пор биогенетический закон широко применяется для выяснения происхождения животных. Следует, однако, помнить, что в онтогенезе повторяются лишь некоторые стадии филогенеза, причем иногда не в том порядке, в каком шла эволюция предков изучаемой группы животных. Поэтому не всегда биогенетический закон может быть привлечен для объяснения происхождения целых групп животных или отдельных их признаков. Впервые на это указал Ф. Мюллер, а обстоятельно проанализировал рассматриваемую проблему А. Н. Северцов. Тем не менее биогенетический закон с успехом продолжает применяться, как это будет показано дальше в описаниях разных групп животных, для выяснения исторического развития царства животных.

### СРЕДА ОБИТАНИЯ ЖИВОТНЫХ

Животные, как и другие организмы, тесно связаны с окружающей средой. Любая группа может жить и размножаться только при наличии более или менее определенных внешних условий. Жизнь зародилась в водной среде и в течение огромных периодов времени эволюция органического мира протекала в водоемах — морских, пресноводных и др. Переход растений и животных к жизни на суше совершился лишь после достижения ими достаточно сложной организации и последующего постепенного развития у них адаптаций к наземному образу жизни. На суше в результате естественного отбора, проходившего в более изменчивых и трудных условиях, чем в воде, возникли высшие группы растений и животных, а очень сложные беспозвоночные (насекомые) и позвоночные (птицы, рукокрылые из млекопитающих и некоторые мезозойские рептилии) овладели воздушной средой. Далее нужно

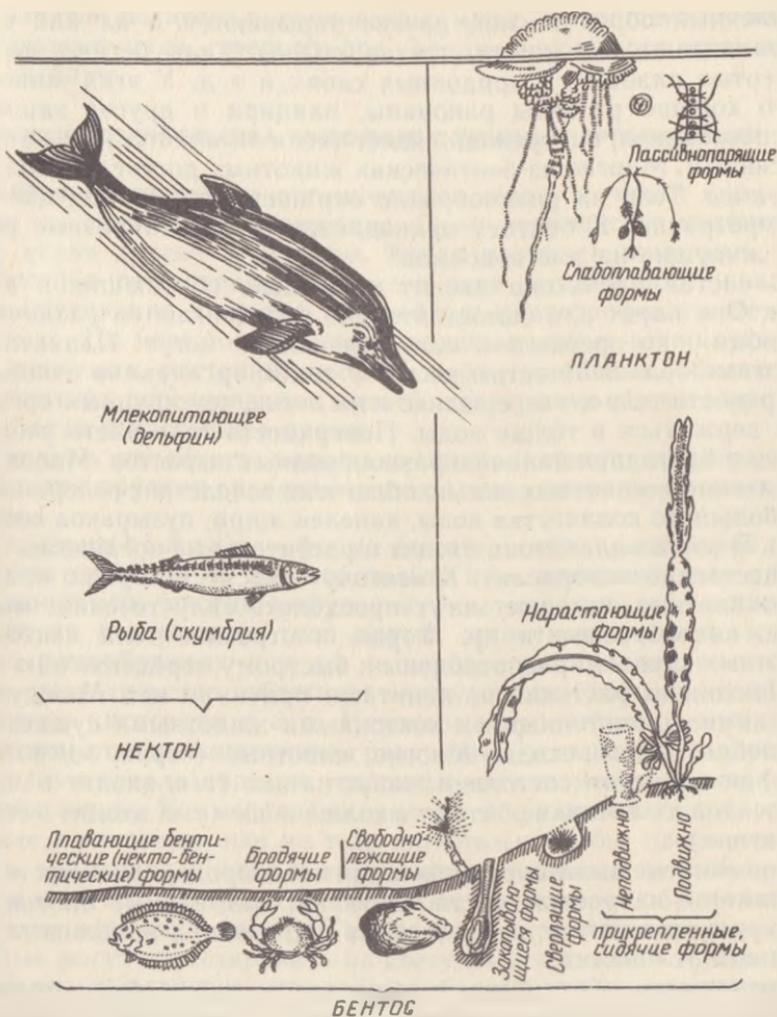


Рис. 5. Основные биологические группы водных организмов

отметить, что ряд наземных животных (из насекомых, клещей, рептилий, птиц, млекопитающих и др.), а также растений с успехом освоили водную среду. Таким образом, водные животные (и также водные растения) разделяются на *первичноводные* (предки которых всегда обитали в водоемах) и *вторичноводные* (предки которых были наземными организмами).

Водных животных (как морских, так и пресноводных) можно разделить на три биологические группы: бентос, планктон и нектон (рис. 5). К *бентосу* относятся животные, обитающие на дне водоемов. Бентические животные разнообразны: одни ведут при-

крепленный образ жизни, другие зарываются в ил или песок, вбуравливаются в камни, третьи ползают или бегают по дну, четвертые плавают в придонных слоях и т. д. У этих животных часто хорошо развиты раковины, панцири и другие защитные приспособления, внутренний скелет (если он имеется) может быть массивным. Многие из бентических животных достигают большой величины. Тела их разнообразно окрашены, часто под цвет дна и непрозрачны. К бентосу принадлежат и разнообразные растения, живущие на дне водоемов.

В состав *планктона* входят животные, обитающие в толще воды. Они парят или самостоятельно передвигаются различными способами, но преодолеть силу течения не могут. Планктонные животные большей частью малы. У таких организмов отношение поверхности тела к массе велико и им легче, чем крупным организмам, держаться в толще воды. Поверхность тела часто увеличивается и благодаря наличию разнообразных выростов. Масса тела планктонных животных сильно облегчена вследствие содержания в нем большого количества воды, капелек жира, пузырьков воздуха и т. д. В состав планктона входят и растительные организмы (преимущественно водоросли). К *нектону* относятся хорошо плавающие животные, которые могут преодолеть силу течений: многие рыбы, китообразные и др. Форма и строение тела нектонных животных хорошо приспособлены к быстрому передвижению в воде. Нектонных растений по понятным причинам нет. Между бентическими, планктонными и нектонными животными существуют разнообразные переходы. Многие животные (черви, мягкотелые и др.) во взрослом состоянии живут на дне (т. е. входят в состав бентоса), а их личинки обитают в толще воды (т. е. входят в состав планктона).

Упомянутые выше среды обитания неоднородны, каждая из них разделяется на разные места обитания, называемые *биотопами*. Они характеризуются на всем своем протяжении приблизительно сходными условиями.

Организмы, обитающие в пределах какого-нибудь биотопа, в той или иной степени связаны между собой и образуют *биоценозы*. В состав биоценозов входят автотрофы (растения и др.) и гетеротрофы (животные и др.). Первые синтезируют органические вещества, в совокупности образующие так называемую *первичную продукцию*, которую потребляют гетеротрофы. В то же время автотрофы могут использовать для синтеза органических веществ неорганические соединения, выделяемые гетеротрофами в виде конечных продуктов диссимилиации. Разные биоценозы могут в большей или меньшей степени быть связаны между собой; вещества, возникшие в одном биоценозе, могут передаваться в другой, в некоторых случаях расположенный очень далеко. Исследования последних лет показали, что в океанах на больших глубинах обитают в массовом количестве автотрофные бактерии, синтезирующие органические вещества, которые являются основой

для развития богатого органического мира, состоящего из последовательного ряда гетеротрофов, заканчивающегося промысловыми рыбами.

### ФОРМЫ СОЖИТЕЛЬСТВА ЖИВОТНЫХ С ДРУГИМИ ОРГАНИЗМАМИ

В течение эволюции органического мира, начиная с ранних этапов ее, средой для постепенно увеличивающегося количества видов стали другие организмы. Когда возникли животные, т. е. эукариотные гетеротрофы, то уже в типе простейших появились виды, обитающие в других простейших (автотрофных и гетеротрофных). По мере того как развивались главные ветви эукариотов (животных, растений, грибов), число животных, обитающих в организмах перечисленных ветвей, непрерывно росло и продолжает расти в настоящее время.

Принято различать несколько видов тесного сожительства животных с другими организмами: комменсализм, симбиоз и паразитизм.

**Комменсализм** — форма сожительства, при которой один организм получает от другого пользу и не причиняет ему вреда. Так, например, многие инфузории (из типа простейших) поселяются на поверхности тела других животных (червей, мягкотелых, ракообразных и т. д.) и передвигаются вместе с ними. Такое сожительство облегчает инфузориям добывание пищи, получение кислорода и т. д. Некоторые простейшие могут жить в заднем отделе кишечника различных животных (например, лягушек) и использовать не усвоенные организмом этих животных остатки пищи. Комменсалами являются различные черви, обитающие в раковинах или на теле мягкотелых, рыбы, плохо плавающие и прикрепляющиеся к телу хорошо плавающих рыб, и т. д.

**Симбиоз** — форма сожительства, при которой оба организма получают взаимную пользу. Так, например, различные водоросли, которые могут синтезировать на свету из углекислого газа и воды углеводы и выделяющие при этом свободный кислород, поселяются в различных простейших или многоклеточных животных (кишечнополостных, червях и т. д.). Водоросли благодаря такому сожительству защищены от различных внешних воздействий и могут использовать продукты диссимилиации животного для синтеза органических веществ. Животное же получает от водорослей дополнительное количество кислорода для процессов дыхания.

**Паразитизм** — форма сожительства двух организмов, при которой паразит поселяется на поверхности тела или внутри другого организма — хозяина и питается частями его тела или переваренной последним пищей. Наружные паразиты называются *эктопаразитами*, паразиты внутри органов — *эндопаразитами*. Паразиты и их хозяевами могут быть как растения, так и животные. Количество паразитических животных очень велико, в особенности их много среди простейших, плоских и первичнополостных

червей, среди членистоногих — в отряде клещей (из класса паукообразных) и в классе насекомых. Все без исключения виды животных являются хозяевами разнообразных паразитов.

Следует отметить, что далеко не всегда можно установить границы между указанными видами сожительства, в особенности когда речь идет о степени пользы или вреда сожителей друг для друга. Поэтому некоторые ученые называют паразитами все организмы, средой обитания для которых являются другие организмы, не упоминая о пользе или вреде, причиняемых паразитами своим хозяевам. Подробно этот вопрос рассматривается в курсе паразитологии. В данном же учебнике речь идет о ряде паразитических животных, причиняющих вред полезным животным и человеку, а также культурным растениям.

Паразитические животные произошли от свободноживших предков в результате постепенного приспособления к жизни в других организмах. Во многих случаях предками паразитов были комменсалы и симбионты, которые постепенно приспособились к питанию исключительно за счет хозяев. Паразитами пищеварительных органов могли стать свободноживущие организмы, которые попадали в кишечник других животных вместе с пищей. В большинстве случаев такие организмы погибали, но те, у которых вырабатывались вещества, парализующие действие пищеварительных ферментов хозяина, и развивались другие приспособления к жизни в кишечнике, превратились в настоящих паразитов. Из кишечника паразиты могли проникать в кровь и разные органы тела, становясь их постоянными обитателями. Возможно, что некоторые эндопаразиты произошли от эктопаразитов, которые через кожу или другим путем проникали во внутренние органы хозяина. Эктопаразиты же могли произойти от комменсалов. Таким образом, превращение свободноживущих животных в паразитов шло разными путями.

Организация и развитие животных, превратившихся в паразитов, сильно изменились. В связи с малоподвижной и однообразной жизнью и обеспеченностью готовой пищей строение паразитов в общем упрощается (особенно нервная и мышечная системы, органы передвижения, пищеварительная система, которая может полностью редуцироваться). Вместе с тем у паразитических животных появляются органы прикрепления и наблюдается чрезвычайно сильное развитие органов размножения. Последнее объясняется тем, что потомство паразитов обязательно должно выйти из тела хозяина, в противном случае оно обречено на гибель вместе с ним. Но выход из тела хозяина большей частью связан с массовой гибелью, а кроме того, только немногие из потомства могут попасть в организм нового хозяина. В борьбе за существование выживали лишь те паразитические формы, у которых массовое размножение могло компенсировать гибель потомства.

В связи с тем что вероятность попадания паразитов в организм хозяина невелика, у многих паразитов яйца и личинки окру-

жены прочными оболочками и могут длительное время сохранять свою жизнеспособность во внешней среде. У большого количества паразитических животных имеет место *смена хозяев*, связанная с чередованием поколений паразитов. Так, например, половозрелые формы широко распространенной печеночной двуустки, или фасциолы, обитают в печени млекопитающих и человека, а ее личинки — в теле пресноводных брюхоногих моллюсков. Хозяева, в которых живут половозрелые особи паразита, называются *окончательными*, или *дефинитивными*, а хозяева, в которых живут неполовозрелые особи, называются *промежуточными*. У некоторых паразитов цикл развития может протекать в трех хозяевах: одном окончательном и двух промежуточных, из которых второй обычно называется *дополнительным*. Смена хозяев обеспечивает распространение паразитов и использование ими разных животных в качестве кормителей и содействует увеличению числа их особей, так как в промежуточных хозяевах происходит размножение неполовозрелых особей многих паразитов.

Паразитические животные в большинстве случаев вызывают более или менее сильные нарушения нормальной жизнедеятельности организма хозяев, что ведет к различным заболеваниям.

Причины вредного воздействия паразитов на организм хозяина разнообразны. Главнейшие из них таковы: 1) паразиты, питаясь за счет организма хозяина, истощают его; 2) продукты обмена веществ паразитов отравляют организм хозяина; 3) паразиты могут разрушать различные ткани и органы хозяина, закупоривать воздухоносные пути, просвет кишечника, выводные протоки желез и т. д.; 4) паразиты, ослабляя хозяина и разрушая его органы, способствуют проникновению в организм других паразитов.

Разные виды паразитов вызывают различные заболевания. Названия болезней обычно являются производными от названий последних. Так, болезнь крупного и мелкого рогатого скота и других млекопитающих, причиняемая червем фасциолой (*Fasciola hepatica*), называется фасциолезом. Для разработки методов борьбы с вредными паразитами большое значение имеют исследования циклов развития последних.

В дореволюционной России работали выдающиеся паразитологи — Н. А. Холодковский, В. Л. Якимов, В. Я. Данилевский и др. Однако подлинного расцвета в нашей стране паразитология достигла после Октябрьской революции благодаря трудам К. И. Скрябина, Е. Н. Павловского, В. А. Догеля, Б. Е. Быховского, А. П. Маркевича и многих других ученых.

### СИСТЕМА ЦАРСТВА ЖИВОТНЫХ

Всестороннее изучение животных показало, что царство животных состоит из огромного количества групп, различающихся особенностями своей организации. При установлении этих групп

применяют систему соподчиненных категорий. Основной систематической категорией является *вид* (например, дикий кабан, пчела медоносная, аскарида свиная). Организмы, относящиеся к одному виду, легко скрещиваются друг с другом и дают плодовитое потомство. Таким образом, особи одного вида обмениваются между собой генами и поэтому очень похожи друг на друга. Каждый вид распространен на определенной территории (водной или наземной), которая называется *ареалом* данного вида. Так, например, банкивский петух (предок домашних кур) обитает в Южной Азии, а нубийский осел (предок домашнего осла) — в Северной Эфиопии, Сомали и Эритрее.

Распространение особей одного вида на протяжении его ареала неравномерно, в одних местах они многочисленны, в других встречаются редко или совсем отсутствуют. Совокупность особей одного вида, обитающих на какой-нибудь части ареала, называется *популяцией*. Таким образом, каждый вид, как правило, состоит из множества популяций, причем даже близко обитающие популяции могут несколько отличаться друг от друга, если условия их жизни неодинаковы (например, одна популяция населяет лес, а другая — рядом расположенный луг). Если условия на протяжении ареала, достаточно большого, постепенно меняются (понижается средняя годовая температура, повышается влажность и т. п.), то признаки популяций тоже постепенно меняются. Так, например, величина тела дикого кабана с юго-запада Европы по направлению к северо-востоку Евразии постепенно увеличивается. Меняются и другие его признаки (густота шерсти, толщина жирового покрова и др.). В результате таких изменений возникает ряд *географических рас*, или *подвидов*. Домашние животные тоже подвержены закономерным географическим изменениям и каждая порода состоит из разных популяций, различающихся по своей продуктивности, отношению к разным факторам неорганической среды (температуре, влажности и др.), степенью устойчивости к разным заболеваниям. Таким образом, изучение популяций домашних животных имеет большое практическое значение.

Близкие виды объединяются в один *род*. Например, волк и шакал принадлежат к роду собак, а лисица обыкновенная и лисица-корсак — к роду лисиц. Знаменитый шведский ученый Карл Линней (1707—1778), создатель научной системы животных и растений, предложил называть каждый вид двумя словами на латинском языке, из которых первое было названием рода, а второе — видовое. Так, например, волк — *Canis lupus*, шакал — *Canis aureus*, воробей домашний — *Passer domesticus*, пиявка медицинская — *Hirudo medicinalis* и т. д. После названия вида часто указывается полностью или сокращенно фамилия автора, установившего этот вид. Фамилия Линнея часто обозначается только одной латинской буквой L. Примеры полных названий видов: *Sus scrofa* L. (кабан), *Columbia livia* Gmelin (голубь сизый). Предложенная Линнеем *бинарная номенклатура* была

принята всеми учеными и ею пользуются и в настоящее время. Ближние роды объединяются в *семейство*, семейства — в *отряд*, отряды — в *класс*, классы — в *тип*. Часто устанавливаются промежуточные категории: *подрод* (между родом и видом), *подсемейство* (между семейством и родом), *подотряд* (между отрядом и семейством), *подкласс* (между классом и семейством), *подтип* (между типом и классом). Кроме того, употребляют: *надкласс* (между подтипом и классом), *надотряд* (между подклассом и отрядом), *надсемейство* (между отрядом и семейством).

Таким образом, в системе животного мира соподчиняются следующие категории: вид — подрод — род — подсемейство — семейство — надсемейство — подотряд — отряд — надотряд — подкласс — класс — надкласс — подтип — тип.

Тип — высшая систематическая категория. Каждый тип характеризуется определенным планом строения, общим для всех групп (подтипов, классов и т. д.), входящих в его состав. Так, например, у всех представителей самого большого типа животных — членистоногих центральная нервная система, за исключением ее головной части, расположена на брюшной стороне, скелет (состоящий из особого органического вещества хитина) наружный и т. д., а у представителей высшего типа животных — хордовых (к которому относятся позвоночные животные) центральная нервная система расположена на спинной стороне, скелет (у самых низших групп типа в виде упругого тяжа — хорды, у остальных — хрящевой или костной) — внутренний и т. д. В книге рассмотрены почти все типы царства животных, большинство классов, многие отряды и в ряде случаев группы более низкого ранга, если последние представляют интерес для животноводства.

Первые системы органического мира были предложены задолго до победы эволюционной теории учеными (к ним принадлежал и К. Линней), которые считали, что виды неизменны и их столько, сколько сотворил бог. В ряде случаев эти системы строились на основании какого-нибудь одного признака. Например, Линней относил к червям (т. е. к сравнительно низкоорганизованным беспозвоночным животным) тропических подземных земноводных (т. е. настоящих позвоночных животных) только потому, что они лишены ног. Такие системы принято называть *формальными*, т. е. не отражающими сущности различий между группами организмов. Однако даже в доэволюционный период некоторые ботаники и зоологи выделяли группы организмов на основании ряда признаков, т. е. они учитывали степень сходства между сравниваемыми группами, не объясняя, чем определяется разная степень сходства между различными группами.

С эволюционной точки зрения система животных, как и системы царств других организмов, должна отражать историческое (эволюционное) развитие всего царства и входящих в его состав групп. Другими словами, названные системы нужно строить на

основе выяснения степени родства между разными группами организмов, что достигается всесторонним изучением последних. Победа эволюционной теории Ч. Дарвина содействовала успешной разработке естественных систем органического мира, которая продолжается и до настоящего времени с привлечением новых методов выяснения степени родства сравниваемых групп организмов: биохимических, генетических и др.

В описаниях типов, классов, а также некоторых отрядов в «Систематической части» книги отмечается, сколько видов насчитывается в каждом из них. Приведенные цифры, как правило, следует считать ориентировочными, так как непрерывно зоологи находят все новые, ранее неизвестные виды. Кроме того, более тщательные исследования ранее изученных видов во многих случаях показывают, что тот или иной вид нужно разделить на несколько самостоятельных видов или, наоборот, ранее описанные виды на самом деле входят в состав одного вида. Приведенные цифры о количестве видов взяты из последних источников.

В течение существования человеческого общества некоторые виды животных (млекопитающих, птиц и др.) были истреблены людьми. Причины этого отрицательного процесса разнообразны и общеизвестны и подробно освещаются в курсах по охране природы, введенных в программы высших учебных заведений, в научно-популярной литературе, в радио- и телепередачах. В настоящее время в разных странах составляются «Красные книги», в которых на листы красного цвета (знак опасности) заносят названия видов животных, находящихся под угрозой полного исчезновения или ставших редкими. В «Красную книгу СССР», вышедшую (вторым изданием) в двух томах в 1984 г., занесено: млекопитающих — 94 вида и подвида, птиц — 80, рептилий — 37, амфибий — 9, рыб — 9, насекомых — 219, ракообразных — 2, моллюсков — 19, разных червей — 11. На самом деле число исчезающих видов, особенно в разных группах беспозвоночных, во много раз больше указанного.

Почти во всех странах мира принимаются меры по охране окружающей среды. Ввиду катастрофически быстрого сокращения естественных мест обитания организуются заповедники и подобные территории с менее строгим режимом. В нашей стране государственные мероприятия по охране природы начали вводиться еще по указанию В. И. Ленина. Согласно Конституции СССР охрана природы является обязанностью всех граждан страны. Советский Союз заключил и продолжает заключать с разными странами и международными природоохранными организациями соглашения по совместной охране органического мира, наземных и водных территорий земного шара. Из подобных соглашений следует упомянуть те, которые касаются рыболовства в дальневосточных морях и в других местах Мирового океана с целью поддержания на должном уровне запасов промысловых рыб, соглашение о запрещении вылова большинства китообразных и др.

Царство животных (Animalia) принято делить на подцарство простейшие, или одноклеточные животные (Protozoa), и подцарство многоклеточные животные (Metazoa).

### ПОДЦАРСТВО ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ [PROTOZOA]

#### ТИП ПРОСТЕЙШИЕ, ИЛИ ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ (PROTOZOA)

Большинство простейших — одноклеточные организмы, но известно значительное количество представителей этого типа, образующих колонии из нескольких или даже многих клеток (рис. 6, Д). Однако их нельзя считать настоящими многоклеточными организмами, так как каждая клетка, входящая в состав колонии, выполняет все функции, и разделение функций между клетками одной колонии, как это всегда наблюдается у многоклеточных растений и животных, у колониальных простейших, как правило, не выражено, хотя и намечается у некоторых из них.

Каждое простейшее представляет собой целостный организм, выполняющий все функции, свойственные живым существам. Поэтому нельзя приравнивать тело простейшего к одной какой-нибудь клетке многоклеточного организма, выполняющей одну определенную функцию (покровную, нервную, двигательную и т. д.). Но надо иметь в виду большое сходство в строении клеток простейших и многоклеточных, выражающееся в одинаковом составе органоидов, тождественности процессов деления ядра и т. д., что свидетельствует о родстве обеих групп организмов.

Значительное число простейших обитает в водной среде: морях, пресных и солоноватых водоемах (от больших озер до миленьких луж), даже в небольших скоплениях воды, например в пазухах листьев, во мху, в водной пленке, окружающей частицы почвы. Многие простейшие ведут паразитический образ жизни и, следовательно, тоже обитают в жидкой (кровь, лимфа) или полужидкой (в клетках тела хозяина) среде. Всего известно более 40 тыс. видов простейших.

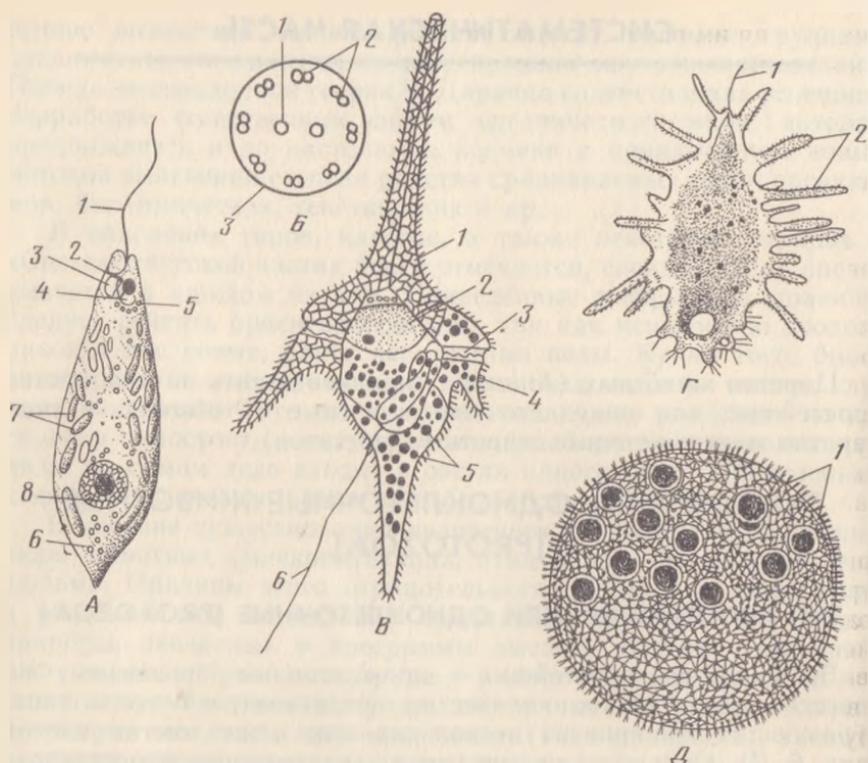


Рис. 6. Жгутиковые:

А — эвглена (1 — жгутик, 2 — глазок, 3 — резервуар вакуоли, 4 — сократительная вакуоль, 5 — приводящие вакуоли, 6 — зерна углеводов, 7 — хроматофоры, 8 — ядро), Б — строение жгутика по данным электронно-микроскопических исследований (1 — центральные фибриллы, 2 — периферические фибриллы, 3 — оболочка жгутика), В — церациум (1 — одна из пластинок панциря, 2 — ядро, 3 — поперечная бороздка с жгутиком, 4 — отростки пластинок панциря, 5 — хроматофоры, 6 — жгутик), Г — мастигамеба (1 — жгутик, 2 — ложноножки), Д — колониальное жгутиковое вольвокс (1 — половые клетки)

Отдел зоологии, изучающий простейших, называется *протозоологией*. В развитии этой науки большую роль сыграли труды выдающегося советского ученого В. А. Догеля и его многочисленных учеников — Ю. И. Полянского, А. А. Стрелкова и др.

### Общая характеристика

**Строение.** Почти все представители этого типа — микроскопические организмы. Величина самых маленьких простейших не более 2—4 мкм, но размеры некоторых морских форм достигают нескольких миллиметров, а ископаемых нуммулитов — даже 3 см. Клетки простейших, как у всех ядерных организмов, состоят из ядра, цитоплазмы и оболочки, или мембраны. Оболочка у многих простейших уплотняется, в результате чего образуется пелликула,

придающая им определенную форму и усиливающая защиту организма от механических повреждений. У многих свободноживущих видов простейших клетка заключена в образованную ею раковину, которая в основном играет защитную роль. Строение раковин и их химический состав у представителей разных групп простейших различны. В цитоплазме и ядре имеются органоиды, ранее упомянутые в характеристике ядерных организмов. Кроме органоидов, в цитоплазме имеются разные включения: запасные вещества, поглощенная пища и т. д. В то время как органоиды являются постоянными составными частями клетки, количество и состав включений могут сильно меняться. Цитоплазма связывает между собой все части клетки. Она представляет собой сложную коллоидную систему, состояние ее обычно полужидкое, но может значительно изменяться под действием внешних и внутренних условий. Существенные изменения (морфологические, химические и физиологические) происходят и в ядре. Изучением этих процессов занимается *цитология*.

**Жизнедеятельность.** Раздражимость. Простейшие воспринимают разнообразные изменения внешней среды: температурные, химические, световые, механические и др. Одни внешние воздействия вызывают у них положительную реакцию, т. е. движение к источнику раздражения, другие — отрицательную, т. е. движение от источника раздражения. Так, например, если опустить в воду, где содержатся туфельки (из класса инфузорий), тонкую трубочку, в противоположных концах которой поддерживается разная температура, то простейшие собираются там, где температура достигает 24—28 °С, и избегают тех мест трубочки, где температура ниже (например, около 10 °С) или выше (например, около 38 °С). Эти направленные движения свободнодвижущихся организмов, не имеющих нервных аппаратов, называются *таксисами*. Приведенный пример показывает, что таксисы бывают положительные и отрицательные. Характер ответа простейших на одни и те же раздражения может меняться в зависимости от условий среды.

**Движение.** Большинство простейших может медленно или быстро передвигаться. Способы передвижения в разных классах этого типа различны. Наиболее распространены способы передвижения с помощью *ложноножек*, или *псевдоподий*, *жгутиков* и *ресничек*. Ложноножки (см. рис. 9) представляют собой временные выпячивания цитоплазмы, форма и длина которых различны и характерны для каждого вида или группы видов. Выпуская ложноножки, животное медленно ползет, при этом форма его тела все время меняется. Жгутики (см. рис. 6) — длинные, тонкие нити наружного слоя цитоплазмы, которые описывают при своем движении конус, вершина которого находится у основания органоида. Благодаря электронно-микроскопическим исследованиям было выяснено, что строение жгутиков очень сложно и у всех животных и растений весьма сходно: В каждом жгутике внутри

имеется 11 продольных волоконцев (*фибрилл*), из которых два центральных и девять периферических. Внутренние волокна выполняют опорную функцию, а наружные — двигательную. Жгутики начинаются от особых образований — *кинетосом* (или носящих другие названия). Процессы обмена веществ, происходящие в кинетосомах, являются источником энергии, необходимой для движения жгутиков. Реснички (см. рис. 19) по строению очень сходны со жгутиками, но в отличие от последних короткие и работают наподобие весел; число их обычно велико. Согласованная работа ресничек обеспечивает наиболее совершенное и быстрое передвижение. Известны и другие способы передвижения простейших: в результате сокращения особых волоконцев (*мионем*), путем выделения жидкости из задней части тела (реактивный способ движения) и др.

У простейших, ведущих прикрепленный образ жизни, жгутики и реснички чаще всего сохраняются и их движение создает токи воды, приносящие пищу.

**Перенос веществ.** В клетках простейших перенос веществ происходит путем диффузии растворенных веществ (кислорода, продуктов диссимиляции, переваренной пищи и т. д.). Кроме того, наблюдаются постоянные токи в цитоплазме, способствующие переносу разных веществ, движению пищеварительных вакуолей (пузырьков с водой, в которых переваривается захваченная пища, см. дальше).

**Процессы диссимиляции.** Энергия, необходимая для различных процессов, совершающихся в теле простейших, освобождается большей частью в результате процессов окисления (дыхания) органических веществ клетки. Кислород, нужный для дыхания, поглощается всей поверхностью тела животного. У ряда простейших, живущих в бескислородной среде, процессы диссимиляции совершаются по типу брожения.

**Выделение.** Продукты диссимиляции выделяются через всю поверхность тела, а у многих простейших и через сократительные, или пульсирующие, вакуоли (см. рис. 6, 18). Эти органоиды представляют собой светлые, прозрачные пузырьки, периодически наполняющиеся жидкостью до определенного предела, затем спадающиеся при выделении ее наружу. Главная функция сократительных вакуолей — удаление избыточной воды из клетки. В связи с этим интересно отметить, что вакуоли имеются, как правило, у пресноводных простейших, редко у морских и обычно отсутствуют у паразитических. Такую закономерность легко объяснить. Поскольку в цитоплазме концентрация солей выше, чем в пресной воде, то, очевидно, в организм все время извне поступает вода, избыток которой необходимо быстро удалять. В соленой же воде и в организмах хозяев концентрация солей не ниже, а иногда выше, чем концентрация солей в теле простейших, и поступления избыточной воды в тело последних не происходит. Больше того, простейшим, обитающим в таких условиях, угрожает отнятие воды

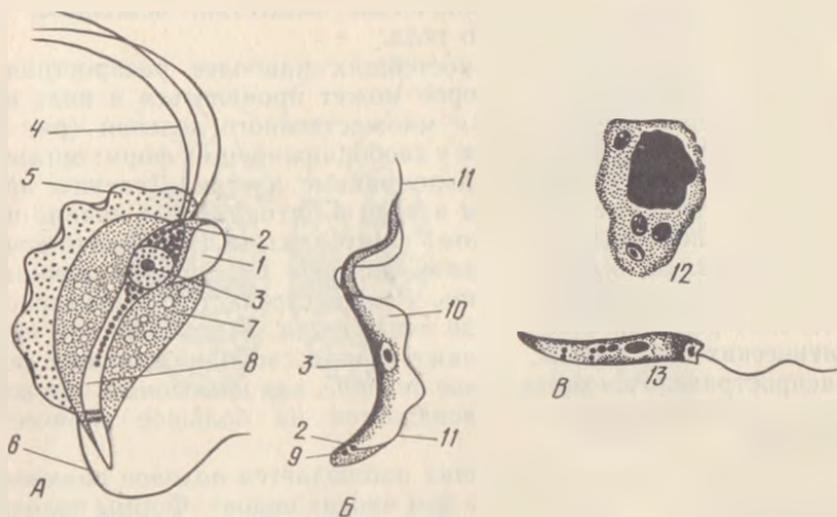


Рис. 7. Паразитические жгутиковые (А — трихомонас, Б — трипаносома, В — лейшмания):

1 — ротовое отверстие, 2 — базальное тельце, от которого отходят жгутики, 3 — ядро, 4 — передние жгутики, 5, 10 — волнообразная перепонка, 6 — задний жгутик, 7 — вакуоли, 8 — осевая палочка (внутренний скелет), 9 — блефаропласт, 11 — жгутик, 12 — клетка организма хозяина с четырьмя лейшманиями, 13 — лейшмания (со жгутиком) из жидкой питательной культуры

более концентрированным раствором и им необходимы различные приспособления, удерживающие воду в организме.

**Пищеварение.** Простейшие гетеротрофы. Только в классе жгутиковых, кроме многочисленных гетеротрофных видов, имеется значительное количество автотрофов. Последние всасывают из окружающей их воды простые неорганические соединения (углекислый газ и соли, растворенные в воде), которые в пластидах, содержащих хлорофилл, превращаются в сложные органические вещества. У свободноживущих гетеротрофных простейших пища (мелкие организмы, остатки растений и животных) попадает в клетку вместе с водой и в цитоплазме образуются *пищеварительные вакуоли*, в которых сложные нерастворимые органические вещества разлагаются на более простые растворимые органические вещества. Переваренные вещества диффундируют из вакуолей во все части клетки, где происходит их ассимиляция, непереварившиеся остатки пищи удаляются наружу, вакуоли после окончания процессов пищеварения исчезают. Так же происходит захват пищи и ее переваривание у многих простейших, обитающих в пищеварительных трактах других (главным образом растительноядных) животных, где имеются в изобилии органические остатки и микроорганизмы. Большинство паразитических простейших (рис. 7), обитающих в тех частях тела хозяев, где

имеются растворимые органические вещества, всасывают эти вещества всей поверхностью тела.

**Размножение.** У простейших наиболее распространено *бесполое размножение*, которое может проявляться в виде простого деления, почкования и множественного деления (рис. 8). *Деление* обычно наблюдается у свободноживущих форм: организм делится на две приблизительно равные клетки. Делению предшествуют сложные процессы в ядре и цитоплазме. Сначала происходит деление ядра, а потом — цитоплазмы. Возникшие дочерние организмы быстро отделяются друг от друга и начинают вести самостоятельную жизнь. Реже встречается у простейших бесполое размножение в виде *почкования*. У большинства паразитических простейших, а также у ряда свободноживущих форм распространено *множественное деление*, или *шизогония*, при котором материнская особь распадается на большое количество дочерних.

Во всех классах простейших наблюдается *половое размножение* (хотя оно не установлено для многих видов). Формы полового размножения у простейших различны. В большинстве случаев оно осуществляется путем слияния (*копуляции*) микрогаметы с макрогаметой (см. рис. 8). Гаметы большей частью образуются в результате множественного деления тела простейшего, во время которого в цитоплазме и ядре совершаются значительные изменения. У инфузорий половой процесс осуществляется в виде *конъюгации* (см. с. 61).

**Развитие.** У простейших, возникших в результате разных способов размножения, строение в какой-то степени отличается от родительских форм и не все органоиды имеются в должном количестве (например, из двух сократительных вакуолей может остаться одна). Восстановление обычного строения и недостающих органоидов совершается в процессе быстрого онтогенетического развития. Для многих представителей типа характерно длительное размножение бесполом путем, которое сменяется половым процессом, после чего опять наступает период бесполого размножения. Таким образом, простейшим свойственны определенные жизненные циклы. Последние особенно хорошо выражены у многих паразитических видов. Одной из стадий жизненных циклов часто бывает инцистирование, т. е. выделение прочных оболочек и переход в покоящееся состояние (см. рис. 9, 10). Перед инцистированием в клетке происходит ряд существенных изменений: уменьшается количество воды, резко замедляется обмен веществ и др. В состоянии цисты простейшие могут переносить различные неблагоприятные условия: отсутствие воды, низкую или, наоборот, повышенную температуру, химические воздействия и т. д. Инцистирование происходит у свободноживущих форм в связи с высыханием водоема, наступлением холодного времени года и т. д., а у паразитов — перед выходом из тела хозяина во внешнюю среду или в тело другого хозяина. При попадании в нормальные условия

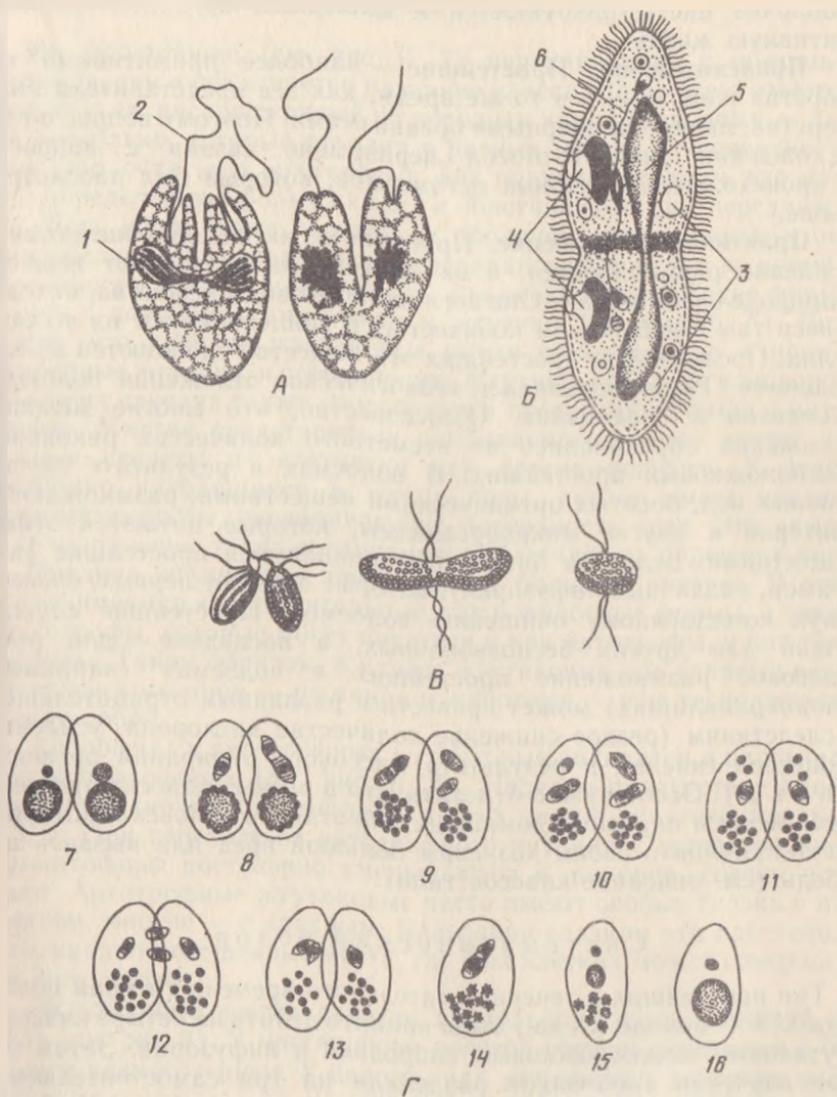


Рис. 8. Различные формы размножения простейших:

А — продольное деление жгутикового простейшего (эвглени), Б — поперечное деление инфузории, В — копуляция гамет жгутикового простейшего, Г — конъюгация инфузорий;

1 — ядро, 2 — жгутик, 3 — сократительная вакуоль, 4 — рот, 5 — делящееся большое ядро, 6 — делящееся малое ядро, 7—10 — распад большого ядра и деление малого ядра, 11 — распад трех из четырех образовавшихся малых ядер и деление надвое четвертого, 12—13 — обмен малыми ядрами между конъюгантами и слияние их в каждой инфузории, 14—16 — образование (после расхождения конъюгантов) малого и большого ядер

оболочка цисты разрушается и вышедший организм начинает активную жизнь.

**Происхождение.** Простейшие — наиболее примитивный тип царства животных и в то же время, как все представители этого царства, являются ядерными организмами. Поэтому вопрос о происхождении типа Protozoa неразрывно связан с вопросом о происхождении ядерных организмов, который был рассмотрен выше.

**Практическое значение.** Простейшие интенсивно питаются и усиленно размножаются, и их влияние на круговорот веществ в природе очень велико. Они поглощают из воды вещества, находящиеся там в небольшом количестве, и концентрируют их в своих телах. После смерти простейших эти вещества скопляются на дне водоемов. Так образовались геологические отложения полезных элементов и соединений. Общеизвестно, что многие меловые отложения образовались из несметного количества раковин ложноножковых простейших. В водоемах в результате спуска сточных вод, богатых органическими веществами, размножаются бактерии и другие микроорганизмы, которые питаются этими веществами. Вслед за бактериями появляются простейшие (например, различные инфузории), которые поедают первых, способствуя естественному очищению водоемов. Простейшие служат пищей для других беспозвоночных, а последние — для рыб. Массовое размножение простейших в водоемах (например, в водохранилищах) может привести к различным отрицательным последствиям (резкое снижение количества кислорода, усиление процессов гниения в результате массового отмирания организмов и т. д.). Особо нужно отметить, что в разных классах простейших имеются паразиты домашних животных и человека, которые могут причинить своим хозяевам большой вред или вызвать их гибель (см. описание классов типа).

### Систематический обзор

Тип простейших в течение длительного времени (вторая половина XIX — начало XX вв.) было принято делить на четыре класса: жгутиковые, ложноножковые, споровики и инфузории. Затем по мере изучения споровиков разделили на три самостоятельных класса. В течение последних двух-трех десятилетий довольно широко распространилось мнение, что подцарство простейших состоит по крайней мере из пяти типов: один объединяет жгутиковых и ложноножковых, три типа образованы из трех классов споровиков и один тип представлен инфузориями. Однако все перечисленные группы, несмотря на некоторые осложнения в их онтогенетическом развитии, остаются одноклеточными организмами и возводить их в ранг типов нет оснований. Поэтому в данном учебнике принято деление типа простейших на шесть классов, краткие характеристики которых приведены ниже.

## КЛАСС ЖГУТИКОВЫЕ (FLAGELLATA)

Эти простейшие (см. рис. 6, 7) передвигаются с помощью жгутиков, чем и объясняется название класса. Чаще всего имеется один жгутик, расположенный на переднем конце тела, реже — два или несколько, которые отходят в разных местах от поверхности тела. Оболочка тела жгутиковых, как правило, плотная, что придает определенную форму их телу и облегчает быстрое передвижение. Есть жгутиковые, у которых оболочка очень тонкая и они могут медленно передвигаться, переливаясь всем телом во временные выросты тела — ложноножки, или псевдоподии. Такие формы наряду с ложноножками имеют и жгутики (см. рис. 6, Г). Возможно, что древние жгутиковые имели одновременно и просто устроенные жгутики, и псевдоподии. Жгутики, создавая водоворот, во многих случаях также способствуют поступлению пищи в цитоплазму. Многие представители описываемого класса имеют наружные скелеты из клетчатки или других веществ. У форм, постоянно находящихся в толще воды, скелет имеет нередко длинные выросты, увеличивающие поверхность тела. Это замедляет погружение таких организмов и облегчает их парение в воде.

Питание жгутиковых представляет большой интерес. В этом классе имеются как растительные, так и животные формы, а также миксотрофы, которые могут питаться и как автотрофы, и как гетеротрофы. Таким образом, в классе жгутиковых обе главные ветви органического мира — растения и животные — еще тесно связаны между собой.

Хлорофилл у автотрофных жгутиковых находится в пластидах, или хроматофорах (см. рис. 6, А). Нередко присутствие хлорофилла маскируется пигментами других цветов: желтого, красного и т. д. При переходе от автотрофного питания к гетеротрофному хроматофоры постепенно уменьшаются и, наконец, совсем исчезают. Автотрофные жгутиковые часто имеют особые глазки с пигментом, многие — с красным. Благодаря глазкам эти простейшие отыскивают освещенные места, где в их клетках может совершаться фотосинтез.

Жгутиковые всегда делятся продольно — вдоль длинной оси тела (см. рис. 8). У многих форм половой процесс чередуется с бесполом размножением. У целого ряда жгутиковых дочерние особи после деления не расходятся, а остаются вместе, вследствие чего образуются колонии. Форма колоний различная: у сидячих форм древовидная, у плавающих — шаровидная (например, у часто встречающегося в прудах вольвокса). Количество клеток в колонии у разных видов различно: от 2—4 особей до нескольких тысяч.

Жгутиковые обитают в морях и разнообразных пресных водоемах (от маленьких луж до больших озер). Многие представители этого класса — паразиты. В стоячих пресных водоемах, в особенности небольших (лужах, прудах), некоторые виды жгутиковых развиваются массами, в результате вода становится зеленой или

другой окраски — в зависимости от цвета хроматофоров. Это явление носит название *цветения воды*.

Класс жгутиковые разделяется на два подкласса: растительные жгутиковые (*Phytomastigina*) и животные жгутиковые (*Zoomastigina*). Представители первого подкласса имеют хроматофоры и питаются автотрофно, но в разных отрядах этого подкласса можно наблюдать постепенный переход от автотрофного питания к гетеротрофному. Представители второго подкласса не имеют хроматофоров и являются гетеротрофами. Многие из них (главным образом из отряда протомонадовых) ведут паразитический образ жизни. Целый ряд паразитических жгутиковых вызывает опасные заболевания домашних животных и человека.

Здесь будут рассмотрены только немногие представители паразитических жгутиковых.

**Трихомонады.** Очень мелкие простейшие (длина до 30 мкм), имеющие четыре жгутика и волнообразную перепонку, облегчающую плавание (см. рис. 7). Один из видов трихомонад — *Trichomonas foetus* — живет в половых органах крупного рогатого скота, вызывая воспаление, которое может привести к бесплодию (яловости). Трихомонады передаются от больных животных к здоровым главным образом при половом акте. Возможно также заражение и через предметы ухода за животными, подстилку.

**Трипаносомы.** Многочисленная группа жгутиковых паразитирует в крови многих позвоночных животных (от рыб до млекопитающих), а также у некоторых беспозвоночных. Трипаносомы очень малы (обычная длина форм, вызывающих заболевания домашних животных, 20—30 мкм). Трипаносомы прекрасно приспособлены к плаванию в жидкой части (плазме) крови. Форма тела (см. рис. 7) веретенообразная, длинный жгут начинается на заднем конце его от кинетосомы — *блефаропласта* и идет вперед, окаймляя особую волнообразную перепонку. Пищу в виде растворенных органических и других веществ трипаносомы поглощают всей поверхностью тела. Продукты обмена веществ этих паразитов могут быть очень ядовиты и вызывать тяжелые, а во многих случаях смертельные заболевания хозяев. Заболевания домашних животных, вызываемые трипаносомами, называются *трипаносомозами*: *случная болезнь лошадей и ослов* (возбудитель *Trypanosoma equiperdum*) передается при случке; *суауру* — болезнь лошадей, ослов, верблюдов и собак (возбудитель *Trypanosoma kohlyakimov*) передается кровососущими насекомыми, чаще всего слепнями.

Трипаносомозы домашних животных распространены преимущественно в жарких странах земного шара. В Африке известна опасная болезнь домашних млекопитающих — *нагана*, возбудитель которой передается кровососущей мухой це-це. Существуют опасные заболевания и людей, вызываемые трипаносомами (сонная болезнь в тропической Африке, болезнь Чагаса в Южной Америке и др.).

**Лейшмании** (см. рис. 7, В). Эти жгутиковые паразитируют в клетках кожного покрова, а также в некоторых внутренних органах млекопитающих и человека и вызывают заболевания — *лейшманиозы*. Внутриклеточные формы лейшманий лишены жгутиков (остается только блефаропласт и начальная часть жгутика). Переносчиками лейшманий являются мелкие кровососущие насекомые из отряда двукрылые — москиты из рода *Phlebotomus*. В кишечнике последних, а также при культивировании лейшманий в питательных жидкостях у них появляются жгутики. В Южной Азии, Северной Африке, некоторых районах Южной Европы, СССР (в Средней Азии и Закавказье) распространено заболевание людей — *пендинская, или восточная, язва*. При этом заболевании в разных местах кожи, чаще всего на лице, образуются долго не заживающие язвы, в которых находят много лейшманий (*Leishmania tropica*). Кожные лейшманиозы распространены и у собак.

Лейшмании (*Leishmania donovani*), поселяющиеся во внутренних органах (в печени, селезенке, красном костном мозге), могут вызывать очень тяжелое заболевание людей — *калаазар*. У домашних животных сходное заболевание встречается главным образом у собак. В СССР эта болезнь распространена в среднеазиатских республиках и Казахстане.

#### **КЛАСС ЛОЖНОНОЖКОВЫЕ, ИЛИ САРКОДОВЫЕ (SARCODINA)**

Характерная особенность представителей этого класса — движение с помощью временных выростов тела — ложноножек (псевдоподий), образование которых возможно благодаря отсутствию у саркодовых пелликулы. Форма ложноножек разнообразна и для каждого вида характерна; они могут быть тонкие или толстые, длинные или короткие, малочисленные или многочисленные, простые или ветвящиеся и сливающиеся друг с другом (рис. 9).

Ложноножковые тесно связаны по происхождению со жгутиковыми: многие жгутиковые, как было сказано выше, могут выпускать псевдоподии, а среди ложноножковых встречаются формы, имеющие, помимо псевдоподий, и жгутики (см. рис. 6). Клетки, снабженные жгутиками, появляются при развитии многих саркодовых. Возможно, что саркодовые произошли от древних жгутиковых, у которых наряду с примитивными жгутиками образовались и псевдоподии.

Класс ложноножковых делится на три подкласса, из которых здесь рассматривается только один — корненожки. Подкласс включает три отряда (см. рис. 9): *голые амебы* (пресноводные и паразитические), *раковинные корненожки* (пресноводные простейшие с раковинками из органического, хитиноидного вещества или из песчинок), *фораминиферы* (морские простейшие с известковыми раковинками, через отверстия которых выходят

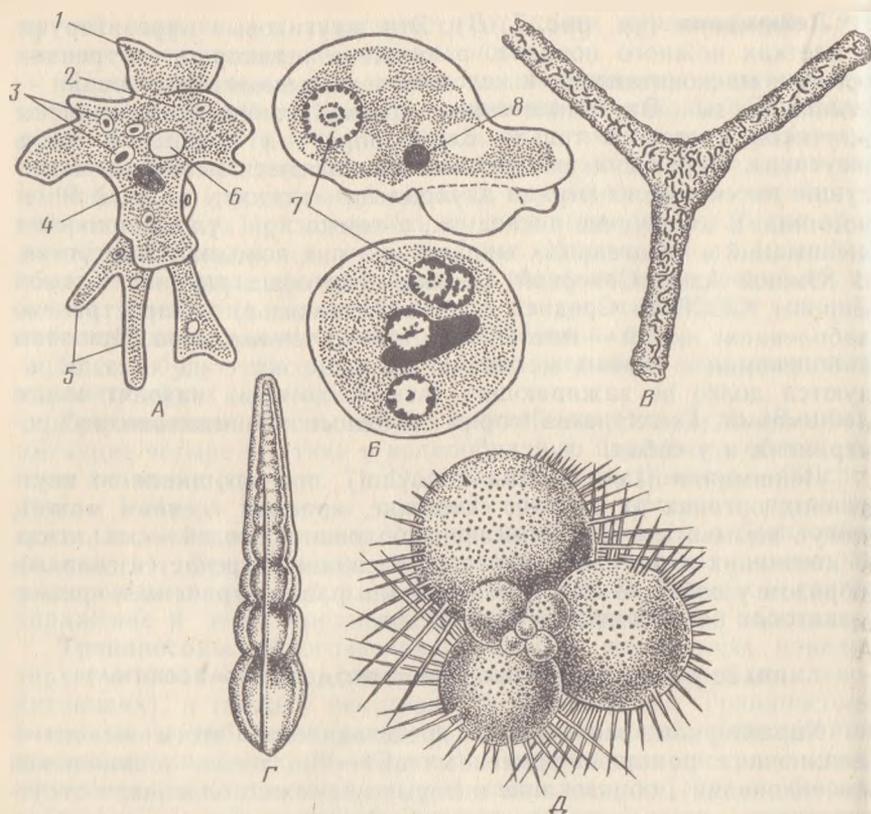


Рис. 9. Ложноножковые:

*А* — свободноживущая амeba, *Б* — дизентерийная амeba и ее циста, *В, Г, Д* — морские раковинные корнеожки (*В* — раковина из песчинок, *Г* — раковина из мела, камеры расположены в один ряд, *Д* — раковина из мела, камеры расположены по спирали); *1* — наружный слой цитоплазмы, *2* — внутренний слой цитоплазмы, *3* — пищеварительные вакуоли, *4* — ядро, *5* — ложноножки, *6* — сократительная вакуоль, *7* — ядро (в цисте оно разделилось на четыре ядра), *8* — захваченный эритроцит

наружу тонкие псевдоподии). Широкое распространение у саркодовых раковинок объясняется тем, что движение при помощи псевдоподий совершается медленно и раковинки нужны для защиты от врагов.

Питаются ложноножковые различными микроорганизмами (бактериями, водорослями и органическими остатками, которые они захватывают псевдоподиями). Обитают ложноножковые преимущественно на дне или на поверхности различных подводных предметов, но есть представители, живущие в толще воды (главным образом в морях).

*Паразитические амёбы* (из голых амёб) паразитируют в пищеварительном аппарате различных животных. Особенно опасны амёбы (*Entamoeba histolytica* и др.), вызывающие у человека, обезьян и других млекопитающих дизентерию. Эти паразиты внедряются в слизистую оболочку толстых кишок, что приводит к образованию кровоточащих язв. Амёбы из слизистой оболочки с током крови попадают в печень, в которой вызывают образование нарывов. Цисты амёб довольно устойчивы к разным внешним воздействиям. Заражение хозяев происходит в результате поедания ими вместе с пищей этих цист. Паразитические амёбы найдены в кишечнике собак, свиней, крупного рогатого скота, лошадей, в органах выделения (мальпигиевых сосудах) пчел.

Существуют и *свободноживущие амёбы* (из родов *Naegleria* и *Acanthamoeba*), которые, попав в носоглотку, могут проникнуть в головной мозг и вызвать тяжелейшее заболевание людей. Цисты этих амёб очень устойчивы к высушиванию и замораживанию. Лабораторные млекопитающие, искусственно зараженные этими амёбами, заболели и, как правило, погибли. Полагают, что заражение людей происходит главным образом при купании в водоемах, где обитают названные амёбы. По имеющимся сведениям, эти заболевания встречаются редко; в СССР они пока не отмечались, но были указаны для Западной Европы, США, Южной Азии и других мест.

#### КЛАСС СПОРОВИКИ (SPOROZOA)

Все представители этого класса — паразиты беспозвоночных и позвоночных животных. Они живут в пищеварительном тракте, в полостях тела, в кровеносной системе и в других органах хозяев. Название класса объясняется тем, что многие из этих простейших выходят из организма хозяина в виде стадий, окруженных толстыми оболочками, часто называемых спорами.

Величина споровиков, живущих в полости кишечника или в полости тела беспозвоночных, может быть значительной для одноклеточных организмов (до нескольких миллиметров), споровики же, обитающие в клетках стенки кишечника или в клетках крови, очень малы (измеряются в микрометрах). Взрослые споровики обычно малоподвижны или двигаются очень медленно (при помощи сократимых волокон — мионем, или выделяя через мельчайшие поры на заднем конце тела густую жидкость). У ряда споровиков оболочки довольно тонкие; такие формы способны к амёбовидным движениям. У многих споровиков некоторые стадии развития очень подвижны, благодаря чему становится возможным заражение разных органов хозяев. Гаметы у многих видов имеют жгутики. Сократительных вакуолей нет. Питаются споровики, всасывая растворенные органические и другие вещества всей поверхностью тела. Они разрушают ткани хозяев и отравляют их продуктами своего обмена веществ. Как и все пара-

зиты, споровики усиленно размножаются; бесполое размножение у них часто чередуется с половым. Развитие споровиков сложное; у многих видов оно сопровождается сменой хозяев.

**Отряд кокцидии (Coccidia).** Обширная группа споровиков этого отряда обитает большей частью в клетках пищеварительных органов. Многие из них паразитируют в организме сельскохозяйственных животных (кур, кроликов, коз, овец, крупного рогатого

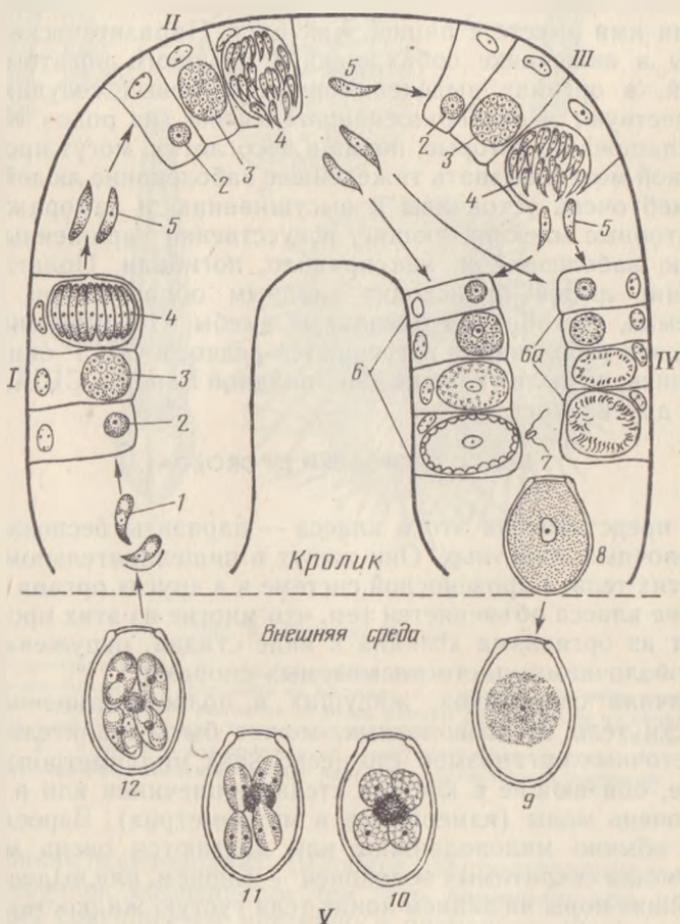


Рис. 10. Цикл развития кокцидий:

*I — III* — поколения бесполого размножения (шизогонии), *IV* — образование гамет и их слияние, *V* — выход ооцисты наружу и образование спорозоитов;

*1* — спорозоиты, *2* — молодой шизонт, *3* — растущий шизонт с множеством ядер, *4* — шизонт, распавшийся на мерозоиты, *5* — мерозоиты, *6* — развитие макрогаметы, *6a* — развитие микрогамет, *7* — микрогаметы, *8* — ооциста, *9* — ооциста, приступающая к спорогонии, *10* — ооциста с четырьмя споробластами и остаточным телом, *11* — развитие споробластов, *12* — зрелые ооцисты с четырьмя спорами (в каждой споре по два спорозоита)

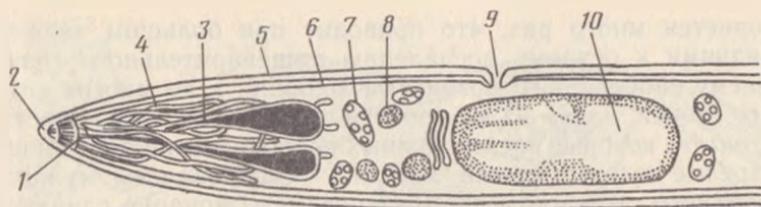


Рис. 11. Строение мерозонта кокцидии по данным электронно-микроскопических исследований:

1 — коноид, 2 — цитоплазматический носик, 3 — роптрии, 4 — микронемы, 5 — пелликула, 6 — периферические фибриллы, 7 — митохондрии, 8 — белковые гранулы, 9 — микропора, 10 — ядро

скота и др.). У одного и того же хозяина могут обитать разные виды этих паразитов. Болезни, вызываемые кокцидиями, называются *кокцидиозами*. Особенно опасны кокцидиозы для кур и крольчат.

Заражение кокцидиями происходит в результате попадания вместе с пищей и водой в пищеварительный тракт хозяина инцистированных стадий паразитов — *ооцист* (рис. 10). У большинства видов кокцидий ооцисты имеют овальную, эллиптическую или яйцевидную форму, а у некоторых видов — грушевидную, круглую и др. Величина ооцист кокцидий кролика колеблется от  $12,0 \times 12,5$  до  $35 \times 21,9$  мкм. В каждой ооцисте имеются *спорозисты*, в каждой спорозисте — узенькие подвижные клетки — *спорозиты*. Число спорозист и спорозитов у разных видов кокцидий различно. В кишечнике под действием пищеварительных соков оболочки ооцист и спорозист разрушаются и освобожденные спорозиты внедряются в клетки кишечника, печени, поджелудочной железы и превращаются в *трофозитов*, которые питаются содержимым клеток хозяина и быстро растут. По окончании периода роста трофозиты превращаются в *шизонтов*, которые делятся на большое количество (до 32) узких, подвижных *мерозитов*. Электронно-микроскопические исследования показали, что строение спорозитов и мерозитов сходно и оно значительно сложнее, чем это считалось раньше. Кроме присущих всем клеткам органоидов, в спорозитах и мерозитах обнаружены (рис. 11): *коноид* — широкое кольцо в передней части клетки, служащее для опоры при внедрении их в клетки органов хозяина; *роптрии* — мешочки, содержащие вещество, облегчающее упомянутое внедрение; *микронемы* — волокна, связанные с роптриями и, по-видимому, тоже изливающие какое-то вещество или имеющие опорное значение. Выяснилось также, что в конце передней трети описываемых клеток имеется *пора*, через которую в клетку паразита могут проникать питательные соки из тела хозяина.

Мерозиты выходят из разрушенных клеток органов хозяина и проникают в неповрежденные клетки. Это бесполое размножение

повторяется много раз, что приводит при большом заражении кокцидиями к острому воспалению пищеварительного тракта и к общему заболеванию организма хозяина, а во многих случаях и к его гибели. Затем из мерозоитов образуются особые клетки — *гаметоциты*, которые после сложных преобразований превращаются в зрелые половые клетки: женские — *макрогаметы*, мужские — *микрогаметы*. Микрогаметы и макрогаметы попарно сливаются и образуют *зиготы*, которые выделяют оболочки и превращаются в *ооцисты*. Ооцисты вместе с калом выходят наружу. Они устойчивы к различным внешним воздействиям. Содержимое ооцист при благоприятных условиях (наличие тепла, влаги и воздуха) делится на четыре *споробласта*. Каждый споробласт выделяет оболочку — спороцисту и делится у большинства видов на два спорозонта. Ооциста со спорозонтами способна заразить хозяев.

Следовательно, у кокцидий, как и у других паразитов, происходит усиленное размножение. Характерно также то, что кокцидии перед выходом из кишечника хозяина в опасную для них внешнюю среду размножаются половым способом, о преимуществах которого по сравнению с бесполом размножением говорилось выше.

*Токсоплазма* (*Toxoplasma gondii*) — споровик, паразитирующий в разных органах (в печени, селезенке, мозге, сосудах и т. д.) у многих видов птиц и млекопитающих, а также у человека (рис. 12). Трофозонты полулунной формы, длина их 4—7 мкм, ширина 2—4 мкм. Электронно-микроскопические исследования выявили большое сходство мерозоитов токсоплазм с такими же стадиями других кокцидий. Деление продольное. Образовавшиеся в результате многократного деления скопления мерозоитов бывают окружены тонкой оболочкой (псевдоцистой) или более плотной оболочкой (настоящей цистой). Цисты находятся в пораженных органах или в выделениях последних (слюне, молоке, моче, кале и т. д.). Заражение здоровых животных происходит путем поедания цист, попадания последних через поврежденную кожу, а у плацентарных млекопитающих токсоплазмы могут передаваться из организма матери через плаценту плоду. Отмечены случаи передачи токсоплазм кровососущими клещами, в которых паразиты сохраняют в течение некоторого времени жизнеспособность, не размножаясь.

Половое размножение токсоплазм обнаружено только в организме кошек, поедающих зараженных грызунов. В кишечнике кошки у токсоплазм происходят те же процессы, что и описанные выше для типичных кокцидий, завершающиеся половым размножением и образованием ооцист. У других хозяев токсоплазмы размножаются только бесполом путем. Таким образом, кошек можно рассматривать как окончательных хозяев, а остальных животных, у которых обитают эти паразиты, как промежуточных. Но в отличие от многих других споровиков (см., например, описание кровяных споровиков) здесь нет обязательного чередования периода жизни в окончательном хозяине с периодом жизни в про-

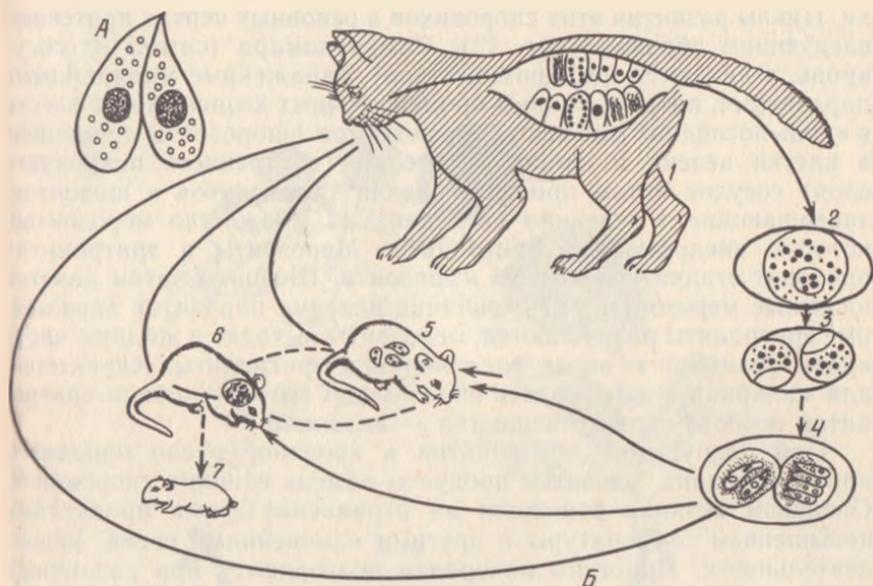


Рис. 12. Токсоплазма:

А — токсоплазмы, возникшие в результате продольного деления, Б — циклы развития токсоплазм и разные способы заражения ими хозяев;  
 1 — кошка — хозяин, в котором проходят шизогония и стадии полового цикла, 2—4 — стадии развития ооцист (по две споры в каждой с четырьмя спорозонтами в споре),  
 5 — 6 — мыши — хозяева, в которых протекает дополнительное размножение, 7 — внутриутробное заражение мышей

межточных хозяевах, и последние могут заражаться друг от друга. Преобладание бесполого размножения, по-видимому, способствовало широкому распространению токсоплазм. Возможно, что половое размножение этих споровиков будет обнаружено и в организме некоторых других животных (вероятней всего у хищных). Болезнетворное действие токсоплазм различно: от почти незаметного до весьма сильного, в ряде случаев приводящего к гибели зараженных животных. Особенно опасны последствия внутриутробного заражения эмбрионов млекопитающих и человека, которые заканчиваются или прекращением развития (естественные аборт), или очень тяжелыми поражениями важнейших органов.

**Отряд кровяные споровики, или гемоспоридии (Haemosporidia).** Эти споровики произошли от кокцидий, но в отличие от последних у них половое размножение происходит в одних хозяевах (различные виды комаров), а бесполое — в других (птицы, млекопитающие, человек). Первые являются окончательными хозяевами, вторые — промежуточными. Наиболее изучены циклы развития гемоспоридий, вызывающих очень тяжелые заболевания людей — различные формы малярии, или перемежающей лихорад-

ки. Циклы развития этих споровиков в основных чертах протекают следующим образом (рис. 13). Самки комара (самцы не сосут кровь, а питаются нектаром цветков), зараженные малярийными паразитами, питаясь кровью промежуточных хозяев, могут внести в кровь последних множество спорозоитов. Спорозоиты проникают в клетки печени и клетки эндотелия (внутреннего покровного слоя) сосудов и там проходят стадии трофозоитов и шизонтов завершающиеся делением последних на множество мерозоитов, которые внедряются в эритроциты. Мерозоиты в эритроцитах проходят стадии трофозоита и шизонта. Шизонты затем делятся на новые мерозоиты. По окончании деления паразитов зараженные эритроциты разрушаются, мерозоиты выходят в жидкую часть крови (плазму) и вновь внедряются в эритроциты. Характерно для малярийных плазмодиев образование из гемоглобина эритроцитов особого черного вещества — *меланина*.

При разрушении эритроцитов в кровяное русло попадают, кроме меланина, ядовитые продукты обмена веществ споровиков. Организм хозяина реагирует на отравление этими продуктами повышением температуры и другими изменениями своей жизнедеятельности. Приступы лихорадки повторяются при различных формах малярии через определенные периоды: одни, двое или трое суток. Освободившиеся мерозоиты проникают в новые эритроциты и количество разрушенных кровяных телец все увеличивает, а отравление (интоксикация) хозяина возрастает. На определенной стадии развития мерозоиты, проникая в эритроциты, больше уже не делятся, а превращаются в микро- и макрогаметоциты. Дальнейшее развитие гаметоцитов может происходить только в кишечнике самки комара, куда они попадают при сосании ею крови промежуточного хозяина.

В кишечнике комара гаметоциты после сложных изменений в ядрах и цитоплазме превращаются в зрелые половые клетки — микро- и макрогаметы. Узенькие, подвижные микрогаметы оплодотворяют округлые, малоподвижные макрогаметы, и образуются зиготы. Зиготы у гемоспоридий подвижные, они называются *оокинетами*. Последние, внедрившись в стенки кишечника, сильно вырастают, покрываются эластичной капсулой и превращаются в ооцисты. В ооцисте под защитой ее оболочки происходит деление на огромное количество спорозоитов. В конце концов ооциста лопается, спорозоиты попадают в кровь комара и заносятся в его слюнные железы. Вся жизнь малярийных плазмодиев проходит в теле хозяев — позвоночных животных и комаров, поэтому у них нет стадий, окруженных такими плотными оболочками, как у кокцидий. Малярия птиц распространяется комарами из родов *Aedes*, *Culex* и др., малярия человека — комарами из рода *Anopheles*. Как известно, эти комары откладывают яйца в воду, где из них развиваются личинки, которые затем окукливаются. В куколках развиваются взрослые комары.

Малярия человека — одна из самых распространенных болез-

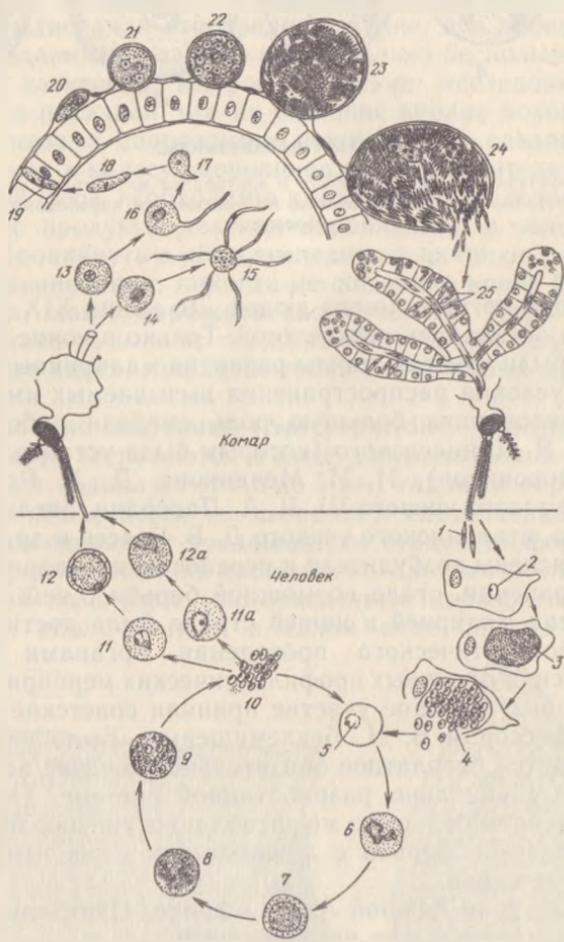


Рис. 13. Цикл развития малярийного плазмодия:

1 — спорозиты, 2 — спорозит, внедрившийся в печеночную клетку, 3 — растущий шизонт с многочисленными ядрами, 4 — шизонт, распадающийся на мерозонты, 5 — молодой шизонт в форме кольца, 6 — растущий шизонт с псевдоподиями, 7, 8 — деление ядер внутри развивающегося шизонта, 9, 10 — распад шизонта на мерозонты и выход их из эритроцита (кроме мерозонтов, видны зерна пигмента), 11, 12 — созревание макрогамет, 11а, 12а — созревание микрогамет, 13 — макрогамета, 14, 15 — образование микрогамет, 16 — слияние микрогаметы с макрогаметой, 17, 18 — оокинета, 19 — проникновение оокинеты сквозь стенку кишечника комара, 20 — превращение оокинеты в ооцисту на внутренней стенке кишечника комара, 21, 22 — растущая ооциста с делящимися ядрами, 23 — зрелая ооциста со спорозитами и остаточным телом, 24 — спорозиты, покидающие ооцисту, 25 — спорозиты в слюнной железе комара

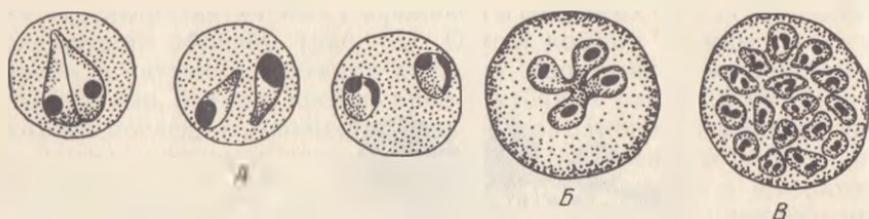


Рис. 14. Пироплазмиды:

А — деление пироплазмы на два мерозонта в эритроците млекопитающего, Б — деление пироплазмиды нутгалии на четыре сروزонта, В — шизогония пироплазмиды из семейства тейлериид

ней, от которой погибло много людей. До конца XIX в. сущность этой болезни оставалась неизвестной. Только в конце XIX и в начале XX вв. были изучены циклы развития малярийных паразитов и выяснены условия распространения вызываемых ими болезней. В этих исследованиях большую роль сыграли работы русских ученых — В. Я. Данилевского (которым была установлена группа кровяных споровиков), И. И. Мечникова, Д. Л. Романовского и др., французского ученого Ш. Л. А. Лаверана, английского ученого Р. Росса, итальянского ученого Д. Б. Грасси и др. После того как были выяснены возбудители и переносчики малярии и условия их распространения, стала возможной борьба с ней.

Победа над малярией в нашей стране была достигнута в результате систематического проведения органами советского здравоохранения плановых профилактических мероприятий, в разработке которых большое участие приняли советские зоологи во главе с профессором В. Н. Беклемишевым. Было осуществлено и осуществляется бесплатное обязательное лечение всех больных малярией по специально разработанной системе. Проведены и проводятся работы большого масштаба по осушению болот, ведется систематическая борьба с личинками и взрослыми формами малярийных комаров.

В ряде же стран Южной Азии, Африки, Центральной и Южной Америки малярия еще распространена.

**Отряд пироплазмиды (Piroplasmida).** Эти простейшие одну часть своего жизненного цикла проходят в организмах млекопитающих, а другую — в организмах кровососущих пастбищных клещей (Ixodidae). К пироплаздам относятся два семейства: бабезииды (Babesiidae) и тейлерииды (Theileriidae). Виды первого семейства, принадлежащие к нескольким родам (Babesia, Piroplasma и др.), поражают эритроциты, в которых они делятся на два или четыре мерозонта (рис. 14). Виды второго семейства (из рода Theileria) сначала живут в лимфатических узлах и паренхиматозных органах, а также в некоторых видах кровяных клеток (лимфоцитах и др.), где проходят процессы шизогонии, после чего проникают в эритроциты и там тоже делятся. После деления пиро-

плазмид и вызванного ими распада эритроцитов меланин не образуется.

Прежде предполагали, что в клещах совершается половой процесс описываемых паразитов подобно тому, как это происходит у малярийных плазмодиев в комарах. Однако новейшие исследования не подтвердили это предположение, и в клещах, по-видимому, пироплазмиды размножаются только бесполом путем. В то же время электронно-микроскопические исследования клеток широплазмид показали, что их строение вполне похоже на строение мерозоитов и спорозоитов кокцидий, и, следовательно, их можно отнести к классу спорозоитов. Для окончательного выяснения этого вопроса необходимы дальнейшие исследования. Установлено, что продукты деления пироплазмид в теле самок клещей могут проникнуть в яйца последних и личинки, развивающиеся из зараженных яиц, никогда не сосавшие кровь больных млекопитающих, могут заражать своих хозяев. Пироплазмиды во многих случаях вызывают тяжелые заболевания крупного и мелкого рогатого скота, лошадей, собак и некоторых других млекопитающих.

**Отряд мясные споровики (Sarcosporidia).** Мясные споровики (рис. 15) часто встречаются в виде довольно больших мешочкообразных цист (длина их от 0,5 мм) главным образом в мышцах (чем и объясняется их название) млекопитающих и птиц. Образованию спорозист предшествуют стадии трофозоитов, а затем под покровом оболочки цисты происходит шизогония, в результате которой возникают многочисленные мерозоиты. Последние окружаются оболочками и в таком виде обычно называются

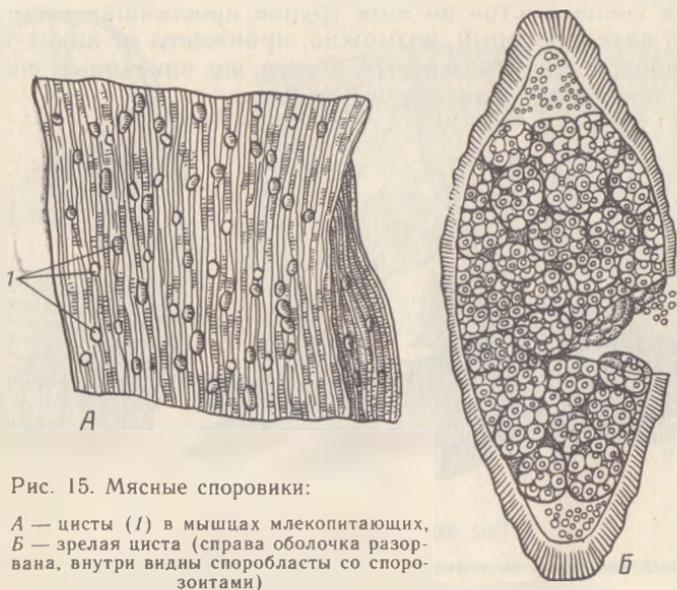


Рис. 15. Мясные споровики:

А — цисты (1) в мышцах млекопитающих,  
Б — зрелая циста (справа оболочка разорвана, внутри видны споробласты со спорозонтами)

спорами. Установлено, что из спор, попавших с зараженным мясом в кишечник хищных животных (кошек, собак и др.) и человека, развиваются гаметы и далее происходит половой процесс, заканчивающийся образованием ооцист с двумя спорозитами в каждой. Следовательно, хищные животные и человек — окончательные хозяева саркоспоридий, а другие животные — промежуточные. Электронно-микроскопические исследования выявили сходство строения рассматриваемых споровиков с таковым кокцидий, от которых они, вероятно, произошли. Болезнетворное воздействие саркоспоридий на организм хозяев часто выражено слабо, однако при сильном заражении оно может быть весьма значительным.

#### КЛАСС СЛИЗИСТЫЕ СПОРОВИКИ (MYXOSPORIDIA)

Слизистые споровики — паразиты рыб, встречающиеся у них в самых разных органах. Споры (рис. 16) устроены очень сложно и имеют стрекательные капсулы, в середине которых находятся спирально свернутые нити. Когда споры попадают в пищеварительный тракт хозяев, капсулы разряжаются и нити прикрепляются к слизистой оболочке кишечника. Из спор выходят амебообразные зародыши, которые током крови заносятся в разные части тела хозяина, где из них развиваются многоядерные стадии. По мере развития паразитов на теле рыб возникают довольно большие опухоли. Во время развития спор наблюдается своеобразный половой процесс. Описываемые споровики могут вызвать массовую гибель рыб. Сложное строение спор, наличие амебообразных стадий при отсутствии жгутиковых клеток и другие особенности побудили специалистов по этой группе простейших выделить их в особый класс, который, возможно, произошел от каких-то предков из класса ложноножковых. Ранее же описанные споровики связаны родством с классом жгутиковых.

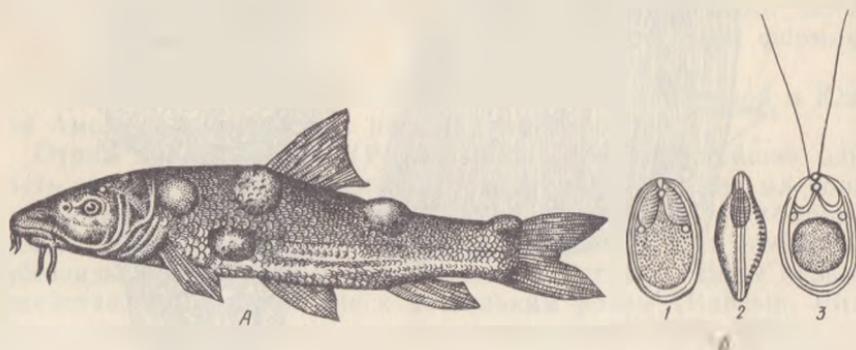


Рис. 16. Слизистые споровики:

А — рыба, пораженная споровиками, Б — споры (1 — с неразряженной капсулой, 2 — вид ее сбоку, 3 — с разряженной капсулой)

## КЛАСС МИКРОСПОРИДИИ (MICROSPORIDIA)

Микроспоридии — внутриклеточные паразиты насекомых и некоторых других членистоногих, редко встречаются у рыб. Споры (рис. 17) снабжены стрекательными капсулами с нитями. Из споры (при попадании в кишечник хозяина) вместе с нитью выбрасывается амебoidalный зародыш, поэтому их часто объединяют вместе со слизистыми споровиками в особый класс — Spidroporida. Однако строение спор у них иное, чем у микроспоридий, и некоторые ученые склонны выделять их в самостоятельный класс. Очень вредоносны микроспоридии из рода *Nosema*, из которых одни паразитируют в разных органах тутового шелкопряда, а другие — в пищеварительной системе пчел. Заражение ноземами может вызвать массовую гибель названных насекомых.

## КЛАСС ИНFUЗОРИИ (INFUSORIA)

Инфузории (рис. 18) — наиболее сложно устроенные простейшие. Снаружи имеется пелликула, состоящая из двух двойных мембран, разделенных просветом, и у многих инфузорий (рис. 19) ограничена твердыми перемычками на ячейки, напоминающие соты пчел, что повышает ее прочность. В наружном слое цитоплазмы у многих инфузорий расположены палочкообразные трихоцисты, упирающиеся в пелликулу. Под влиянием раздражений трихоцисты превращаются в длинные нити, которые выбрасываются наружу и проникают в клетки других организмов. При

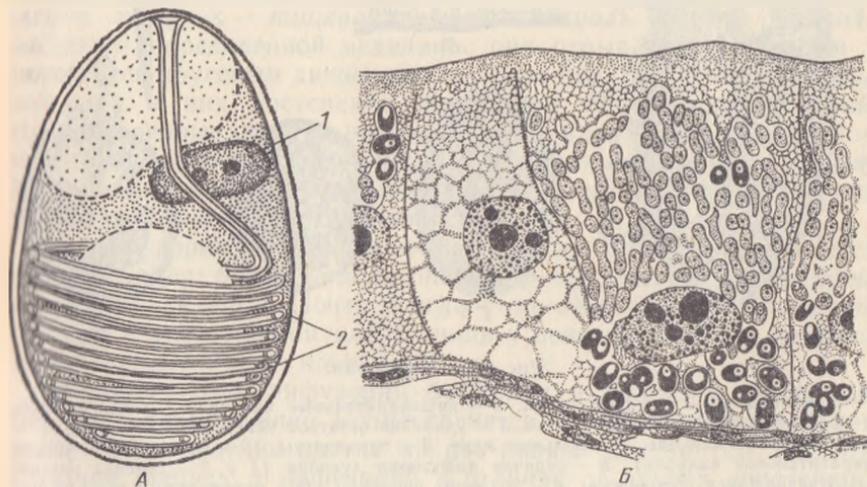


Рис. 17. Микроспоридии:

А — спора (1 — ядро, 2 — заряженная нить), Б — нозема в эпителии кишечника шелко-  
вичного червя (видны четковидные шизонты и споры)

этом, как полагают, выделяются какие-то ядовитые вещества, которые служат или для защиты, или (у хищных инфузорий) для нападения на подвижную добычу (например, на других инфузорий). Движение обеспечивается согласованной работой ресничек. Они отходят от базальных тел и пронизывают пелликулу, с ними связаны особые волокна, выполняющие, по-видимому, опорную роль для ресничного аппарата.

Сократительные вакуоли у инфузорий обычно более сложно устроены, чем у жгутиковых или ложноножковых: жидкость, наполняющая пузырек вакуоли, собирается приводящими каналами, пронизывающими цитоплазму. Количество вакуолей у разных видов различно. Усложнен и прием пищи, которая у подавляющего большинства инфузорий загоняется ресничками в особое

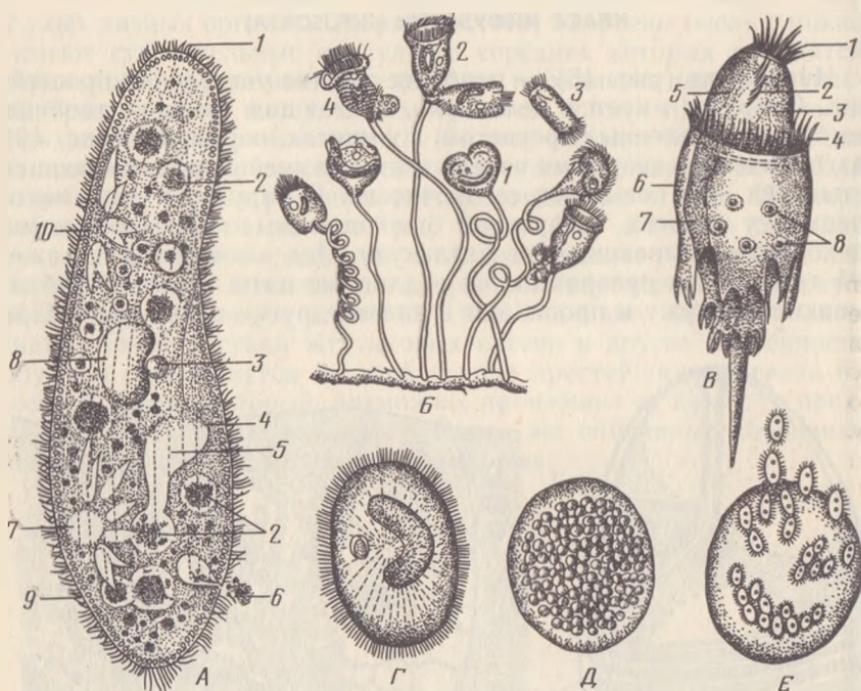


Рис. 18. Инфузории:

А — туфелька (1 — передний конец, 2 — пищеварительные вакуоли, 3 — малое ядро, 4 — реснички, 5 — клеточная глотка, 6 — удаление остатков непереваренной пищи, 7 — сократительная вакуоль, 8 — большое ядро, 9 — трихоцисты, 10 — приводящие каналы сократительной вакуоли), Б — сндячие инфузории сувойки (1 и 2 — деление клетки, 3 — отделившаяся бродяжка, 4 — половой процесс), В — инфузория офриосколекс из преджелудка жвачных млекопитающих (1 — реснички, загоняющие пищу, 2 — клеточная глотка, 3 — 5 — реснички, 6 — малое ядро, 7 — большое ядро, 8 — вакуоли), Г — инфузория ихтиофтириус, оставившая хозяина (рыбу), Д — она же, разделившаяся на множество клеток, выходящих из цисты в виде бродяжек, проникающих в кожу рыб (Е)

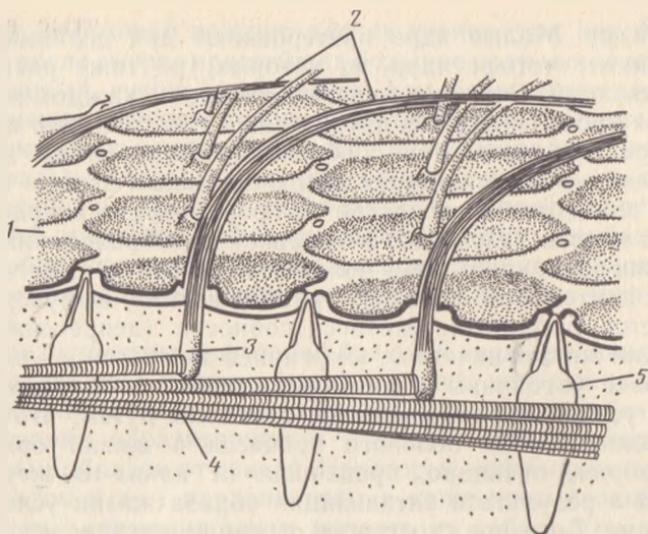


Рис. 19. Строение наружного слоя инфузории тувельки на основании электронно-микроскопических исследований:

1 — пелликула, образующая шестигранники, 2 — реснички, 3 — базальные тельца (кинетосомы), 4 — волокна (фибриллы), 5 — трихоциты

отверстие — *клеточный рот*, находящийся на дне особого углубления — *околоротового поля*. От клеточного рта идет узкий канал — *клеточная глотка*. В конце канала периодически образуется пузырек — *пищеварительная вакуоль*. Когда вакуоль достигнет определенной величины, она отрывается от глотки и увлекается круговым движением цитоплазмы. Во время движения вакуолей в них постепенно происходит переваривание пищи. Непереваренные остатки выбрасываются наружу в определенном месте поверхности тела — через *клеточное анальное отверстие*. У большинства паразитических инфузорий рот отсутствует — они всасывают пищу всей поверхностью тела.

У инфузорий в отличие от остальных простейших имеется два рода ядер: *большие ядра*, или *макронуклеусы*, и *малые ядра*, или *микронуклеусы*. Почти всегда у одной особи — один макронуклеус и один микронуклеус, лишь у некоторых видов имеются два и больше малых ядер.

Размножаются инфузории бесполом и половым способами. Бесполое размножение осуществляется главным образом путем поперечного деления клетки на две равные клетки (см. рис. 8). Половой процесс у инфузорий в отличие от других простейших происходит путем конъюгации (см. рис. 8). Две инфузории (конъюганты) временно соединяются друг с другом, и между ними около ротовых полей обычно возникает цитоплазматический мостик. Большие ядра распадаются и постепенно растворяются

в цитоплазме. Малые ядра претерпевают два деления подряд, т. е. возникает четыре ядра, из которых три тоже распадаются и рассасываются. Оставшееся четвертое ядро в каждом конъюганте делится вновь, и одно из двух образовавшихся ядер переходит в партнера, где сливается с образовавшимся таким же путем ядром. Слияние ядер является заключительным этапом сложного процесса оплодотворения, после которого инфузории расходятся. Из новых ядер в результате нескольких преобразований в обеих инфузориях возникают новые большие и малые ядра. Установлено, что после длительного бесполого размножения у инфузорий часто наблюдается понижение жизнеспособности (депрессия). После конъюгации же они начинают энергичней двигаться и захватывать пищу, более устойчивы к различным неблагоприятным воздействиям и усиленно размножаются бесполом путем, что подтверждает важную роль полового процесса в жизни организмов.

Инфузории, очевидно, произошли от каких-то жгутиковых, у которых в результате активизации образа жизни усложнилась организация. Большое сходство в строении жгутиков и ресничек, а также наличие в классе *Flagellata* видов с большим количеством жгутиков (при отсутствии ядерного диморфизма) подтверждает это предположение.

В основном инфузории обитают в морях, пресных и солоноватых водоемах, известен и ряд паразитических видов. Большинство свободноживущих инфузорий — планктонные организмы, остальные — бентические. Среди последних много форм, ведущих прикрепленный образ жизни (см. рис. 18), одиночных и колониальных, а также ползающих форм. Есть и планктонные формы, образующие колонии. Некоторые планктонные виды имеют раковины (часто с выростами для уменьшения погружаемости). Защитные образования в виде прозрачных домиков известны и у сидячих инфузорий.

Инфузории пищеварительного тракта копытных млекопитающих принадлежат к двум семействам. Виды семейства *Ophryoscollecidae* обитают в рубце и сетке жвачных (см. рис. 18), а виды семейства *Cycloposthiidae* — в толстых кишках слонов и непарнокопытных. Заражение этими простейшими поголовное и повсеместное. По некоторым данным, в 1 см<sup>3</sup> содержимого рубца коровы может быть обнаружено свыше миллиона инфузорий; масса этих простейших из всего рубца может достигать 3 кг. Питание инфузорий — обитателей пищеварительного тракта — различно: одни поедают бактерий, органические остатки, споры грибов, другие живут за счет мелких кусочков травы, третьи проглатывают большие части растений и т. д. С характером питания связано и довольно сложное строение пищеварительного аппарата рассматриваемых инфузорий. Объясняется это тем, что они ведут в пищеварительном канале активный образ жизни и питаются грубой растительной пищей, а не растворенными веществами, как многие паразиты. Одни исследователи полагают, что присут-

ствие этих инфузорий полезно для их хозяев, так как последние получают после смерти простейших большое количество животного белка, который лучше усваивается, чем белок растений. Кроме того, движение ресничек инфузорий способствует перемешиванию цисты и ускорению ее обработки. Другие исследователи на основании специально поставленных опытов утверждают, что присутствие инфузорий не ускоряет переваримость кормов и рост хозяев. Во внешней среде эти инфузории очень быстро погибают, цисты у них не образуются. Заражение млекопитающих происходит при случайном поедании ими жвачки уже зараженных инфузориями животных.

Из паразитических инфузорий большой вред причиняют *балантиды*, обитающие в толстых кишках свиней, которые могут вызвать образование язв в стенках кишок, а иногда и гибель хозяев. Эти инфузории паразитируют и у людей, которые заражаются ими главным образом от свиней. Некоторые инфузории (*ихтиофтриус*, *хилодон* и др.) паразитируют в коже пресноводных рыб и при сильном заражении могут вызвать их гибель (см. рис. 18).

---

## ПОДЦАРСТВО МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ (METAZOA)

К многоклеточным животным относятся все типы животных, кроме типа простейших. Различия между самыми простыми и наиболее сложными многоклеточными животными очень велики. Однако для всех них характерно разделение функций между различными группами клеток. В течение эволюции дифференциация тела животных на различные группы клеток, т. е. ткани, а затем на органы, состоящие из разных тканей, возрастала. Благодаря этому совершенствовалось (согласно закону единства и функции) выполнение функций, усиливалась (согласно закону корреляции) связь между разными частями тела, обеспечивалось лучшее приспособление организмов как целостных систем к неорганическим и органическим условиям среды обитания.

Многоклеточные животные, несомненно, произошли от простейших животных. Это заключение подтверждается следующими соображениями: 1) простейшие как более простые организмы возникли раньше многоклеточных животных и некоторые из них могли стать предками последних; 2) строение клеток и процессы их преобразования при бесполом и половом размножении у простейших и многоклеточных животных в основном очень сходны, что свидетельствует о родстве обоих подразделений царства животных; 3) первые стадии эмбрионального развития многоклеточных животных, как будет показано дальше, сходны по строению с некоторыми одноклеточными и колониальными простейшими, что свидетельствует (согласно биогенетическому закону) о происхождении самых низших многоклеточных животных от предков их типа простейших.

К какому же классу типа Protozoa принадлежали предки Metazoa? Казалось бы, это были инфузории, самые сложные из простейших с очень активным образом жизни. Однако для инфузорий характерен диморфизм ядер, который никогда не встречается в клетках многоклеточных животных. Кроме того, усложнение строения инфузорий происходило в пределах одной клетки, что затрудняло бы дифференциацию подобных клеток в разных направлениях. Споровики не могли дать начало более высокой группе животных, так как паразитический образ жизни никогда не способствовал общему подъему организации. Ложноножковые

длительные простейшие, для них характерно образование рако-  
вины, защищающих их от хищников, а не активизация образа  
жизни. Поэтому, по мнению большинства ученых, многоклеточные  
животные произошли от весьма активных гетеротрофных жгути-  
ковых.

Гипотез о происхождении Metazoa было предложено много,  
из которых наибольшее распространение получили две: известного  
немецкого зоолога Э. Геккеля (1834—1919) и выдающегося рус-  
ского биолога И. И. Мечникова (1845—1916). В основе этих  
гипотез лежит использование биогенетического закона, так как  
примитивизмы, промежуточные между жгутиковыми и самыми простей-  
шими многоклеточными животными, не имели твердых частей,  
способных сохраниться в ископаемом состоянии, и судить о их строе-  
нии можно главным образом путем изучения начальных стадий  
эмбрионального развития многоклеточных животных. Поэтому  
необходимо вкратце напомнить об этих стадиях.

Развитие многоклеточных животных (рис. 20) начинается с  
зиготы, которая делится на 2, 4, 8, 16 и большее количество клеток,  
или *бластомеров*, остающихся соединенными. В результате  
описанных процессов деления бластомеров образуется кучка кле-  
ток, часто называемая *морулой*. Деление бластомеров продол-  
жается и возникает шарообразная (или другой формы) *бластула*  
полостью (*бластоцелем*) внутри, окруженной одним слоем кле-  
ток. Стадии развития от зиготы до бластулы включительно принято  
называть *дроблением зиготы*. В 70-х годах прошлого столетия,  
когда Геккель разрабатывал свою гипотезу на основании иссле-  
дований эмбрионального развития разных групп животных, было  
установлено, что бластула вследствие впячивания (*инвагинации*)  
части клеток в бластоцель и прилегания их к оставшимся снаружи  
клеткам превращается в зародыши с двухслойными стенками,  
окружающими полость с отверстием наружу. По окончании эмбри-  
онального развития упомянутая полость превращается в кишеч-  
ную, а отверстие ее становится ртом. Эта стадия получила назва-  
ние *гастролы*. Наружный слой ее принято называть *эктодермой*,  
внутренний, окружающий кишечную полость, — *энтодермой*. На  
основании изложенных данных Геккель предположил, что пред-  
ками многоклеточных животных были одноклеточные простейшие,  
жившие колонии в виде кучек клеток, похожие на морулу, далее  
шарообразные колонии, сходные с бластулами и названные *блас-  
тулами*, и наконец самые простые многоклеточные животные,  
похожие на гастрол и названные *гастреями*. Однако Геккель не  
знал, что эмбриологические данные других ученых (сам он эмбрио-  
логом не был), которыми он пользовался для обоснования своей  
гипотезы, относились к зародышевому развитию уже более слож-  
ных многоклеточных животных, и в начальных стадиях их онто-  
генеза могли произойти серьезные изменения (вплоть до выпаде-  
ния какой-нибудь стадии, как это иногда наблюдается в связи  
с необходимостью сокращения эмбрионального развития). Кроме

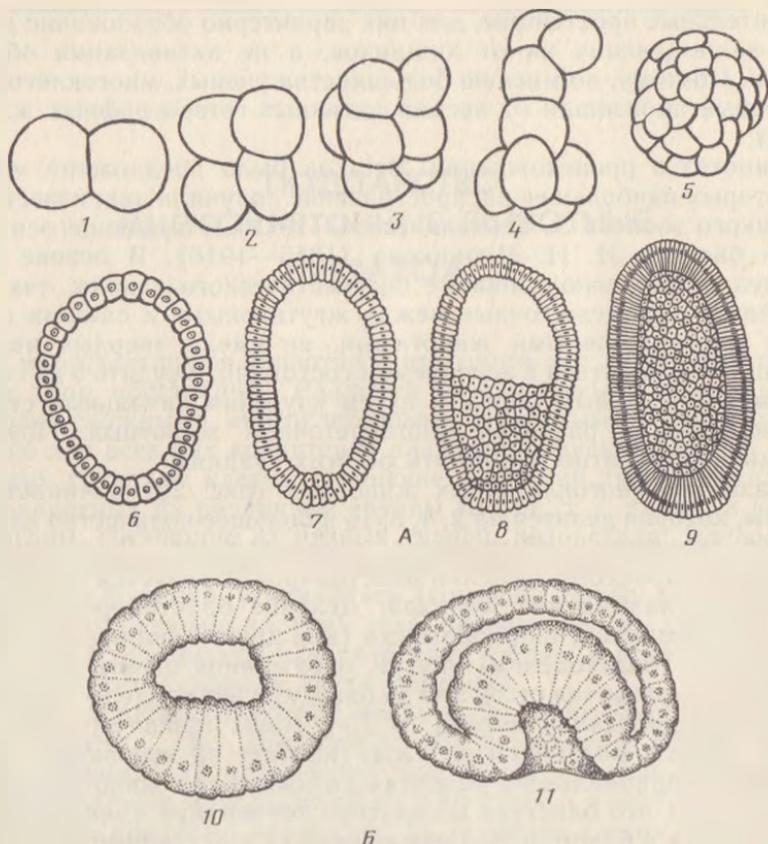


Рис. 20. Первые стадии эмбрионального развития многоклеточных животных  
 А — образование паренхимы из бластулы у низших многоклеточных животных, Б —  
 образование гастролы (11) из бластулы (10) путем инвагинации;  
 1—5 — дробление зиготы, заканчивающееся образованием бластулы (6, 7), 8, 9 — об-  
 разование паренхимы (9) путем иммиграции клеток

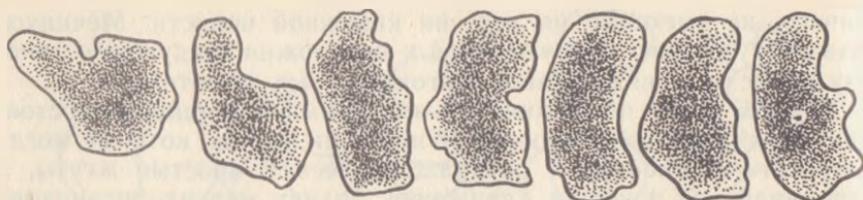
того, согласно гипотезе Геккеля, гастреи были уже не примитивными многоклеточными животными, а имели кишечную полость, т. е. резко отличались от бластей. Очевидно, между бластями и гастреями должна была быть стадия более примитивных многоклеточных животных, чем гастреи.

И. И. Мечников, который в течение многих лет занимался исследованиями эмбрионального развития различных групп многоклеточных животных, вскоре после опубликования гипотезы Геккеля обратил особое внимание на изучение зародышевого развития низших современных типов Metazoa — губок, кишечнополостных и примитивных плоских червей. Он доказал, что у этих животных отдельные клетки развившейся бластулы проникают внутрь бластоцели и заполняют его. В результате образуется зародыш, состоящий из двух разных слоев — наружного и внут-

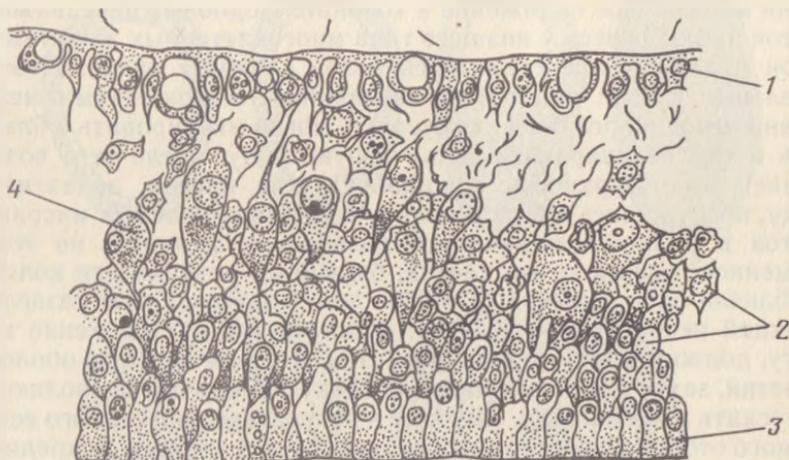
ренного, не имеющий ни рта, ни кишечной полости. Мечников назвал эту стадию *паренхимой* и предложил следующую гипотезу происхождения первых многоклеточных животных.

Бластем были планктонными колониями простейших, состоящих из одинаковых с тонкими оболочками клеток, которые могли выпускать ложноножки, превращающиеся в простые жгуты, и выполняли все функции (движение, захват мелких организмов и органических кусочков, переваривание их и т. д.). Соединения этих клеток были рыхлыми, между ними имелись поры, и клетки могли менять свое положение в колонии. Подобные передвижения клеток наблюдаются у низшего типа многоклеточных животных — губок и даже у представителей более сложных типов. Поэтому отдельные клетки бластем, захватившие ложноножками мелкие организмы или органические кусочки, могли мигрировать в бластоцель и там переваривать захваченную пищу, после чего возвращались на поверхность колоний. Другие клетки, захватившие пищу, погружались в бластоцель и т. д. При описанных миграциях клеток в бластемах намечалось разделение функций, но только временное: одни и те же клетки, будучи на поверхности колонии, выполняли одни функции, а внутри нее — другие. Такое разделение функций недостаточно. Клетки, обеспечивающие движение и защиту, должны иметь хорошо развитые жгуты и плотную оболочку, а клетки, захватывающие пищу, — тонкую оболочку, позволяющую выпускать ложноножки. Поэтому в результате длительного естественного отбора выжили те потомки бластем, у которых закрепилось более или менее постоянное разделение функций между клетками: одни клетки образовали наружный слой, у них развились более сложные жгутики и плотные оболочки; другие клетки, сохранившие тонкие оболочки и способность выпускать ложноножки, образовали внутренний слой. Ни рта, ни кишечной полости у этих первых многоклеточных животных еще не было. В наружном слое было много пор, а внутренний слой был очень рыхлый (между клетками имелись небольшие промежутки). Это позволяло им двигаться, выпускать ложноножки и захватывать мелкие организмы и органические кусочки, попадающие внутрь тела подобных организмов через поры.

И. И. Мечников назвал этих гипотетических (предполагаемых) первичных многоклеточных животных *паренхимеллами*, имея в виду их сходство с паренхимулами. Наружный слой паренхимеллы он предложил назвать *кинобластом* (греч. «киное» — движение), а внутренний — *фагоцитобластом* (греч. «фагос» — пожирающий). Следовательно, предлагая такие термины, он отмечал главные физиологические функции обоих слоев паренхимеллы. Рассматриваемая гипотеза была поддержана на основании разносторонних глубоких исследований эволюции тканей многоклеточных животных А. А. Заварзиным (1886—1945) и получила дальнейшее развитие в трудах А. В. Иванова и других советских и иностранных ученых.



А



Б

Рис. 21. Трихоплакс:

А — изменения формы тела при ползании, Б — поперечный срез;  
 1 — спинной эпителий, 2 — мезенхимные клетки среднего слоя, 3 — брюшной эпителий,  
 4 — пищеварительная вакуоль в мезенхимной клетке

Особенно важно отметить, что в 70—80-е годы текущего столетия было доказано существование в настоящее время многоклеточных животных, в основном похожих на гипотетических паренхимелл, названных *трихоплаксами* (рис. 21). Это морские животные малых размеров (2—4 мм), имеющие форму тонких пластинок, окруженных одним слоем жгутикового эпителия. Вся внутренность этих животных заполнена амебовидными и другими клетками. Трихоплаксы, медленно меняя свою форму, ползают по поверхности водорослей и других субстратов. Сторона, обращенная к субстрату (брюшная), отличается по строению от противоположной стороны (спинной). Передний и задний концы тела не выражены.

Экспериментально доказано, что внутренние амебовидные клетки трихоплаксов, подходя к поверхностному слою, способны поглощать мелкие организмы (в опытах использовались дрожжи). Размножение бесполое (путем деления на два одинаковых орга-

низма или образованием многоклеточных «бродяжек», т. е. плавающих зародышей) и половое. От паренхимелл, какими их представлял себе Мечников, трихоплаксы отличаются переходом к ползающему образу жизни на разных донных субстратах. Вероятно, паренхимеллообразные животные были вытеснены из толщи воды произошедшими от них гастреями, у которых начали развиваться примитивные нервные и мышечные клетки. Благодаря этому они могли быстро захватывать пищу, которая попадала в кишечную полость. Последняя образовалась путем постепенного сдвигания клеток фагоцитобласта и сообщалась с наружной средой только одним отверстием — ртом. Поры в стенках тела закрылись, что защищало гастрей от проникновения в их тело вредных организмов.

Согласно гипотезе И. И. Мечникова, исходным предком для всех многочисленных животных были паренхимеллы, тела которых состоят из клеток, способных к фагоцитозу. Руководствуясь этим положением, он предпринял поиски фагоцитарных клеток у разных многоклеточных животных и доказал, что они имеются у всех изученных им групп Metazoa. На основании этих исследований и ряда опытов он создал *теорию фагоцитоза*, согласно которой в защите животных от инфекционных заболеваний огромную роль играют особые клетки — фагоциты, которые, выпуская ложноножки, пожирают бактерии или способствуют их гибели, выделяя особые ядовитые вещества. Фагоциты выполняют также санитарную роль, уничтожая отмирающие клетки организма. Так, исследования выдающегося русского биолога-дарвиниста, предпринятые им для разрешения проблемы происхождения многоклеточных животных, привели к оформлению теории, имеющей столь большое значение для медицины и ветеринарии. В своих работах по фагоцитозу вместо термина паренхимелла И. И. Мечников предпочитал пользоваться термином *фагоцителла*.

## ТИП ГУБКИ (PORIFERA, ИЛИ SPONGIA)

Губки — простые многоклеточные животные, которые произошли от паренхимелл, перешедших (когда появились гастреи) к сидячему образу жизни. Вследствие этого их организация сильно изменилась по сравнению с паренхимеллами. Известно около 5 тыс. видов губок, подавляющее большинство которых обитает в морях и океанах, а остальные — в пресных водах.

### Общая характеристика

**Строение.** Незначительное количество губок одиночные, небольшие животные бокаловидной формы (рис. 22), остальные — колониальные, имеющие разветвленное тело. В состав тела губок входят: наружный слой, состоящий из эпителиальных клеток, играющих в основном защитную роль; студневидная *мезоглея* с разными

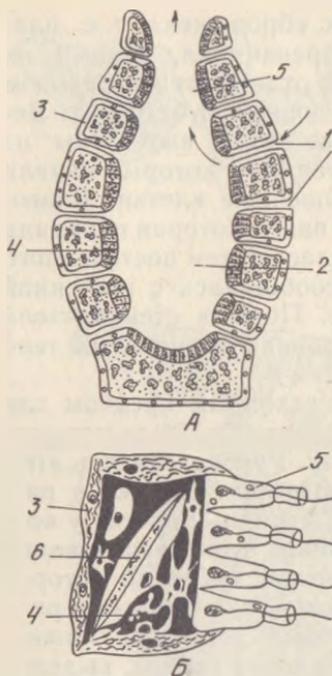


Рис. 22. Строение губок:

А — строение одиночной губки, Б — строение стенки тела губки (увеличено); 1 — поры, ведущие в парагастральную полость (2), 3 — наружный слой клеток, 4 — мезоглея, 5 — внутренний слой клеток (стрелками показано направление тока воды в теле животного), 6 — образование скелетного элемента в клетке

клетками; внутренний слой — из клеток, называемых воротничковыми, или хоаноцитами. Стенки тела пронизаны множеством пор, через которые благодаря работе жгутиков воротничковых клеток в полость, окруженную хоаноцитами, входит вода, а выходит она наружу через отверстие (*оскулум*) большей величины, чем поры.

**Жизнедеятельность.** Нервных клеток у губок нет, и они реагируют на раздражения медленно и слабо. Мышечные элементы отсутствуют. В мезоглее из клеток развиваются

скелетные (твердые) образования; у одних губок — известковые, у других — кремневые, у третьих — спонгиновые (спонгин — вещество, близкое по своему составу к шелку), у четвертых — комбинированные, т. е. спонгинно-кремневые (как у пресноводных бадяг). Благодаря скелету губки могут расти вверх, а не «растекаться» по субстрату (что облегчает движение воды через их тело) и достигать большой величины. Непрерывный ток воды через тело губок приносит им кислород, способствует удалению продуктов диссимиляции и играет важнейшую роль в питании этих животных, так как воротничковые клетки захватывают находящиеся в воде различные организмы и переваривают их, отдавая часть разложенных веществ другим частям тела. Следовательно, пищеварение у описываемых животных внутриклеточное. Полость губок нельзя считать кишечной, она служит только для прохождения воды, пища в ней не накапливается и не переваривается. Такая полость, свойственная только губкам, получила название *парагастральной* в отличие от настоящей кишечной, т. е. гастральной полости, которая имеется у остальных многоклеточных животных.

Размножаются губки бесполом и половым способами. Бесполое размножение осуществляется наружным и внутренним почкованием. Образование колоний происходит потому, что наружные почки остаются на материнском организме. Внутренние почки (*геммулы*) выпадают из губок (например, у пресноводных бадяг) после их гибели и дают начало новым колониям. Геммулы, окру-

женные прочными оболочками, очень устойчивы к неблагоприятным внешним условиям. Большинство губок гермафродиты, остальные — раздельнополы. Гаметы развиваются в мезоглее. Сперматозоиды попадают в воду, с ее током заносятся в тело других губок и оплодотворяют яйцеклетки. Развитие зиготы заканчивается образованием паренхимулы, которая превращается в планктонную личинку, служащую для распространения этих сидячих животных. Преобразование личинки во взрослую форму сопровождается *извращением слоев*: жгутиковые клетки наружного слоя мигрируют внутрь и превращаются в воротничковые клетки, а клетки внутреннего слоя перемещаются наружу. Благодаря извращению слоев у губок образуется столь необходимая им парагастральная полость, а клетки внутреннего слоя, находясь снаружи, выполняют функции защитного эпителия. Извращение пародышевых слоев у губок возможно, потому что их клетки еще не вполне специализированы, соединения между ними очень рыхлые и они могут менять свое местоположение в организме.

**Практическое значение.** Некоторые виды губок, имеющие спонгиозный скелет, используются для мытья тела и других целей. Порошок, полученный в результате дробления скелета пресноводной бадяги (состоящий из кремневых игл, склеенных спонгином), употребляют для растирания кожи при ушибах, ревматизме и других болезнях. Скелет стеклянных губок идет на изготовление украшений.

## ТИП КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ (COELENTERATA)

Кишечнополостные произошли от гастрей, которые вели в планктоне активный образ жизни и достигли более сложного строения, чем предки губок — паренхимеллы. В отличие от губок они довольно быстро реагируют на различные раздражения, тело их сократимо, многие свободно передвигаются. За исключением нескольких пресноводных видов, кишечнополостные обитают в морях.

### Общая характеристика

**Строение.** Различают две главные формы строения кишечнополостных: сидячую (бентическую) — *полип* и плавающую (планктонную) — *медузу*. Тело полипа (рис. 23) вытянуто в виде мешочка, обычно довольно узкого, на переднем конце которого имеются длинные, очень подвижные, способные к быстрым сокращениям щупальцы, служащие для захвата добычи. Задним концом тела полип прикрепляется к какому-нибудь субстрату (к камням, растениям, другим животным и т. д.). Медузы (рис. 24) по форме напоминают блюдечки, чашечки, зонтики и им подобные предметы, выпуклая сторона которых обращена книзу, а выпуклая — кверху. На основании изучения наружного и внутреннего строения кишеч-

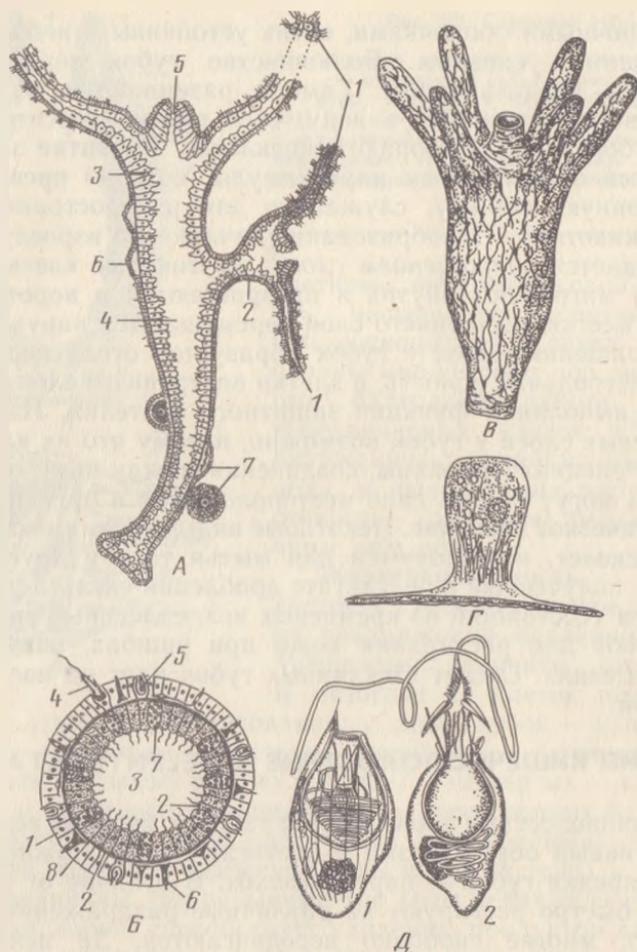


Рис. 23. Строение кишечнополостного (гидры):

А — продольный разрез (1 — щупальцы, 2 — наружный слой, 3 — внутренний слой, 4 — кишечная полость, 5 — рот, 6 — семенник, 7 — яичник и развивающаяся зигота), Б — поперечный разрез (1 — наружный слой, 2 — внутренний слой, 3 — кишечная полость, 4, 5 — стрекательные капсулы, 6 — нервная клетка, 7 — железистая клетка, 8 — опорная пластинка), В — нервная система, Г — эпителиально-мышечная клетка, Д — стрекательные капсулы (1 — в покое, 2 — с выброшенной нитью, ядра окрашены в черный цвет)

нополостных можно сделать вывод о плане строения этих животных. Полипов и медуз можно разделить вертикальными плоскостями, проходящими через центр тела, на сходные половины несколько раз. Это объясняется тем, что строение рассматриваемых животных еще мало дифференцировано и разные части их тела весьма похожи. Таким образом, для кишечнополостных характерна *лучевая*, или *радиальная*, симметрия тела, которая

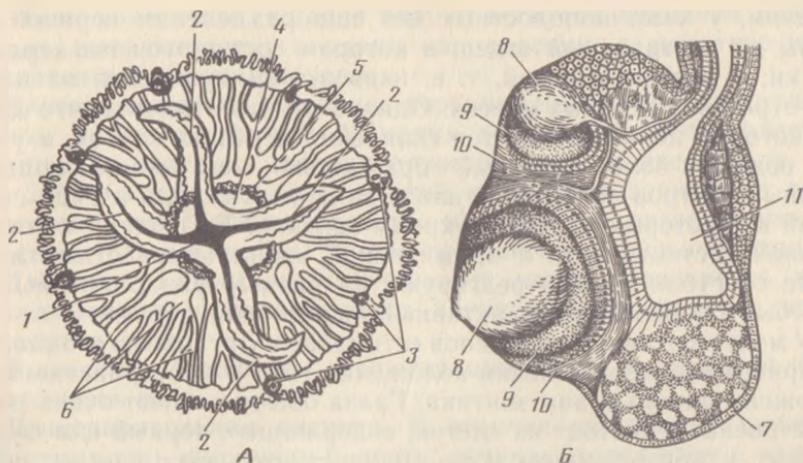


Рис. 24. Сцифоидная медуза (А) и ее органы чувств (Б):

1 — рот, 2 — околоротовые лопасти, 3 — органы чувств, 4 — желудок, 5 — скопление нитей с большим количеством стрекательных клеток (в желудке), 6 — каналы пищеварительной системы, 7 — статоцист, 8 — хрусталик, 9 — стекловидное тело, 10 — светочувствительные клетки, 11 — часть радиального канала пищеварительной системы

свидетельствует о сравнительной простоте организации. У более сложных по строению групп животных дифференциация тела на разные отделы прогрессирует и радиальное расположение органов постепенно исчезает.

Стенки тела состоят из двух слоев клеток: наружного и внутреннего, окружающего кишечную полость (см. рис. 23). У полипов между обоими слоями имеется уплотненная пластинка, у медузы — сильно развитая студневидная масса (мезоглея). В наружном слое, кроме покровных клеток, имеются очень характерные для кишечнополостных (ни у кого из других многоклеточных животных не встречающиеся) *стрекательные клетки* (см. рис. 23). Каждая такая клетка имеет ядро, ряд органоидов и капсулу со спирально закрученной длинной тонкой нитью, в основании которых могут быть расположены острые шипы, а спереди на клетке находится особый шип, воспринимаящий раздражения от проплывающих в воде животных (рачков, других мелких беспозвоночных, и иногда и мелких позвоночных). Стрекательные клетки различны: одни служат главным образом для опутывания жертвы и удержания, другие — для прокалывания покровов добычи при помощи упомянутых выше шипов, третьи — для отравления выделяемыми ими ядовитыми веществами пойманных животных.

**Нервная система.** У всех кишечнополостных есть нервные клетки, развивающиеся главным образом в наружном слое (см. рис. 23), но имеющиеся в небольшом количестве и во внутреннем слое. Эти клетки, соединяясь друг с другом своими отростками, образуют очень примитивную нервную систему в виде сети. Таким

образом, у кишечнополостных нет еще разделения нервной системы на центральный отдел, в котором сосредоточены нервные клетки, и периферический, т. е. нервов, образующихся из длинных отростков нервных клеток. Однако нужно отметить, что даже у некоторых полипов имеются скопления нервных клеток, а у медуз, ведущих более активный образ жизни, чем полипы, подобие нервных центров образуется или в виде кольца, или в виде скоплений в некоторых местах по краям зонтика. Благодаря наличию нервной системы, хотя и примитивной, кишечнополостные в отличие от губок быстро реагируют на разные раздражения, без чего был бы невозможен активный захват ими добычи.

У медуз в отличие от полипов есть *глаза* и органы (*статоцисты*), воспринимающие изменения положения тела в пространстве. Расположены они по краям зонтика. Глаза обычно имеют очень простое строение и состоят из клеток, содержащих черный или бурый пигмент и поглощающих лучи, и чувствительных клеток, передающих дальше световые раздражения отросткам нервных клеток. У некоторых медуз (главным образом у больших) глаза (см. рис. 24) более сложного строения и могут иметь подобие хрусталика, собирающего лучи. Статоцист (см. рис. 24) представляет собой округлый мешочек, наполненный жидкостью, на стенках которого находятся чувствительные клетки, а в середину вдается клетка с твердыми тельцами из углекислой извести — *статолитами*. При изменении положения тела медузы в пространстве клетка со статолитами меняет свое положение, что воспринимается чувствительными клетками и передается ими в нервную систему. Из последней идут импульсы к эпителиально-мышечным клеткам, которые своими сокращениями обеспечивают нужное в данных условиях положение тела.

**Двигательная система.** У кишечнополостных в отличие от губок всегда имеются мышечные элементы, в основном представленные *эпителиально-мышечными клетками*. Каждая такая клетка (см. рис. 23) состоит из двух частей: обычной эпителиальной и удлиненного мышечного отростка. Следовательно, полного разделения покровных и сократительных клеточных элементов здесь еще нет, что говорит о примитивности двигательной системы кишечнополостных. У более сложно устроенных представителей типа имеются наряду с эпителиально-мышечными клетками и отделенные от эпителия *мышечные волокна*. Благодаря тому что и мышечные отростки клеток, и волокна расположены в теле различно (параллельно продольной оси тела, перпендикулярно к ней и т. д.), возможны сокращения тела и его движения в разных направлениях. Упомянутые мышечные элементы расположены главным образом в наружном слое тела и в меньшем количестве — во внутреннем. У сидячих форм особенно подвижны щупальцы, что необходимо для захвата различных животных, которыми питаются кишечнополостные. У свободнопередвигающихся медуз перемещение тела происходит реактивным способом: благодаря сокраще-

нию тела вода, находящаяся под их вогнутой брюшной поверхностью, выталкивается в одном направлении, а животное передвигается в противоположном.

**Перенос веществ.** У полипов перенос веществ происходит в основном путем диффузии. У медуз в этом процессе участвует и кишечная система, которая разветвляется по всему телу (см. рис. 24). Количество разветвлений кишечника зависит от величины тела: чем больше размеры медузы, тем разветвленнее ее пищеварительные каналы (в этом проявляется закон корреляции).

**Дыхание.** Газообмен совершается через поверхность тела, по-видимому, в основном через наружную, которая все время омывается водой.

**Выделение.** Продукты диссимиляции также выделяются через поверхность тела.

**Пищеварительная система.** В отличие от губок у кишечнополостных есть кишечная полость, начинающаяся ртом и замкнутая на заднем конце. Пища (мелкие, а иногда более крупные животные) захватывается щупальцами и попадает в полость кишки, где может распадаться на части. Клетки, окружающие кишечную полость, при помощи ложноножек захватывают пищевые остатки и переваривают их. Таким образом, у кишечнополостных, как у губок и простейших, пищеварение внутриклеточное, но в некоторых случаях пищеварительные соки изливаются в полость кишечника и процессы разложения сложных органических веществ на более простые частично могут происходить в названной полости. Непереваренные остатки пищи выбрасываются наружу через ротовое отверстие. У более сложно устроенных кишечнополостных в кишечнике могут быть перегородки, увеличивающие его поверхность, а у медуз, как уже было отмечено, он разветвляется в связи с выполнением функций переноса веществ.

**Размножение.** Бесполое размножение, свойственное, как правило, полипам и отсутствующее, за некоторыми исключениями, у медуз, происходит обычно путем почкования. На теле полипа появляется бугорок (почка), который постепенно растет, строение его усложняется и он превращается во взрослый организм (см. рис. 23). Известны также и явления продольного деления полипов, но они редки. Своеобразные процессы бесполого размножения происходят во время развития сложных (сцифоидных) медуз.

Половым способом размножаются все кишечнополостные. Большинство представителей типа раздельнополы, меньшинство — гермафродиты. Половые железы у низшего класса (гидроидных) развиваются в наружном слое тела (см. рис. 25), у остальных — во внутреннем слое, т. е. в стенке кишечника (см. рис. 24). Оплодотворение у одних наружное (половые клетки встречаются в воде), у других внутреннее (оно совершается в теле женских особей, куда проникают сперматозоиды).

**Развитие.** У немногих (например, у пресноводных гидр) — развитие прямое, у остальных — с превращением. После завер-

шения стадии гастролы (которой предшествуют стадии морулы, бластулы и паренхимолы) у подавляющего большинства кишечнополостных, развивающихся с превращением, образуется двухслойная личинка с зачатком кишечной полости — *планула*, передвигающаяся в воде с помощью ресничек (см. рис. 25). Планулы благодаря подвижному образу жизни способствуют расселению кишечнополостных, что особенно важно для сидячих форм. О превращении планул во взрослых кишечнополостных кратко рассказано в описаниях классов этого типа.

**Практическое значение.** Некоторые большие медузы в ряде приморских стран употребляются в пищу. Скелеты коралловых полипов используют для украшений. Большие медузы своими стрекательными клетками могут причинить купающимся людям довольно серьезные повреждения наружных покровов и вызвать отравление организма.

### Систематический обзор

К современным кишечнополостным относится четыре класса: гидроидные, сцифоидные, коралловые полипы и гребневники. Всего известно около 9000 видов кишечнополостных, в СССР — около 500.

#### КЛАСС ГИДРОИДНЫЕ (HYDROZOA)

Гидроидные — самые примитивные из современных кишечнополостных и отличаются от остальных, как правило, меньшей величиной. Большинство гидроидных — колониальные формы, у которых наблюдается правильное чередование бесполого поколения — полипов и полового поколения — медуз. Такой тип развития называется *метагенезом*. У большинства гидроидных развитие происходит следующим образом (рис. 25). Половые клетки через разрывы наружного слоя стенки тела медуз попадают в воду, где после оплодотворения происходит развитие зиготы, заканчивающееся образованием планулы. Из планулы, прикрепившейся к какому-нибудь субстрату, развивается полип, который почкуется. Однако почки, развившиеся в полипах, не отрываются и образуют колонию, состоящую из нескольких десятков особей. На колонии путем почкования образуются и медузы. Они отрываются и ведут планктонный образ жизни, чем способствуют распространению вида. Гидроидные медузы обычно малы, по краям зонтика проходит складка — *парус*, имеющий некоторое значение для плавания. Рот обычно находится на конце свешивающегося вниз стебелька. В морях, кроме описанных гидроидных, обитают представители того же класса, у которых нет стадии медузы, и такие, у которых отсутствует стадия полипа. Обитающие в пресных водах гидры представлены только полипами, ведущими одиночный образ жизни и по своему строению проще других групп класса.

## КЛАСС СЦИФОИДНЫЕ (SCYPHOZOA)

Сцифоидные (см. рис. 24) — крупные медузы. Форма тела их различна: в виде чаши, кубка, зонтика и т. д. Строение нервной, мышечной и пищеварительной систем у этих медуз по сравнению с гидроидными медузами более сложное. Рот окружен четырьмя свешивающимися вниз ротовыми лопастями, обильно усеянными стрекательными клетками. Центральной частью пищеварительного аппарата является желудок, от которого отходит большое количество ветвящихся каналов. Половые железы находятся в стенках желудка. Половые клетки выходят через рот в воду, где происходит, как правило, встреча мужских и женских гамет. Из зиготы развивается личинка планула (рис. 26), которая свободно плавает, затем прикрепляется к подводным предметам и превращается в маленького полипа — *сцифистому*. Этот полип поперечными перетяжками делится на маленькие блюдцеобразные тела — *эфирь*, которые растут и превращаются во взрослых медуз. Сле-

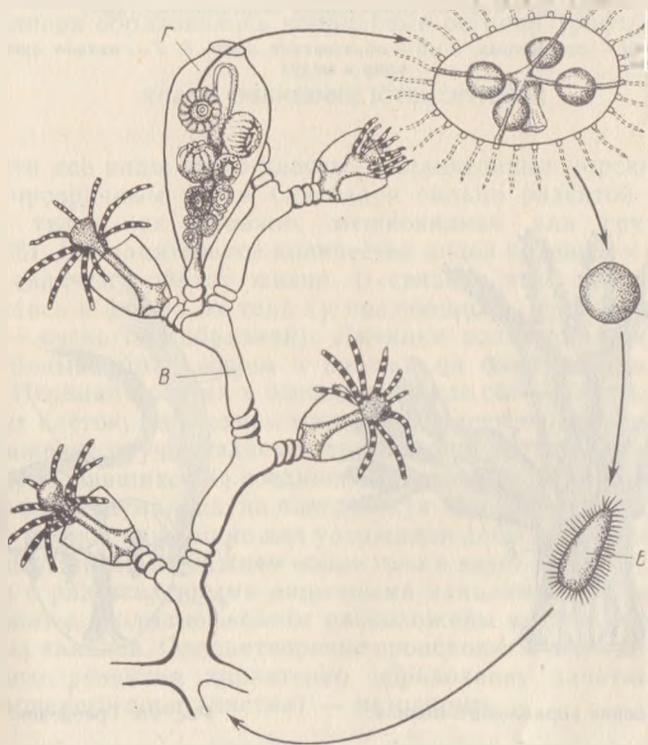


Рис. 25. Развитие морского гидроидного кишечногополостного:

А — зигота, Б — планула, В — колония полипов, Г — развивающиеся медузы, Д — медуза

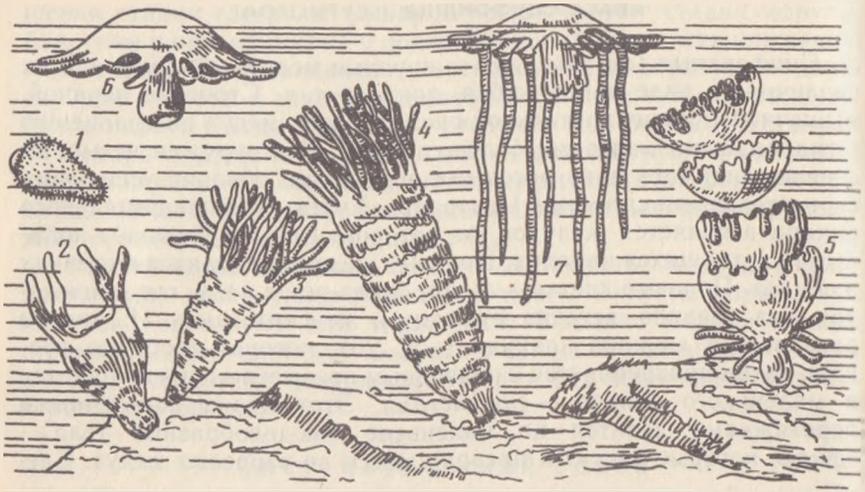


Рис. 26. Развитие сцифоидных кишечнополостных:

1 — планула; 2 — сцифистома, 3—5 — образование эфир, 6, 7 — начало превращения эфир в медуз

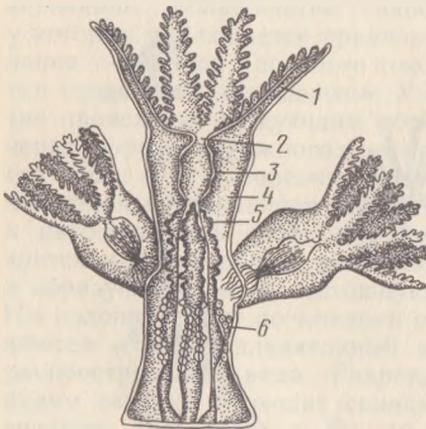


Рис. 27. Строение кораллового полипа:

1 — щупальце, 2 — рот, 3 — глотка, 4 — перегородка, 5 — нити со стрекательными клетками, 6 — яйца

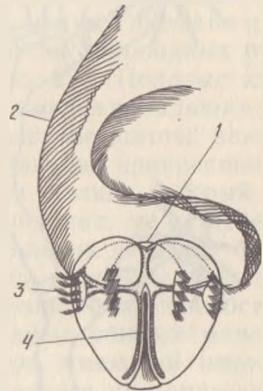


Рис. 28. Гребневик:

1 — орган равновесия, 2 — щупальце, 3 — гребные пластинки, 4 — кишечная полость

довательно, у сцифоидных тоже происходит метагенез, но бесполое поколение (сцифистома) появляется у них как кратковременная стадия развития, предшествующая медузам.

#### КЛАСС КОРАЛЛОВЫЕ ПОЛИПЫ (ANTHOZOA)

Класс включает только полипов (рис. 27), которые крупнее гидроидных и более сложного строения. Рот ведет через хорошо развитую трубку — глотку — в обширную кишечную полость, разделенную перегородками, благодаря чему поверхность кишечника сильно увеличивается. Мышечная система развита довольно хорошо и крупные полипы могут захватывать даже рыб. Половые железы развиваются, как и у сцифоидных, в стенках кишечника. Оплодотворение внутреннее. Из зиготы развивается планула, которая после прикрепления превращается во взрослого полипа. Для поддержания колоний выработался мощный скелет. В тропических и субтропических частях Тихого и Индийского океанов, в Красном море и в некоторых других теплых морях в результате постепенного отложения скелетов отмирающих колоний коралловых полипов образовались коралловые острова (риффы) \*.

#### КЛАСС ГРЕБНЕВИКИ (STENOPHORA)

Почти все виды этого класса — планктонные морские животные с прозрачным телом благодаря сильно развитой мезоглее. Форма тела, как правило, мешковидная или грушевидная (рис. 28). Незначительное количество видов перешло к ползанию или к сидячему образу жизни. В связи с этим соответственно изменилась и форма их тела (у ползающих — уплощенная, у сидячих — очень своеобразная). Личинки ползающих форм ведут планктонный образ жизни и похожи на обыкновенных гребневинок. Нервная система в основном в виде сети, но есть сгущения нервных клеток; на верхнем конце тела имеется *орган равновесия*.

Движение осуществляется при помощи гребневидных пластинок, образовавшихся из соединенных ресничек. Многие имеют два мускулистых щупальца, на поверхности которых находятся особые липкие клетки, служащие для удержания добычи. Рот расположен у обычных видов на нижнем конце тела и ведет в глотку, сообщающуюся с разветвленными кишечными каналами. Гребневики гермафродиты. Половые железы расположены в стенках пищеварительных каналов. Оплодотворение происходит в воде. Для эмбрионального развития характерно образование зачатка третьего зародышевого слоя (листка) — мезодермы.

\* Исследования показали, что вокруг подводных частей коралловых рифов развит богатый органический мир, служащий кормовой базой для промысловых рыб.

Гребневики по ряду признаков отличаются от остальных кишечнополостных: они не похожи ни на полипов, ни на медуз; стрекательных клеток нет; эмбриональное развитие протекает иначе, чем у ранее описанных классов типа; нет личинки — планулы. Поэтому многие зоологи выделяют гребневиков в особый подтип кишечнополостных. Некоторые же ученые считают их самостоятельным типом. Однако последняя точка зрения вряд ли оправдана, т. к. гребневики по основным признакам (строение нервной, мышечной, пищеварительной систем) являются настоящими кишечнополостными, предками которых были гастреи.

## ТИП ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ [PLATHELMINTHES]

Плоские черви произошли, по мнению большинства зоологов, от ныне уже не существующих кишечнополостных, плававших в толще воды наподобие их личинок — планул, а затем перешедших к активной жизни на дне, где они могли нападать на разных мелких животных. Сначала предки рассматриваемых червей, вероятно, плавали вдоль дна при помощи ресничек, и этот способ до сих пор сохранился у многих низших представителей типа. Затем по мере увеличения размеров червей (что давало преимущество в борьбе за жизнь) все большую роль в передвижении их играла мышечная система. Совершился переход к ползанию по дну, что способствовало постепенному уплощению тела. Так возник первый класс типа — ресничные черви, или турбеллярии, ведущие, как правило, свободный хищный образ жизни. От них произошло несколько классов паразитических червей, организация которых сильно изменилась в связи с их образом жизни, но они сохранили основные признаки типа.

### Общая характеристика

**Строение.** Форма тела уплощенная (рис. 29). Тело можно разделить на две сходные половины только по сагиттальной плоскости, отделяющей правую половину тела от левой. В отличие от кишечнополостных симметрия тела плоских червей *двусторонняя*, или *билатеральная*. Названная симметрия тела присуща почти всем типам животных, стоящим выше плоских червей. Тела билатеральных животных по сравнению с радиально-симметричными более дифференцированы, поэтому у них только одна ось симметрии. Чем больше выражена дифференциация организма на разные части, тем лучше выполняются (согласно закону единства формы и функции) различные функции. Двусторонняя симметрия характерна для всей организации рассматриваемых червей как наружной, так и внутренней.

Тело покрыто однослойным эпителием (эпидермисом). У подавляющего большинства видов части клеток, содержащие ядра, погружены глубоко внутрь и снаружи остается слой цитоплазмы,

Рис. 29. Морской ресничный червь (со спинной стороны)

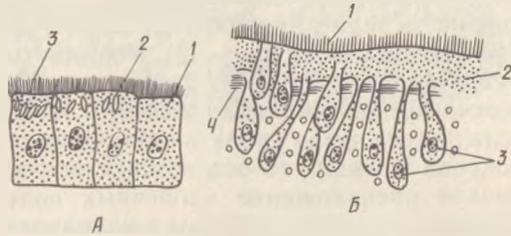
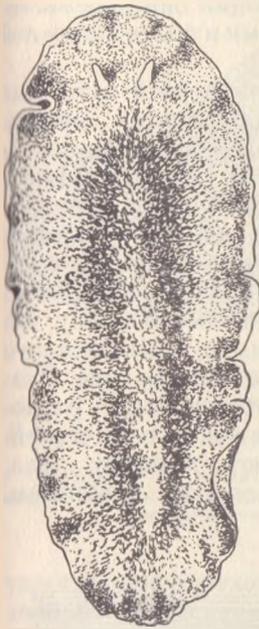


Рис. 30. Строение наружного покрова ресничных червей:

А — обычный ресничный эпителий (1 — клетки, 2 — рабдиты, 3 — реснички), Б — погруженный эпителий (1 — реснички, 2 — часть эпителия без ядер, 3 — часть эпителия с ядрами, 4 — кольцевые мышцы)

лишенной ядер (рис. 30). Такой покров носит название погруженного эпителия. В коже имеются различные железы и твердые образования разнообразной формы, связанные с нервными окончаниями.

**Нервная система.** Для нервной системы характерно наличие центрального отдела, состоящего из ганглиев и стволов, в которых сосредоточены нервные клетки. В процессе эволюции централизация нервной системы усиливается: количество стволов уменьшается, но они становятся толще, строение их усложняется, ганглии перемещаются к переднему концу тела и тоже усложняются (рис. 31). У более примитивных турбеллярий нервная система еще напоминает сетчатую нервную систему кишечнополостных, но все же скопления нервных клеток у них уже выражены. От ганглиев и стволов отходят к разным частям тела и к органам чувств нитеобразные нервы, представляющие собой длинные отростки нервных клеток. Нервы и органы чувств составляют периферический отдел нервной системы.

Формирование нервных центров сыграло большую роль в прогрессивной эволюции животных, оно способствовало более согласованной работе всех частей тела, более целесообразным ответам на различные раздражения, исходящие из внешней среды. По мере усиления централизации нервной системы выделялись нервные центры, которым подчинялись остальные центры, и таким образом нарастала целостность всей организации. В начале эмбрионального развития нервные центры образуются в наружном зароды-

шевом листке — эктодерме. В процессе эволюции они переместились в глубь тела для лучшей связи с его частями и более надежной защиты от различных повреждений.

**Двигательная система.** У низших плоских червей есть еще большое количество эпителиально-мышечных клеток наряду с отдельными мышечными волокнами. В ходе эволюции число первых уменьшается, а вторых — увеличивается. Среди последних можно различить *кольцевые* (обычно расположенные ближе к поверхности тела), *продольные*, *косые* (или *диагональные*) и *спинно-брюшные волокна* (рис. 32). Упомянутые волокна соединены с наружным покровом и образуют вместе с ним так называемый *кожно-мышечный мешок*. Авторы этого термина имели в виду, что если из тела червя удалить внутреннее содержимое, кроме кожного покрова и мышц, то останется мешкообразное образование. Различное расположение мышечных волокон обеспечивает разнообразные изменения формы и направления движения тела червей: кольцевые волокна, сокращаясь, уменьшают толщину тела, продольные — укорачивают, косые — способствуют поворотам, спинно-брюшные — содействуют уплощению.

Все промежутки между органами заполнены тканью смешанного характера — *паренхимой*, в которой имеются различные клетки, волокна и др. (рис. 33). Паренхима имеет опорное значение для мышц, в ней накапливаются разные вещества. Опорой для мышц является также

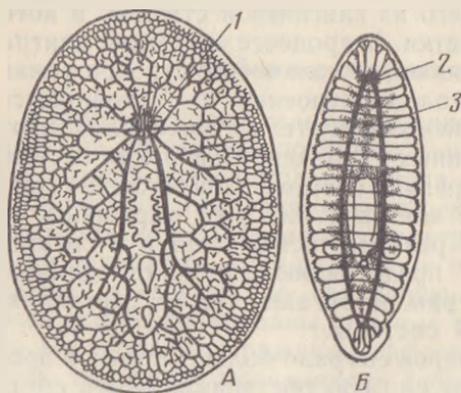


Рис. 31. Нервная система ресничных червей:

А — в виде сети, напоминающая нервную систему кишечнополостных, но с нервным ганглием (1), от которого отходят два ствола, Б — более централизованная нервная система с развитым головным ганглием (2) и двумя стволами (3)

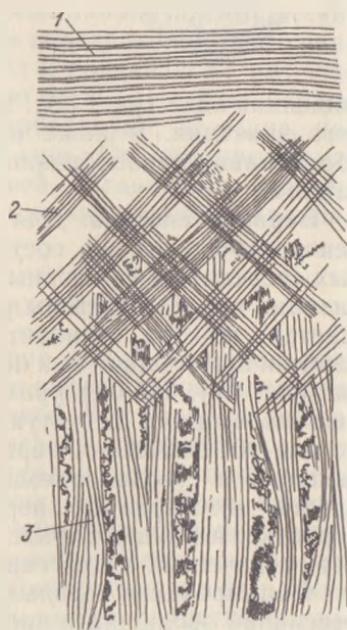


Рис. 32. Мышечная система ресничного червя (поперечный срез):

1 — кольцевые мышцы, 2 — косые (диагональные) мышцы, 3 — продольные мышцы

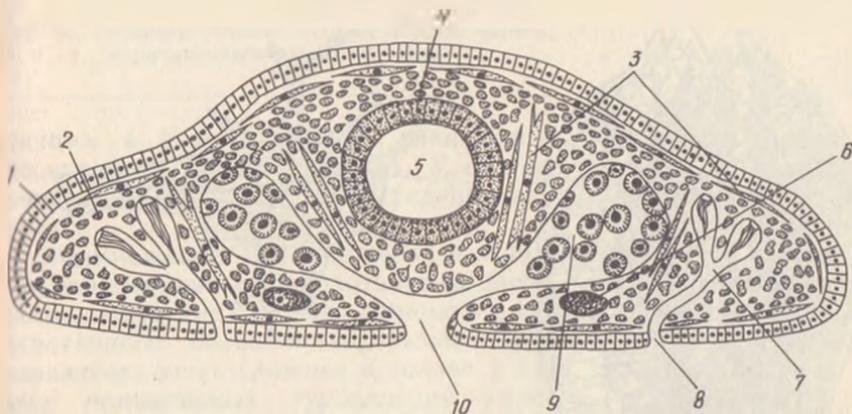


Рис. 33. Поперечный срез плоского червя:

1 — эпидермис, 2 — паренхима, 3 — различные мышцы, 4 — стенка кишечника, 5 — кишечная полость, 6 — продольный нервный ствол, 7, 8 — протонефридии и выделительное отверстие, 9, 10 — половые железы и половое отверстие

уплотненное образование в виде тонкой кольцевой пластинки (*базальной мембраны*), которая лежит под эпидермисом. В паренхиме иногда имеются небольшие пространства, заполненные жидкостью.

**Перенос веществ.** Паренхима затрудняет перенос веществ и он в основном происходит путем диффузии, которая облегчается уплощенной формой тела и наличием в паренхиме щелей, наполненных водянистой жидкостью. Однако у червей, имеющих пищеварительную систему, значительная часть переноса веществ совершается (как и у медуз) с помощью разветвлений кишечника, число которых коррелировано с размерами тела.

**Процессы диссимиляции.** У взрослых червей и их личинок, обитающих в водоемах или паразитирующих в органах хозяев, где есть свободный кислород, процессы диссимиляции совершаются по типу дыхания. Газообмен происходит через кожу. У червей и их личинок, паразитирующих в органах хозяев, где нет свободного кислорода, процессы диссимиляции происходят по типу брожения.

**Выделительная система.** У плоских червей в связи с усложнением их организации впервые среди многоклеточных животных появилась специальная система выделения продуктов диссимиляции — *протонефридии* («протос» — простой, «нефрос» — почка), представляющая собой сеть каналов (рис. 34). Начальные каналы — узенькие трубочки с тонкими стенками, через которые в их просвет может проникать вода с растворенными в ней продуктами диссимиляции. Каналы начинаются особыми клетками с пучками мерцающих ресничек. Эти клетки получили название *пламенных клеток*, так как мерцание пучка ресничек напоминает колебание

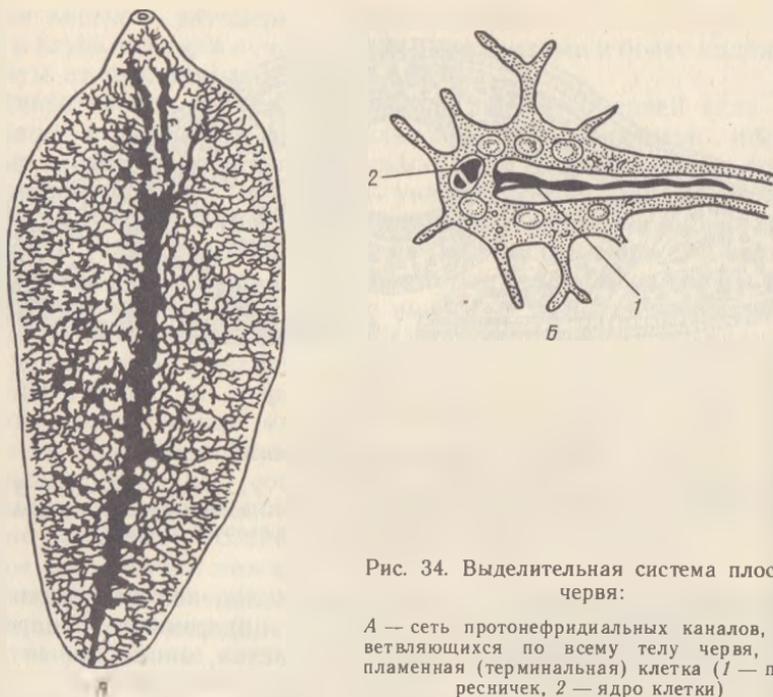


Рис. 34. Выделительная система плоского червя:

А — сеть протонефридиальных каналов, разветвляющихся по всему телу червя, Б — пламенная (терминальная) клетка (1 — пучок ресничек, 2 — ядро клетки)

пламени, вызываемое движением воздуха. Благодаря движению пучков ресничек, а также ресничек на стенках протонефридиальных каналов происходит отток поглощенной из тела жидкости из тонких каналов в более широкие и наконец в главные каналы (число которых колеблется от одного до двух, четырех и более), открывающиеся наружу.

У низших плоских червей протонефридиальной системы нет, а имеются клетки (*артроциты*), вероятно, образовавшиеся из фагоцитарных клеток, которые поглощают продукты диссимиляции и выходят наружу через разрывы в стенках тела или через рот, или остаются в теле недолго живущих червей, изолируя таким образом вредные для организмов продукты обмена веществ. Предполагают, что система протонефридиальных каналов сначала сформировалась для удаления излишней воды, когда плоские черви переходили из моря в пресные воды. Потом каналы соединились с артроцитами, превратившимися в пламенные клетки. Образовавшаяся таким образом система протонефридий, помимо удаления избыточной воды, стала удалять и продукты диссимиляции.

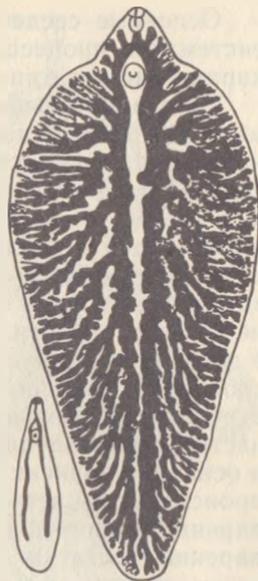
**Пищеварительная система** (рис. 35). Таковая имеется у турбеллярий, моногеней и, за некоторым исключением, у трематод. Анального отверстия нет, и непереважившиеся остатки пищи выходят, как и у кишечнополостных, через рот. Особенности этой

Рис. 35. Пищеварительная система плоских червей, отличающихся размерами тела

системы в разных классах типа отмечаются в их характеристиках. У цестод пищеварительная система редуцировалась.

**Размножение.** Плоские черви в основном гермафродиты. Оплодотворение внутреннее. Строение полового аппарата у подавляющего большинства, особенно у паразитов, очень сложное и только у самых примитивных турбеллярий — простое. Характерные черты органов размножения каждого класса описаны ниже.

**Развитие.** У морских турбеллярий развитие происходит с превращением, у пресноводных турбеллярий — прямое, у паразитов — с превращением, особенно сложное — у трематод и цестод.



### Систематический обзор

В книге рассматриваются четыре класса: ресничные черви, или турбеллярии, моногенеи, трематоды и ленточные черви, или цестоды.

#### КЛАСС РЕСНИЧНЫЕ ЧЕРВИ, ИЛИ ТУРБЕЛЛЯРИИ (TURBELLARIA)

Турбеллярии ведут свободный, хищный образ жизни, лишь немногие из них паразиты. Обитают на дне морей и океанов, в пресных и солоноватых водоемах. Небольшое количество видов приспособлено к жизни на поверхности почвы в очень теплых влажных местах земного шара. Известно около 3400 видов.

**Строение.** Форма тела чаще всего листообразная (см. рис. 29). Длина тела от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров, но некоторые виды (в особенности морские) достигают значительной величины (до нескольких десятков сантиметров). Окраска тела белая, черная, коричневая и др. Очень ярко окрашены многие морские виды. В кожном покрове имеются особые клетки, содержащие блестящие палочковидные образования — *рабдиты*, которые под влиянием внешних раздражений извергаются в воду и образуют клейкую массу, играющую защитную роль или служащую для нападения на жертв. Многочисленные кожные железы выделяют вещества, облегчающие скольжение по субстратам, прикрепление к последним и т. п. Разнообразные твердые кожные образования различной формы, служащие для нападения на мелких животных, используются при половых актах и т. д.

Основные сведения о нервной, двигательной, выделительной системах и процессах диссимиляции у турбеллярий сообщены в характеристике типа.

**Пищеварительная система.** Строение пищеварительной системы в разных группах класса различно. Рот у большинства видов находится в разных местах брюшной стороны или на заднем конце тела. Последнее положение, возможно, было начальным, так как оно сходно с положением рта у гастролы. У самых простых турбеллярий — бескишечных — рот ведет или прямо, или через просто устроенную глотку в рыхлую паренхиму, клетки которой захватывают пищу и переваривают ее. Однако таких турбеллярий некоторые зоологи считают не простыми, а упрощившимися. У большинства же видов класса имеется мускулистая глотка, способная выпячиваться для захвата мелких животных (все турбеллярии — хищники), и кишка, реже прямая, а большей частью разветвленная. Количество разветвлений, как и у медуз, в основном зависит от размеров тела. Пищеварение, как правило, происходит в клетках кишечника, но отмечаются и случаи пищеварения в кишечной полости. Анального отверстия нет, и непереваренные остатки пищи удаляются через рот. Таким образом, описанная система в основном похожа на пищеварительную систему кишечнополостных, однако лучшее развитие нервной и мышечной систем облегчает ресничным червям охоту на их жертву.

**Размножение.** Все турбеллярии размножаются половым путем, но у ряда видов наблюдается также деление червей на две и более особей. Половой аппарат гермафродитный. Строение его различно: от очень простого до очень сложного. У форм, имеющих более примитивный половой аппарат, половые железы разбросаны в паренхиме и особых выводных протоков нет. Сперматозоиды движутся сквозь паренхиму к совокупительному органу, который при половом акте вонзается в любое место тела другого червя и, попав в его организм, отыскивают яйцеклетки и оплодотворяют их. В более сложно устроенном половом аппарате имеются мужские и женские выводные протоки и добавочные железы, например желточные, в которых образуются клетки, служащие для питания развивающихся зародышей. При более простом строении полового аппарата в одной и той же железе могут развиваться и яйцеклетки, и желточные клетки. По-видимому, последние образовались из женских гамет, в которых увеличилось количество питательных веществ и они превратились в клетки, служащие только для питания развивающихся из зигот зародышей, потеряв способность к развитию. Оплодотворенные яйца выводятся через разрывы стенок тела или через рот, или через специальные выводные протоки.

**Развитие.** Развитие морских плоских червей большей частью связано с превращением. Из яйца развивается планктонная личинка, получившая название *мюллеровской личинки* (рис. 36), которая при помощи ресничек плавает в толще воды. Она имеет

Рис. 36. Мюллеровская личинка:

1 — глаза, 2 — мозговой ганглий, 3 — мешковидный кишечник, 4 — рот, 5 — лопасти, б — предротовые мерцательные венчики

отростки, увеличивающие поверхность ее тела. У пресноводных плоских червей развитие прямое: из яиц выходят организмы, похожие на взрослые формы.

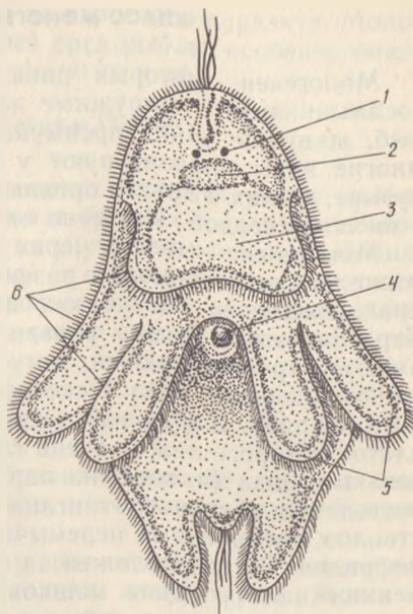
**Происхождение.** Большинство зоологов, как было отмечено ранее, полагают, что эти черви (т. е. класс турбеллярий) произошли от кишечнополостных, перешедших к ползанию и уже имевших кишечную трубку; бескишечных турбеллярий эти ученые считают вторично упростившимися в связи с их

малой величиной и своеобразным способом захвата ртом мелких пищевых объектов прямо со дна. Однако другие ученые доказывают, что поскольку бескишечные турбеллярии хищники, то их организация не могла упроститься, а первоначально была примитивной, так как они произошли от бескишечных предков, похожих на паренхимелл.

С этой точки зрения кишечник в эволюции многоклеточных животных возникал дважды: при превращении паренхимелл в гастрей (от которых потом возникли кишечнополостные) и при превращении бескишечных турбеллярий в более высокоорганизованные отряды турбеллярий, имеющих уже кишечник — прямой или ветвистый.

Кишечнополостные, по мнению ученых, придерживающихся этой точки зрения, не были предками более сложных типов животных.

Рассмотренный выше вопрос нельзя считать более или менее твердо решенным. Однако гипотеза о происхождении плоских червей от кишечнополостных более убедительна, так как маловероятно, чтобы такое важное усложнение организации, как кишечник, возникал в эволюции дважды: те животные, которые приобрели его, получили преимущество в борьбе за жизнь, те же животные, у которых кишечник появился позднее, не могли бы конкурировать с теми, у которых он появился раньше и успел уже усложниться. Значительное упрощение организации бескишечных турбеллярий могло произойти в связи с уменьшением их размеров.



## КЛАСС МОНОГЕНЕИ (MONOGENEA)

Моногенеи (которых раньше называли моногенетическими сосальщиками) — наружные паразиты пресноводных и морских рыб, живущие у них преимущественно на коже и жабрах. Многие виды паразитируют у амфибий и рептилий в мочевом пузыре, легких и других органах, непосредственно сообщающихся с внешней средой. Известно около 2000 видов.

Моногенеи — мелкие черви (длина 0,15—20 мм). На заднем конце тела имеется мощно развитый орган (рис. 37) для надежного прикрепления к телу таких подвижных животных, как рыбы. Строение этого органа у разных видов неодинаково, но всегда имеются крепкие крючки, могут быть присоски и другие образования подобного рода. Некоторые виды сохраняют часть ресничного покрова. Наружный покров — погруженный эпителий, ядра клеток которого лежат очень глубоко. У ряда видов развиты маленькие глаза (чаще одна пара). Центральная нервная система состоит из головного ганглия и отходящих от него трех пар стволов, соединенных перемычками. Органы выделения — протонефридии. Рот расположен на переднем конце тела; глотка ведет в кишечник (у одних мешковидный, у других — двуветвистый, у более крупных червей — с выростами). Моногенеи — гермафродиты со сложным половым аппаратом.

Развитие, как правило, происходит в воде. Из яйца развивается личинка (*онкомирацидий*) с ресничками, двумя парами глаз, хорошо развитым органом для прикрепления к телу хозяина — *церкомером* в виде диска с крючками, головным ганглием, протонефридиями и кишкой. Таким образом, строение онкомирацидия довольно сложно и напоминает строение предков этих червей — турбеллярий. После окончания развития личинка прикрепляется к телу хозяина и превра-

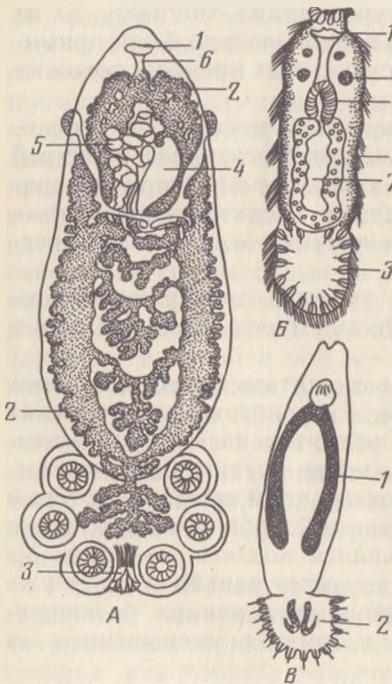


Рис. 37. Моногенеи:

А — взрослая лягушачья двуустка, Б — ее личинка (1 — рот, 2 — кишечник, 3 — прикрепительный орган — церкомер, 4 — яичник, 5 — матка с яйцами, 6 — глотка, 7 — кишка, 8 — глаз, 9 — реснички), В — гидродактиль (1 — кишечник, 2 — церкомер)

щается после некоторых изменений во взрослого паразита. Моногеней могут причинять значительный вред рыбам, особенно опасны виды родов *Gyrodactylus*, *Dactylogyrus* и др.

### КЛАСС ТРЕМАТОДЫ (TREMATODES)

Трематоды \* во взрослом состоянии паразитируют у позвоночных животных, преимущественно в органах пищеварительной системы, а также в некоторых других внутренних органах. Личинки — эндопаразиты беспозвоночных и позвоночных животных, но некоторые личинки ведут недолгое время активный образ жизни в воде и в покоящемся состоянии — в воде или на суше. Всего известно около 7200 видов.

#### Общая характеристика

**Строение.** Форма тела листообразная (рис. 38). Длина тела от нескольких до 30 мм, но есть виды значительно большей величины.

Покровы, как это наблюдается у эндопаразитов, не окрашены, беловато-желтоватого цвета. Реснички отсутствуют. Кожный покров состоит из погруженного эпителия, в котором более, чем у турбеллярий, развит наружный слой цитоплазмы, лишенный ядер (рис. 39). Этот слой до недавнего времени считали кутикулой, т. е. неклеточным образованием, выделением клеток наружного эпителия и резко отграниченного от него для защиты от механических и химических воздействий в теле хозяина. Электронно-микроскопические исследования показали, что у трематод кутикулы нет. На поверхности тела имеются шипообразные и другой формы уплотненные образования, которые могут причинять повреждения органам хозяина, а также многочисленные железы. Для удержания в органах хозяина имеются две присоски (см. рис. 38): ротовая, находящаяся на переднем конце тела, и брюшная, расположенная в передней части тела, недалеко от первой.

**Нервная система.** Центральная часть нервной системы состоит из двух головных ганглиев и отходящих от них трех пар стволов, связанных между собой перемычками. Электронно-микроскопические исследования показали, что тонкое строение ганглиев и стволов проще, чем у более прогрессивных видов турбеллярий, ведущих активный образ жизни, и у моногеней, которые как эктопаразиты подвергаются большому количеству раздражений, идущих из внешней среды, чем эндопаразиты. Глаза, как у всех эндопаразитов, отсутствуют. Различные внешние раздражения воспринимаются чувствительными клетками, рассеянными в коже.

**Двигательная система.** Она представлена кожно-мускульным мешком, слабее развитым, чем у турбеллярий таких же размеров.

\* Раньше их называли дигенетическими сосальщиками.

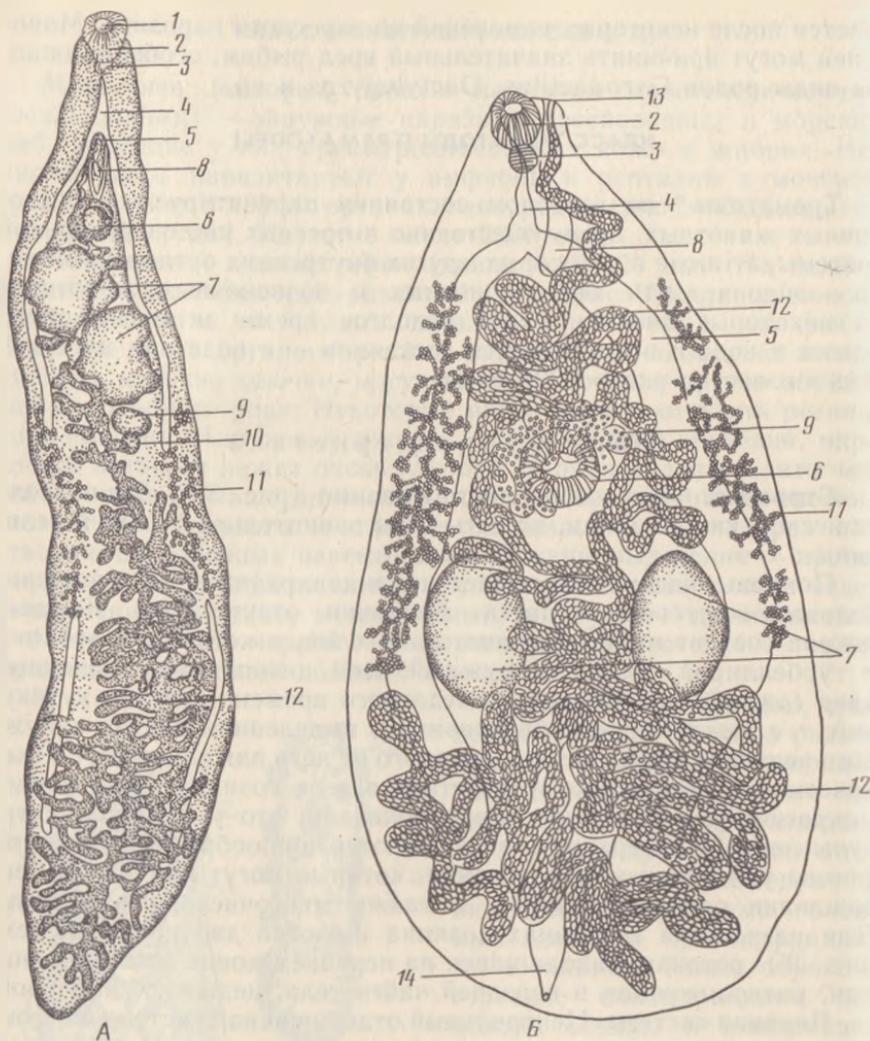


Рис. 38. Трематоды (А — ланцетовидная двуустка, Б — простогонимус):

1 — рот, 2 — ротовая присоска, 3 — глотка, 4 — пищевод, 5 — кишка (левая ветвь), 6 — брюшная присоска, 7 — семенники, 8 — совокупительный орган в сумке, 9 — яичник, 10 — семяприемник, 11 — желточники, 12 — матка, 13 — женское половое отверстие, 14 — выделительный канал

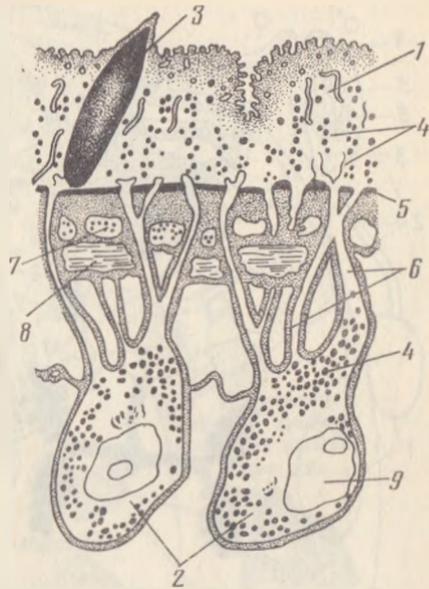
Трематоды, как и другие паразитические черви, движутся очень медленно.

**Перенос веществ.** Как и у турбеллярий с разветвленным кишечником, перенос веществ происходит путем диффузии и при помощи ветвей кишечника (см. рис. 38).

Процессы диссимиляции у взрослых форм и личинок, обитаю-

Рис. 39. Строение покровов трематод по данным электронной микроскопии:

1 — наружный слой (безъядерный синциний), 2 — погруженная часть тегумента (участки цитоплазмы, в которых помещаются ядра), 3 — кутикулярный шпик, 4 — митохондрии, 5 — базальная мембрана, 6 — цитоплазматические тяжи, соединяющие наружную и погруженную части покрыва, 7 — кольцевые мышцы, 8 — продольные мышцы, 9 — ядро



щих внутри организмов хозяев, где кислород отсутствует или имеется в незначительном количестве, процессы диссимиляции происходят по типу брожения.

Личинки, ведущие свободный образ жизни, поглощают кислород из окружающей их среды всей поверхностью тела.

**Выделительная система.** Она представлена разветвленными протонефридиями. Развита хорошо, так как в связи с процессами диссимиляции по типу брожения она должна выделять более сложные продукты, чем те, которые образуются в результате процессов дыхания.

**Пищеварительная система** (см. рис. 38). Начинается она на переднем конце тела ртом и состоит из глотки, пищевода и двуполостной кишки, которая у более крупных червей имеет много добавочных ответвлений. Высасываемая паразитом из органов хозяина пища находится в жидком или полужидком состоянии и более однообразна, чем у свободноживущих турбеллярий.

**Размножение.** Отмечено только половое размножение. Почти все черви этого класса гермафродиты. Половой аппарат очень развит и занимает большую часть тела. Женский половой аппарат (рис. 40) устроен следующим образом. Яйцеклетки вырабатываются в *яйчнике*, откуда они по *яйцеводу* попадают в округлую камеру — *оотип*. С оотипом связан *семяприемник*, в котором содержится семя до созревания яиц, и *желточные железы*, производящие клетки с питательными веществами. Яйцеклетки оплодотворяются в оотипе и окружаются желточными клетками. На поверхности оплодотворенных яиц развивается *скорлупа*, они поступают в обширную извитую *матку* и наконец через женское половое отверстие выходят наружу. В оотип впадает проток особой железы — *тельца Мелиса*, выделения которой, по-видимому, уменьшают трение между многочисленными клетками, находящимися в оотипе и матке. От оотипа у большинства видов отходит *лауреров*

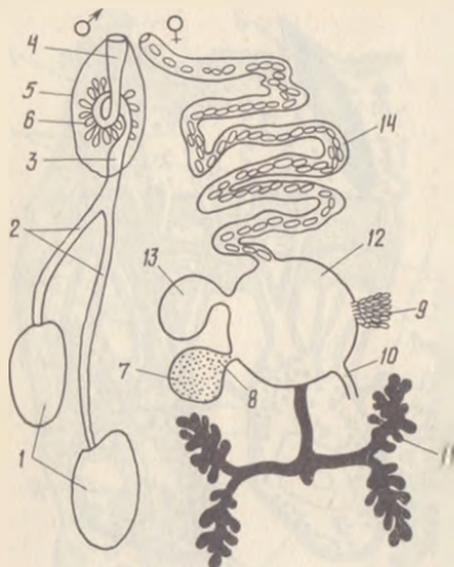


Рис. 40. Половой аппарат трематод:

1 — семенники, 2 — семяпроводы, 3 — общий семяизвергательный канал, 4 — совокупительный орган, 5 — сумка совокупительного органа, 6 — железы, 7 — яичник, 8 — яйцевод, 9 — тельце Мелиса, 10 — лауреров канал, 11 — желточники, 12 — оотип, 13 — семяприемник, 14 — матка, наполненная яйцами

канал; возможно, что через него удаляются наружу избыточные половые продукты.

Мужской половой аппарат (см. рис. 40) состоит из двух семенников, двух семяпроводов, соединяющихся в общий семяизвергательный канал. Конечная часть мужской половой трубки мускулиста, способна выпячиваться через мужское поло-

вое отверстие и при половом акте играет роль совокупительного органа — *цирруса*. Совокупительный орган окружен особой сумкой, в стенках которой имеются железы; секрет этих железок активизирует сперматозоиды. Оплодотворение большей частью перекрестное, самооплодотворение происходит редко. Форма различных частей полового аппарата и их расположение у разных видов сосальщиков не сходны (см. рис. 38).

**Развитие.** Цикл развития очень сложный и протекает со сменой хозяев. Окончательные хозяева — млекопитающие (а также человек), птицы и другие позвоночные животные. Первые промежуточные хозяева — всегда брюхоногие мягкотелые, пресноводные или наземные. Вторые промежуточные (или дополнительные) хозяева (которые имеются у большинства трематод) — разные беспозвоночные и позвоночные животные. У некоторых представителей класса количество промежуточных хозяев доходит до трех. Представление о сложности развития рассматриваемых червей дает ознакомление с развитием одного из самых распространенных паразитов различных млекопитающих — печеночной двуустки — *Fasciola hepatica* (рис. 41).

Взрослая двуустка обитает, как правило, в желчных протоках печени. Оплодотворенные яйца выходят из печени в кишечник и оттуда вместе с калом попадают наружу. Развиваться они могут только в воде, где через несколько недель из яйцевых оболочек выходит личинка — *мирацидий*, покрытый ресничками, имеющий два просто устроенных глаза, головной ганглий, слой мышц и протонефридии; кишечник и половой аппарат у него отсутствуют. Следовательно, строение мирацидия довольно слож-

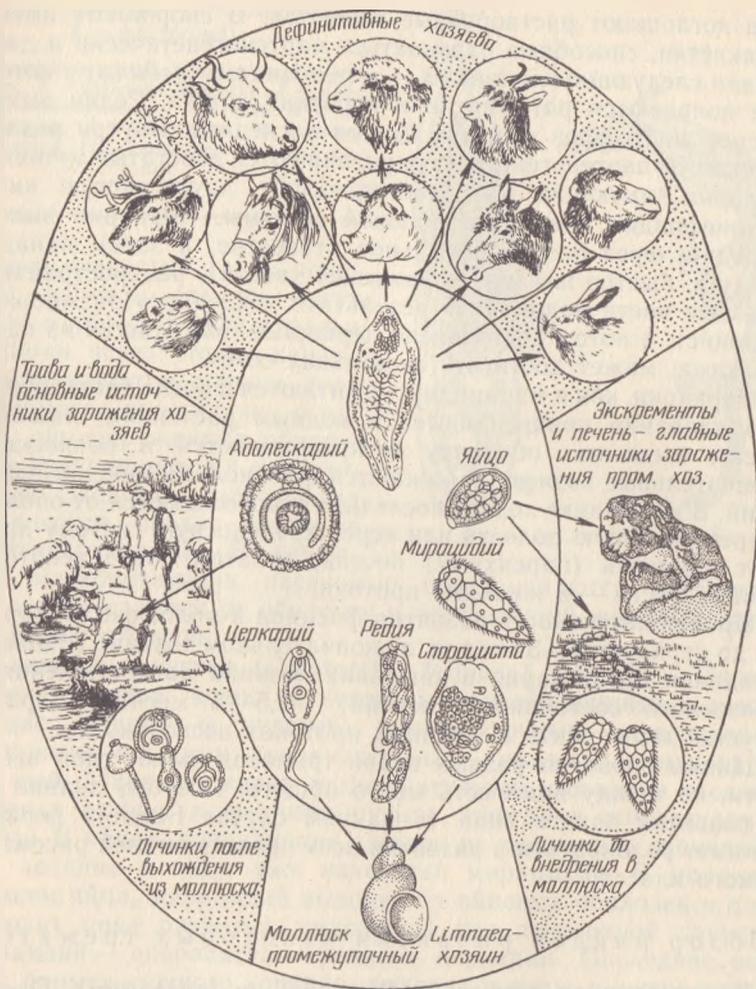


Рис. 41. Цикл развития печеночной двуустки

но и в основных чертах напоминает турбеллярий — предков сосальщиков. Мирацидий не питается и, проплавав недолго в воде, внедряется с помощью плотного выроста на переднем конце своего тела и выделений специальных клеток, вызывающих растворение покровов моллюска, в органы последнего (чаще всего в печень). В моллюске мирацидий лишается ресничного покрова, ганглия, глаз, протонефридий и превращается в мешочкообразную спороцисту, строение которой по сравнению с мирацидием очень упрощено.

Спороцисты, не имея кишечника, выделяют в окружающие их ткани хозяина пищеварительные ферменты и затем поверхностью

тела поглощают растворенные вещества. В спороцисте имеются яйцеклетки, способные развиваться партеногенетически и давать начало следующим личинкам — мешковидным *редиям*, у которых уже появляются рот, глотка и короткая кишка. Редии выходят из спороцист через разрывы стенок последних. Внутри редий и в яйцеклетках партеногенетически развиваются хвостатые личинки — *церкарии*, имеющие уже две присоски, двуветвистую кишку, протонефридии и зачаток половой системы. Церкарии выходят из редий через особое родильное отверстие, а затем попадают в воду и, быстро плавая (с помощью хвоста), распространяются в разные части водоема. В результате усиленного размножения спороцист, а потом редий число церкариев, выходящих из одного моллюска, может достигать нескольких сотен.

Церкарии, как и мирацидии, не питаются и после кратковременного плавания прикрепляются к водным растениям, лишаются хвоста, выделяют оболочку и превращаются в *адолескарий*. Окончательные хозяева заражаются фасциолами, поедая адолескарий. В кишечнике хозяев последние освобождаются от оболочек и через брюшную полость или через кровеносную систему проникают в мякоть (паренхиму) печени, а затем после некоторого периода роста — в желчные протоки.

Продолжительность развития фасциол в моллюске от мирацидия до церкария 2—3 месяца, в окончательном хозяине (с момента попадания адолескария в кишечник хозяина до достижения половозрелого состояния в печени) — 2,5—4 месяца. Взрослые двуустки могут жить в желчных протоках несколько лет.

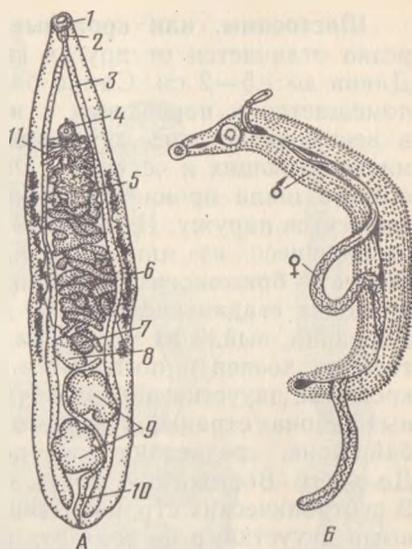
Циклы развития разных видов трематод имеют свои особенности, но между ними есть много общего. Поэтому знание цикла развития одного вида (в данном случае *Fasciola hepatica*) помогает разбираться в развитии всех представителей рассматриваемого класса.

## Обзор циклов развития некоторых трематод

**Ланцетовидная двуустка (*Dicrocoelium lanceatum*).** Окончательные хозяева — разные млекопитающие, в особенности жвачные, редко человек; промежуточные — разные виды сухопутных брюхоногих моллюсков; дополнительные — разные виды муравьев. Яйца, выходящие из кишечника окончательных хозяев, окружены толстыми оболочками и могут противостоять высыханию в течение нескольких месяцев, в них находятся уже сформированные мирацидии. Моллюски могут съесть яйца этих двуусток и в их кишечнике мирацидий освобождается от яичевых оболочек и проникает в печень, где превращается в спороцисты. В последних имеются яйцеклетки, которые партеногенетически развиваются в дочерних спороцистах, тоже имеющих яйцеклетки, дающих начало церкариям. Сотни церкариев проникают в легкое моллюска, покрываются там слизью и в виде комочков выходят через дыха-

Рис. 42. Двуустки (А — описторхис, Б — шистосома):

1 — ротовая присоска, 2 — глотка, 3 — кишечник, 4 — брюшная присоска, 5 — матка, 6 — желточники, 7 — яичник, 8 — семяприемник, 9 — семенники, 10 — мочевой пузырь, 11 — семяизвергательный канал



тельное отверстие (а не через рот!) наружу, где их могут есть муравьи. В теле муравья церкарии через стенку кишечника проходят в полость тела насекомого, хвостик их отпадает, они окружаются оболочкой и превращаются в *метацеркариев*. Окончательные хозяева заражаются, поедая муравьев с метацеркариями. В кишечнике млекопитающих насекомые перевариваются, метацеркарии освобождаются от оболочек и через общий желчный проток проникают в печень.

**Кошачья двуустка (*Opisthorchis felineus*)** (рис. 42). Окончательные хозяева: кошки и некоторые другие хищные млекопитающие, свиньи и человек; промежуточные — пресноводные брюхоногие моллюски; дополнительные — различные виды карповых рыб. Паразит живет у окончательных хозяев в желчных протоках печени, в желчном пузыре, иногда в поджелудочной железе. В яйцах, попадающих с калом из кишечника окончательного хозяина в воду, уже находятся мирацидии. В моллюске, съевшем яйца, мирацидий выходит из яйцевых оболочек и далее проходит цикл развития, описанный для печеночной двуустки: мирацидий — спорозиста — рении — церкарии. Последние покидают промежуточного хозяина, выходят в воду, а затем активно внедряются в тело рыб, где превращаются в метацеркариев. Окончательные хозяева заражаются этими двуустками, поедая рыб с метацеркариями.

**Простогонимусы (виды рода *Prostogonimus*)**. Окончательные хозяева — различные птицы, в том числе куры, реже гуси и утки; промежуточные — различные виды пресноводных моллюсков; дополнительные — различные виды стрекоз. Яйца развиваются в воде. Выходящие из них мирацидии проникают в тело моллюсков и в их печени превращаются в спорозисты, в которых образуются церкарии. Церкарии, вышедшие из моллюсков, с водой попадают в кишечник личинок стрекоз, лишаются хвостиков и проникают в разные части тела насекомых, где превращаются в метацеркариев. Птицы заражаются, поедая стрекоз.

**Шистосомы, или кровяные двуустки.** Эта группа трематод резко отличается от других групп класса. Они раздельнополы. Длина до 1,5—2 см. Самка более тонкая и длинная, чем самец, помещается у последнего в желобке на брюхе. Паразитируют в венозных сосудах пищеварительной и мочевой систем птиц, млекопитающих и человека. Оплодотворенные яйца при помощи острого шипа проникают в заднюю часть кишечника, с калом выносятся наружу. Их дальнейшее развитие проходит в воде, где развившиеся из яиц мирацидии отыскивают промежуточных хозяев — брюхоногих моллюсков. В теле последних паразиты проходят стадии спороцисты, дочерней спороцисты и церкарий. Церкарии, выйдя из моллюска, через кожу проникают в окончательных хозяев и поселяются в кровеносной системе. В СССР кровяные двуустки паразитируют у водоплавающих птиц (в разных районах страны), у мелкого и крупного рогатого скота (в Азербайджане, среднеазиатских республиках, Казахстане, на юге Дальнего Востока) и могут причинять серьезный вред скоту. В субтропических странах Азии, Африки, Южной Америки кровяными двуустками из рода *Schistosoma* заражается много людей. Болезни, вызываемые этими трематодами, могут протекать очень тяжело.

#### КЛАСС ЛЕНТОЧНЫЕ ЧЕРВИ, ИЛИ ЦЕСТОДЫ (CESTODA)

Эти черви во взрослом состоянии живут в тонком отделе кишечника разных позвоночных животных, а личинки — в различных органах беспозвоночных и позвоночных животных. Всего известно около 3300 видов.

#### Общая характеристика

**Строение.** Тело, или *стрибила*, по форме похоже на ленту (рис. 43), чем и объясняется название класса. Оно состоит из головки, или *сколекса*, узкой шейки и члеников, или *проглоттид*, число которых различно у разных видов — от трех-четырех (редко) до нескольких сотен (обычно), а иногда тысяч. Длина тела колеблется от нескольких миллиметров до 5—10 м, а иногда и больше. Мелких видов сравнительно мало, большинство — средней (несколько десятков сантиметров) или большой величины (больше метра). Цвет тела, как у большинства паразитических червей, беловато-желтоватый. На сколексах (рис. 44) имеются органы, при помощи которых черви прочно прикрепляются к внутренней стенке кишечника. У большинства ленточных червей такими органами служат четыре *округлые присоски*, у меньшинства — щелеобразные *ботрии*. У многих видов, имеющих присоски, на сколексах есть заостренные крючки. Проглоттиды разных видов различаются по своей форме. Наружный покров состоит из погруженного эпителия, на поверхности которого,

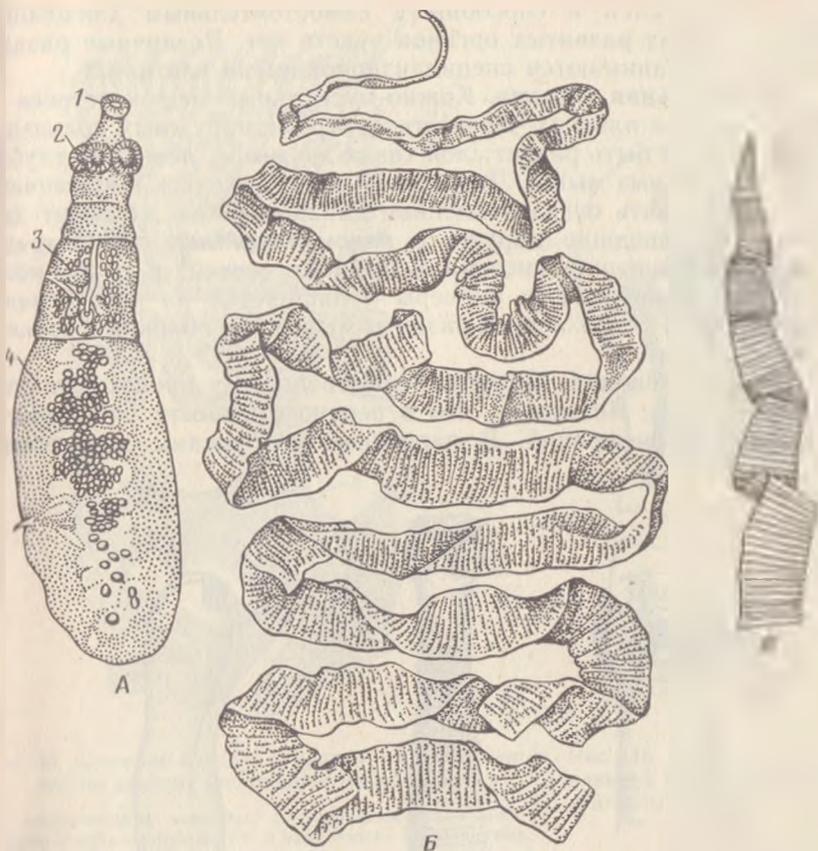


Рис. 43. Разные представители ленточных червей (из отряда цепней):

А — эхинококк, Б — мониезия, В — дрепанидотения;  
 1 — кобот с крючьями, 2 — присоска, 3 — части полового аппарата, 4 — яйца с онкосферами в последнем (зрелом) членике

было установлено электронно-микроскопическими исследованиями, имеется множество тонких выростов (рис. 45).

**Нервная система.** В связи с эндопаразитическим образом жизни нервная система цестод подверглась сильным изменениям. Центральный отдел ее (рис. 46) состоит из двух головных ганглиев, соединенных нервным кольцом (*комиссурой*), и 10—12 продольных стволов, тянущихся до конца тела. Внешне ганглии и стволы кажутся такими же развитыми, как и у более сложных форм турбеллярий и моногеней, но электронно-микроскопические исследования показали, что тонкое строение их значительно проще. Два ствола, идущих по бокам тела, развиты лучше других, и в каждой проглоттиде имеют по ганглию. Усложнение нервной системы в проглоттидах, вероятно, объясняется тем, что эти части

тела отрываются и способны к самостоятельным движениям. Глаз и других развитых органов чувств нет. Различные раздражения воспринимаются специализированными клетками.

**Двигательная система.** Кожно-мускульный мешок устроен по обычному для плоских червей типу. Кроме наружных кольцевых мышц, может быть развит слой таких же мышц, лежащих глубже слоя продольных мышц. Ленточные черви, находясь в кишечнике, могут совершать очень медленные движения, так же могут двигаться и вышедшие наружу с калом отдельные проглоттиды. В общем мышечная система ленточных червей, в особенности учитывая значительные размеры большинства из них, развиты сравнительно слабо. Лучше развиты мышечные волокна в органах прикрепления.

**Перенос веществ.** Перенос веществ по телу происходит диффузным путем. Возможно, что в переносе веществ участвуют и каналы протонефридий. В паренхиме разбросаны известковые

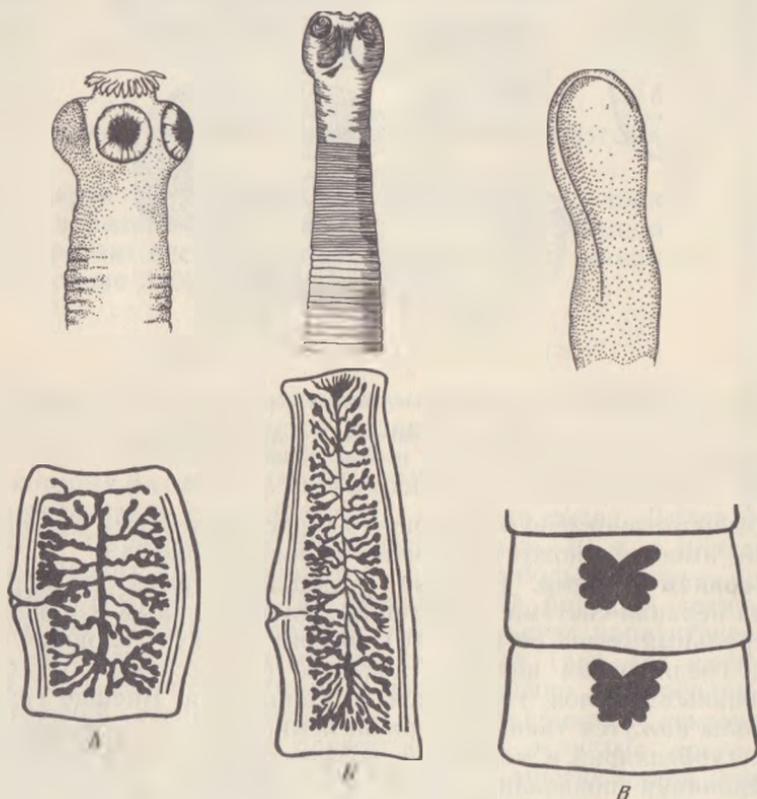


Рис. 44. Сколексы и проглоттиды различных видов ленточных червей: А — вооруженный цепень, Б — невооруженный цепень, В — лентец широкий

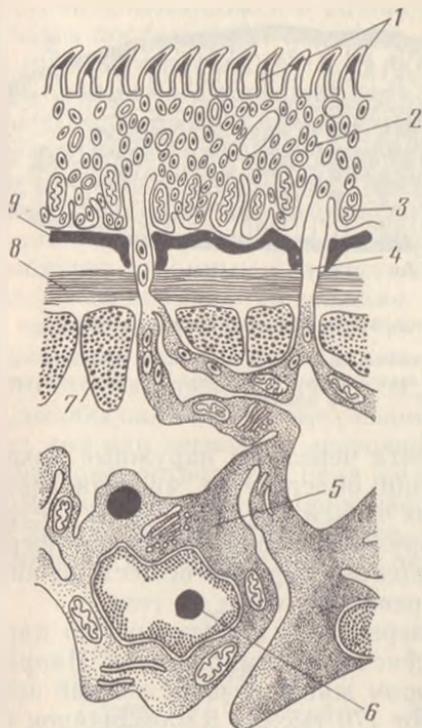


Рис. 45. Строение кожных покровов ленточных червей по данным электронной микроскопии:

1 — волосовидные выросты, 2 — наружный слой цитоплазмы с митохондриями (3) и различными включениями, 4 — цитоплазматический тяж, соединяющий наружный слой цитоплазмы с погруженной частью покрова, 5 — погруженные клетки покрова с ядрами (6), 7 — продольные мышцы, 8 — кольцевые мышцы, 9 — базальная мембрана

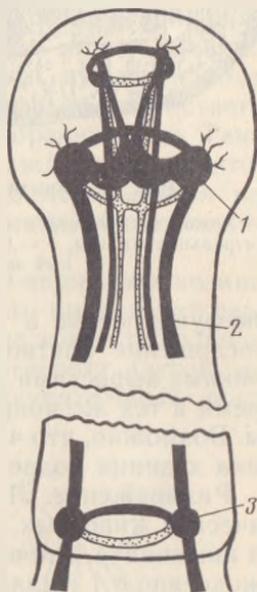


Рис. 46. Строение центральной нервной системы ленточных червей (фрагменты):

1 — головной ганглий, 2 — боковой нервный ствол, 3 — ганглий проглотитиды

щельца, которые, по-видимому, нейтрализуют воздействие на червей кислых веществ из содержимого пищеварительного аппарата хозяина.

**Диссимиляция.** В пищеварительном аппарате хозяев, где обитают взрослые черви, свободный кислород отсутствует или его мало. Поэтому процессы диссимиляции совершаются у них по типу брожения.

**Выделительная система.** Она представлена сильно разветвленными протонефридиями. Главных выделительных каналов — два, открывающихся наружу в последней проглоттиде. Кроме того, в каждом членике имеются отверстия протонефридиев.

**Пищеварительная система.** Таковая у всех ленточных червей отсутствует (рис. 47). Очевидно, она редуцировалась в связи с обитанием этих червей (во взрослом состоянии) в кишечнике хозяев, где имеется много переваренных веществ, способных

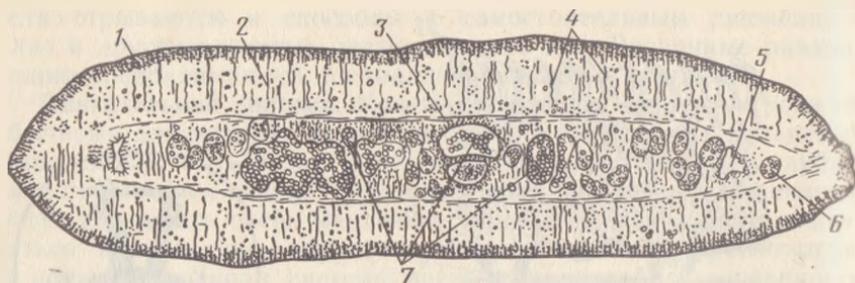


Рис. 47. Поперечный срез проглоттиды невооруженного цепня:

1 — кожно-мускульный мешок, 2 — паренхима, 3 — слой кольцевых мышц, 4 — дорсо-вентральные мышцы, 5 — боковой сосуд выделительной системы, 6 — боковой продольный нервный ствол, 7 — части половой системы

диффундировать в тело паразита через его наружные покровы. Поглощение растворенной пищи облегчается многочисленными тонкими выростами на покровах червей (см. рис. 45). В последнее время в тех же покровах обнаружены пищеварительные ферменты. Возможно, что часть поглощенных червями веществ из кишечника хозяина подвергается перевариванию в их теле.

**Размножение.** Ленточные черви, как и большинство паразитических животных, весьма интенсивно размножаются. Например, из кишечника человека, в котором живет невооруженный цепень, ежедневно с 1 г кала выходит от 170 тыс. до 5 млн личинок этого паразита. Половой аппарат взрослого червя очень сильно развит и, что особенно характерно, имеется в большинстве члеников. Все ленточные черви, за небольшим исключением, гермафродиты, но половой аппарат в некоторой степени сходен с половым аппаратом трематод.

Женская половая система (рис. 48) состоит из яичника, яйцевода, оотипа, желточников, влагалища, расширенная часть которого играет роль семяприемника, и матки. У одних ленточных червей матка открывается наружу особым отверстием — *открытая матка*, у других матка выводного отверстия не имеет — *закрытая матка*. При наличии открытой матки оплодотворенные яйца все время выходят из тела червя и вместе с калом хозяина попадают во внешнюю среду. У цестод, имеющих закрытую матку, оплодотворенные яйца или развившиеся в них личинки могут выйти из тела хозяина только вместе с оторвавшимися последними проглоттидами. При отрывании члеников целостность стенок матки может нарушиться и тогда часть яиц (или личинок) выпадет во внешнюю среду. Полное освобождение всех яиц (или личинок) из закрытой матки наступает при сгнивании члеников во внешней среде или при переваривании последних в кишечнике промежуточного хозяина.

Мужская половая система (см. рис. 48) состоит из семенников (у большинства червей многочисленных) и отходящих от них

канальцев, сливающихся в общий семявыносящий канал. Конечная часть последнего — *циррус* — способна выпячиваться и служит для совокупления.

В молодых члениках, лежащих около шейки, половых органов еще нет. За бесплодными члениками обычно идут членики, в которых развиваются мужские половые органы, а в последующих появляются и женские половые органы. Наконец, в задних члениках редуцируются все половые органы (сначала мужские, потом женские), за исключением матки, которая сильно разрастается и наполнена огромным количеством оплодотворенных яиц. Такие проглоттиды называются *зрелыми*. Матки у каждого вида ленточных червей имеют своеобразную форму, что используется при установлении видовой принадлежности проглоттид, обнаруженных в кале окончательных хозяев (см. рис. 44).

Способы оплодотворения различны. Если в кишечнике хозяина живут два или несколько ленточных червей, то происходит перекрестное оплодотворение. Если же в кишечнике живет только один ленточный червь, то или один членик оплодотворяет другой, или происходит самооплодотворение, т. е. совокупительный орган вводится во влагалище того же членика.

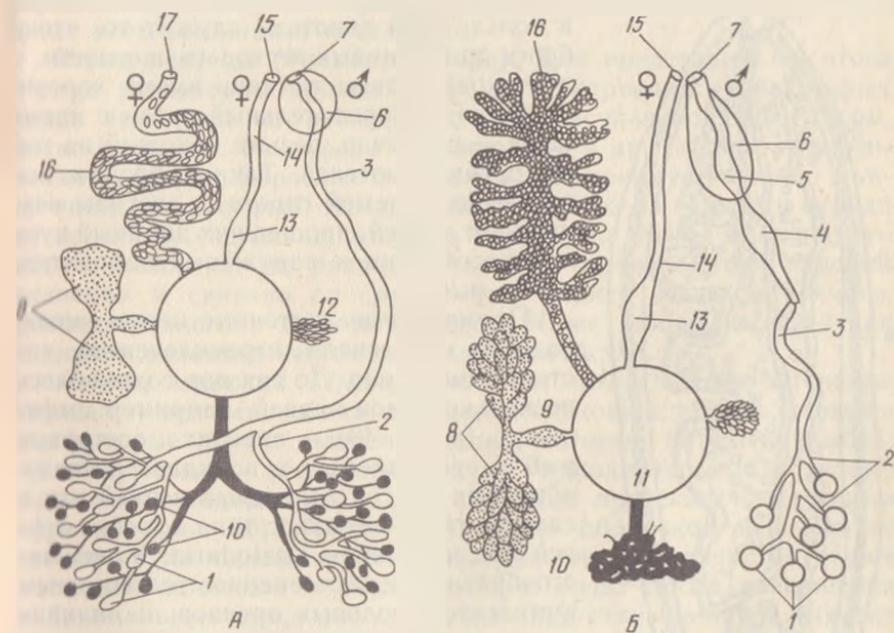


Рис. 48. Половой аппарат ленточных червей:

А — лентец (с открытой маткой), Б — лентец (с закрытой маткой); 1 — семеники, 2 — семяизвергательные каналы, 3, 4 — семяпровод, 5 — совокупительный орган, 6 — его сумка, 7 — мужское половое отверстие, 8 — яичники, 9 — яйцевод, 10 — желточники, 11 — оотип, 12 — тельце Меллиса, 13 — семяприемник, 14 — влагалище, 15 — женское половое отверстие, 16 — матка, 17 — отверстие матки

**Развитие.** Оно связано со сменой хозяев и протекает в разных отрядах класса неодинаково.

Общим для всех ленточных червей является развитие из зиготы первой личинки *онкосферы* очень малой величины (в среднем 20—30 мкм) и снабженной тремя парами крючков (см. рис. 50). Онкосферы служат для заражения промежуточных хозяев, в теле которых из онкосфер развиваются другие личинки — *финны*, имеющие более сложное строение. У одних ленточных червей развитие происходит в двух хозяевах (промежуточном и окончательном), у других — в трех (промежуточном, дополнительном и окончательном).

**Происхождение.** Длительное время была распространена гипотеза, что цестоды произошли непосредственно от турбеллярий. В подтверждение этой гипотезы ее сторонники ссылались на то, что среди турбеллярий есть паразитические виды, а у некоторых из них редуцирован кишечник. Отмечалось также, что у первых личинок лентецов — корацидий — имеются реснички. Однако в течение последних десятилетий большинство специалистов по плоским червям поддерживают гипотезу, обоснованную советским паразитологом Б. Е. Быховским, о происхождении цестод от древних моногеней.

Главным аргументом в пользу этой гипотезы служит то, что у более примитивных цестод (в частности, у лентецов) первые личинки имеют хорошо развитый прикрепительный орган с крючками — церкомер, весьма похожий на тот же орган моногеней. Таким образом, согласно излагаемой гипотезе, цестоды возникли от червей, прошедших длинный путь приспособления к наружному паразитизму на рыбах.

Примитивные ленточные черви имели, подобно моногеней, нерасчлененное, листообразное тело. До сих пор сохранилось несколько видов червей, например амфилина (рис. 49) — паразит осетровых рыб —, выделяемых в подкласс цестодообразных класса ленточных червей или в самостоятельный класс типа плоских червей под названием *Cestodaria*. У них листообразное нерасчлененное тело с одним комплектом половых органов, а личинки

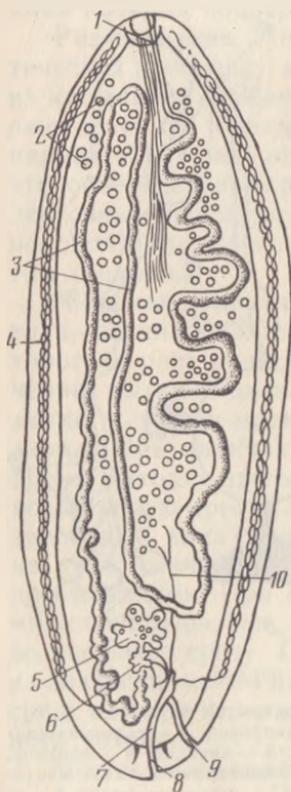


Рис. 49. Амфилина:

1 — отверстие матки, 2 — семенники, 3 — матка, 4 — желточники, 5 — яичник, 6 — оотип, 7 — влагалище, 8 — отверстие влагалища, 9 — мужское половое отверстие, 10 — семяпровод

(*икофора*), соответствующая онкосфере, имеет не 6, а 10 крючков.

Среди настоящих ленточных червей тоже имеется небольшое количество видов с нерасчлененным телом, из которых одни очень малы (длина несколько миллиметров) и имеют один комплект половых органов, а другие достигают большой длины и имеют много комплектов половых органов. Из всего сказанного следует, что сначала произошло увеличение количества комплектов половых органов, а потом возникло расчленение удлинившегося тела на проглоттиды с одним комплектом половых органов в каждой из них (за исключением передних, молодых члеников). Сильное развитие полового аппарата было очень выгодно для этих паразитических червей. Расчленение же тела на проглоттиды, из которых задние регулярно отрываются и выходят с калом наружу вместе с находящимися в них онкосферами, облегчает распространение цестод.

### Систематический обзор

Цестоды разделяются на 11 отрядов, из которых здесь рассматриваются только два — лентецы и цепни, поскольку в этих отрядах имеется много паразитов позвоночных животных (в том числе всех домашних) и человека.

**Отряд лентецы (*Pseudophyllidae*).** Для представителей этого отряда характерны примитивные черты строения: у некоторых видов тело или не расчленено, или расчленено не целиком, митка открытая, онкосфера с ресничками и др. Органы прикрепления — ботрии. Взрослые формы обитают преимущественно в кишечнике морских рыб. Представители одного из семейств отряда во взрослом состоянии живут в кишечнике птиц, млекопитающих и человека; их развитие частично происходит в пресных водоемах и связано со сменой трех хозяев (промежуточного, дополнительного и окончательного). Ниже приведены сведения о циклах развития некоторых видов семейства.

**Лентец широкий (*Diphyllobothrium latum*).** Окончательные хозяева — человек, собака, лисица, песец, кошка, тюлень, дельфин и некоторые другие млекопитающие, которые питаются рыбой; промежуточные — веслоногие рачки; дополнительные — разные виды пресноводных рыб. Цикл развития протекает следующим образом (рис. 50). Яйца, окруженные оболочкой и имеющие крышечку на одном из полюсов, выходят из отверстий маток последних члеников и развиваются в воде. После завершения эмбриональных процессов крышечка яйца открывается и выходит личинка — *корацидий*, покрытая ресничками. Внутри личинки находится онкосфера с шестью крючками, протонефридии и некоторое количество неспециализированных клеток. Корацидия может съесть промежуточного хозяина — веслоногого рачок, в кишечнике которого онкосфера освобождается от ресничного покрова и проникает в полость тела, где превращается в маленького

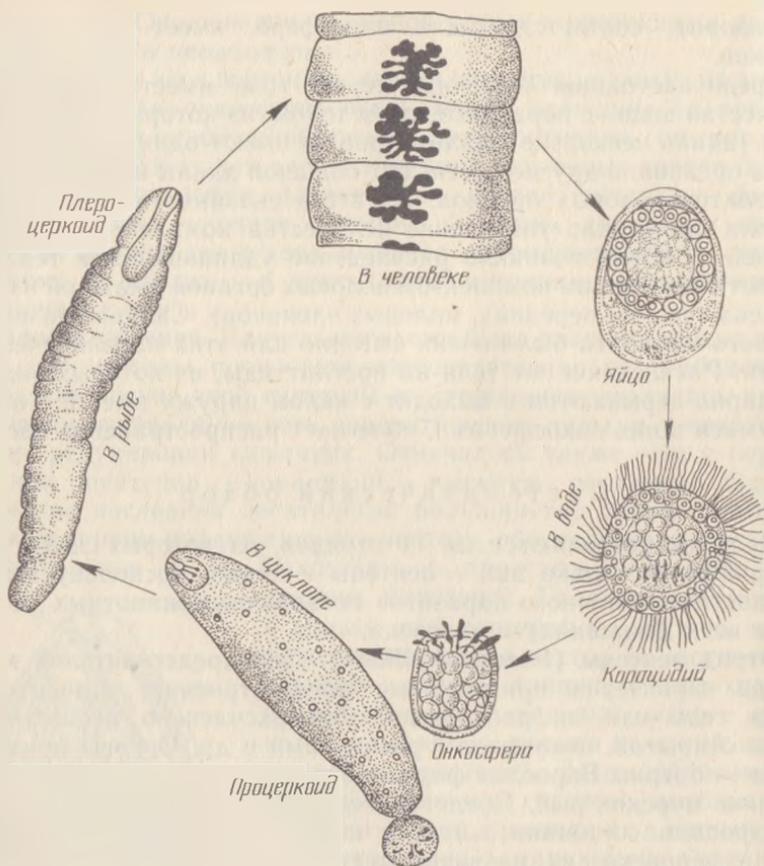


Рис. 50. Цикл развития лентеца широкого

(длина 0,5—0,6 мм) червеобразного *процеркоида*. На заднем конце последнего имеется округлый придаток — *церкомер* с шестью крючочками, а в середине — протонефридии. Если рачок с процеркоидом будет съеден дополнительным хозяином (рыбой), то из кишечника последнего он проникает в мышцы или подкожные ткани и превращается там в более крупную личинку (длина до 6 мм) — *плероцеркоида*. Плероцеркоид лишен церкомера, но имеет на сколексе ботрии, нервную систему и более усложненные, чем у процеркоида, протонефридии. Развитие заканчивается в кишечнике окончательного хозяина, где плероцеркоид присасывается к слизистой оболочке тонкой кишки и начинает производить проглоттиды, т. е. превращается во взрослого червя, длина которого может достигать 10 м и более.

*Ремнецы* (виды рода *Ligula* и др.). Тело расчленено только впереди. Окончательные хозяева — утки, чайки, поганки и другие

птицы, питающиеся рыбой; промежуточные — веслоногие рачки; дополнительные — рыбы. Развитие в основных чертах протекает, как у лентеца широкого. Длина взрослых червей от 7 до 200 см.

**Отряд цепни (Cyclophyllidea).** Тело всегда расчленено, органы прикрепления — четыре округлые присоски и у многих видов венчики крючков, матка закрытая. Развитие связано со сменой двух хозяев — промежуточного и окончательного. Онкосферы развиваются не во внешней среде, как у лентецов, а в матке задних проглоттид (рис. 51). Последние отрываются от остальной части тела цепня и вместе с калом выходят наружу. В кишечник промежуточных хозяев онкосферы могут попасть или вместе с проглоттидами, или, если последние сгниют во внешней среде или будут

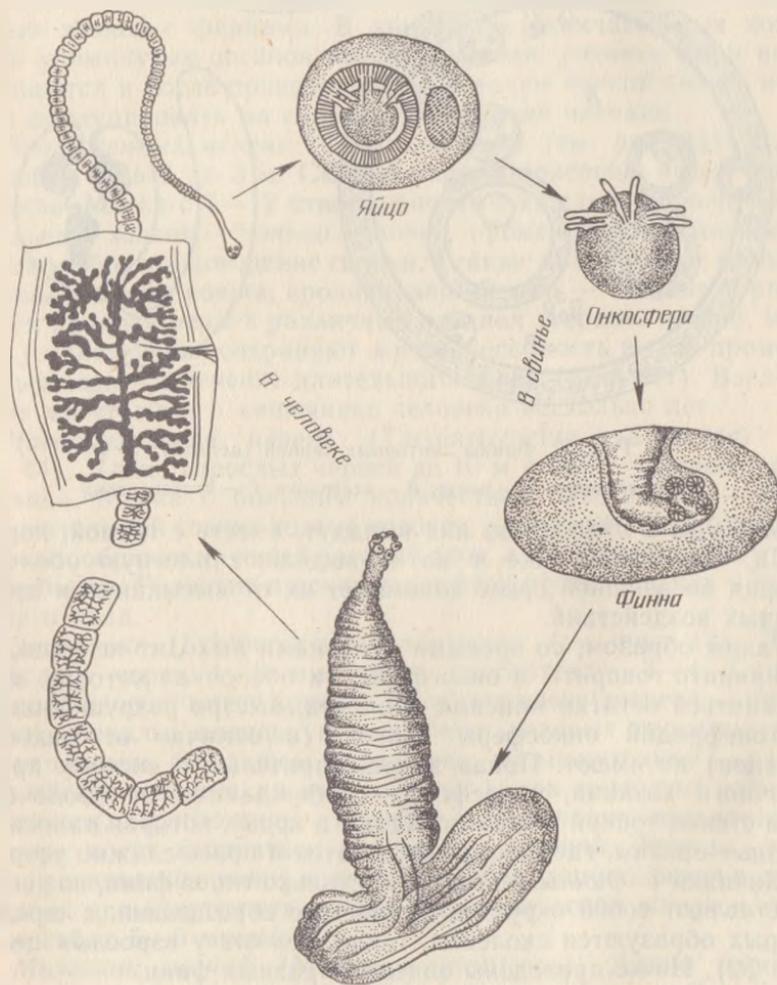


Рис. 51. Цикл развития цепня вооруженного

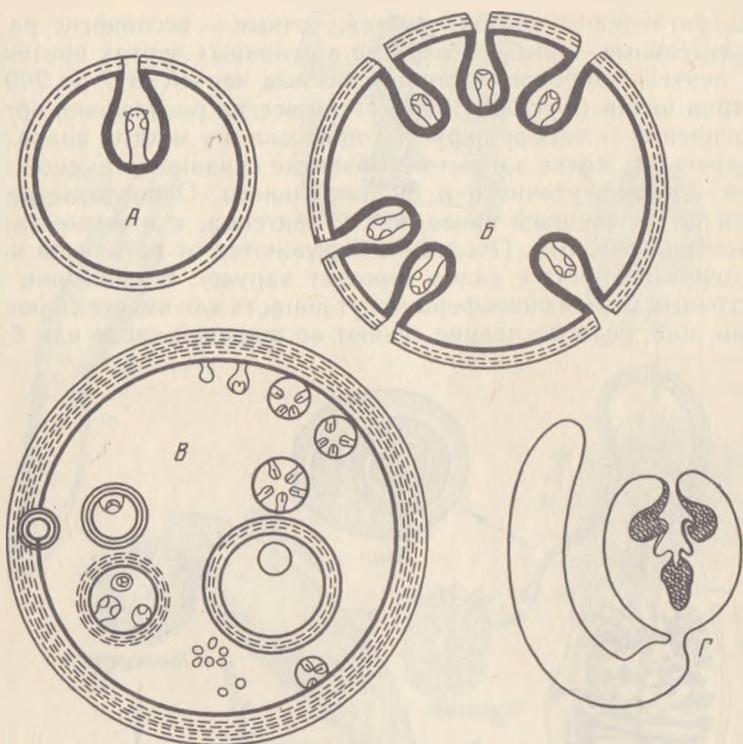


Рис. 52. Финны ленточных червей (цепней):

А — цистицерк, Б — ценур, В — эхинококк, Г — цистицеркоид

повреждены и личинки из них выпадут, вместе с травой, кормом и т. д. Онкосферы уже в матке выделяют плотную оболочку, которая во внешней среде защищает их от высыхания и других вредных воздействий.

Таким образом, со зрелыми члениками выходят не яйца, как это принято говорить, а онкосферы, на оболочках которых могут сохраниться остатки яйцевых оболочек, быстро разрушающиеся. Протонефридий онкосферы цепней (в отличие от онкосфер лентецов) не имеют. Попав в пищеварительную систему промежуточного хозяина, онкосферы освобождаются от оболочек и через стенки тонкой кишки попадают в кровь, которая заносит их в разные органы, где они превращаются в более сложно устроенные личинки — *финны*. Известно несколько типов финн, но все они представляют собой округлые пузырчатые образования, в середине которых образуются сколексы, такие же, как у взрослых цестод (рис. 52). Ниже приведены описания разных финн.

*Цистицеркоид* — очень маленькая личинка с одной головкой, имеющая хвостик с оставшимися от онкосферы крючками, т. е.

церкомер. *Цистицерк* — маленькая финна (величина несколько миллиметров) с одной головкой. *Ценур* — крупная финна (у некоторых видов она величиной с куриное яйцо) с большим количеством головок (до нескольких сотен). *Эхинококк* — финны разной величины, иногда огромной (с детскую голову). Строение эхинококковых пузырей разнообразно. Для них характерно, что, кроме общего материнского пузыря, в последнем имеются еще дочерние и даже внучатые пузыри, на стенках которых развиваются головки.

Продолжительность развития финн различна: цистицерки развиваются из онкосфер в течение 2—3 месяцев, ценуры — дольше, и развитие эхинококковых пузырей может продолжаться в течение многих месяцев и даже лет.

Окончательные хозяева заражаются, поедая органы промежуточных хозяев с финнами. В кишечнике окончательных хозяев ткани упомянутых органов перевариваются, головки финн выворачиваются и после прикрепления к стенкам тонкой кишки начинают продуцировать на своем заднем конце членики.

*Вооруженный цепень* (*Taenia solium*) (см. рис. 44). Длина взрослых червей до 3 м. Сколекс, кроме присосок, имеет венчик крючков. Матка с 7—12 ответвлениями с каждой стороны. Окончательный хозяин — только человек, промежуточные хозяева — главным образом домашние свиньи, а также дикий кабан, верблюд, собака, медведь, кошка, кролик, заяц. Финна — цистицерк развивается из онкосферы в различных органах (сердце, печени, мозге и др.). Цистицерки сохраняют жизнеспособность в теле промежуточных хозяев в течение длительного срока (до 6 лет). Взрослые черви могут жить в кишечнике человека несколько лет.

*Невооруженный цепень* (*Taeniarhynchus saginatus*) (см. рис. 44). Длина взрослых червей до 10 м и более. Сколекс лишен крючков. Матка с большим количеством ответвлений — 8—32. Окончательный хозяин только человек, промежуточные хозяева — главным образом крупный рогатый скот, а также некоторые другие виды быков. Развитие в основных чертах протекает, как у предыдущего вида.

*Эхинококк* (*Echinococcus granulosus*) (см. рис. 43). Длина взрослого червя 4—6 мм, число проглоттид — 3—4. Сколекс, кроме присосок, имеет крючки. Окончательные хозяева — собаки, волки, шакалы, лисицы, в кишечнике которых взрослые черви могут обитать в большом количестве; промежуточные — различные млекопитающие, за исключением видов семейства собачьих, и человек. Проглоттиды способны к активному передвижению и даже могут взбираться на стебли растений. Финна — эхинококк развивается чаще всего в печени и легких, реже в других органах промежуточных хозяев. Взрослые особи живут в кишечнике собак 5—6 месяцев.

*Мозговик овечий* (*Multiceps multiceps*). Длина взрослого червя до 1 м. Сколекс, кроме присосок, имеет крючки. Окончательные хозяева в основном собаки, а также некоторые другие виды

семейства собачьих; промежуточные — главным образом овцы и козы, а также крупный рогатый скот и яки, редко свиньи, верблюды и другие жвачные, очень редко — человек. Финна — ценур, размер которой может достигать 10 см, развивается, как правило, в головном мозге, редко в спинном. Взрослые особи живут в кишечнике собак 6—8 месяцев.

*Цепень огуречный* (*Dipylidium caninum*). Длина взрослых червей до 70 см. Сколекс, кроме присосок, имеет мелкие крючки. Проглоттиды удлиненные, напоминающие по форме огурец. Окончательные хозяева — собаки, кошки и другие хищные млекопитающие (в том числе ценные пушные животные); промежуточные — различные виды блох, а также власоеды. Финна — цистицеркоид. Онкосферы поедаются личинками блох и во время превращения последних в куколки, а потом во взрослых насекомых развиваются в цистицеркоиды, обитающие в полости тела блох. Окончательные хозяева заражаются, поедая блох.

*Мониезии* (различные виды рода *Moniezia*) (см. рис. 43). Длина взрослых червей 2,5—10 м. Сколекс с мощными присосками, крючков нет. Проглоттиды широкие, короткие. Окончательные хозяева — главным образом ягнята и козлята, реже крупный рогатый скот и другие жвачные; промежуточные — очень мелкие панцирные клещи, которые поедают онкосфер, выпавших из разрушившихся или сгнивших проглоттид (онкосферы проникают через стенки кишечника клещей в полость тела последних и превращаются там в цистицеркоиды). Млекопитающие заражаются, поедая зараженных цистицеркоидами клещей. В кишечнике окончательных хозяев мониезии растут быстро (до 8 см в сутки), что приводит в течение короткого периода времени к отравлению и истощению хозяев.

*Дрепанидотении* (различные виды рода *Drepanidotaenia*) (см. рис. 43). Длина взрослых червей до 23 см. Сколекс с присосками и крючками. Проглоттиды — широкие и короткие. Финна — цистицеркоид. Окончательные хозяева — гуси и другие водоплавающие птицы; промежуточные — веслоногие рачки, которые заражаются, поедая помет птиц с яйцами червей, в которых уже развились онкосферы.

*Давении* (виды рода *Davainea*). Мелкие черви (длина около 3 мм), количество проглоттид 2—5. Сколекс с присосками и большим количеством крючков. Окончательные хозяева — куры, цесарки и другие куриные; промежуточные — наземные моллюски.

*Карликовый цепень* (*Hymenolepis nana*). Этот паразит очень мал — до 1 см в длину. Отличается от других ленточных червей тем, что все его развитие происходит в одном хозяине — человеке. Из онкосфер, попавших в пищеварительный тракт человека, в ворсинках тонких кишок развиваются цистицеркоиды, которые попадают в полость кишечника, прикрепляются (присосками и крючками головки) к стенкам и превращаются во взрослых червей. Весь цикл развития занимает около 20 дней.

## ТИП ПЕРВИЧНОПОЛОСТНЫЕ ЧЕРВИ (NEMATHELMINTHES)

Эти черви произошли от хищных турбеллярий, перешедших к более активному образу жизни, чем другие представители того же класса, в связи с чем их организация усложнилась.

### Общая характеристика

**Строение.** Тело, как правило, сильно удлиненное, в поперечном сечении округлое (рис. 53), способное к более быстрому плаванию и к движению в грунте дна водоемов, чем уплощенное тело турбеллярий. Наружные покровы состоят (рис. 54) из эпидермиса (однослойного эпителия) или из слоя, в котором имеется много ядер, но исчезли границы между клетками (такой слой часто называют гиподермой, хотя этот термин употребляют и как синоним эпидермиса) и выделенной ими (эпидермисом или гиподермой) кутикулы. Последняя представляет собой застывший продукт эпидермальных клеток, в ней нет ядер и клеточных оргanelл, она хорошо развита (толще эпидермиса или гиподермы) и служит защитой от различных внешних воздействий (механических, химических и др.), а также выполняет и другие функции. Вследствие образования кутикулы реснички у большинства видов отсутствуют. На поверхности тела имеются различные образования в виде бугорков, шипиков, щетинок и др. В коже есть железы, выделения которых могут служить для прикрепления червей к разным субстратам, для привлечения особей другого пола и т. п.

**Нервная система** (рис. 55). В связи с более активным образом жизни она развита, как правило, лучше, чем у плоских червей: ганглии более крупные и содержат большее количество нервных клеток, стволы — более толстые. В то же время следует отметить, что и ганглии, и стволы еще связаны с наружными покровами. Упомянутые выше кутикулярные образования, к которым подходят нервные окончания, могут служить для восприятия разных раздражений: механических, химических и др. У большинства свободноживущих червей имеются глаза, устроенные сравнительно просто.

**Двигательная система.** Движение при помощи ресничек сохранилось у меньшинства видов, но и у них важную роль в передвижении играют мышцы. Последние у большинства видов входят в состав кожномускульного мешка, а у остальных образуют отдельные пучки. Во всех случаях они значительно лучше развиты, чем у плоских червей (см. рис. 54), и первичнополостные черви способны к более сильным и быстрым движениям, чем их предки.

В связи со значительным усилением мышечной системы у рассматриваемых

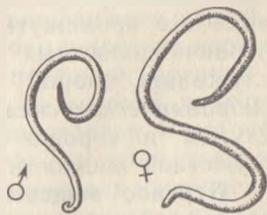


Рис. 53. Аскариды

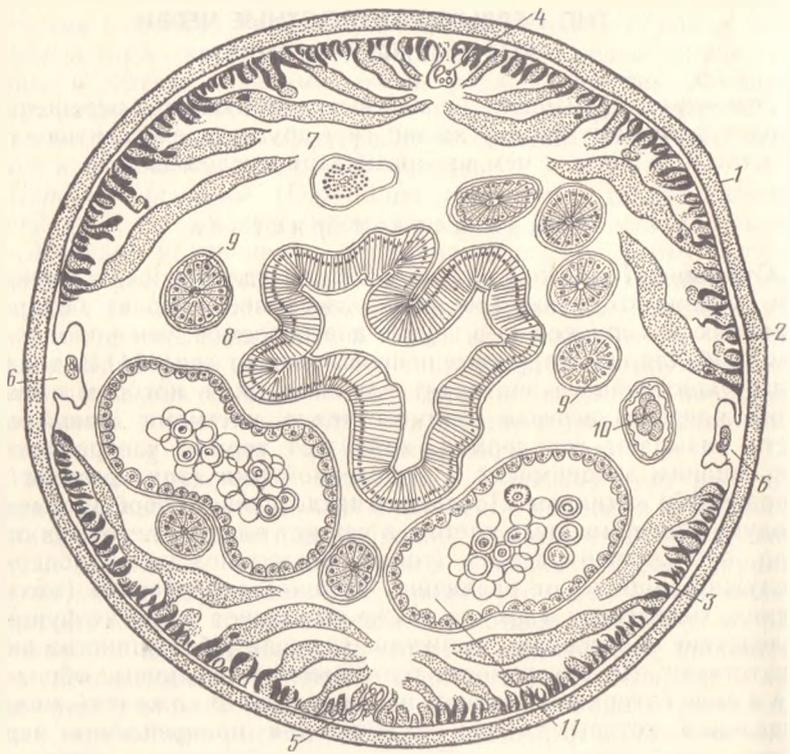


Рис. 54. Поперечный срез первичнополостного червя (аскариды):

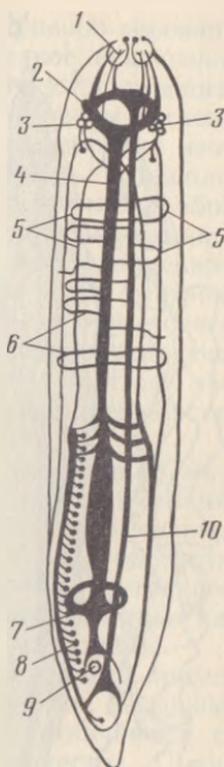
1 — кутикула, 2 — гиподерма, 3 — мышцы, 4 — спинной валик гиподермы с нервным стволом, 5 — брюшной валик гиподермы с нервным стволом, 6 — боковые валики гиподермы с выделительными каналами, 7 — первичная полость тела, 8 — кишечник, 9 — яичники, 10 — яйцевод, 11 — матка

червей развилась и более прочная опора для нее: между кожно-мускульным мешком, с одной стороны, и кишечником, а также прочими внутренними органами — с другой, появилась полость, наполненная водянистой жидкостью и называемая *первичной полостью тела*. Последняя образовалась в результате постепенной редукции паренхимы, которая у плоских червей заполняла все промежутки между органами. Таким образом, в теле первичнополостных червей возникла замкнутая упругая среда, служащая опорой для кожно-мускульного мешка, названная *гидравлическим скелетом* (или гидроскелетом). Опорой для мышц служит и хорошо развитая кутикула, сдерживающая тургор полостной жидкости.

**Перенос веществ.** Осуществляется в основном жидкостью первичной полости тела, которая находится в постоянном движении и происходит значительно быстрее, чем у кишечнополостных

Рис. 55. Нервная система первичнополостного червя (аскариды):

1 — околоротовые сосочки с осязательными окончаниями и иннервирующими их нервами, 2 — окологлоточное нервное кольцо, 3 — боковые головные ганглии, 4 — брюшной нервный ствол, 5 — боковые нервные стволы, 6 — кольцевые нервы, 7 — задний ганглий, 8 — чувствительные сосочки с соответствующими нервами, 9 — анальное отверстие, 10 — спинной нервный ствол



и плоских червей. Следует напомнить, что диффузный способ переноса веществ сохраняется и при наличии самой совершенной транспортной системы — кровеносной, характерной для высших беспозвоночных и позвоночных животных.

**Процессы диссимиляции.** Эти процессы осуществляются по типу дыхания (у червей, обитающих в местах, где имеется свободный кислород) и по типу брожения (у червей, обитающих в местах, где кислорода нет). Специальных органов дыхания у червей нет. Газообмен, как и у ранее рассмотренных животных, происходит через кожу. Но поскольку полостная жидкость омывает изнутри стенки тела и все внутренние органы, то перенос кислорода и удаление углекислого газа происходит значительно быстрее, чем у плоских червей, что так важно для более активных животных.

**Выделительная система.** В трех классах типа (брюхопесочники, коловратки, скребни) органами выделения служат протонефридии, возникшие впервые у плоских червей. Протонефридии у первичнополостных червей не так разветвлены, как у плоских, у которых каналы этих органов проникают во все части тела, чтобы изъять продукты диссимиляции из тела, заполненного паренхимой. У первичнополостных же червей продукты диссимиляции доставляются протонефридиям жидкостью полости тела. У самого большого класса типа — круглых червей протонефридии редуцировались, так как у них исчезли реснички и развились другие способы удаления продуктов диссимиляции, которые описаны в характеристике этого класса.

**Пищеварительная система.** Она значительно сложнее в морфологическом и физиологическом отношении, чем у плоских червей. Система включает три главных отдела — передний, средний и задний (рис. 56). Передний отдел состоит из ротовой полости, глотки, пищевода, а у ряда видов и других подотделов. В ротовой полости, глотке и в добавочных подотделах имеются твердые образования, часто сложного строения, служащие для разрушения покровов животных и растительных организмов, которыми питаются свободноживущие виды этого типа, и для механической обра-

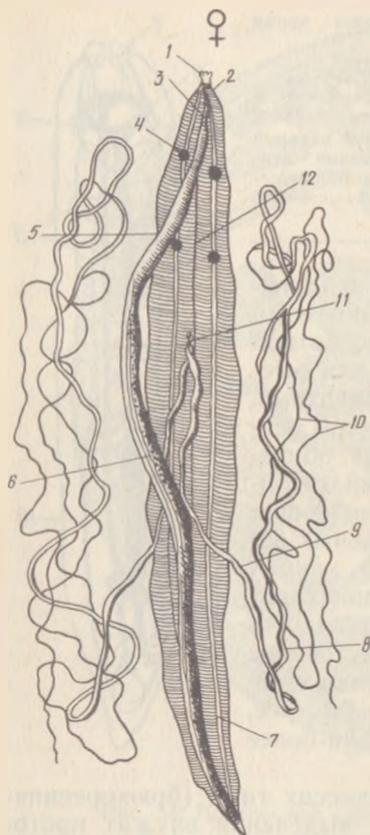


Рис. 56. Анатомия первичнополостной червя (аскариды):

1 — губы, 2 — нервное кольцо, 3 — глотка, 4 — фагоцитарные клетки, 5 — пищевод, 6 — средняя кишка, 7 — боковой валик, 8 — яйцевод, 9 — матка, 10 — яичники, 11 — влагалище, 12 — брюшной валик

ботки поглощенной пищи. Менее сложны подобные образования у паразитических видов, они прикрепляются к стенкам органов хозяев. Средний отдел — самый длинный. В его полости под воздействием пищеварительных соков, выделяемых железами стенки кишки, сложные органические вещества пищи разлагаются на более простые соединения и всасываются в тело животных. Задний отдел, более короткий, чем предыдущий, служит для удаления непереваарившихся остатков пищи через анальное отверстие, которым открывается наружу задний конец этого отдела.

Таким образом, описанный кишечник — сквозной, и пища передвигается в нем только в одном направлении — от ротовой поло-

сти к анальному отверстию, благодаря чему стало возможным переваривание пищи в полости кишечника, а не в клетках его стенки, как у кишечнополостных и большинства плоских червей. У названных типов животных пищеварительная система имеет лишь одно отверстие — ротовое, через которое попадает в кишечную полость захваченная добыча и удаляются непереваарившиеся остатки. Но при переваривании пищи в полости кишечника, не имеющего анального отверстия, вместе с непереваарившимися остатками ее могут быть выброшены продукты пищеварения, еще не поглощенные стенками кишки, и часть пищи, только начавшая перевариваться. Далее нужно отметить, что у более крупных кишечнополостных и плоских червей кишечник имеет разветвления, способствующие разносу продуктов пищеварения и других веществ, ввиду отсутствия у них более совершенных способов транспорта веществ, кроме диффузных. У первичнополостных же независимо от размеров их тела, даже самых крупных, кишечная трубка лишена ответвлений, так как перенос веществ осуществляется у них первичнополостной жидкостью,

и ответвления затрудняли бы продвижение постепенно перевариваемой пищи. Анальные же отверстия как редкое исключение есть у плоских червей, а прямые кишечники имеются у многих мелких турбеллярий, но пищеварение у них в основном остается внутриклеточным. Для улучшения процессов пищеварения необходим был ряд изменений организации животных, возникших в результате длительной эволюции: улучшение механической обработки пищи; развитие в стенках кишечника пищеварительных желез; усиление мышечных элементов в стенках всей пищеварительной системы (рис. 57), что содействовало бы более быстрому продвижению пищи в кишечной полости; появление более совершенного способа переноса веществ с помощью первичнополостной жидкости, благодаря чему продукты пищеварения быстрее эвакуировались бы из кишечника; прогрессивные изменения систем всего организма.

**Размножение.** Отмечено только половое размножение. У многих видов распространен партеногенез. Гермафродитизм в отличие от плоских червей очень редкое явление, что, вероятно, объясняется лучшим развитием нервной и двигательной систем, обеспечивающих встречу самцов и самок. Оплодотворение — внутреннее. У ряда видов выражен половой диморфизм, причем самцы, как правило, меньшей величины и проще устроены, чем самки.

**Развитие.** У свободноживущих видов распространено прямое развитие, у паразитов — с превращением, но личинки, за исключением класса скребней, никогда так резко не отличаются от взрослых особей, как у моногеней, трематод и цестод. Смена хозяев у эндопаразитов встречается значительно реже, чем у паразитических плоских червей, но в классе скребней она свойственна всем видам.

## Систематический обзор

В книге рассматриваются следующие классы этого типа: брюхохресничные, коловратки, круглые черви, скребни.

### КЛАСС БРЮХОХРЕСНИЧНЫЕ (GASTROTRICHA)

Самый малочисленный класс типа. Известно около 300 видов. Микроскопические животные (длина тела 0,07—1,5 мм). Обитают на дне морей и пресноводных водоемов. Тело уплощено, покрыто гонкой кутикулой с щетинками, бугорками, чешуйками. Имеются реснички на брюшной стороне и по бокам тела. Центральная нервная система состоит из парного надглоточного ганглия и двух боковых стволов. У некоторых видов одна-две пары простых глаз по бокам головного отдела тела. Упомянутые кутикулярные образования служат для восприятия различных раздражений. Движение совершается с помощью ресничек и сокращения пучков мышц (рис. 58); кожно-мускульного мешка нет. Перенос веществ

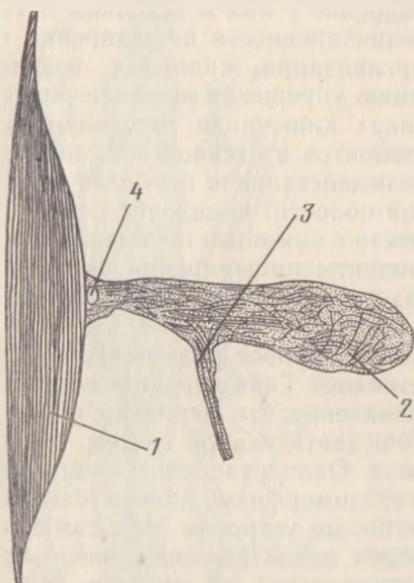


Рис. 57. Мышечная клетка круглых червей:

1 — сократимая часть клетки, 2 — плазматический придаток, вдающийся в полость тела, 3 — плазматический отросток, идущий к нервному тяжу, 4 — ядро клетки

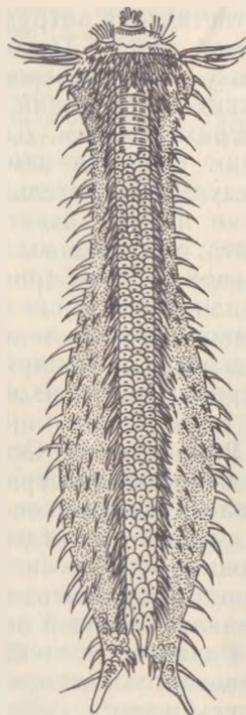


Рис. 58. Брюхопесочный червь

обеспечивается движением первичнополостной жидкости. Газообмен происходит через кожу. Органы выделения — протонефридии. Пищеварительная трубка прямая; благодаря движениям хорошо развитой глотки в кишечник насыщаются мелкие организмы и органические остатки. Размножение половое; большинство — гермафродиты; распространен партеногенез. Брюхопесочные по некоторым признакам (реснички, уплощенная форма тела, гермафродитизм большинства видов) близки к турбелляриям, от которых они произошли и дали начало остальным классам типа.

#### КЛАСС КОЛОВРАТКИ (ROTATORIA)

Микроскопические, преимущественно пресноводные планктонные организмы, меньшинство видов обитают на дне. Известно около 1500 видов.

Тело вытянутое или округлое, в большинстве случаев может быть разделено на три отдела: головной, туловищный и ногу, которая служит при ползании для временного прикрепления к различным предметам. В связи с жизнью в толще воды тело колероваток почти прозрачное. Снаружи оно покрыто гиподермой, не разделенной на клетки и образующей снаружи цитоплазматическую оболочку. Таким образом, у колероваток, как и у плоских червей, нет настоящей кутикулы, как полагали раньше. Под цитоплазматической оболочкой в гиподерме развит плотный волокнистый слой, из утолщений которого у многих видов образуется панцирь.

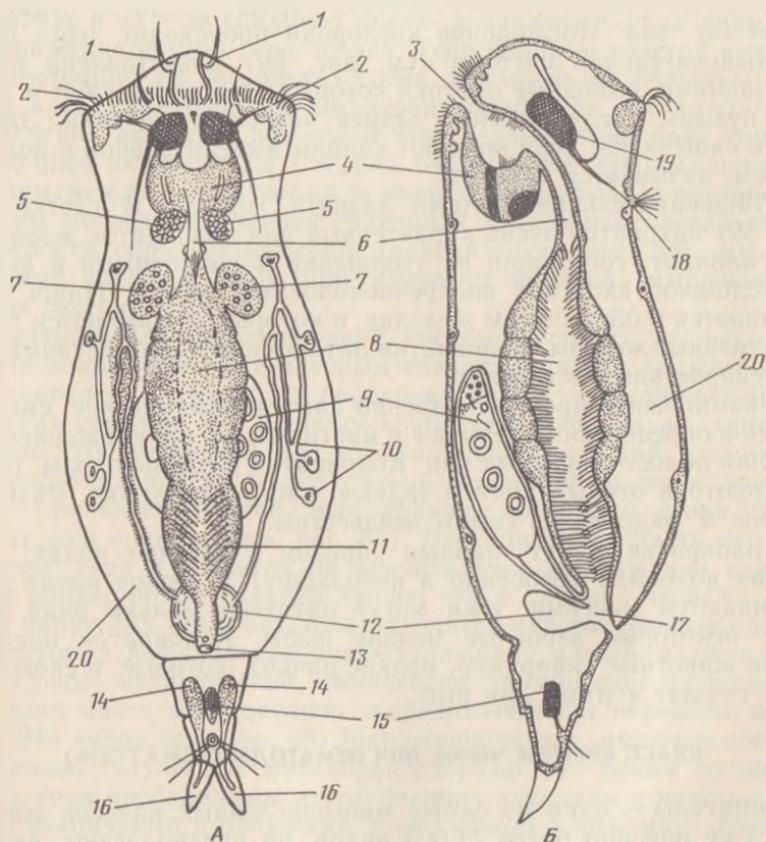


Рис. 59. Коловратки (А — со спинной стороны, Б — сбоку):

1 — головные чувствительные щупальцы, 2 — коловращательный аппарат, 3 — рот, 4 — глотка с жевательным аппаратом, 5 — слюнные железы, 6 — пищевод, 7 — желудочные железы, 8 — желудок, 9 — яичник, 10 — протонефридии, 11 — задняя кишка, 12 — мочевого пузыря, 13 — клоакальное отверстие, 14 — цементные железы, 15 — ножной ганглий, 16 — пальцы ноги, 17 — клоака, 18 — спинное чувствительное щупальце, 19 — надглоточный ганглий, 20 — первичная полость тела

Центральный отдел нервной системы состоит из головного ганглия, ганглиев ноги и челюстей и более мелких ганглиев. Имеются глаза, органы, воспринимающие разные раздражения: механические, химические и др.

На переднем конце тела (рис. 59) находится характерный для этих маленьких животных *коловращательный аппарат*, усаженный множеством крепких ресничек и обеспечивающий быстрое движение в воде. Кожно-мускульного мешка нет, а мышцы образуют пучки в ноге, служащие для втягивания коловращательного аппарата и др. Коловратки ряда видов могут быстро ползать по дну и по поверхности различных предметов.

Перенос веществ обеспечивается хорошо развитой первичной полостью тела. Поглощение кислорода происходит через кожу.

Выделительная система (см. рис. 59) представлена прото-нефридиями, выводные протоки которых обычно впадают в мочевой пузырь, соединенный с задней частью кишечника. Задняя часть кишечника, куда впадают каналы выделительной и половой систем, называется *клоакой*.

Пищеварительная система развита хорошо. В глотке (см. рис. 59) находится очень характерный для коловраток *жевательный аппарат*, состоящий из утолщений и приводимый в движение сложной системой поперечнополосатых мышц. Пища переваривается в объемистом желудке, в который открываются пищеварительные железы. Коловратки питаются мелкими организмами и органическими остатками.

Размножение преимущественно партеногенетическое, сменяющееся в определенные периоды у многих видов размножением при помощи оплодотворенных яиц. Коловратки раздельнополы. Половые протоки открываются в заднюю часть кишечника. Развитие прямое. У ряда видов самцы неизвестны.

Коловратки живут главным образом в пресных водах, и во многих водоемах (особенно в небольших) в теплое время года развиваются массами. ими могут питаться мальки ряда рыб, даже некоторые взрослые мелкие рыбы. Коловраток поедают также животные (например, мелкие рачки), которые, в свою очередь, служат кормом для рыб.

#### **КЛАСС КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ, ИЛИ НЕМАТОДЫ (NEMATODA)**

Нематоды — один из самых многочисленных классов животных. Уже описано более 27 000 видов, но предполагают, что их в несколько раз больше. Нематоды обитают в разнообразных условиях. Большинство видов ведет свободный образ жизни на дне (временно попадая в планктон) морей и пресноводных водоемов, в земле, где в капиллярных пространствах сохраняется вода. Но многие нематоды — паразиты самых разных животных (в том числе всех домашних млекопитающих и птиц), человека и растений (в том числе культурных сортов и полезных дико-

растущих высших растений). Несмотря на отмеченное разнообразие мест обитания нематод, главные признаки разных групп класса весьма сходны и отличают его от других классов типа.

Свободноживущие нематоды, как правило, микроскопической или малой величины организмы; паразитические виды имеют размеры от микроскопических до весьма значительных (20—40 см) и даже гигантских (несколько метров). Форма тела (см. рис. 53) типично червеобразная, к концу несколько суженная, иногда даже нитеобразная, т. е. длина тела всегда значительно превышает его ширину, что облегчает свободноживущим видам плавание в воде, зарывание в ил и во влажную землю, а паразитическим видам — передвижение внутри тела хозяев. Тело покрыто толстой кутикулой, состоящей из нескольких слоев. Несмотря на большую толщину, кутикула сохраняет достаточную гибкость, что важно для обеспечения активных движений этих червей. Эпидермис тоньше выделенной им кутикулы (см. рис. 54), у более крупных нематод границы между его клетками исчезают. Эпидермис с внутренней стороны посередине спинной, брюшной и боковых частей своей окружности образует выступы (валики) (см. рис. 54), что необходимо иметь в виду при изучении нервной, мышечной и других систем.

Центральный отдел нервной системы состоит из нервного кольца вокруг глотки, с которым связаны два или больше нервных ганглиев. От кольца к переднему концу тела отходят шесть коротких стволов, а к заднему концу тела столько же длинных стволов. Из последних два ствола — один, идущий в спинном выступе эпидермиса, и другой — в брюшном выступе эпидермиса — развиты сильнее. Как правило, брюшной ствол более развит, чем спинной (см. рис. 55). Вся описанная часть нервной системы, хотя и остается на значительном протяжении связанной с эпидермисом, развита лучше, чем у плоских червей.

В наружных покровах тела находятся чувствительные органы (рецепторы), воспринимающие раздражения, идущие из окружающей среды: механические, химические, термические (тепловые). Большая часть этих органов сосредоточена на переднем конце тела. На губах (см. рис. 56), окружающих рот, имеются сосочки (*папиллы*), служащие механорецепторами. По бокам головного конца тела расположены в углублениях кутикулы с чувствительными ресничками и большими железистыми клетками — боковые органы, или *амфиды*, воспринимающие химические раздражения. Есть рецепторы вокруг клоаки самцов и в других местах. Строение и расположение рецепторов у разных групп нематод различно, что имеет большое значение для установления систематической принадлежности этих червей, в том числе тех, которые являются паразитами домашних животных, человека и растений. У ряда свободноживущих водных нематод на переднем конце тела имеется два глаза сравнительно простого строения.

Мышцы кожно-мускульного мешка хорошо развиты (см. рис. 54) и представлены только продольно расположенными большими клетками (длина их может достигать у крупных червей 30 мм). Каждая клетка состоит из двух частей (см. рис. 57) сократимой, прилегающей к эпидермису, и плазматической, обращенной в полость тела и посылающей отростки в спинной половине тела к спинному нервному стволу, а в брюшной половине тела к брюшному нервному стволу. Так как эти клетки получают импульсы из упомянутых нервных стволов через собственные отростки, то периферическая нервная система нематод развита меньше, чем у плоских червей и у других классов первичнополостных червей. Благодаря упомянутым выше четырем выступам эпидермиса (спинному, брюшному и двум боковым) мышечная система всех нематод разделяется на четыре участка: два спинных и два брюшных. В результате сокращения мышечных клеток каждой половины тела черви совершают однообразные змеевидные, извивающиеся, довольно быстрые движения, причем к субстрату обращена их боковая, а не брюшная сторона. Восстановление формы тела, односторонне укороченного в результате сокращения мышц, происходит благодаря эластичности кутикулы и тургору первичнополостной жидкости. Первичная полость тела развита хорошо и играет важную роль в процессах передвижения и в других видах жизнедеятельности нематод.

О роли первичнополостной жидкости в газообмене говорилось в характеристике типа. Следует отметить, что у многих паразитических нематод (например, у ряда аскарид) взрослые формы большую часть жизни проводят в кишечнике хозяев, где кислорода нет, а их личинки обитают в легких. Очевидно, пребывание личинок в легких является выгодным приспособлением, так как процессы дыхания стимулируют их развитие.

У нематод протонефридий, как уже отмечалось, нет. У примитивных морских видов имеются одна или две большие клетки, поглощающие из полости тела растворенные продукты диссимиляции и выделяющие их наружу через отверстия, расположенные на уровне задней части глотки. Эти органы называют *брюшными* или *шейными железами*. Однако у большинства нематод подобные клетки соединены с длинными каналами, проходящими в боковых выступах эпидермиса и открывающимися в передней части тела наружу. Каждый такой орган развивается из одной клетки, которая у больших нематод достигает огромных размеров. Кроме того, в передней части тела на боковых выступах эпидермиса имеются довольно крупные *фагоцитарные клетки* (см. рис. 56), которые поглощают из полостной жидкости распадающиеся клетки и продукты диссимиляции, но наружу их не выделяют. Значение подобных органов состоит в том, что они изолируют вредные вещества.

Все сказанное о пищеварительной системе в характеристике типа относится и к нематодам. Следует подчеркнуть, что твердые образования в стенках ротовой полости и в глотке очень разно-

... и у ряда видов, например, имеются тонкие стилеты и приспособления для разрушения покровов поедаемых животных и растений. Глотка (которую иногда называют пищеводом) у многих нематод действует как мощный насос, втягивающий (благодаря сокращениям его мускулистых стенок) добычу в ротовую кишку. Хищные виды питаются мелкими беспозвоночными животными, поедая их целиком или высасывая содержимое их полостей. Нематоды, обитающие в местах, где накапливаются в большом количестве разлагающиеся остатки растений и животных, питаются их вместе с большим количеством бактерий. Паразиты, обитающие в кишечнике животных, могут существовать за счет пищи проглоченной хозяевами, или поедая клетки эпителия кишечника или прокалывая стенки последней, сосут кровь и т. д. Кровью питаются нематоды, живущие в кровеносной и лимфатической системах; легочные нематоды потребляют жидкость, образующуюся в дыхательных органах вследствие вредного воздействия этих паразитов.

Нематоды раздельнополы. Самки, как правило, крупнее самцов. Оплодотворение внутреннее. Половые органы (см. рис. 56) состоят из длинных нитей или трубок. Женские половые органы парные и состоят из длинных нитевидных яичников, коротких яйцеводов и более толстых умеренно длинных маток, сливающихся в непарное влагалище, открывающееся наружу отверстием на брюшной стороне в средней части тела ближе к переднему концу. Мужской половой аппарат обычно непарный, состоит он из одного длинного нитевидного семенника, тонкого семяпровода и короткого семенного пузыря, где накапливаются сперматозоиды (у нематод лишённые жгутиков), открывающегося в заднюю часть кишки (клоаку). Во время полового акта самец своим копуляционным особым щетинок (спикул) расширяет влагалище самки и вводит туда семя. Подавляющее большинство нематод откладывает яйца, но известны и живородящие виды.

Яичники у свободноживущих нематод мало отличаются от яичников, у паразитических видов отличия имеются, но они не являются такими значительными, как у трематод и цестод, а из них развиваются личинки — у скребней. При превращении личинки во взрослые формы происходит четыре линьки.

### Краткий обзор некоторых паразитических групп класса

**Нематоды — паразиты домашних животных и человека.**  
**Острицы.** У лошадей часто паразитирует острица *Oxyuris equi*. Длина самца 6—15 мм, самки — 40—180 мм. Черви обитают в задней кишке. Передняя часть тела самки толстая и короткая, задняя — длинная и тонкая. Самка после оплодотворения, выставив в заднепроходного отверстия хозяина переднюю часть тела, в анальном отверстии находится половое отверстие, откладывает в промеж-

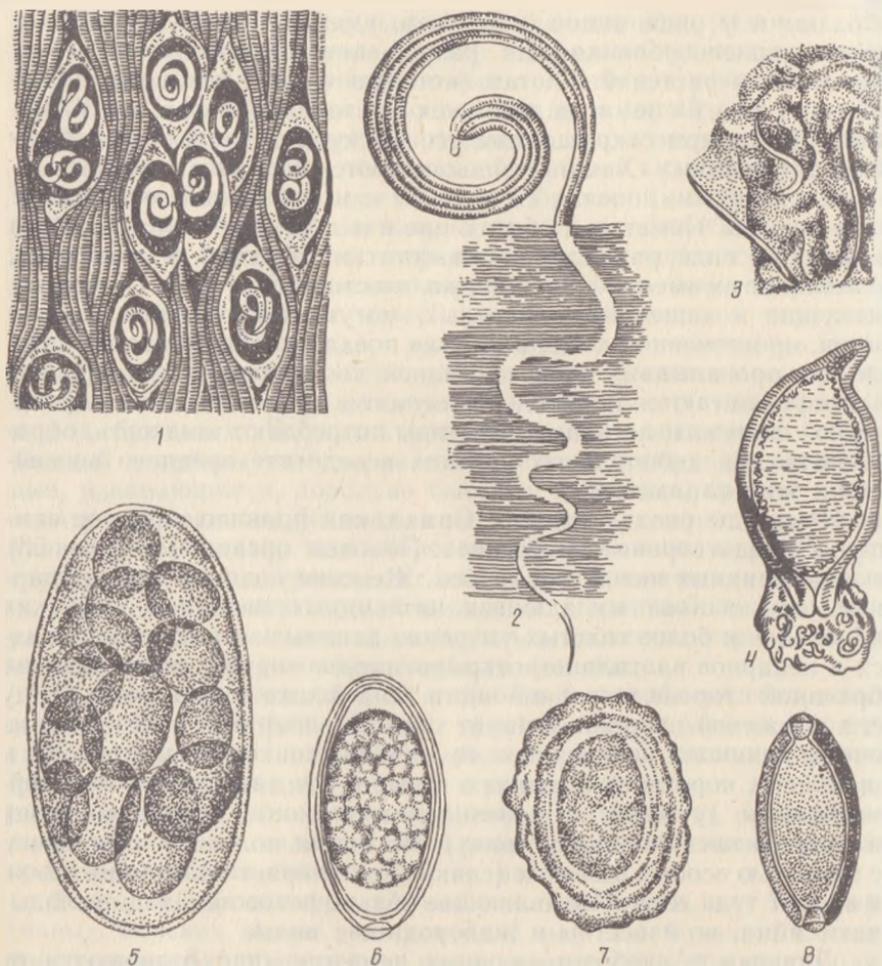


Рис. 60. Паразитические круглые черви:

1 — личинки трихинеллы, 2 — власоглав, передний конец тела которого погружен в слизистую оболочку слепой кишки млекопитающего, 3 — личинки стронгилиды, паразитирующей у лошадей, 4 — самка свекловичной нематоды с яйцевым мешком (сзади), 5 — яйца стронгилиды, 6 — острицы лошадиной, 7 — аскариды свиней, 8 — власоглава

ности множество яиц (рис. 60). Прикрепление яиц к коже промежности вызывает сильнейший зуд, лошадь трется задней частью тела о кормушки, стены и т. д., что способствует распространению яиц, которые потом вместе с кормом могут попасть в пищеварительный тракт других лошадей. В отложенных яйцах в течение двух суток развиваются личинки, которые окружены яйцевыми оболочками и могут попасть в кишечник лошади. В кишечнике они развиваются в течение 6 недель во взрослых червей и начинают размножаться. Яйца, в которых личинки еще не развились, в ки-

шечнике лошади дальнейшие стадии пройти не могут. Яйцо, в котором развилась личинка, называется *инвазионным*, т. е. способным заражать. Точнее говоря, это уже не яйцо, а личинка, окруженная яйцевыми оболочками.

У человека, главным образом у детей, паразитирует мелкая острица (*Enterobius vermicularis*) длиной около 1 см, цикл развития которой имеет много общего с циклом развития лошадиной острицы.

Власоглавы (виды рода *Trichocephalus*). Небольшие черви до 50 мм длиной, с волосовидным передним концом (см. рис. 60), который вбуравливается в слизистую оболочку толстых кишок хозяина. Развитие продолжается значительно дольше, чем у остриц; в яйцах, попавших вместе с калом в сырую землю, при температуре 28—30 °С личинки развиваются только через четыре недели. При более низкой температуре развитие удлиняется. Власоглавы паразитируют у свиней. Близкий вид живет у человека. При интенсивном заражении власоглавы могут причинить серьезный вред; изгоняются с большим трудом.

Аскариды (*Ascarididae*) (см. рис. 53). Большое семейство довольно крупных червей (лошадиная аскарида — *Parascaris equorum* — достигает в длину 37 см). Аскариды паразитируют у лошадей, свиней, телят, кошек, собак, кур и других животных. Широко распространены аскариды у детей, встречаются они и у взрослых. У каждого вида хозяина паразитирует, как правило, только определенный вид аскариды. Например, свиная (*Ascaris suum*) и человеческая (*A. lumbricoides*) аскариды очень похожи, но человек редко заражается свиной аскаридой, а свиньи — человеческой.

Циклы развития аскарид значительно сложнее, чем власоглавов и остриц. Яйца аскарид (диаметр их 0,1 мм) покрыты прочными оболочками (см. рис. 60). Внутренняя оболочка состоит из жироподобных веществ и непроницаема для минеральных солей и кислот. Яйца аскарид очень устойчивы к разнообразным внешним воздействиям: они сохраняют месяцами жизнеспособность в 3 %-ном формалине, 15 %-ной серной кислоте, насыщенном растворе сулемы. Высокая температура губительна для яиц: при 70 °С они погибают в течение 1 с, при 50 °С — в течение 15 мин. Губительно действуют на них ультрафиолетовые лучи. В кишечнике хозяина они не развиваются. Их развитие совершается только во внешней среде при благоприятных температурных условиях, достаточной влажности и в присутствии кислорода. Продолжительность цикла развития зависит от внешних условий, в особенности температурных: яйца лошадиной аскариды при 15 °С развиваются 37 дней, при 25 °С — 8 дней, при 35 °С — 4 дня. В некоторых условиях развитие яиц аскарид может быть задержано до 5 лет. Личинки, попавшие в пищеварительный тракт хозяина, освобождаются от яйцевых оболочек, проникают в кровеносные сосуды стенок тонких кишок и заносятся кровью

в легкие. Личинки очень малы (длина 0,2—0,3 мм). В легких они из капилляров переходят в легочные пузырьки — альвеолы и там растут, достигая длины 1,5—2,1 мм. При откашливании хозяев личинки попадают в ротовую полость, а оттуда вместе со слюной опять в кишечник, где на этот раз они превращаются во взрослых червей. Цикл развития лошадиной аскариды продолжается около 2 месяцев. Миграция личинок из кишечника в легкие происходит не у всех видов этого семейства (например, ее нет у аскарид, паразитирующих у кур и собак). Длительность жизни у разных аскарид неодинакова и колеблется от нескольких месяцев до года. Больше года аскариды живут редко.

**Стронгиляты (Strongylata).** Обширный и разнообразный отряд круглых червей, как правило, небольшой величины, паразитирующих у разных позвоночных животных. Большой вред стронгиляты причиняют домашним млекопитающим, у которых они могут встречаться в огромном количестве. Первые этапы своего развития нематоды проходят во внешней среде, как это, например, наблюдается у стронгилид (см. рис. 60), паразитирующих в толстых кишках лошадей и достигающих в длину 14—20 мм. Яйца этих червей имеют тонкие оболочки; вместе с калом яйца выходят наружу и даже при умеренной температуре развиваются очень быстро (2—8 дней). Личинки выходят из яйцевых оболочек, живут во внешней среде за счет разлагающихся веществ, два раза линяют и растут. После второй линьки личинки становятся инвазионными. Они очень устойчивы к различным внешним воздействиям. Попадая в кишечник лошади, личинки мигрируют в стенки некоторых сосудов, питающих стенки кишок, и в лимфатические узлы брыжейки, где они растут и еще два раза линяют. После четвертой линьки личинки мигрируют в толстый кишечник, где быстро становятся половозрелыми и начинают размножаться.

К описанным стронгилидам близки *диктиокаулюсы* — тонкие круглые черви разной длины (от 17 до 150 мм), паразитирующие в легких овец, крупного рогатого скота и других млекопитающих. Цикл их развития сходен с циклом развития стронгилид, но из брыжейки они мигрируют в легкие, а не в толстые кишки. Диктиокаулез особенно распространен в сырых местностях и может вызывать значительный падеж зараженных животных.

В легких свиней паразитируют *метастронгилиды*, личинки которых живут в дождевых червях. Свиньи, поедая последних, могут заразиться опасными для них паразитами.

**Трихинелла (Trichinella spiralis).** Опасный паразит человека и свиней. Паразитирует также у крыс, медведей, волков, кошек и других плотоядных и всеядных животных. Черви маленькие: длина самца около 1 мм, самки — до 4 мм. Свиньи заражаются трихинеллами большей частью в результате поедания зараженных крыс, в мясе которых находятся окруженные капсулами личинки трихинелл (см. рис. 60). В кишечнике свиней капсулы разрушаются, личинки развиваются очень быстро и в течение 30—40 ч

становятся половозрелыми. Самцы оплодотворяют самок и погибают.

Оплодотворенные самки проникают в лимфатические полости и лимфоузлы стенок кишечника, где они продуцируют огромное количество личинок. Последние током лимфы и крови заносятся в разные части организма хозяина и живут в его поперечнополосатых мышцах (за исключением сердечной), а также иногда в жировом слое и паренхиматозных органах. Первое время личинки активны и разрушают мышечную ткань, затем они окружаются капсулами, которые постепенно обызвествляются.

В организм человека трихинеллы попадают при употреблении им зараженного мяса свиней и некоторых других млекопитающих. Трихинеллез в тяжелой форме может быть смертельным заболеванием. В мышцах выздоровевшего хозяина личинки могут жить долго (у человека до 25 лет). Таким образом, развитие трихинелл целиком происходит в организме хозяев, во внешней среде эти черви не живут. Промежуточных и окончательных хозяев у трихинелл нет, так как и личинки и половозрелые формы живут в одном и том же хозяине.

Из приведенного краткого обзора видно, что нематод — паразитов домашних животных и человека — можно разделить по характеру их развития на ряд групп: 1) острицы, власоглавы и др., яйца которых быстро или сравнительно быстро развиваются во внешней среде, но личинки из яйцевых оболочек не выходят до попадания в кишечник хозяина, в котором они поселяются и достигают там половозрелого состояния; 2) аскариды, яйца которых развиваются во внешней среде, в ряде случаев очень долго, но личинки из яйцевых оболочек не выходят до попадания в кишечник хозяина, откуда некоторые виды совершают длительную миграцию в легкие, где они растут, и затем возвращаются в кишечник для достижения половозрелого состояния; 3) различные виды отряда стронгилят, личинки которых выходят из развившихся во внешней среде яиц и питаются разлагающимися веществами, дважды линяют, после чего становятся инвазионными и, попав в тело хозяина, после двукратной линьки совершают миграцию в органы, где они достигают половозрелого состояния; 4) метастронгилиды, яйца которых (с вполне развитыми личинками) попадают во внешнюю среду, а дальнейшее развитие связано со сменой хозяев; 5) трихинеллы, развитие которых происходит только в теле хозяев.

**Нематоды (фитонематоды) — паразиты растений.** Многочисленные виды этих червей являются паразитами различных растений. Особенно значительный вред причиняют нематоды: свекловичная (см. рис. 60), картофельная, галловая (паразитирует во многих растениях), пшеничная, стеблевая (паразиты картофеля, лука и других растений), цитрусовая и др. Одни из них нематод поражают корневую систему, другие — стебли и

листья, третьи — все части растений. В изучении фитонематод и в разработке мер борьбы с ними большую роль сыграли труды А. А. Парамонова и других советских ученых.

### КЛАСС СКРЕБНИ (ACANTHOSERPHALA)

Скребни произошли от свободноживущих примитивных первичнополостных червей и сильно изменились в связи с приспособлением к паразитизму во взрослом состоянии в кишечнике позвоночных, а в личиночном — в полости тела беспозвоночных (раков, насекомых, моллюсков). Всего известно около 750 видов.

Длина тела большинства видов колеблется от 2 мм до 4 см. Однако известны и крупные виды, достигающие в длину 65—95 см. Тело покрыто тонкой кутикулой, состоящей из нескольких слоев. Эпидермис вместе с кутикулой пронизан тончайшими каналами. В эпидермисе имеются пространства (*лакуны*), заполненные водянистой жидкостью. Окраска тела обычная для эндопаразитов — желтоватая, но может быть вследствие накопления в покровах жира оранжевой или коричневатой. Тело взрослых червей (рис. 61) вытянутое, червеобразное, разделенное на туловище и более тонкий хобот (покрытый крючками), могущий выпячиваться из туловища и втягиваться в него. Хобот служит для надежного прикрепления к внутренней стенке кишечника хозяина.

Нервная система, как это характерно для всех эндопаразитов, упрощена. Центральная часть ее состоит из головного ганглия, расположенного в нижней части полости влагалища хобота, и двух боковых стволов. Из органов чувств имеются органы осязания, другие, по-видимому, слабо развиты или отсутствуют.

Кожно-мускульный мешок состоит, кроме эпидермиса и кутикулы, из слоя кольцевых мышц, расположенного под эпидермисом, и слоя продольных мышц, граничащего с полостью тела. Имеется специальная система мышц, обеспечивающая выдвижение и втягивание хобота.

Полость тела, выполняющая роль гидравлического скелета и имеющая вместе с лакунами в эпидермисе большое значение для транспорта веществ, особенно в связи с тем, что скребни поглощают пищу из кишечника окончательного хозяина всей поверхностью тела, развита очень хорошо.



Рис. 61. Скребень:

1 — хоботок, вооруженный крючьями, 2 — стенка влагалища хобота, 3 — мышца, идущая от влагалища хобота к стенке тела, 4 — семенники, 5 — семяпроводы, 6 — железы, 7 — семенной пузырь

Процессы диссимиляции у взрослых скребней совершаются без участия свободного кислорода, как это характерно для кишечных паразитов.

Выделительная система у меньшинства видов представлена гиличными протонефридиями, два главных канала которых открываются в заднюю часть половой системы, образуя таким образом мочеполовой синус. У остальных скребней протонефридий нет и продукты диссимиляции удаляются через кожу. Такой способ, по-видимому, присущ в ограниченной степени и скребням с протонефридиями.

Пищеварительная система отсутствует, и питание червей осуществляется только через кожу, которая приобрела, как указано выше, множество тончайших каналов для пропускания переваренной пищи из кишечника хозяина в тело червей.

Размножение только половое. Все скребни раздельнополы. Строение женской и мужской половых систем очень сложное. Оплодотворение внутреннее. Самцы всегда мельче самок.

Развитие оплодотворенных яиц происходит в теле самки и заканчивается образованием первой личинки, имеющей на переднем конце тела крючки и на поверхности его шипики. Эти личинки, окруженные плотной оболочкой, попадают во внешнюю среду и могут быть съедены промежуточным хозяином, в теле которого они проникают из кишечника в полость тела, где превращаются во вторую личинку. Эти личинки имеют хобот, нервную систему и другие органы. У скребней, паразитирующих во взрослом состоянии в кишечнике позвоночных, связанных с водной средой (рыб, земноводных, водоплавающих птиц и др.), промежуточные хозяева — ракообразные, моллюски и другие водные беспозвоночные, а у скребней, обитающих во взрослом состоянии у сухопутных позвоночных, — наземные насекомые.

У гигантского скребня (*Macrocanthorhynchus hirudinaceus*) окончательные хозяева дикие и домашние свиньи, а промежуточные — наземные жуки (майские, бронзовки и др.). Длина этого паразита 25 см и больше, интенсивное заражение им может вызвать массовый падеж свиней. Аналогичные явления наблюдаются у рыб, водоплавающих птиц и других окончательных хозяев скребней.

## ТИП КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ (ANNELIDA)

Кольчатые черви, или кольчецы, — самый высший тип червей. Организация их всесторонне усложнилась по сравнению с первичнополостными, от которых они произошли, согласно наиболее обоснованной гипотезе, в результате перехода к более активному и разнообразному образу жизни. Подавляющее большинство кольчецов обитает в океанах, морях, пресных и солоноватых водоемах. Некоторые же высшие группы типа (дождевые черви, некоторые роды пиявок и др.) стали активными наземными

животными, но обитающими в условиях достаточной влажности в почве и воздухе. Таким образом, в этом типе началось благодаря усложнению организации завоевание суши; предшествующие же группы животных обитали в водной среде, а на суше могли существовать лишь в покоящемся состоянии. Всего известно около 17 000 видов кольчецов.

### Общая характеристика

**Строение.** Тело, как правило, вытянутое, типично червеобразное (рис. 62), в поперечном сечении округлое, немного уплощенное (рис. 63). Длина тела различна (от 0,5 мм до 3 м), чаще она колеблется в пределах 10—150 мм. Тело расчленено на головной отдел (*простомиум*), следующие за ним кольца (или *сегменты*, или *метамеры*), число которых обычно велико (несколько десятков), и задний отдел (*пигидиум*). С простомиумом и пигидиумом обычно срастаются несколько прилежащих к ним метамеров. Сегменты, или метамеры, как правило, сходны по своему внешнему и внутреннему строению. Такое расчленение называется *гомомонной сегментацией*, или *гомомонной метамерией*. Сегменты отделены друг от друга перегородками (*диссепиментами*).

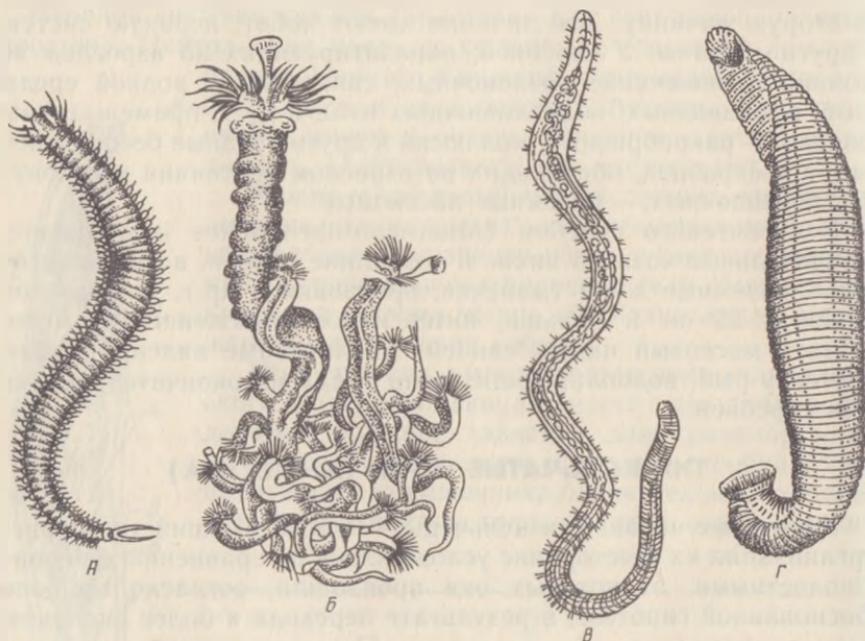


Рис. 62. Представители главных групп кольчатых червей:

А — бродячий многощетинковый червь, Б — сидячий многощетинковый червь, В — мало щетинковый червь, Г — пиявка медицинская

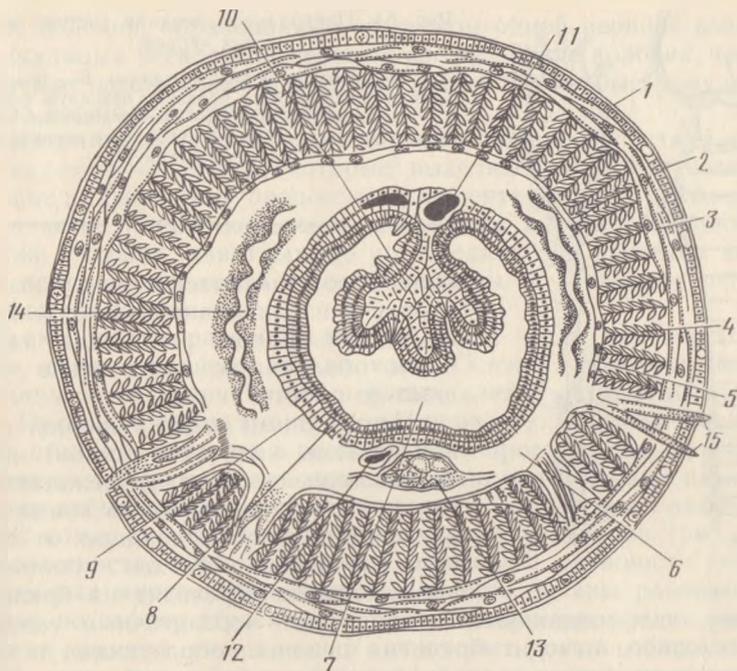


Рис. 63. Поперечный срез кольчатого червя:

1 — кутикула, 2 — эпидермис, 3 — кольцевые мышцы, 4 — продольные мышцы, 5 — целомический эпителий, 6 — вторичная полость тела (целом), 7 — полость кишечника, 8 — мезодермальный слой стенки кишечника, 9 — энтодермальный слой кишечника, 10 — тифлозоль, 11 — спинной кровеносный сосуд, 12 — брюшной кровеносный сосуд, 13 — брюшная нервная цепочка, 14 — метанефридий, 15 — щетинки

Кожный покров состоит из однослойного эпидермиса и выделенной им обычно тонкой кутикулы. В коже много разных желез, выделяющих слизь для уменьшения трения при движении червей, вещества для привлечения особей того же вида (в особенности в период размножения), для отпугивания врагов и др. У многих видов наружные покровы содержат различные пигменты, придающие червям характерную для каждого вида окраску, у некоторых морских многощетинковых червей и у разных пиявок довольно яркую и сложную. Виды, обитающие в грунте водоемов или в почве, лишены пигментов.

**Нервная система** (рис. 64). Она развита значительно лучше, чем у ранее рассмотренных типов червей: ее ганглии крупнее, стволы толще и содержат большее количество нервных клеток. Тонкое строение ее, как это было выяснено современными электронно-микроскопическими исследованиями, сложное. Особо нужно отметить, что центральная нервная система у низших червей еще тесно связана с эпидермисом, у кольцецов же она

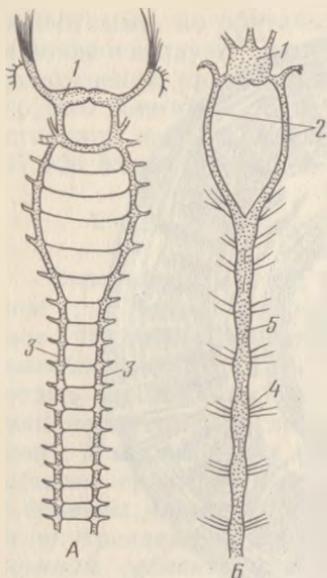


Рис. 64. Центральная нервная система кольчатых червей:

А — примитивная (в виде лестницы), Б — более централизованная (стволы образуют брюшную цепочку). 1 — головные ганглии, 2 — окологлоточные стволы, 3 — продольные стволы, 4 — головная нервная цепочка с ганглиями (4)

полностью отделилась от наружных кровов и изолирована от окружающих ее тканей хорошо развитыми наружными оболочками, что сильно улучшает ее работу.

Центральный отдел типичной нервной системы кольчатых червей состоит из *головного ганглия* (мозга), лежащего на спинной стороне переднего конца тела над глоткой, двух отходящих от мозга *окологлоточных ствол* (*коннективов*), которые переходят на брюшную

сторону, где соединяются и образуют *подглоточный ганглий*. От последнего отходит брюшная цепочка, образующая в каждом сегменте (чаще в средней части его) ганглий, чем объясняется данное ей название. У низших видов типа головных ганглиев два, от каждого из которых по брюшной стороне идет до заднего конца тела тонкий ствол с небольшими ганглиями в каждом сегменте. Оба ствола соединены поперечными перемычками. Такая система получила название *лестничной нервной системы*. Последняя менее централизована, более проста по тонкому строению и в некоторой степени сходна с нервными системами низших червей (см. рис. 31, 55). Сказанное позволяет сделать вывод, что типичная центральная нервная система кольчатых червей развилась в процессе эволюции из лестничной системы.

Каждый ганглий брюшной цепочки иннервирует органы сегмента, в котором он расположен, и согласует их работу. Головной ганглий, окологлоточные коннективы и подглоточный ганглий иннервируют органы чувств, части пищеварительной и других систем, находящиеся в переднем отделе тела. Особо нужно отметить, что головной ганглий через остальные части центральной нервной системы (окологлоточные коннективы, подглоточный ганглий и брюшную цепочку) координирует работу всех отделов тела червей, и эта функция мозга выражена у кольчатых червей значительно сильнее, чем у низших червей. Однако благодаря относительной самостоятельности метамерных ганглиев части тела кольчатых червей, отделенные от простомыума, сохраняют в течение довольно длительного времени двигательную и другие функции.

У многих кольчатых червей в брюшной цепочке имеются длинные

толстые волокна, образованные отростком одной нервной клетки или отростками нескольких нервных клеток. Такие волокна, часто называемые *гигантскими волокнами*, способствуют быстрому проведению нервных раздражений.

В центральной нервной системе рассматриваемых червей есть *нейросекреторные клетки*, которые выделяют *гормоны*, воздействующие на различные процессы жизнедеятельности (размножение, развитие и др.) кольцецов. Подобные клетки обнаружены и у ниже стоящих животных, но у последних они рассеяны диффузно вдоль центральной нервной системы, а у высших червей образуют скопления.

Органы чувств разнообразны, большая часть их сосредоточена в коже переднего отдела тела. Осязательные ощущения воспринимаются окончаниями нервных клеток с тонкими волосками. Органы, реагирующие на различные химические раздражения, обычно находятся в особых ямках простомиума, наиболее чувствительные из них расположены около рта и играют важную роль при добывании пищи. Светочувствительные клетки рассеяны по всей коже. У морских многощетинковых кольцецов (рис. 65) и у большинства пиявок имеются различной сложности глаза. У некоторых многощетинковых червей есть органы равновесия, похожие по своему строению на соответствующие органы медуз и других низших животных. У некоторых видов обнаружены органы, связанные с брюшной цепочкой и выполняющие такие же функции, как и органы боковой линии рыб (см. с. 252).

В надглоточном ганглии намечается, но еще не становится постоянным разделение его на отделы, каждый из которых связан с определенными органами чувств (глазами, химическими рецепторами и т. д.).

Усложнение развития нервной системы кольцецов по сравнению с такими же системами ранее рассмотренных типов многоклеточных животных (начиная с кишечнополостных) обеспечивает более активную и согласованную работу всех систем и органов, более сложное поведение, успешное освоение новых сред обитания.

**Двигательная система.** Кожно-мускульный мешок значительно лучше развит, чем у плоских и первичнополостных червей (см.

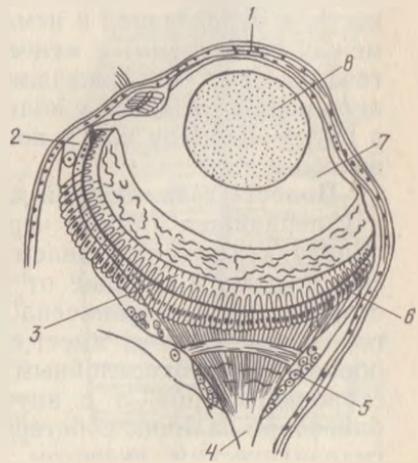


Рис. 65. Глаз многощетинкового кольцеца:

1 — роговица, 2 — клетка, выделяющая стекловидное тело, 3 — светочувствительные палочки, 4 — зрительный нерв, 5 — зрительный пигмент, 6 — сетчатка, 7 — стекловидное тело, 8 — хрусталик

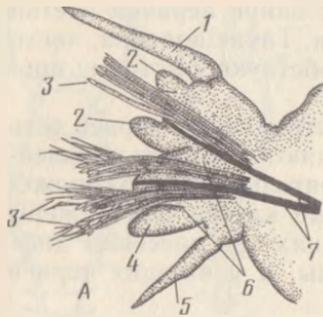


Рис. 66. Органы передвижения кольчецов (А — параподия, Б — изолированная щетинка дождевого червя)

1 — спинной шупик, 2 — спинная лопасть, 3 — пучки щетинок, 4, 6 — брюшные лопасти, 5 — брюшной шупик, 7 — опорные щетинки

рис. 33, 54, 63). Под эпидермисом лежит хорошо выраженный слой кольцевых мышц, под которым находится значительно более толстый слой продольных мышц. Кроме того, имеются другие группы мышц: мышцы, идущие от спинной стороны к брюшной; мышцы в перегородках между сегментами; мышцы, направленные косо к продольной оси тела; мышцы разных придатков (усиков, шупалец и др.) на переднем отделе тела.

Для кольчецов характерно наличие вспомогательных органов передвижения — щетинок и параподий (рис. 66). Щетинки — твердые образования из органического вещества хитина. Они образованы клетками эпидермиса, сидят в эктодермальных мешочках и приводятся в движение специальными мышцами. Параподии — боковые выросты тела с хорошо развитой мускулатурой. Каждая параподия обычно состоит из двух лопастей — спинной и брюшной, которые могут подразделяться на лопасти второго порядка. Внутри каждой из главных лопастей имеется опорная щетинка. Параподии снабжены пучками щетинок и имеют два шупика (спинной и брюшной), в эпидермисе которых находятся разные органы чувств, воспринимающие механические и другие раздражения. Расчленение тела на сегменты увеличило его гибкость, а чередование в нем более подвижных участков (границы между сегментами) с менее подвижными (средние части сегментов) сыграло, как показали специальные исследования, важнейшую роль в развитии у кольчецов способности глубоко проникать в грунт водоемов или в почву в поисках пищи, при спасении от врагов и т. п.

**Полость тела.** Опорой для мышечной системы кольчецов, как и у первичнополостных червей, служит полостная жидкость, но наполняющая так называемую *вторичную полость* тела, или *целом*. Эта полость в отличие от первичной полости (которая с одной стороны была отграничена кожно-мышечным мешком, а с другой — кишечником) имеет свои собственные стенки (см. рис. 63), образованные однослойным эпителием, покрывающим с наружной стороны мышцы, а с внутренней — стенки кишечника. Целом благодаря наличию собственных стенок является более надежным гидравлическим скелетом для взрослой мышечной системы

кольчатых червей, чем первичная полость тела. В каждом сегменте целом состоит из двух мешочков — правого и левого. Мешочки соединяются над и под кишечником, в результате чего образуются две продольные складки — *брыжейки*, или *мезентерии* (спинной и брюшной), идущие по средней линии почти через все сегменты и служащие для подвешивания кишечника и других органов.

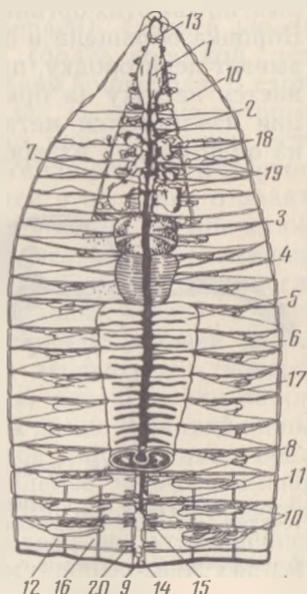
Опорную роль играют в теле кольцецов уплотненные пластинки (называемые *пограничными*), которые подстилают эпидермис, разделяют мышцы. Они развиты в перегородках между сегментами и в других частях тела, важны для нормального функционирования всех систем органов и повышают прочность тела.

Целом, как и первичная полость тела, выполняет также функцию переноса веществ. Однако в связи с усложнением строения организма кольцецов, возрастом интенсивности их жизнедеятельности у них развивается в процессе эволюции специальная система переноса веществ (выполняющая и некоторые другие функции) — кровеносная система.

**Кровеносная система.** В ее состав входят два главных сосуда — спинной и брюшной (рис. 67). Первый проходит над кишкой и мезентерии, который подвешивает кишку, второй — под кишкой и мезентерии, близко к брюшной нервной цепочке, в каждом сегменте оба сосуда соединены кольцевыми сосудами. Самые мелкие сосуды — капилляры, имеющие очень тонкие стенки, через которые из крови во все части тела проникают вещества, необходимые для ассимиляции и диссимиляции, а в кровь из тканей поступают продукты диссимиляции, подлежащие удалению наружу через органы дыхания и выделения. Капилляры впадают в другие сосуды, диаметр последних постепенно возрастает и самые крупные из них связаны с упомянутыми выше главными сосудами. В спинном сосуде кровь течет к переднему концу тела, в брюшном — к заднему. Кровь движется благодаря сокращению стенок обоих сосудов и передних кольцевых сосудов.

Рис. 67. Анатомия дождевого червя:

1 — глотка, 2 — пищевод, 3 — зоб, 4 — желудок, 5 — задняя кишка (начало), 6 — спинной кровеносный сосуд, 7 — кольцевые кровеносные сосуды, 8 — брюшной кровеносный сосуд, 9 — кровеносный сосуд, проходящий под брюшной нервной цепочкой, 10 — метанефридий, 11 — воронка метанефридия, 12 — линии, указывающие расположение рядов щетинок, 13 — околочлотовое нервное кольцо, 14, 15 — брюшная нервная цепочка, 16 — нервы, 17 — перегородки, 19 — половые органы, 20 — кровеносные сосуды, проходящие по бокам нервной цепочки



В жидкой части крови (*плазме*) находятся разные клетки (*форменные элементы крови*), в том числе фагоциты, способные захватывать бактерии, отмирающие клетки данного организма и переваривающие их. В плазме имеются дыхательные пигменты, т. е. особые сложные органические вещества, которые в органах дыхания поглощают большое количество кислорода и отдают его потом разным тканям во время движения крови по организму. У разных групп кольцецов цвет крови специфичен и зависит от того, какой пигмент в ней растворен — зеленоватый, желтоватый и т. д. Самый совершенный дыхательный пигмент, переносящий наибольшее количество кислорода, *гемоглобин*, придающий крови красный цвет, но им обладают сравнительно немногие виды типа.

**Дыхательная система.** Газообмен у кольцецов, как и у низших животных, в основном совершается через кожу, но благодаря разветвлению кровеносных сосудов во всех частях тела и быстрому движению крови в сосудах снабжение организма кислородом и удаление наружу углекислого газа резко усиливаются. Кроме того, дыхательная поверхность кожи увеличивается благодаря различным выростам на ней, а у многих видов (главным образом у хищных многощетинковых кольцецов) имеются по бокам сегментов разветвленные придатки, играющие роль жабр. Усовершенствование процессов дыхания имеет большое значение для рассматриваемых червей в связи с активизацией их образа жизни.

**Выделительная система.** Основными органами выделения являются метанефридии (рис. 68). Типичный метанефридий состоит из воронки и длинной трубочки, в стенках которой разветвляются кровеносные сосуды. В каждом сегменте, за исключением некоторых, по два этих органа, слева и справа от кишечника (см. рис. 67). Воронка обращена в полость одного сегмента, а трубочка пронизывает перегородку, проходит в лежащий сзади сегмент и открывается наружу на брюшной стороне тела. Продукты диссимиляции извлекаются метанефридиями из целомической жидкости и из оплетающих их кровеносных сосудов.

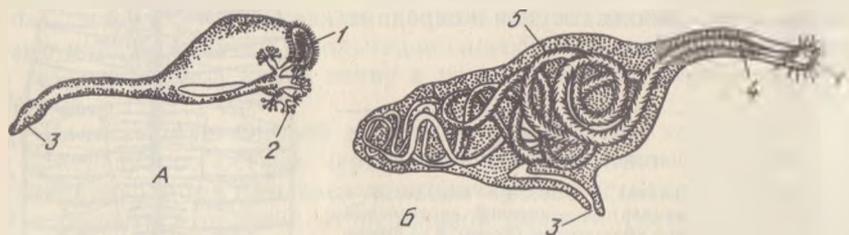


Рис. 68. Органы выделения (метанефридии) кольцецов:

А — метанефридий с плазменными клетками (часть органа, отмеченная мелкими точками, возникла из протонефридиальной трубки, остальная часть — из половой воронки, или целомодукта, Б — типичный метанефридий; 1 — воронка, 2 — плазменные клетки, 3 — наружное отверстие, 4 — канал органа, 5 — кровеносные сосуды, разветвляющиеся в стенках канала

У ряда кольчатых червей с метанефридиями связаны трубочки протонефридиального типа, замкнутые на концах, обращенных в полость тела пламенными клетками. Это показывает, что метанефридии возникли из протонефридий, которые соединились с воронками, развившимися на перегородках между сегментами. Такие поронки, называемые *целомодуктами*, у древних кольцецов служили для вывода половых клеток (созревающих на стенках целома) наружу.

На стенках целома имеются многочисленные клетки, поглощающие из полостной жидкости продукты распада. Особенно много таких клеток (называемых *хлорагогенными*) на стенках средней части кишечника. Продукты распада, изъятые из целомической жидкости и заключенные в названных клетках, не оказывают вредного воздействия на организм. Клетки, нагруженные такими продуктами, могут через метанефридии или через поры в стенках тела выходить наружу. Кроме того, по новым данным, в хлорагогенных клетках образуются гемоглобин и некоторые другие вещества, необходимые для жизнедеятельности кольцецов.

**Пищеварительная система.** В связи с активизацией образа жизни и необходимостью быстрее переваривать пищу для восполнения возросшей траты ассимилированных веществ пищеварительная система у кольцецов более совершенна, чем у предков этих червей. Усилилась дифференциация пищеварительного аппарата на разные отделы, вследствие чего каждый из них стал лучше выполнять свои функции. Кишечная трубка состоит из следующих отделов: ротовой полости, глотки, пищевода (нижняя часть его у многих видов расширяется в зоб), мускулистого желудка (хорошо развитого, например, у дождевых червей), средней кишки (обычно очень длинной), задней кишки (более короткой, чем предыдущая) и анального отверстия на заднем конце тела. В глотку и пищевод впадают протоки разных желез, выделения которых способствуют продвижению пищи. У ряда видов в глотке есть челюсти и другие приспособления для нанесения ран своей жертве. Механическая обработка пищи совершается в передних отделах, химическая обработка (т. е. разложение сложных органических веществ на более простые органические вещества) и всасывание в кровь продуктов пищеварения — в средней кишке. У многих видов, принадлежащих к классу малощетинковых червей (в частности, у дождевых червей), на спинной стороне средней кишки имеется глубокое продольное впячивание (*тифлозоль*), которое увеличивает поверхность этого отдела (см. рис. 63), что важно для ускорения переваривания и всасывания пищи. В задней кишке могут всасываться в кровь остатки продуктов пищеварения и вода. Главная же функция этой кишки — удаление через анальное отверстие непереваренных остатков пищи. Прогрессивное развитие пищеварительной системы кольцецов тесно связано с усложнением нервной и мышечной систем, появлением кровеносной системы

и изменением других систем. Источники питания кольчатых червей — беспозвоночные животные и остатки разных организмов в виде так называемого *детрита*. Настоящих паразитов в этом типе очень мало.

**Размножение.** Одни кольцецы размножаются бесполом и половым способами, у других наблюдается только половое размножение. Бесполое размножение происходит путем деления. Часто в результате деления может получиться цепочка червей, которые не успели еще разойтись. Строение полового аппарата различно. Многощетинковые кольцецы (они обитают в морях) раздельнополы и имеют просто устроенный половой аппарат. Половые железы развиваются у них на стенках целома, половые клетки выходят в воду через разрывы в стенках тела или через мета-нефридии. Оплодотворение яйцеклеток происходит в воде. Кольцецы, живущие в пресной воде и в сырой земле (малощетинковые), а также все пиявки (пресноводные и морские) гермафродиты. Их половой аппарат имеет сложное строение. Оплодотворение внутреннее.

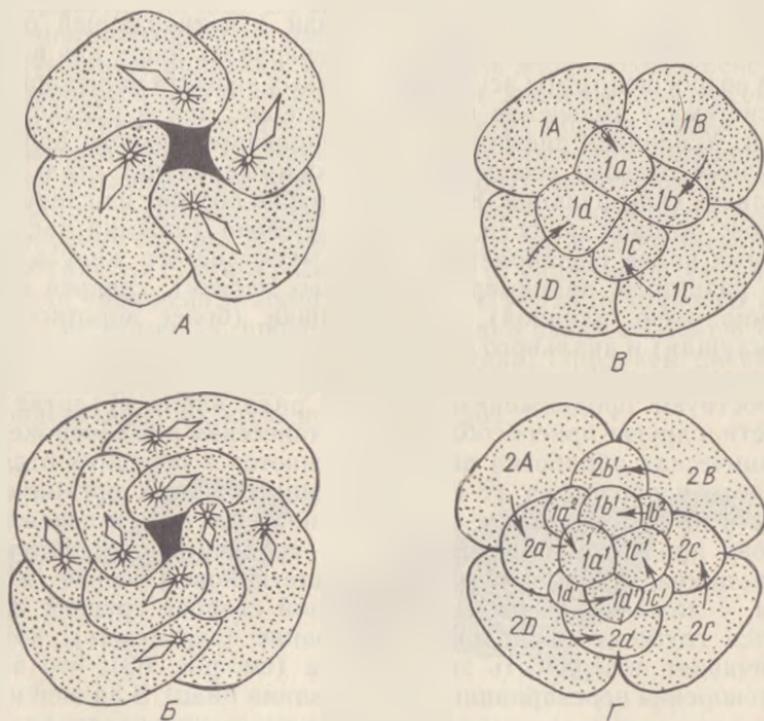


Рис. 69. Схема спирального дробления зиготы:

А — переход от четырех к восьмиклеточной стадии, Б — стадия восьми клеток, В — переход к стадии 16 клеток, Г — зародыш на стадии 16 клеток (цифрами обозначен порядок появления бластомеров)

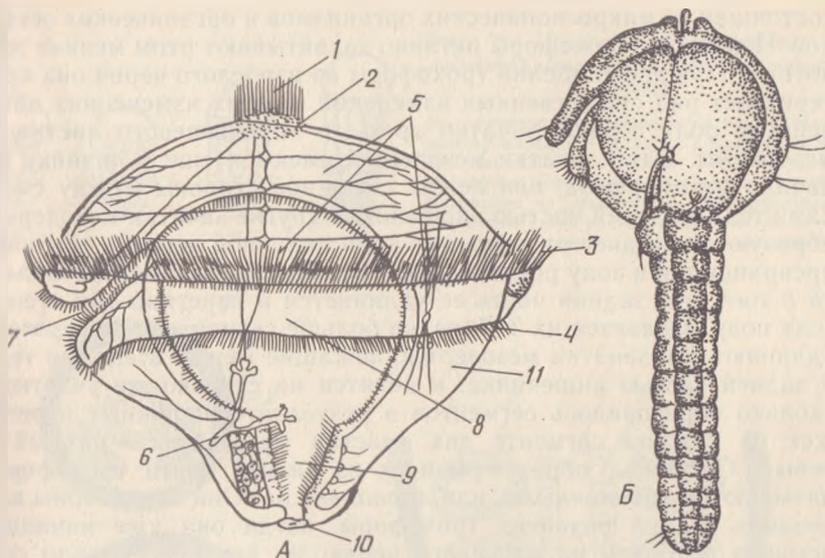


Рис. 70. Трохофора и превращение ее во взрослого червя (А — личинка, Б — начало превращения во взрослого червя):

1 — реснички, 2 — теменная пластинка, 3 — предротовой пояс ресничек, 4 — послеротовой пояс ресничек, 5 — мышцы, 6 — протонефридии, 7 — рот, 8 — средняя кишка, 9 — задняя кишка, 10 — анальное отверстие, 11 — первичная полость тела

**Развитие.** Дробление оплодотворенного яйца, в результате которого образующиеся бластомеры располагаются по спирали (рис. 69), напоминает тот же процесс у ресничных червей. Многощитковые кольцецы развиваются с превращением: из их яиц образуются личинки *трохофоры* (рис. 70), совсем непохожие на взрослых червей и превращающиеся в последних только после сложных преобразований. Трохофора — планктонный организм. Она очень мала, прозрачна, по экватору ее тела обычно проходят два пояса ресничек: один, верхний — над ртом, другой, нижний — под ртом. Следовательно, трохософора состоит из двух частей — верхней, или передней, и нижней, или задней, заканчивающейся анальной лопастью. У трохософор некоторых видов может быть несколько поясов ресничек. На верхнем конце торчит пучок ресничек, прикрепленных к теменной пластинке (личиночному органу чувств). Под пластинкой находится нервный центр, от которого отходят нервы. Мышечная система состоит из волокон, идущих в разных направлениях. Кровеносной системы нет. Пространство между стенками тела и кишечником представляет собой первичную полость тела. Органы выделения — протонефридии. Пищеварительный аппарат состоит из трех отделов: переднего, среднего и заднего, заканчивающегося анальным отверстием. Благодаря работе ресничек личинка движется и в ее рот поступает пища,

состоящая из микроскопических организмов и органических остатков. Некоторые трохофоры активно захватывают ртом мелких животных. При превращении трохофоры во взрослого червя она претерпевает ряд существенных изменений. В этих изменениях важнейшую роль играют зачатки третьего зародышевого листка — *мезодермы*. Одни зачатки мезодермы имеются еще у личинки до начала метаморфоза, они лежат с каждой стороны между стенками тела и задней частью кишечника. Другие зачатки мезодермы образуются позднее от переднего края анальной лопасти, который превращается в зону роста червя. Метаморфоз личинки начинается с того, что задняя часть ее удлиняется и перетяжками стенок тела подразделяется на 3, 7, редко больше сегментов. После этого удлиняются и зачатки мезодермы, лежащие между стенками тела и задней частью кишечника, и делятся на столько же участков, сколько образовалось сегментов в результате наружных перетяжек. В каждом сегменте два участка мезодермы — правый и левый. Сегменты, образовавшиеся из задней части трохофоры, называются *личиночными*, или *ларвальными*. Они характерны для поздних стадий развития трохофоры, когда она уже начинает немного походить на взрослого червя, но еще имеет мало сегментов. В процессе дальнейшего развития сегменты образуются зоной роста. Эти сегменты называются *послеличиночными*, или *постларвальными*. Их образуется столько, сколько сегментов имеет взрослый червь данного вида. В постларвальных сегментах сначала делятся на участки мезодермальные зачатки (по два в каждом кольце), а потом наружные покровы (рис. 71).

Основные системы органов взрослого червя образуются следующим образом (рис. 72). Из эктодермы развиваются эпидермис, нервная система, передний и задний концы пищеварительной трубки. Мезодермальные зачатки в каждом кольце растут и вытесняют при этом первичную полость, правые и левые зачатки сходятся над и под кишечником, так что вдоль него, сверху и снизу, образуются спинной и брюшной кровеносные сосуды и мезентерии. Следовательно, стенки сосудов образуются из мезодермы, а полость их представляет собой остатки первичной полости тела. В середине же зачатков клетки раздвигаются, возникает и все разрастается целомическая полость тела, которая со всех сторон окружена клетками мезодермального происхождения. Такой способ образования целома называется *телобластическим*. Каждый мезодермальный зачаток, разрастаясь, сходитя впереди и сзади с соседними зачатками и между ними возникают перегородки, а мезодермальные клетки, окружающие остатки первичной полости между перегородками, образуют кольцевые кровеносные сосуды. Наружный листок мезодермальных зачатков, прилегающий к эктодерме, дает начало мышцам кожно-мускульного мешка, внутренний листок окружает пищеварительную трубку. Следовательно, стенки кишечника становятся теперь двойными: внутренний слой (за исключением его переднего и заднего концов, происходящих

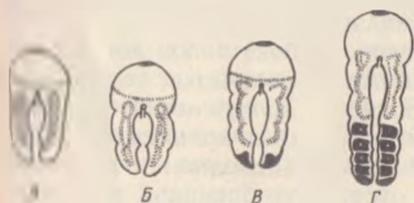


Рис. 71. Образование ларвальных и постларвальных сегментов кольчатого червя:

*А* — мезодермальные полосы еще не сегментированы, *Б* — полосы разделились на три ларвальных сегмента, *В* — появление на заднем конце тела зоны роста, *Г* — образование из зоны роста постларвальных сегментов (зона роста и целомические мешки постларвальных сегментов зачерчены)

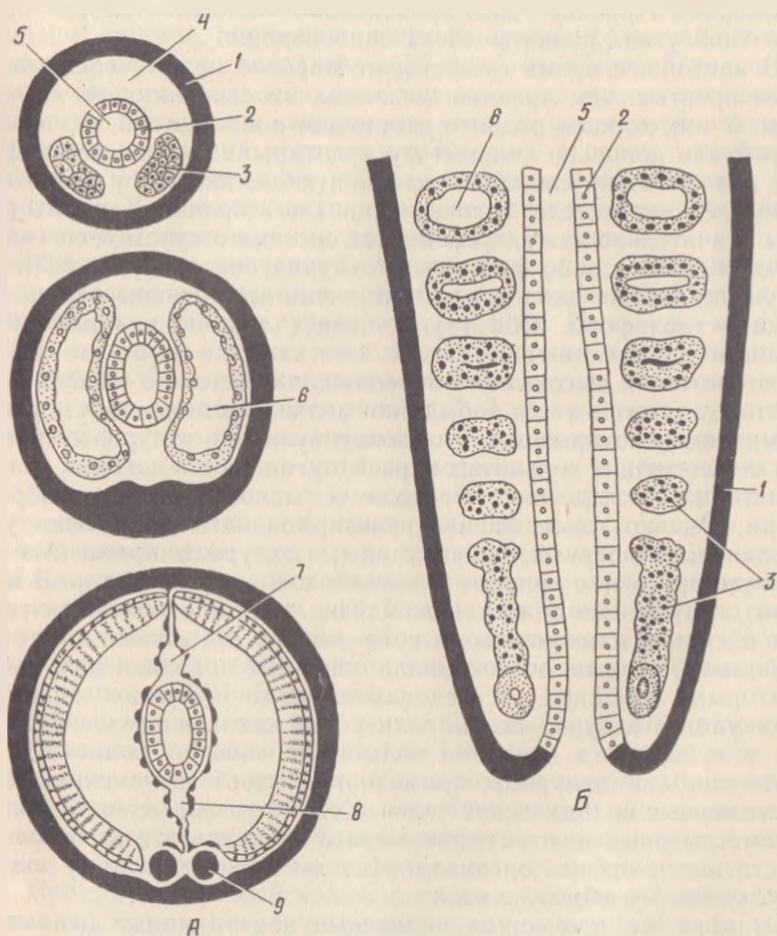


Рис. 72. Развитие вторичной полости тела у кольчатых червей:

*А* — три последовательные стадии развития червя (в поперечном разрезе), *Б* — задний конец развивающегося червя в продольном разрезе; *1* — эктодерма, *2* — энтодерма, *3* — мезодерма, *4* — первичная полость тела, *5* — полость кишечника, *6* — вторичная полость тела (целом), *7* — спинной кровеносный сосуд, *8* — брюшной кровеносный сосуд, *9* — брюшная нервная цепочка

из эктодермы) развился из энтодермы, наружный — из мезодермы. Воронки метанефридий образуются из мезодермы, их трубки (возникшие из протонефридиальных трубок) — из эктодермы.

**Происхождение.** Сложная организация кольчатых червей возникла в результате длительной эволюции. До сих пор в типе есть небольшая группа видов, называемых древними кольчецами, у которых более простая нервная система (небольшие головные ганглии, сохранение двух стволов, отсутствие брюшной цепочки), чем у остальных видов. У них же нет щетинок и параподий, но метамерное строение тела, кровеносная система и другие признаки типа у них развиты достаточно хорошо.

В настоящее время существуют морские целомические черви более простые, чем древние кольчецы, это *сипункулиды* и *эхиуриды*. У них хорошо развита вторичная полость тела, служащая опорой для довольно сильной мускулатуры, есть два метанефридия, сравнительно сложный сквозной кишечник, но у них отсутствует метамерия тела, головные ганглии и брюшные стволы развиты значительно хуже, кровеносная система отсутствует у сипункулид и очень слабо развита у эхиурид, метанефридий (целомодуктов) только одна пара и они очень примитивны и т. д. Личинка — трохофора. Обе группы ведут малоподвижный образ жизни и не покидают вырытый ими канал в морском грунте, из которого они высовывают переднюю часть тела с мускулистым хоботом, служащим для добывания мелких организмов и детрита. По мнению некоторых зоологов, сипункулиды и эхиуриды произошли от настоящих кольчатых червей, организация которых сильно упростилась вследствие перехода к малоподвижному образу жизни. Однако такое мнение нельзя признать достаточно убедительным. Во-первых, сипункулиды и эхиуриды проявляют активность при рытье каналов и захвате пищевых объектов. В этой связи следует напомнить, что сидячие многощетинковые черви, хотя и сильно изменились по сравнению с бродячими многощетинковыми червями, но сохранили основные признаки кольчецов. Во-вторых, новейшие исследования эмбрионального развития сипункулид и эхиурид не выявили у них никаких следов метамерии, т. е. главного признака кольчатых червей. Следовательно, сипункулиды и эхиуриды примитивные, хотя и изменившиеся, неметамерные целомические черви. Кольчатые же черви возникли от неметамерных целомических червей в результате длительного естественного отбора организмов ко все возрастающему активному, роющему образу жизни.

От кого же произошли первичные неметамерные целомические черви? По этому вопросу был высказан ряд гипотез. Согласно более вероятной из них предками первичных целомических червей были первичнополостные черви, но не такие специализированные, как коловратки, а близкие к брюхоресничным. У них в результате длительного естественного отбора усложнилась нервная система, возросла сила кожно-мускульного мешка, нуждав

шегося в более надежном гидроскелете — полости тела, имеющей собственные стенки. Последняя возникла путем покрытия стенок первичной полости эпителиальными клетками. Эта гипотеза подтверждается в свете биогенетического закона строением личинки целомических червей — трохофоры (см. рис. 70), у которой, как и у первичнополостных червей, полость тела первичная, органы выделения протонефридии, кишечник сквозной, заканчивающийся анальным отверстием.

Первичнополостные черви произошли от наиболее активных гурбеллярий, входящих в состав типа плоских червей. Таким образом, плоские, первичнополостные, неметамерные и кольчатые черви образуют последовательный филогенетический ряд, в пределах которого произошло значительное усложнение организации животных. Однако в каждом из этих типов червей возникали группы, организация которых упрощалась в связи с приспособлением к менее активному образу жизни и в особенности к паразитизму. В то же время такие регрессивные группы приобретали адаптации к характерному для них образу жизни.

**Практическое значение** \*. Многие кольцецы достигают массового развития в морских и пресноводных водоемах и играют существенную роль в круговороте веществ. Полихеты многочисленны в морях и океанах и поедаются многими видами промысловых рыб. В 30-х годах текущего столетия группа советских зоологов во главе с выдающимся ученым Л. А. Зенкевичем осуществила удачный опыт по акклиматизации в Каспийском море вида полихет — нерис, где он до этого не встречался. В течение нескольких лет он там сильно размножился и теперь служит важным источником питания осетровых рыб. Водные олигохеты, в изобилии населяющие пресные и солоноватые водоемы, тоже поедаются рыбами или беспозвоночными животными, которые служат источником питания рыб. Поедаются пресноводными рыбами и различные виды пиявок. Дождевые черви играют большую роль в повышении плодородия почв, как это впервые было обстоятельно доказано Ч. Дарвином.

Для лечения людей от разных болезней издавна применялась медицинская пиявка (*Hirudo medicinalis*), в выделениях слюнных желез которой есть белковое вещество *гирудин*, препятствующий образованию тромбов и содействующий рассасыванию их, а также другие вещества, оказывающие положительное воздействие на некоторые важные физиологические процессы.

Вред, причиняемый кольцецами по сравнению с другими червями (плоскими и первичнополостными), невелик. Некоторые олигохеты являются промежуточными и резервуарными хозяевами паразитов домашних животных. Известны случаи, когда массовое развитие пиявок, сосущих кровь промысловых рыб и полезных

---

\* Краткие сведения об упоминаемых здесь группах кольчатых червей сообщаются ниже.

водоплавающих птиц, вызвало гибель этих животных. Опасность для домашних млекопитающих и людей в теплых и жарких странах представляют медицинская пиявка и в особенности родственные ей виды. Из этих видов в СССР (в Закавказье и Средней Азии) обитает конская, или нильская, пиявка (*Linnatis nilotica*). Челюсти ее слабы, и прокусить кожу она не может. Но, попадая вместе с водой в ротовую полость животных и людей, она передвигается в гортань и трахею, где сосет кровь из слизистых оболочек и в ряде случаев может закупорить дыхательные пути и вызвать удушье и гибель организма. В некоторых субтропических и тропических странах опасность для людей и некоторых домашних млекопитающих представляют наземные кровососущие пиявки.

### Систематический обзор

Тип кольчатых червей разделяется на несколько классов, из которых здесь рассматриваются три: многощетинковые, малощетинковые и пиявки. Основные черты строения первых двух классов указаны в общей характеристике типа и ниже отмечаются лишь особенности их размножения, развития и экологии. Строение же пиявок своеобразно, и оно характеризуется в этом обзоре.

#### КЛАСС МНОГОЩЕТИНКОВЫЕ, ИЛИ ПОЛИХЕТЫ (POLYCHAETA)

Наиболее многочисленная и очень разнообразная группа кольчатых червей. Известно около 13 000 видов. Обитают они, за редким исключением, в морях и океанах. Раздельнополы, органы размножения устроены просто. Половые железы развиваются на стенках целома, созревшие гаметы через разрывы в стенках тела выходят наружу. Оплодотворение наружное. Развитие с превращением, личинка — трохофора. Два главных подкласса: бродячие и сидячие. Первые (см. рис. 62, А) — быстро передвигаются по дну, способны энергично проникать в грунт, могут плавать; головной отдел развит хорошо, с глазами и другими органами чувств на разных придатках этого отдела, сегменты с сильно развитыми параподиями, снабженные большим количеством щетинок. Вторые (см. рис. 62, Б) — сидят в различно устроенных трубках, образованных выделениями из кожных желез; головной отдел развит слабо, с большим количеством различных придатков, играющих существенную роль в добычании пищи, а также с жаберными выростами; параподии развиты слабо.

#### КЛАСС МАЛОЩЕТИНКОВЫЕ, ИЛИ ОЛИГОХЕТЫ (OLIGCHAETA)

Известно около 3500 видов, большая часть которых обитает в пресных водоемах, несколько меньшая — в сырой земле, немногие — в морях. Головной отдел (см. рис. 62, В) развит слабо и, как

правило, лишен придатков. Параподий нет. Щетинок на каждом сегменте мало (например, у дождевых червей их восемь). Гермафродиты; половой аппарат очень сложный и сосредоточен в определенных сегментах средней части тела. Развитие прямое. Яйцоты развиваются в коконах, образующихся выделениями желез пояса, т. е. в нескольких сегментах, на которых открываются половые отверстия. Среди олигохет принято различать две группы. В одну группу входят водные черви, как правило, небольшой величины (несколько сантиметров), а некоторые принадлежат к микроскопическим организмам. В другую группу входят черви, обитающие в основном в почве, достигающие значительной величины (несколько десятков сантиметров). Известны тропические виды длиной до 3 м.

### КЛАСС ПИЯВКИ (HIRUDINEA)

Известно около 400 видов. Встречаются пресноводные, морские и наземные (главным образом в субтропических и тропических районах) пиявки. Многие сосут кровь и соки тела животных, к которым они, как правило, временно прикрепляются. Настоящих паразитов мало. Значительное количество видов — хищники (целиком или по частям заглатывающие свою жертву). Длина тела от 0,5 до 15—25 см. Тело чаще уплощенное, значительно реже округлое, у большинства видов интенсивно окрашенное (черное, коричневое, зеленоватое и др.). Имеются две присоски — околотротовая и задняя. Количество сегментов (метамеров) у всех видов одинаковое — 33, каждый сегмент разделяется на вторичные кольца (затрагивающие только наружные покровы), число которых в разных группах класса неодинаковое (3, 5 и более). Нервная система усложнилась: ее ганглии крупные, нервные клетки велики, органы чувств хорошо развиты. Пиявки самые мускулистые кольцецы: у дождевых червей мышечная система не превышает 29,7 % объема тела, у пиявок достигает 65 %, опорой для которой служит вновь образовавшаяся *паренхима* (состоящая из разных клеточных элементов), заполнившая все промежутки между органами и вытеснившая целом. Параподий и щетинок нет. Передвигаются с помощью попеременного прикрепления присосками к различным субстратам. Многие виды способны к кратковременному плаванию. Кровеносная система в связи с развитием паренхимы в течение эволюции пиявок постепенно редуцировалась и во всех частях тела развилась новая густая сеть сосудов, полость которых представляет собой остатки целома, а не первичной полости, как у других кольцецов. Газообмен совершается в основном через кожу, обильно снабженную новыми сосудами. Метанефридии вследствие редукции целома и развития паренхимы не имеют воронок. Пищеварительная система у кровососущих видов имеет приспособления для нанесения ран жертве — у одних видов мускулистый хобот, у других челюсти с

зубчиками; вещества (выделяемые слюнными железами), препятствующие свертыванию высасываемой крови и гниению ее; отростки средней части кишечника (желудка и кишки) для длительного хранения высосанной крови. У хищных пиявок (они произошли от кровососущих видов) перечисленных приспособлений нет. Все пиявки гермафродиты; строение полового аппарата сложное; оплодотворение внутреннее. Оплодотворенные яйца откладываются в коконы, образуемые веществами желез пояска. Развитие прямое. Пиявки произошли от активных олигохет, которые временно прикреплялись к древним костистым рыбам для сосания крови. В настоящее время известно два вида примитивных пиявок, выделенных в особый род *Acanthobdella* (что означает вооруженная пиявка). У них на переднем конце тела имеется несколько рядов щетинок, служащих для прикрепления к рыбам (лососевым и хариусовым). У одного вида околоротовой присоски нет, а у другого она еще слабо развита. У акантобделл сочетаются признаки олигохет (щетинки, остатки целома, наличие главных кровеносных сосудов и др.) с признаками пиявок (задняя присоска, постоянное число сегментов, разделенных на добавочные кольца, уплощенная форма тела и др.). От них произошли настоящие пиявки, которые вытеснили своих предков, сохранившихся только в субарктических районах Европы, Азии и Северной Америки.

Класс пиявок включает два подкласса: *древние пиявки* (акантобделлы) и *настоящие пиявки*, которые разделяются на два отряда: *хоботные пиявки* и *бесхоботные пиявки*. Последние произошли от примитивных хоботных пиявок. Первый отряд состоит из двух семейств: *плоских пиявок* и *рыбных пиявок*, все виды которых сосут кровь или соки тела разных беспозвоночных и позвоночных животных. Второй отряд состоит из двух семейств: *челюстных пиявок*, одни виды которых сосут кровь позвоночных животных (к ним относится и медицинская пиявка), а другие хищники, произошедшие от предыдущих, поедают главным образом беспозвоночных животных; и *глоточных пиявок*, произошедших от челюстных предков и поедающих мелких беспозвоночных животных.

### Теория зародышевых листков

Сущность теории зародышевых листков (они впервые упоминались в разделе «Происхождение многоклеточных») сводится к двум основным положениям: 1) организмы многоклеточных животных развиваются из трех зародышевых листков: наружного, или эктодермы, среднего, или мезодермы, внутреннего, или энтодермы; 2) каждая система органов у разных групп многоклеточных животных развивается, как правило, из одного и того же листка (рис. 73).

Из *эктодермы* развиваются: наружный покров тела (у позвоночных только наружная часть его), нервная система (вместе с органами чувств), передний и задний участки кишечника (у всех

Рис. 73. Развитие органов человека (женщины) из зародышевых листков:

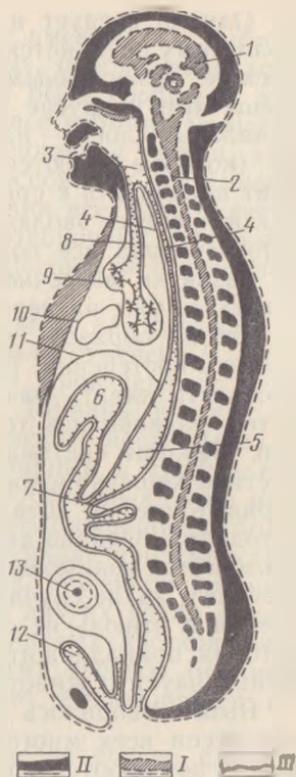
- I — производные эктодермы, II — производные мезодермы, III — производные энтодермы;  
 1 — головной мозг, 2 — спинной мозг, 3 — глотка, 4 — пищевод, 5 — желудок, 6 — печень, 7 — поджелудочная железа, 8 — гортань и трахея, 9 — легкое, 10 — сердце, 11 — грудобрюшная перегородка, 12 — мочевого пузырь, 13 — зародыш в матке

типов многоклеточных животных эти участки по сравнению со всей кишечной трубкой очень малы, исключение составляют только членистоногие, у которых эти участки велики) и некоторые органы, связанные своим происхождением с наружным покровом тела или с эктодермальными участками кишечника.

Из *мезодермы* развиваются: мышечная и соединительная ткани, кровеносная система, стенки вторичной полости тела, воронки метанефридиев, почки позвоночных животных, хорда, хрящевой и костный скелет хордовых животных и др.

Из *энтодермы* развиваются: кишечная трубка, за исключением переднего и заднего участков ее, и органы, связанные в своем происхождении с ней, например печень, поджелудочная железа, мочевого пузырь, легкие позвоночных и др.

Такое фундаментальное сходство в эмбриональном развитии всех многоклеточных животных (от самых низших до самых высших) объясняется, как следует из теории И. И. Мечникова, тем, что исходным предком для названных типов были *паренхимеллы*. Эти наиболее примитивные многоклеточные животные состояли из двух слоев — *кинобласта* и *фагоцитобласта*. Первый соответствует эктодерме, второй представляет собой энтодерму и мезодерму, пока не разделенные. Нужно также помнить, что дифференциация на два упомянутых слоя сначала была не резко выражена и у ранних паренхимелл отдельные клетки кинобласта еще могли захватывать пищу, хотя их главная функция была двигательная (и защитная), а клетки фагоцитобласта, переместившись у многих губок наружу, смогли в основном выполнять защитные функции. Таким образом, паренхимеллы были еще двухслойные животные, какими оставались и два низших типа Metazoa — губки и кишечнополостные; только у гребневиков, принадлежащих к типу кишечнополостных, во время эмбрионального развития появляется зачаток мезодермы.



Однако следует напомнить, что у губок и многих кишечнично-полостных появляется *мезоглея*, в которой имеются клетки, называемые *мезенхимными* (из них могут развиваться скелетные, мышечные и другие элементы), происходящие из обоих первоначальных слоев — наружного и внутреннего. Мезенхимные клетки (которые имеются и у вышестоящих животных) тоже следует причислить к среднему зародышевому листку. По мере того как в процессе эволюции усложнялось строение животных, мезодерма играла все возрастающую роль в формировании их тела (в развитии мышечной, кровеносной и других систем) и закладывалась уже на первых стадиях эмбриогенеза.

Таким образом, специализация зародышевых листков сложилась постепенно. Поэтому у них еще долго сохранялась возможность давать начало таким клеточным элементам, которые потом развивались только из определенных зародышевых листков. Нервная система развивается из эктодермы, но в характеристике кишечнично-полостных было отмечено, что у этих животных нервные клетки, хотя и в меньшем количестве, происходят и из энтодермы. Однако даже у высших животных отмечаются случаи упомянутой взаимозаменяемости (конечно, в очень ограниченной степени); такие случаи вполне объяснимы с эволюционной точки зрения и отнюдь не опровергают теорию зародышевых листков, которая принадлежит к числу крупнейших эволюционных обобщений науки о животных.

Выше говорилось о главных чертах сходства эмбриональных процессов всех многоклеточных животных. Но в процессе эволюции появляются новые системы органов (например, кровеносная система, целом, органы дыхания членистоногих, легкие позвоночных и др.), которые развиваются из появившихся еще у низших групп *Metazoa* зародышевых листков. Это подтверждает отсутствие окончательной специализации последних и свидетельствует о их способности давать начало системам органов, которых раньше не было. Новые системы органов, появившись в одних группах животных, могут сильно изменяться в группах животных, произошедших от первых, но они будут развиваться из тех же зародышевых листков. Например, кровеносная система членистоногих, как будет показано дальше, довольно сильно отличается от той же системы кольчатых червей, но она возникла из последней и обе развиваются из мезодермы, причем сходным образом. Хрящевой и костный позвоночные столбы позвоночных животных (составляющих высший подтип типа хордовых) развиваются таким же образом из мезодермы, как хорда (осевой скелет) ланцетника — низшего представителя того же типа.

Зародышевые листки были впервые описаны в работе русского академика Х. Пандера в 1817 г., изучившего эмбриональное развитие куриного зародыша. Особенно большую роль в исследовании зародышевых листков позвоночных животных сыграли классические труды другого русского академика — Карла Бэра.

который показал, что зародышевые листки имеются и у эмбрионов других позвоночных (рыб, земноводных, пресмыкающихся). Дополнительные данные по этому вопросу были сообщены другими учеными первой половины XIX в. Но все упомянутые исследования были проведены до победы эволюционной теории, и их результаты не были использованы для обоснования последней и для доказательства общности происхождения всех многоклеточных животных. Обширный же мир беспозвоночных животных, принадлежащих к Metazoa, оставался совершенно не исследованным в этом отношении.

Большое значение эмбриологических данных для доказательства эволюционного развития животных было отмечено Ч. Дарвином в его труде «Происхождение видов», произведшего перелом в биологии. Вдохновленные идеями Дарвина, русские зоологи А. О. Ковалевский и И. И. Мечников вскоре после выхода в свет «Происхождения видов» начали обширные и тщательные исследования эмбрионального развития всех основных групп многоклеточных беспозвоночных животных, продолжавшиеся более 20 лет, и на богатейшем фактическом материале продемонстрировали глубокое сходство в развитии губок, кишечнополостных, червей, членистоногих, мягкотелых и ряда других групп многоклеточных беспозвоночных. Теория зародышевых листков была также подтверждена трудами многих других ученых. Большая заслуга в оформлении теории принадлежит выдающемуся немецкому зоологу Э. Геккелю.

Рассматриваемая теория имеет значение не только для эмбриологии и теории эволюции, но и для других отраслей биологии, в том числе и для физиологии, ибо части организма, происходящие из сходных зародышевых листков, нередко имеют общие физиологические свойства.

## ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИЕ (ARTHROPODA)

Членистоногие произошли от наиболее активных многощетинковых кольчатых червей. У членистоногих, как и у кольчатых, в той или иной степени выражена сегментация тела (рис. 74), центральная нервная система состоит из головных ганглиев, окологлоточных стволов и брюшной цепочки (рис. 75). Есть и другие черты сходства с предками. Но их организация в процессе длительной эволюции сильно изменилась. Членистоногие самые активные и сложные животные из беспозвоночных. Они наиболее распространенные представители царства животных. Возникнув в водной среде (в морях), они после длительной эволюции завоевали сушу, а затем овладели воздушной средой. Количество видов этого типа в несколько раз превосходит количество видов остальных типов животных, вместе взятых. Их роль в круговороте веществ в природе огромна. Практическое значение членистоногих как полезное, так и вредное чрезвычайно ве-

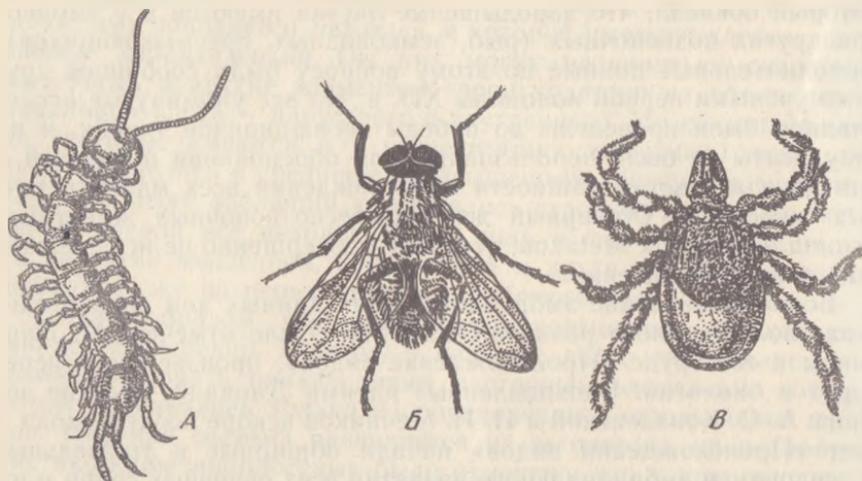


Рис. 74. Различная степень слияния сегментов у членистоногих:

*А* — многоножка, *Б* — насекомое, *В* — клещ

лико и должно постоянно учитываться работниками сельского хозяйства, медицины и других отраслей деятельности человеческого общества. Из сказанного следует, что при разрешении ряда проблем охраны природы членистоногим нужно уделять особое внимание.

### Общая характеристика

**Строение.** Величина тела современных членистоногих колеблется в широких пределах: от нескольких десятых миллиметра до нескольких десятков сантиметров. Преобладают мелкие и средней величины виды. Древние виды типа имели значительные размеры, самые же мелкие и микроскопические виды появились значительно позднее. В расчленении тела членистоногих по сравнению с кольчатыми червями произошли сильные изменения. Древние членистоногие, как и кольцецы, имели сильно расчлененное тело, состоящее из сходных по строению сегментов. По мере эволюционного развития типа между сегментами возникли различия во внешнем и внутреннем строении, тело разделилось на отделы, состоящие из сходных сегментов (см. рис. 74). Принято различать головной, грудной и брюшной отделы. Первый образовался из такого же отдела (простомиума) кольцецов и нескольких передних сегментов. Состав сегментов двух других отделов в разных группах типа неодинаков. В ряде групп типа с головным отделом сливается грудной. К нему могут присоединяться несколько передних брюшных сегментов. Сегменты грудного, как и сегменты брюшного отдела, у многих членистоногих пол-

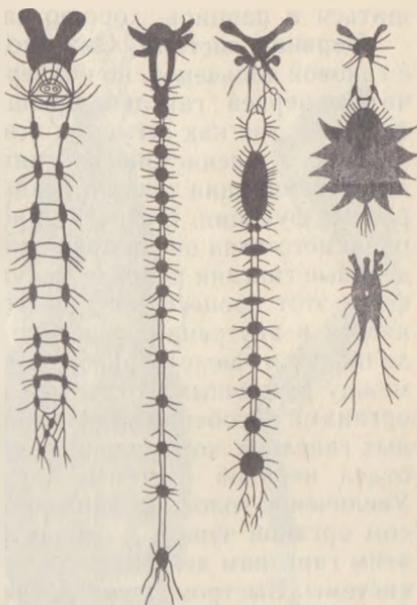
Рис. 75. Различная степень централизации нервной системы у членистоногих (в пределах класса ракообразных)

ностью сливаются. Наконец все отделы, как это имеет место почти у всех клещей, сливаются в одно нерасчлененное тело.

Таким образом, у членистоногих, сначала возникает в отличие от кольцецов *гетерономная сегментация*, а потом происходит постепенная *концентрация тела*, присущая в той или иной степени почти всем группам типа. Среди современных членистоногих сильно расчлененных форм очень мало. Описанные выше процессы гетерономной сегментации и концентрации тела способство-

вали совершенствованию разных функций, усилению коррелятивных связей между частями тела, возрастанию целостности всего организма и, следовательно, сыграли огромную роль в возникновении и в прогрессивной эволюции типа членистоногих.

Тело членистоногих покрыто хорошо развитой кутикулой, выделенной слоем гиподермы. В состав кутикулы входят разные органические вещества: белковые, жироподобные, воскоподобные и др. Но особенно характерен для кутикулы сложный углевод — полисахарид *хитин*, в молекуле которого в отличие от всех углеводов есть атомы азота. В строении молекул хитина есть много общего с молекулами клетчатки — самого распространенного у растений полисахарида, что свидетельствует о родстве растительного и животного царств. Вещества, близкие к хитину, имеются и у ряда других групп животных (например, щетинки кольцецов образуются из хитина, хитиноподобные вещества входят в состав оболочек ряда животных, начиная с простейших). Но ни в одном типе животных хитин не приобрел такого большого значения, как у членистоногих. Хитин — мягкое вещество, но он очень устойчив к химическим воздействиям. Вместе с дубильными веществами он образует прочные пластинки, надежно защищающие тело от механических и других повреждений. Особенно важна роль хитиновой кутикулы в образовании ног и как опоры мышечной системы. Следовательно, хитиновая кутикула приобрела такое большое значение у членистоногих именно в связи с их очень активным образом жизни. У ряда членистоногих кутикула пропитывается углекислыми солями и в связи с этим может превра-



щаться в панцирь, хорошо защищающий от нападения врагов.

**Нервная система.** Она сходна по основному плану строения с таковой кольцецов, но подверглась сильным изменениям. У кольчатых червей ганглии брюшной цепочки выполняют сходные функции, так как сегменты этих животных почти или совсем одинаковы. У членистоногих ганглии брюшной цепочки вследствие дифференциации тела на разные отделы выполняют, как правило, разные функции. В строении нервной системы животных рассматриваемого типа очень ярко отражается концентрация их тела: отдельные ганглии цепочки могут сливаться друг с другом, и у ряда форм этот процесс завершается слиянием всех ганглиев. Усложняется и внутреннее строение нервной системы: в ганглиях увеличивается число нервных клеток и волокон, усиливаются связи между различными отделами этой системы и между ней и всеми органами. Особенно значительны прогрессивные изменения головных ганглиев, которые превращаются в высший и самый сложный отдел нервной системы, часто называемый *головным мозгом*. Увеличение головных ганглиев связано со значительным прогрессом органов чувств и с большим, чем у кольцецов, подчинением этим ганглиям деятельности других отделов центральной нервной системы. Быстрому проведению нервных импульсов способствуют гигантские нервные волокна. Нейроклетки, вырабатывающие гормоны, сконцентрированы в разных отделах центральной нервной системы.

Многие членистоногие проявляют сложные инстинктивные действия. У высших членистоногих довольно хорошо выражена способность к сравнительно быстрому образованию новых (условных) рефлексов. Вообще поведение членистоногих в большинстве случаев намного сложнее, чем высших червей. Органы чувств достигают большого совершенствования. Это в первую очередь относится к органам зрения, но и другие органы чувств (равновесия, обоняния, вкуса и т. д.) развиты очень хорошо.

**Двигательная система.** У членистоногих двигательная система по сравнению с двигательным аппаратом кольцецов сильно усложнилась и обеспечивает быстрые и совершенные движения. Прежде всего следует отметить появление *членистых конечностей* — *ног*, которые, несомненно, развились из пароподий кольчатых червей. Расчленение конечностей делает возможным разнообразные и сложные движения; нерасчлененные пароподии совершать таких движений не могут. Конечности членистоногих разнообразны (рис. 76), ибо они выполняют различные функции. В связи с появлением членистых ног расчленение тела играет в передвижении меньшую роль. Больше того, для быстрого передвижения выгодно, чтобы тело было менее членистое, более короткое, более компактное.

Мышечная система членистоногих (рис. 77) отличается от мышечной системы кольцецов рядом прогрессивных особенностей. Во-первых, мускулатура членистоногих состоит из поперечнопо-

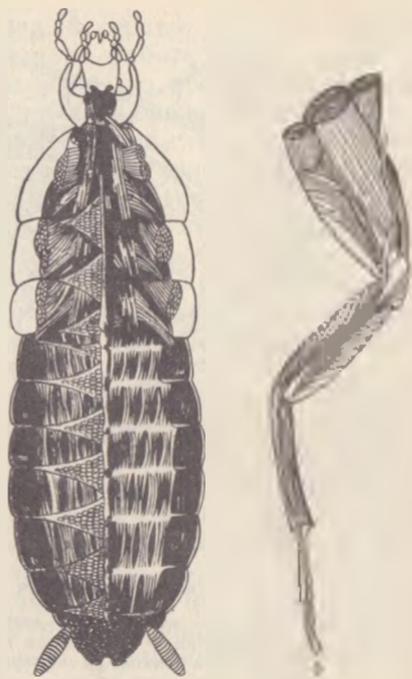
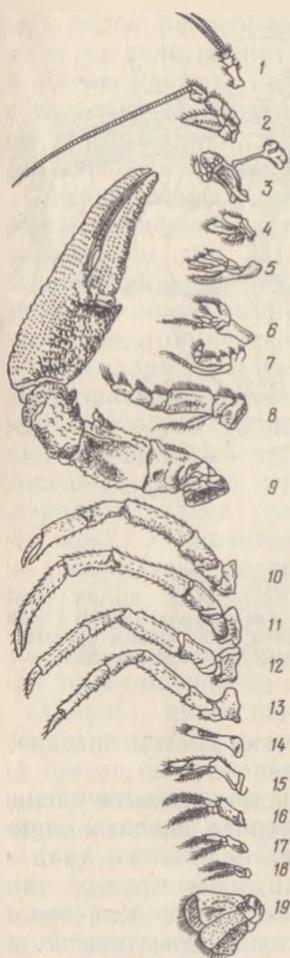


Рис. 77. Мышечная система членистоногих (таракана):

А — мышцы груди и брюшка, Б — мышцы ноги

Рис. 76. Конечности речного рака:

1 — первая пара усиков, 2 — вторая пара усиков, 3 — жвалы (верхние челюсти), 4, 5 — первая и вторая пары нижних челюстей, 6—8 — ногочелюсти, 9—13 — ходильные ноги, 14—19 — брюшные конечности

лосатых, а не из гладких волокон, как у кольцецов. Поперечнополосатые волокна значительно быстрее сокращаются, чем гладкие. Без замены гладкой мускулатуры поперечнополосатой не были бы возможны энергичные движения раков, пауков и особенно полет насекомых. Во-вторых, в отличие от червей у членистоногих нет кожно-мускульного мешка. Последний дифференцировался на большое количество мышечных пучков, независимых друг от друга. Каждый членик ноги, любой сегмент тела приводятся в движение определенными мышцами. В-третьих, мышцы членистоногих имеют прочную и в то же время нетяжелую опору в виде кутикулярного хитинового скелета. Понятно, что совершенствование системы органов передвижения не было бы воз-

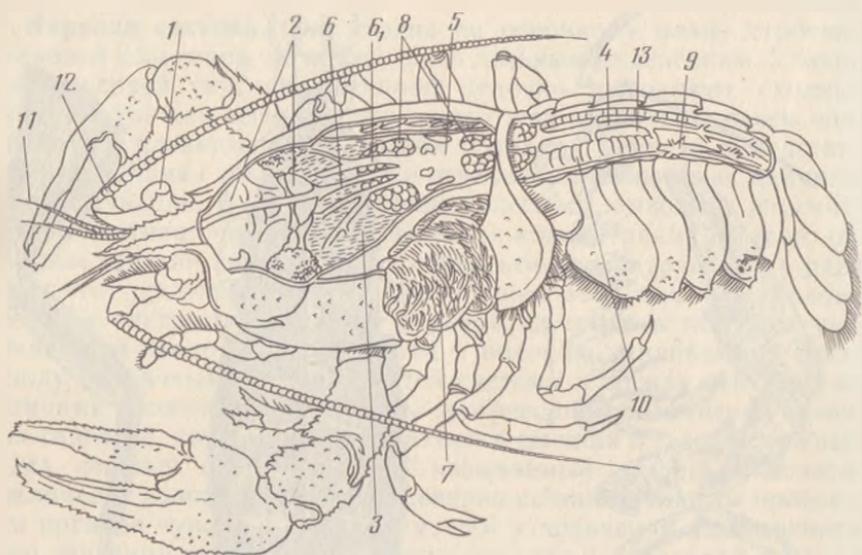


Рис. 78. Анатомия членистоногого (рака):

1 — сложный глаз, 2 — желудок, 3 — «печень», 4, 6 — кровеносные сосуды, 5 — сердце, 7 — жабры, 8 — яичники, 9 — брюшная нервная цепочка, 10 — мышцы брюшка, 11 — первая пара усиков, 12 — вторая пара усиков, 13 — задняя кишка

можно без прогрессивных изменений других систем органов и в первую очередь нервной системы.

**Кровеносная система.** Усиление жизнедеятельности членистоногих было бы невозможно без более быстрого переноса веществ. У подавляющего большинства представителей этого типа есть специальный орган, приводящий в движение кровь, — *сердце* (рис. 78), развившееся из части спинного сосуда. Как правило, сердце сокращается очень часто (несколько десятков и даже более ста раз в минуту), что обеспечивает быстрый оборот крови.

Кровеносная система членистоногих незамкнутая, т. е. кровь течет не только по сосудам, но и изливается между органами. Степень развития сети сосудов весьма различна. У одних членистоногих она развита хорошо, у других сильно редуцирована, у третьих кровеносная система представлена только сердцем. Эту особенность кровеносной системы членистоногих можно расценить как показатель ее несовершенства. Однако следует учесть, что подавляющее большинство членистоногих по сравнению с позвоночными животными имеют небольшие размеры тела и кровь выталкивается из сердца и течет благодаря наличию в нем клапанов и перегородок в полости тела в определенном направлении, несмотря на отсутствие сосудов. Движению крови у членистоногих способствуют работа их совершенной двигательной системы, движение кишечника и другие приспособления. У ряда очень

мелких видов ракообразных и клещей сердца нет, и движение крови в их теле происходит благодаря работе других органов.

У членистоногих, как и у кольцецов, во время эмбрионального развития образуются *целомические мешки*, стенки которых потом разрушаются и возникшая полость тела наполняется кровью, так как кровеносная система у этих животных незамкнутая. Следовательно, у них вторичная полость тела сливается с полостью кровеносной системы, которая по своему происхождению первичная (см. рис. 72), и образуется *смешанная полость тела*.

В крови имеются различные клетки — фагоциты, клетки с дыхательными пигментами и др. Цвет крови в зависимости от состава пигментов разный: желтоватый, голубоватый, красноватый (благодаря наличию гемоглобина) и др.

**Дыхательная система.** У всех ранее рассмотренных животных обмен газов осуществляется через всю поверхность тела. Правда, у многих кольчатых червей имеются кожные придатки, хорошо снабженные кровью и играющие роль жабр, но и у них поглощение кислорода и отдача углекислого газа в основном совершаются через кожу. У значительного большинства членистоногих имеются специальные органы дыхания, и роль кожных покровов в обмене газов, как правило, незначительна. Причины этого понятны. Во-первых, членистоногие покрыты плотной хитиновой кутикулой, через которую затруднено проникновение кислорода, а при превращении ее в панцирь — невозможно. Во-вторых (и это главное), интенсивность обмена веществ у этих животных велика и потребность их в кислороде не может быть удовлетворена только поступлением его через кожу, даже если она достаточно проницаема для газов. Лишь у очень мелких членистоногих, имеющих тонкие покровы и относительно большую поверхность тела (как известно, чем меньше животное, тем больше у него отношение поверхности к объему тела), специальные органы дыхания могут совсем отсутствовать. Органы дыхания членистоногих различны в зависимости от их образа жизни: у первичноводных — *жабры*, у наземных и у многих вторичноводных — *легочные мешочки* и *трахеи*. Эти органы будут описаны в характеристиках классов типа.

**Выделительная система.** У кольчатых червей главными выделительными органами являются метанефридии. Подобные органы, но в сильно измененном и усложненном виде имеются и у первичноводных членистоногих (рис. 79). У наземных членистоногих возникли новые органы выделе-

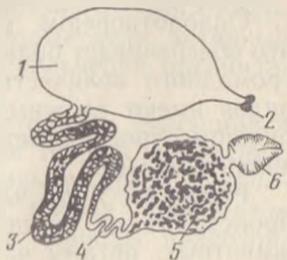


Рис. 79. Орган выделения метанефридиального типа (антеннальная железа рака):

1 — мочевого пузыря, 2 — выделительная пора, 3, 4, 5 — различные участки канала, 6 — целомический мешочек

ния — *мальпигиевы сосуды*, представляющие собой ответвления кишки. Строение органов выделения будет описано в характеристиках классов типа. Как и у ранее рассмотренных групп животных, у членистоногих имеются *нефроциты* — клетки, поглощающие продукты процессов распада веществ. Каковы бы ни были органы и способы выделения членистоногих, они обеспечивают удаление из тела или перевод в нерастворимое состояние продуктов диссимиляции, количество которых сильно возрастает в связи с активным образом жизни этих животных.

**Пищеварительная система.** Обработка пищи (как механическая, так и химическая) у членистоногих в связи с усилением их жизнедеятельности происходит более совершенно и интенсивнее, чем у кольчатых червей. Для всех членистоногих характерно превращение передних ног в *ротовые конечности*, которые служат для добывания и удерживания пищи, а у многих видов для дробления ее. Строение ротовых конечностей в разных группах типа различно. Описание ротовых аппаратов будет дано в характеристиках классов членистоногих.

Передняя часть пищеварительной трубки, происходящая из эктодермы, очень сильно развита. Она покрыта изнутри кутикулой и может состоять из ряда отделов. В этой части кишечника могут развиваться отделы с утолщенными стенками, в которых происходит механическая обработка пищи. Средняя кишка, развивающаяся из энтодермы, относительно невелика, однако пищеварительные соки, выделяемые ею и особыми пищеварительными железами, хорошо разлагают разнообразные органические вещества. Задняя часть кишечника членистоногих достигает большой длины. Как и передняя часть пищеварительного аппарата, она развивается из эктодермы и тоже покрыта изнутри кутикулой, которая предохраняет внутреннюю поверхность ее от разрушения жесткими остатками пищи. Членистоногие питаются самыми разнообразными веществами.

**Размножение.** Отмечено только половое размножение; во многих группах распространен партеногенез. Большая часть этого типа раздельнополы. Высокое развитие нервной системы и большая подвижность организмов облегчают встречу самцов и самок. Гермафродитизм характерен только для одной группы сидячих рачков — усоногих, у которых встреча мужских и женских особей затруднена.

Оплодотворение у большинства членистоногих внутреннее, что обеспечивает большую эффективность его и уменьшает гибель громадного количества половых клеток. Представители многих видов имеют сложные сокоупительные органы. Различия в наружном строении между самцами и самками могут быть очень значительными.

**Развитие.** Яйца членистоногих богаты желтком, и дробление происходит на их поверхности. Как и у всех многоклеточных животных, органы членистоногих развиваются из трех зароды-

шевых листков, но выяснить происхождение отдельных органов из определенных листков вследствие обилия желтка труднее, чем при развитии яиц, бедных желтком. Развитие в большинстве случаев происходит с превращением. У многих видов отличия между личинками и их родителями могут быть очень велики; у ряда групп развитие прямое.

Рост и развитие членистоногих связаны с *линьками*. Хитиновая кутикула вскоре после ее выделения затвердевает и не растягивается. Увеличение же размеров тела происходит только тогда, когда сбрасывается старая кутикула, а образовавшаяся новая еще не затвердела, эластична и не препятствует росту животного. Таким образом, рост членистоногих происходит периодически. Линьке предшествует образование под кутикулой пространства, наполненного жидкостью, выделяемой специальными железами. Эта жидкость растворяет часть старой кутикулы, и она всасывается телом, на поверхности которого (еще под старой кутикулой) образуется новая, мягкая кутикула. Потом в результате напряжения мышц, повышения давления полостной жидкости и других способов нерастворившаяся часть старой кутикулы лопается в наиболее тонких местах, и животное освобождается от нее. Пока новая кутикула мягка, животные менее защищены и хуже приспособлены к передвижению, а также к механической обработке пищи, так как при линьке удаляется и кутикулярный покров переднего отдела пищеварительного аппарата. Удаляется и кутикула задней кишки, что уменьшает защиту последней от механических повреждений.

**Происхождение.** Тесная родственная связь членистоногих с кольчещами бесспорна. Она лучше всего подтверждается расчленением тела и сходством строения центральной нервной системы представителей обоих типов. Более сложно устроенные органы членистоногих происходят, как показано было выше, из соответствующих органов кольчатых червей: членистые ноги возникли из параподий, сердце — из спинного сосуда, сложные метанефридии — из более простых и т. д.

Некоторые органы членистоногих (трахеи, мальпигиевы сосуды и др.) образовались вновь.

Из кольчатых червей только многощетинковые могли быть предками членистоногих: у них имеются параподии, хорошо развитой головной отдел тела и т. д. Понятно, что усложнение организации, приведшее к возникновению членистоногих, могло произойти только у тех многощетинковых, которые вели активный образ жизни. У сидячих многощетинковых кольчещов организация в общем упрощается.

Переход от кольчатых червей к членистоногим совершился в древнейшие времена, и непосредственные предки последних, конечно, уже вымерли. Наиболее примитивными среди ископаемых членистоногих были представители класса *трилобитов* (рис. 80), очень многочисленные в первые периоды палеозой-

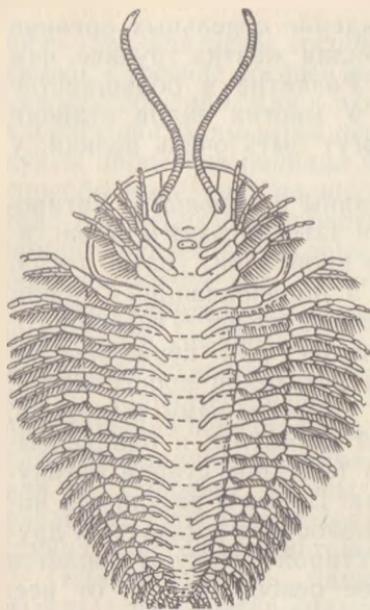


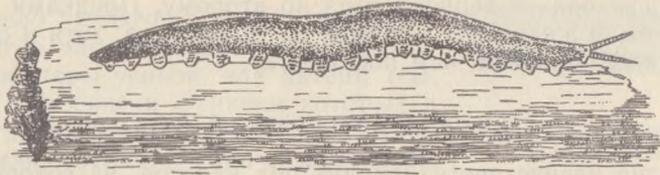
Рис. 80. Трилобит

ской эры. Тело их состояло из головы и большого количества сходных сегментов. Все конечности были двуветвистые и сравнительно простого строения. Следовательно, и по расчленению тела, и по строению конечностей трилобиты были довольно близки к многощетинковым червям.

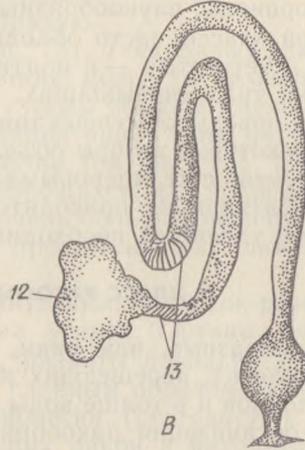
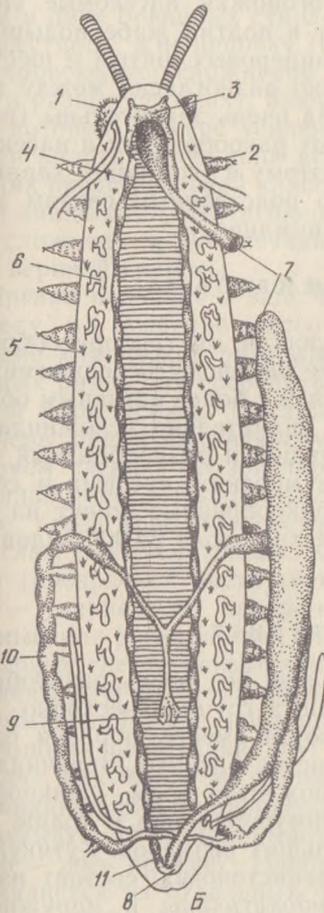
Интересно, что до настоящего времени сохранились животные, в строении которых сочетаются признаки кольцецов и членистоногих. Эти животные получили название *первичнотрахейных*, они живут в некоторых влажных субтропических и тропических районах Австралии, Юго-Восточной Азии, Южной Африки, Южной и Центральной Америки, Новой Зеландии. Первичнотрахейные (рис. 81) напоминают кольцецов следующими чертами своего строения: форма тела червеобразная, ноги короткие, мышцы гладкие,

образующие кожно-мускульный мешок, органы выделения — многочисленные метанефридии, средняя кишка очень длинная (у членистоногих она относительно короткая), нервная система примитивна.

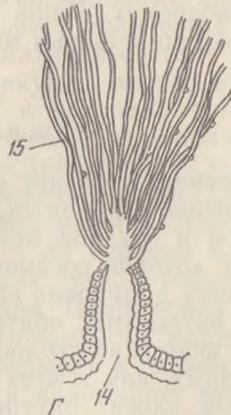
Сходство первичнотрахейных с членистоногими подтверждают следующие признаки их организации: ножные придатки расчленены (хотя и слабо), имеются ротовые конечности (хотя и просто устроенные), кровеносная система незамкнутая и спинной сосуд превратился в сердце, полость тела смешанная, органы дыхания — трахейные трубочки (примитивного строения). Интересно, что обнаружены ископаемые остатки этих животных, обитавших в прибрежной полосе морей. Организация первичнотрахейных очень примитивна, и они в основном похожи на многощетинковых червей. В этой связи следует отметить, что у некоторых видов названных червей, обитающих в местах, пограничных между морем и сушей на Малайском архипелаге, тоже обнаружены трахейные трубочки, вероятно, служащие для дыхания, когда прилив сменяется отливом. Поэтому относить первичнотрахейных к типу членистоногих нет достаточных оснований, как это часто делают в учебниках зоологии. Нецелесообразно и выделение их, как предлагают некоторые зоологи, в особый тип, поскольку эти животные по своему строению все же имеют большое сходство с многощетинковыми кольчатыми червями. В то же время изучение первичнотрахейных подтверждает родство кольчатых червей и членистоногих и возможность эволюцион-



А



В



Г

Рис. 81. Первичнотрахейные:

А — внешний вид, Б — внутреннее строение, В — метанефридий, Г — трахеи;

1 — околоротовые сосочки, 2 — нога, 3 — головные нервные ганглии, 4 — брюшные нервные стволы, 5 — трахеи, 6 — метанефридии, 7 — кишечник, 8 — анальное отверстие, 9, 10 — половой аппарат, 11 — половое отверстие, 12 — начало органа, 13 — канал, 14 — наружное отверстие, 15 — трахеи

ного перехода от первого типа ко второму. Предками членистоногих были животные, похожие на трилобитов, хотя и более примитивного строения, чем последние.

### Систематический обзор

В тип членистоногих входит ряд классов, из которых в этой книге рассматриваются следующие: трилобиты, ракообразные, ракоскорпионы, паукообразные, многоножки, насекомые. Первый и второй классы часто объединяют в подтип жабернодышащих, третий и четвертый — в подтип хелицеровых, пятый и шестой — в подтип трахейнодышащих. Однако разногласия между зоологами по поводу классификации типа очень значительны (в частности, некоторые авторы объединяют ракообразных и насекомых, а трилобитов с хелицеровыми). Поэтому в этой книге характеристики подтипов не приводятся, но родственным связям между классами уделяется необходимое внимание.

#### КЛАСС РАКООБРАЗНЫЕ (CRUSTACEA)

Ракообразные, или раки, произошли от трилобитообразных членистоногих, перешедших к более быстрому передвижению по дну водоемов и в толще воды. В связи с более активным образом жизни организация ракообразных значительно усложнилась по сравнению с их предками. Это большой и разнообразный класс, представители которого обитают в морских, пресных и солоноватых водоемах. Лишь немногие ракообразные живут на суше, но только во влажных местах. Известно около 25 000 видов этого класса.

#### Общая характеристика

**Строение.** Строение раков (см. рис. 86) очень разнообразно. Расчленение тела на отделы в разных группах несходно. Часто головной и грудной отделы сливаются вместе, образуя голову-грудь, с которой соединяется членистое брюшко. Величина тела колеблется в широких пределах: множество форм — микроскопические организмы, обитающие преимущественно в толще воды, донные формы часто достигают больших размеров. Кутикула ракообразных, как и всех водных членистоногих, состоит из двух основных слоев: внутреннего — *эндокутикулы* и наружного *экзокутикулы* (рис. 82). Последняя пропитана дубильными веществами и поэтому очень прочна. Во время линьки эндокутикула растворяется и всасывается гиподермой, а экзокутикула неразтворима и целиком сбрасывается. Крупные раки покрыты крепкими панцирями. Мелкие формы тоже могут иметь панцирные образования, но большей частью хитиновая кутикула, покрывающая их, тонкая. У одного отряда низших раков (ракушковые

рачки) тело заключено в двустворчатую известковую раковину. Все ракообразные имеют две пары усиков, или антенн (см. рис. 76), строение и функции которых в разных группах класса несходны.

**Нервная система.** У ряда низших форм центральный отдел нервной системы состоит из сравнительно простого головного мозга и двух брюшных стволов, образующих лестницу, а не цепочку (см. рис. 75), у остальных ракообразных происходит усложнение головного мозга (в различной степени в разных группах), брюшные стволы образуют цепочку, ганглии которой по мере усиления концентрации тела могут соединяться вплоть до слияния всех в один (см. рис. 75). Поведение высших представителей класса, являющихся, как правило, активными хищниками, достигающими очень большой величины, сильно усложнено и обеспечивается прогрессивными изменениями всей нервной системы.

Органы осязания в виде чувствительных щетинок разбросаны по телу, но особенно много их на усиках. Органы, воспринимающие химические раздражения, развиты довольно хорошо; у крупных раков они сосредоточены главным образом на антеннах первой пары усиков. Органы равновесия (*статоцисты*) распространены преимущественно у высших раков и находятся у них в первом членике первой пары усиков.

Глаза могут быть простыми и сложными. Сложные, или фасетчатые, глаза (рис. 83) состоят из большого количества отдельных глаз, или *омматидиев*. Каждый омматидий состоит из *роговицы* (прозрачной части хитиновой кутикулы), *хрустального конуса* — удлиненного прозрачного тела, к которому примыкают нервные, или ретинальные, клетки, выделяющие на своих внутренних краях светочувствительные палочки (*рабдомы*). Омматидии отделены друг от друга пигментными клетками. Лучи, падающие на омматидий косо, поглощаются пигментными клетками, изолирующими омматидии друг от друга, и до нервных клеток не доходят. Последние воспринимают лишь те лучи, которые падают перпендикулярно к поверхности омматидия. Таким образом, каждый омматидий воспринимает лишь часть предмета, все же омматидии — весь предмет. Изображение предмета в сложном глазу составляется из отдельных частей его и напоминает мозаичные картины, составленные из разноцветных камешков или пластинок. Поэтому такое зрение называется *мозаичным*. У многих крупных раков сложные глаза расположены на особых стебельках.

**Двигательная система.** Передвижение раков совершается с помощью разных конечностей — антенн или ног у планктонных, обычно мелких форм, специальных ходильных ног у бентических, обычно крупных форм. Кроме того, последние могут плавать благодаря сильному подгибанию брюшка под грудь. У раков в отли-

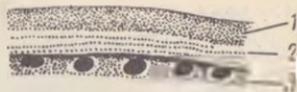


Рис. 82. Строение кутикулы ракообразного:

1 — экзокутикула, 2 — эндокутикула, 3 — гиподерма

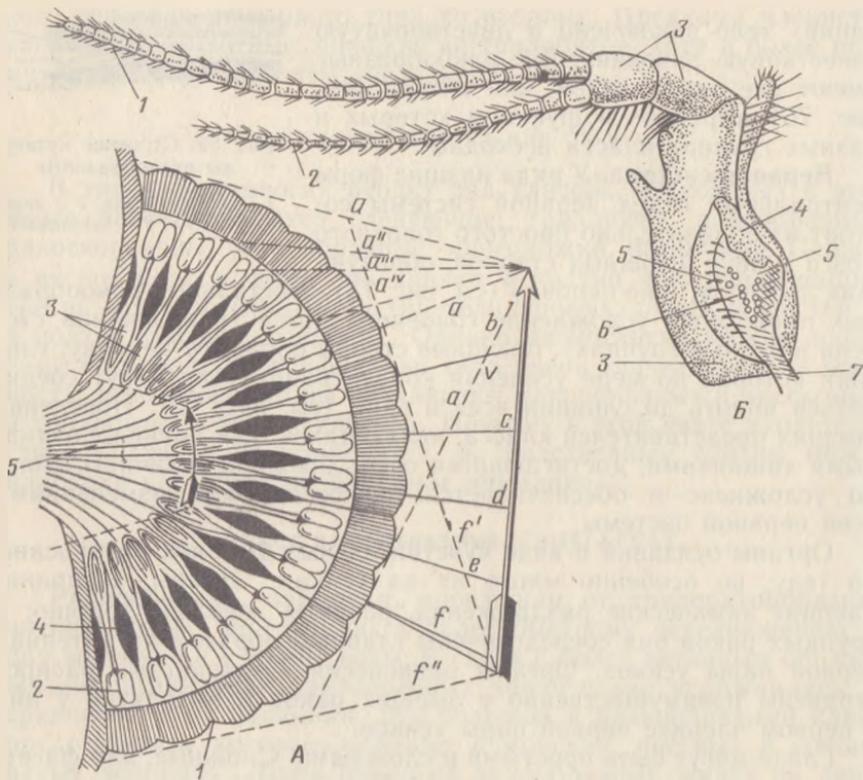


Рис 83. Органы чувств членистоногих:

А — строение сложного (фасетчатого) глаза членистоногого: 1 — роговица, 2 — хрустальный конус, 3 — рабдомы, выделенные нервными клетками, 4 — пигмент, изолирующий один омматидий от другого, 5 — зрительный нерв (лучи, изображенные пунктирными линиями, входят в омматидии косо к их поверхности и на рабдомы не попадают. Внутри глаза получается прямое изображение предмета (стрелки),  
 Б — орган равновесия (статоцист) речного рака: 1, 2 — два жгута усиков первой пары (антеннулы), 3 — основные членики антеннулы, 4 — ямка в первом членике антеннулы, в котором находится статоцист, 5 — чувствительные волоски, 6 — песчинки, 7 — нерв

чие от наземных членистоногих широко распространены двуветвистые конечности, которые вместе со щетинками имеют широкую поверхность и удобны для использования их в качестве весел. У крупных раков, например у речного, ветви задней пары ног превратились в две широкие пластинки, которые вместе с последним очень широким члеником брюшка хорошо помогают при загребании воды брюшком.

**Кровеносная система.** Сердце, как у всех членистоногих помещающееся на спинной стороне, имеется у большинства ракообразных (рис. 84). Форма сердца различна: от длинной трубки до компактного мешочка. У ряда мелких форм сердце отсутствует и перемещение крови вызывается у них движениями кишечника,

и также движениями всего тела. Развитие сети кровеносных сосудов в основном зависит от размеров тела: у крупных раков она может быть развита достаточно хорошо, у мелких может полностью редуцироваться.

**Дыхательная система.** Органами дыхания у большинства ракообразных служат жабры, которые представляют собой придатки ног, имеющие разную форму: у мелких раков это округлые листки (см. рис. 86), у крупных раков (как, например, у речного рака) они мелко рассечены (см. рис. 76), благодаря чему увеличивается их поверхность. Смена воды около жабр происходит благодаря движению ног, на которых они находятся, а также вследствие движения определенных конечностей, не имеющих жабр. У значительного количества мелких видов жабр нет и поглощение кислорода происходит через поверхность тела, главным образом в более тонких местах ее.

**Выделительная система.** Представлена она в основном парой, редко больше, метанефридий. Уменьшение количества этих органов по сравнению с кольчатыми червями, у которых они многочисленны, объясняется главным образом тем, что у ракообразных полость тела сплошная, не разделенная перегородками, как у кольцецов, и им достаточно иметь небольшое количество выделительных органов, но более сложно устроенных, разделенных на ряд отделов (см. рис. 79). У высших раков метанефридии достигают особенно большой сложности, они велики (около 1 см и более) и открываются в основании антенн второй пары и поэтому называются *антеннальными*. У остальных раков метанефридии устроены проще, они меньшей величины (см. рис. 86) и открываются у основания второй пары нижних челюстей, или максилл, почему и получили название *максиллярных*.

**Пищеварительная система.** У разных представителей класса она очень разнообразна. Мелкие рачки (см. рис. 86), живущие в толще воды, получают пищу (органические остатки, бактерии, подоросли, микроскопических животных) в результате энергичной работы у одних — усиков, у других — ротовых конечностей, у третьих — грудных ножек, создающих непрерывный ток воды. У рачка дафнии задние грудные ножки бьют 200—300 раз в минуту и обеспечивают поступление пищи в рот. Большие раки (см. рис. 76) захватывают добычу с помощью ног, вооруженных клешнями.

У ракообразных, как и у всех членистоногих, имеются конечности, окружающие рот и выполняющие ряд функций. В число ротовых конечностей речного и других раков входят (см. рис. 76) хорошо развитые жвалы, или *верхние челюсти*, с членистым шу-

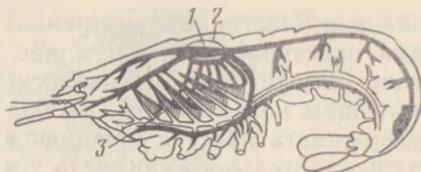


Рис. 84. Кровеносная система речного рака:

1 — сердце, 2 — перикардий, 3 — жабры

пиком и пластинкой, внутренний край которой зазубрен и служит для перетирания пищи, и две пары *нижних челюстей*, которые тоже служат для механической обработки пищи. Кроме того, три пары *ногочелюстей*, расположенные уже на груди, помогают удерживать пищу и препровождать ее в рот. В передней части пищеварительного аппарата у многих видов развивается большой *жевательный желудок* (см. рис. 78), стенки которого утолщены благодаря кутикулярным образованиям и служат для механической обработки пищи. Переваривание пищи происходит в средней кишке, в которую впадают протоки пищеварительной железы, называемой *печенью*. В действительности эта железа выполняет функции поджелудочной и печеночной желез позвоночных животных, так как она выделяет сок, способствующий перевариванию всех основных органических соединений — белков, углеводов и жиров; печень же позвоночных играет большую роль главным образом в переваривании жиров. Поэтому пищеварительную железу раков правильнее называть *поджелудочно-печеночной*. У мелких рачков эти железы развиты умеренно, в виде печеночных отростков (см. рис. 86), у крупных раков это большой орган, состоящий из нескольких долей (см. рис. 78).

**Размножение.** Отмечено половое размножение. Большинство видов раздельнополы. Самцы, как правило, сильно отличаются от самок размером тела, строением конечностей и т. д. В некоторых группах низших раков широко распространен партеногенез. У ветвистоусых рачков, к которым относятся многие виды (например, различные дафнии), служащие кормом для рыб, большую часть теплого времени года встречаются только самки, откладывающие неоплодотворенные яйца, из которых быстро развиваются новые рачки. Самцы появляются обычно перед наступлением холодного времени года или других неблагоприятных условий. Самки, оплодотворенные самцами, откладывают яйца, окруженные крепкими, толстыми оболочками, которые развиваются только в следующем году. Многие раки вынашивают яйца на брюшке или в специальной выводковой камере (см. рис. 86).

**Развитие.** Обычно развитие идет с превращением, но существует и прямое. У низших рачков, развивающихся с превращением, из яиц выходят личинки, называемые *науплиусами* (рис. 85). Эти личинки имеют три пары ног и один глаз. У высших раков, живущих в море, из яиц большей частью выходят личинки, называемые *зоа*. Зоа имеют большее число конечностей, чем науплиусы, и два сложных глаза; они усажены шипами, которые увеличивают их поверхность и облегчают парение в воде. Известны и другие виды личинок, которые занимают промежуточное положение между науплиусом и зоа или между зоа и взрослой формой. У многих низших пресноводных рачков и у речных раков развитие прямое.

Рост раков всегда связан с линьками; например, речной рак в течение первого года своей жизни линяет 10 раз и поэтому бы

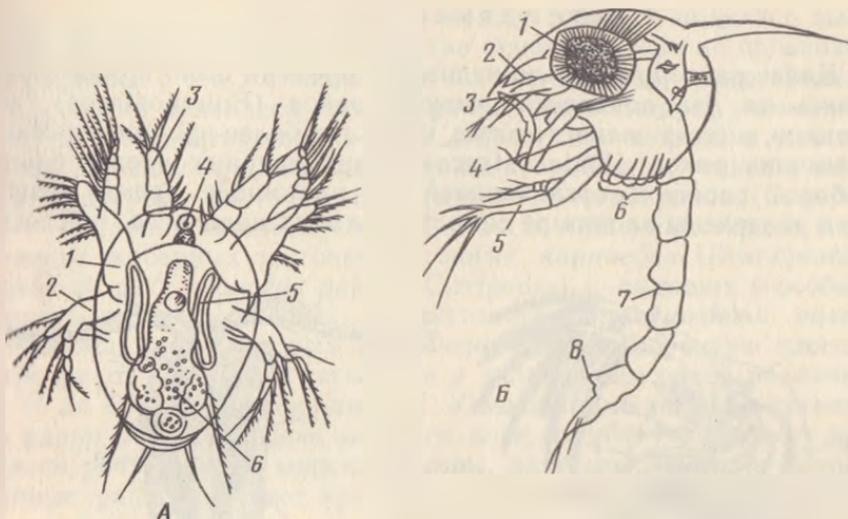


Рис. 85. Личинки раков:

А — науплиус (1, 2, 3 — конечности, 4 — простой глаз, 5 — орган выделения, 6 — почки), Б — зоеа (1 — сложный глаз, 2—5 — конечности, 6 — зачатки брюшных ног, 7 — брюшко, 8 — последняя пара конечностей)

оро растет (от 0,9 до 4,5 см), в течение второго года он линяет пять раз, в течение третьего — только два раза, а потом самки линяют один раз в год, а самцы — два раза. После пяти лет они почти не растут, хотя живут 15—20 лет.

**Происхождение.** Ракообразные произошли, как отмечалось выше, от членистоногих, близких к трилобитам. В связи с приспособлением к более активному и сложному образу жизни у них усилилась дифференциация тела на отделы, произошло слияние многих сегментов, т. е. возросла концентрация организма, усложнилась нервная система, строение конечностей (в общем одинаковое у трилобитообразных) в связи с выполнением разных функций стало разнообразным, повысилась интенсивность работы других систем органов.

**Практическое значение.** Ракообразные служат пищей для пресноводных и морских рыб, а также беззубых китообразных. Любимый корм пресноводных рыб — ветвистоусые и веслоногие рачки. Многие раки употребляются в пищу человека. Раки могут причинить и вред. Некоторые из них являются промежуточными хозяевами червей — паразитов домашних животных и человека. Ряд низших раков (из отряда веслоногих) — паразиты пресноводных и морских рыб, а также морских млекопитающих. В прудах вредит рыбам рачок карпоед (*Argulus foliaceus*) (см. рис. 86). Некоторые раки портят рыболовные сети, поедают рыбу. Многие виды сидячих усконогих раков поселяются на нижней части корпуса судов и этим затрудняют их ход. Все же вред, причиняемый раками, невелик.

## Систематический обзор

Класс ракообразных до недавнего времени было принято разделять на два подкласса: низших раков (Entomostraca), как правило, мелких членистоногих, имеющих более простое строение, и высших раков (Malacostraca), чаще крупных членистоногих с более сложной организацией. В настоящее время низшие раки разделены на четыре самостоятельных подкласса, по своему

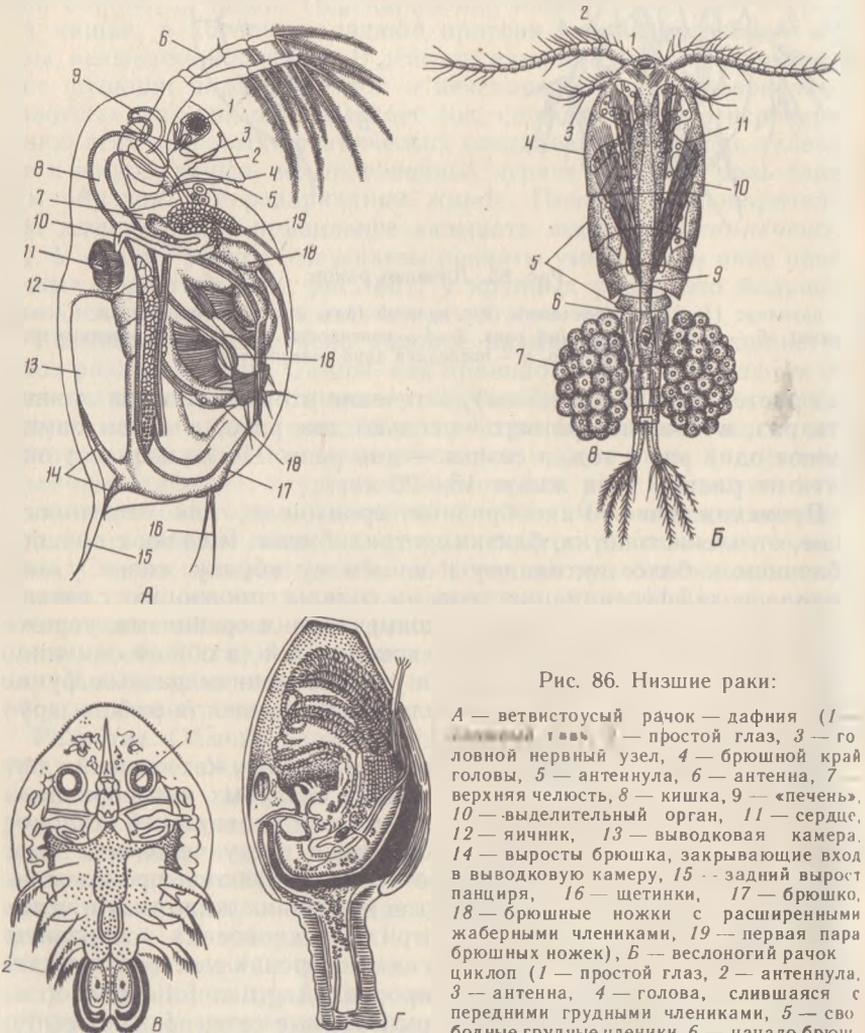


Рис. 86. Низшие раки:

А — ветвистоусый рачок — дафния (1 — головной нервный узел, 2 — простой глаз, 3 — головной нервный узел, 4 — брюшной край головы, 5 — антеннула, 6 — антенна, 7 — верхняя челюсть, 8 — кишка, 9 — «печень», 10 — выделительный орган, 11 — сердце, 12 — яичник, 13 — выводковая камера, 14 — выросты брюшка, закрывающие вход в выводковую камеру, 15 — задний вырост панциря, 16 — щетинки, 17 — брюшко, 18 — брюшные ножки с расширенными жаберными члениками, 19 — первая пара брюшных ножек), Б — веслоногий рачок циклоп (1 — простой глаз, 2 — антеннула, 3 — антенна, 4 — голова, сливающаяся с передними грудными члениками, 5 — свободные грудные членики, 6 — начало брюш

ка, 7 — яйцевой мешок, 8 — вилочка фурка брюшка, 9 — кишечник, 10 — мышцы, 11 — яичник), В — паразитический веслоногий рачок — аргулюс (1 — видоизмененные конечности для прикрепления к рыбам, 2 — ножки), Г — усогогий рачок

строению сильно различающихся между собой, а подкласс высших раков ввиду большого сходства основных черт их организации сохранен с тем же названием. Из групп раков, ранее входивших в состав подкласса низших раков, здесь следует упомянуть (рис. 86): *ветвистоусых раков* (Cladocera) — дафний и многих других, передвигающихся при помощи второй пары усиков и имеющих жаберные листочки на ногах; *веслоногих раков* (Sopero-la) — циклопов, диапомусов и др., часто лишенных сердца и не имеющих жаберных листочков на ногах; *карпоедов* (Branchiura) — паразитов рыб; *усоногих раков* (Cirripedia) — сидящих в особых чюмиках, гермафродитных членистоногих; *ракушковых раков* (Ostracoda), тело которых заключено в двухстворчатую известковую раковину. Число сегментов у упомянутых раков различно (от 10 до 40), на брюшке ног нет. У высших раков число сегментов равно 20, на брюшке имеются ноги. К этому подклассу относятся речные раки, морские омары, лангусты, крабы и другие крупные раки, а также креветки, бокоплавы и многие другие.

#### КЛАСС ПАУКООБРАЗНЫЕ (ARACHNIDA)

Паукообразные произошли от водных членистоногих из класса рикоскорпионов, постепенно перешедших к жизни на суше. Однако паукообразные, как правило, предпочитают наземные биотопы, менее подверженные высуханию, некоторые ведут ночной образ жизни. Таким образом, приспособления паукообразных к жизни на суше еще недостаточно совершенны. Многие виды класса (в основном из отряда клещей) вторичноводные животные. Отдел зоологии, посвященный изучению паукообразных, называется *арахнологией*.

#### Общая характеристика

**Строение.** Расчленение тела выражено в различной степени (рис. 87): у одних (например, у скорпионов и сольпуг) тело сильно расчленено и только передние сегменты груди или все сегменты ее сливаются с головным отделом, образуя головогрудь, у других (например, у большинства пауков) — слиты и все брюшные сегменты и тело состоит из двух отделов — *головогруды* и *брюшка*, у третьих (например, у большинства клещей) — сливаются все сегменты тела. У сильно расчлененных паукообразных форма тела вытянутая, у других по мере слияния сегментов тело укорачивается и становится все более округлым, как это характерно для большинства клещей. Величина тела колеблется от 0,2 мм (некоторые клещи) до 20 см (некоторые скорпионы и пауки). Усиков у паукообразных нет. В кутикуле паукообразных, обитающих на суше, сверху экзокутикулы развивается слой *эпикутикулы* (рис. 88), в состав которого входят воскоподобные вещества, но нет хитина. Этот слой очень тонок (его толщина обычно

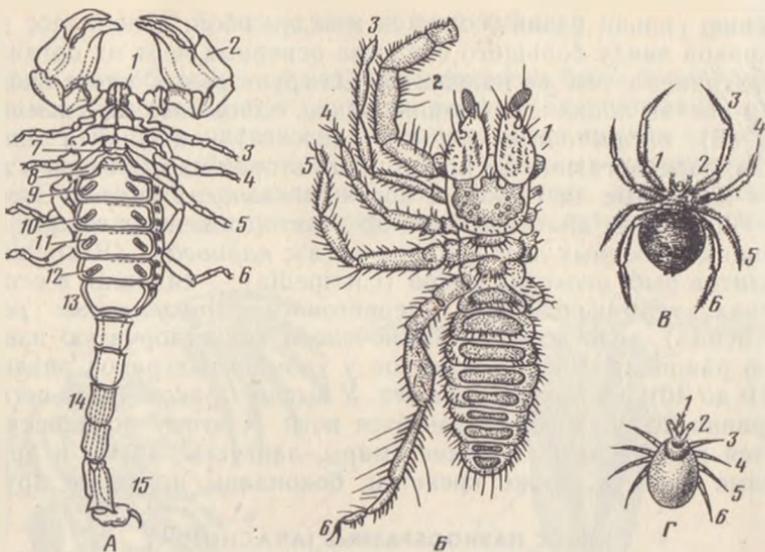


Рис. 87. Представители разных отрядов паукообразных. А — скорпион (с брюшной стороны, Б — сольпуга, В — паук, Г — клещ (последние три со спинной стороны);

1 — хелицеры, 2 — педипальпы, 3—6 — ноги, 7 — половое отверстие, 8 — гребневидная пластинка, 9—12 — дыхальца, 13 — последний членик переднего брюшка, 14 — заднее брюшко, 15 — последние членики заднего брюшка и ядовитая игла

не более 1 мкм), но он хорошо защищает тело от высыхания. Вообще кутикула паукообразных, как правило, не бывает толстой, потому что на суше масса тела увеличивается и тяжелые наружные покровы затрудняли бы движение паукообразных. У вторичноводных представителей рассматриваемого класса кутикула состоит из двух слоев — эндокутикулы и экзокутикулы и у многих из них наружные покровы превращаются в настоящий панцирь. Подобные образования имеются и у группы наземных клещей, названных панцирными, но эти образования не достигают такого сильного развития, как у водных клещей.



Рис. 88. Строение кутикулы наземных паукообразных:

1 — эпикутикула, 2 — экзокутикула, 3 — эндокутикула, 4 — гиодерма

**Нервная система.** Головные ганглии у многих крупных и средней величины хищников развиты хорошо и имеют сложное строение. Брюшная нервная цепочка у сильно расчлененных форм (например, у скорпионов) длинная и состоит из многих ганглиев (рис. 89). По мере усиления концентрации тела в результате слияния сегментов цепочка укорачивается и ганглии сливаются, как, например, у пауков (рис. 90)

Рис. 89. Нервная система скорпиона (А) и клеща (Б)

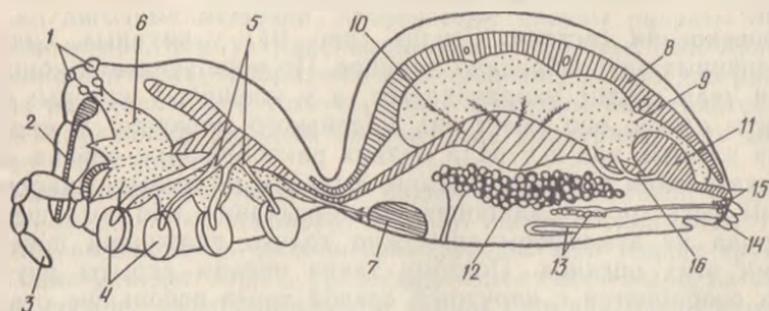
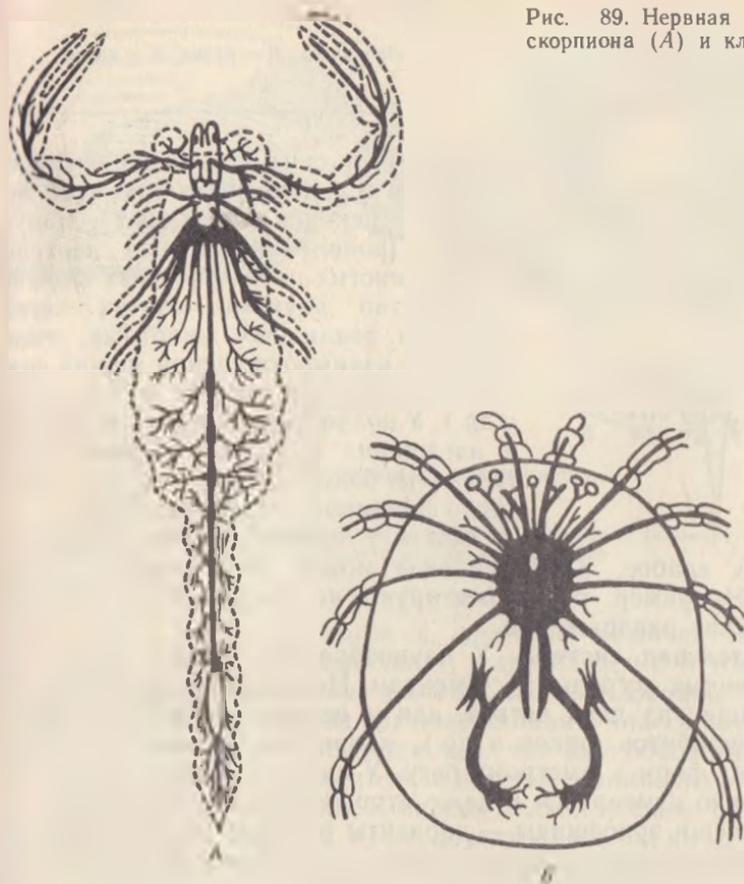
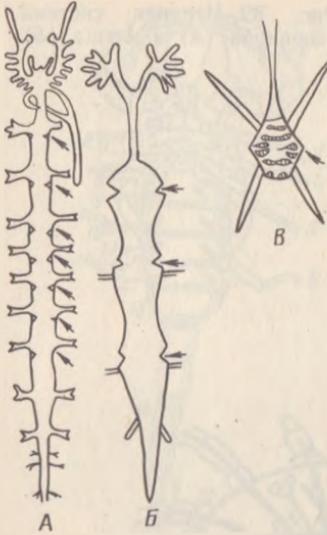


Рис. 90. Анатомия паука:

1 — глаза, 2 — хелицера с протоком ядовитой железы, 3 — шупик педи-  
пальпы, 4 — основания ног, 5 — слепые отростки сосательного желудка,  
6 — центральная нервная система, 7 — легкое, 8 — сердце, 9 — «печень»,  
10 — протоки «печени», впадающие в кишку, 11 — расширение задней кишки,  
куда впадают мальпигиевы сосуды (16), 12 — яичник, 13 — паутинные  
железы, 14 — паутинные бородавки, 15 — анальное отверстие

Рис. 91. Сердце паукообразных:

А — скорпиона, Б — паука, В — клеща



У клещей в связи со слиянием всех сегментов и малой величиной тела все ганглии цепочки образуют общую массу. Проявления нервной деятельности у многих паукообразных сложны (устройство пауками ловчих сетей, охота на различных животных, очень сложные взаимоотношения между самцами и самками, забота о потомстве и др.). У полупаразитических видов или у настоящих паразитов нервная деятельность более проста, как это характерно для многих групп клещей.

Глаза у паукообразных простые и зрение их слабое. Зато осязание может быть развито очень хорошо. Например, пауки реагируют на самые незначительные механические раздражения.

**Двигательная система.** У паукообразных четыре пары ног, прикрепленных к грудным сегментам. Ноги чаще всего длинные, не состоящие из двух ветвей, как у первичноводных членистоногих (трилобитов, раков и др.), и приспособленные у свободноживущих форм к быстрому бегу. У паразитических форм ноги могут сильно изменяться и даже атрофироваться. Известны, например, клещи эриофииды — паразиты растений, у которых развиты лишь две передние пары ног, а у паразитических клещей железниц (см. рис. 97) все ноги очень короткие, почти зачаточные.

**Кровеносная система.** Сердце (рис. 91) у крупных, сильно расчлененных паукообразных длинное. По мере усиления концентрации тела сердце укорачивается, и у клещей, у которых все сегменты слиты, оно имеет вид маленького мешочка. У многих мелких клещей, как и у ряда мелких ракообразных, сердца нет.

**Дыхательная система.** Органы дыхания наземных животных должны быть хорошо защищены от высыхания, ибо поглощение кислорода из атмосферы возможно только влажными поверхностями этих органов. Поэтому такие органы скрыты внутри тела и сообщаются с наружной средой через небольшие отверстия. У более древних групп паукообразных (скорпионов и др.) органы дыхания — только *легочные мешочки* (рис. 92), в середине которых имеются неполные перегородки, увеличивающие дыхательную поверхность. Эти органы находятся в брюшных сегментах. Позже появляются сильно разветвленные трубочки — *трахеи*, которые проникают во все части тела. У представителей

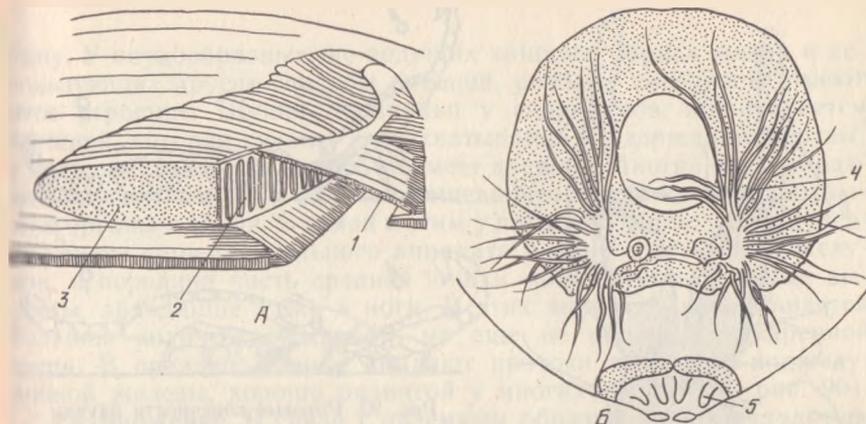


Рис. 92. Органы дыхания пауков:

А — легкое, Б — трахеи;

1 — входное отверстие, 2 — шель, ведущая в одно из отделений (карман) органа (3),  
4 — трахея, 5 — паутинные бородавки

одних групп класса имеются и легочные мешочки, и трахеи (например, у большинства пауков), у других групп — только трахеи (например, у ряда пауков и многих клещей). Вообще трахеи — наиболее распространенные органы дыхания в классе паукообразных, что, вероятно, объясняется тем, что они обеспечивают доставку кислорода во все части тела и лучше защищены от высыхания, чем легочные мешочки. У многих мелких клещей, обитающих во влажной среде (в почве, в теле других животных и т. д.) и имеющих тонкую кутикулу, специальных органов дыхания нет и газообмен совершается через кожу. У паукообразных, имеющих только легочные мешочки, кровеносные сосуды развиты значительно лучше, чем у трахейнодышащих. Вообще, как правило, у большинства паукообразных сеть кровеносных сосудов развита слабо или совсем отсутствует, что в основном объясняется развитием трахейной системы или малыми размерами тела многих видов этого класса.

**Выделительная система.** У паукообразных в связи с приспособлениями их к наземному образу жизни появляются новые органы выделения — *мальпигиевы сосуды*. Это тонкие трубочки (их одна или две пары), представляющие собой выросты задней части средней (энтодермальной) кишки. Они извлекают продукты диссимиляции из крови, наполняющей смешанную полость тела, и отводят их в среднюю кишку в месте соединения ее с задней кишкой. При прохождении продуктов диссимиляции через заднюю кишку стенки последней всасывают обратно в кровь часть воды, в которой были растворены эти вещества, что очень выгодно и условиях сухопутной жизни для обеспечения более экономного

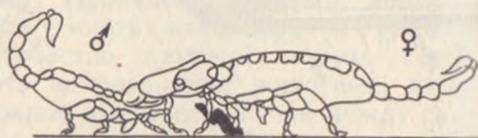
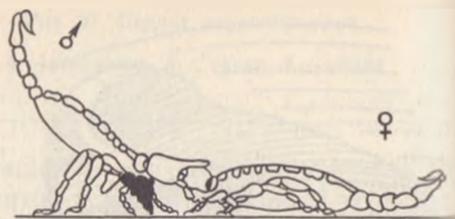
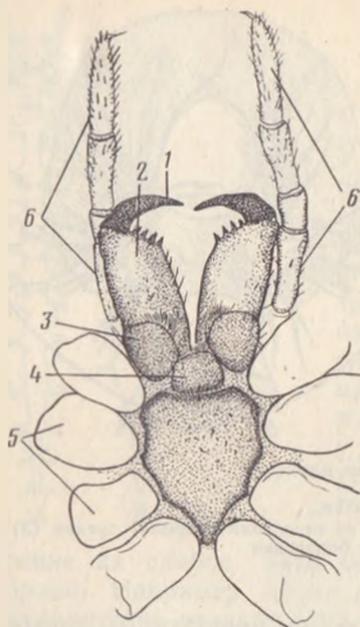


Рис. 93. Ротовые конечности паука:

1 — когтевидный членок хелицеры, 2 — основной членок хелицеры, 3 — основной членок педипальпы, 4 — пластинка «нижняя губа», 5 — основные членки ног, 6 — щупики педипальпы

Рис. 94. Наружно-внутреннее оплодотворение у скорпионов (черный мешочек — сперматофор)

использования воды. У водных предков паукообразных органами выделения были видоизмененные метанефридии, открывающиеся прямо наружу и отдающие значительное количество воды в окружающую среду. Поэтому видоизмененные метанефридии мало пригодны для наземных членистоногих, но они закладываются во время эмбрионального развития и могут сохраняться у молодых паукообразных в виде так называемых *коксальных желез*, открывающихся у основных члеников ног. Сохранение этих желез у ряда паукообразных, вероятно, объясняется тем, что многие представители этого класса предпочитают обитать во влажных биотопах суши. Образование мальпигиевых сосудов из кишки свидетельствует о том, что последняя у предыдущих групп животных не потеряла способность участвовать в удалении из организма продуктов диссимиляции.

**Пищеварительная система.** Все паукообразные имеют две пары ротовых конечностей: *хелицеры* — челюсти и *педипальпы* ногощупальцы (рис. 93). Устроены эти конечности у представителей разных групп класса различно, но все-таки можно отметить некоторые общие черты в их строении. Хелицеры состоят из основного членика и острого, загнутого крючка, который пауки вонзают в тело жертвы; у скорпионов (см. рис. 87) крючок вместе с основным члеником образует щипчики, которые служат для той же цели. Педипальпы состоят из основного членика, с которым соединен членистый щупик. Основные членики хелицер и педипальп, окружающие рот, могут служить для того, чтобы мять до-

бычу. У паукообразных, не ведущих хищного образа жизни и использующих другие способы питания, ротовые конечности имеют иное строение. Щупик педипальп у скорпионов заканчивается клешней, которая служит для схватывания и удержания жертвы; у большинства форм щупик не имеет клешни. Многие паукообразные впускают в тело жертвы пищеварительный сок, разжижающий органы и ткани. В связи с этим у пауков (см. рис. 90) в передней части пищеварительного аппарата развит сосательный желудок, а передняя часть средней кишки может иметь длинные выросты, заходящие даже в ноги. В этих выростах накапливается большое количество жидкой, но еще не вполне переваренной пищи. В среднюю кишку впадают протоки печеночно-поджелудочной железы, хорошо развитой у многих видов (см. рис. 90).

**Размножение.** В связи с наземным образом жизни оплодотворение у паукообразных внутреннее, но осуществляется оно у большинства видов весьма своеобразно. Самец выделяет семя наружу, и не прямо в половые пути самки, как это происходит у животных, лучше приспособленных к наземному образу жизни (а также у ряда первичноводных животных, перешедших целиком к внутреннему оплодотворению). Семя заключено в мешочек, или *сперматофор*, который некоторое время предохраняет сперматозоиды от высыхания. Самки, побуждаемые к этому определенными действиями самца (рис. 94) (или самостоятельно выполняющие необходимые движения), краями своего полового отверстия захватывают сперматофор. Такой способ оплодотворения называют *наружно-внутренним оплодотворением*, поскольку семя некоторое время находится во внешней среде и лишь потом попадает в половой аппарат самки. Очевидно, такой способ оплодотворения является промежуточным между наружным оплодотворением и типичным внутренним и может происходить только в сравнительно влажных условиях.

Следует также отметить, что у многих паукообразных семя переносится в половые пути самки органами самца, не имеющими отношения к их половому аппарату. Так, например, самцы пауков выделяют семя в паутиночный гамачок, откуда при помощи сильно расширенного последнего членика педипальп (рис. 95), в середине которого имеется капиллярная трубочка, насосывающая семенную жидкость, переносят последнюю в женские половые пути. Для переноса семени у других видов класса используются задние членики ног, хелицеры и др. И лишь у небольшого количества паукообразных половой аппарат самцов заканчивается совокупительными органами. Изложенные факты показывают, что у представителей рас-

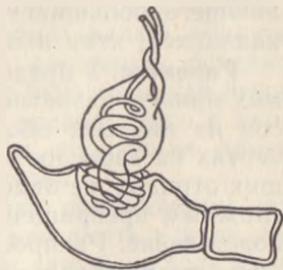


Рис. 95. Концевые членики педипальпы самца паука с придатком для переноса семени

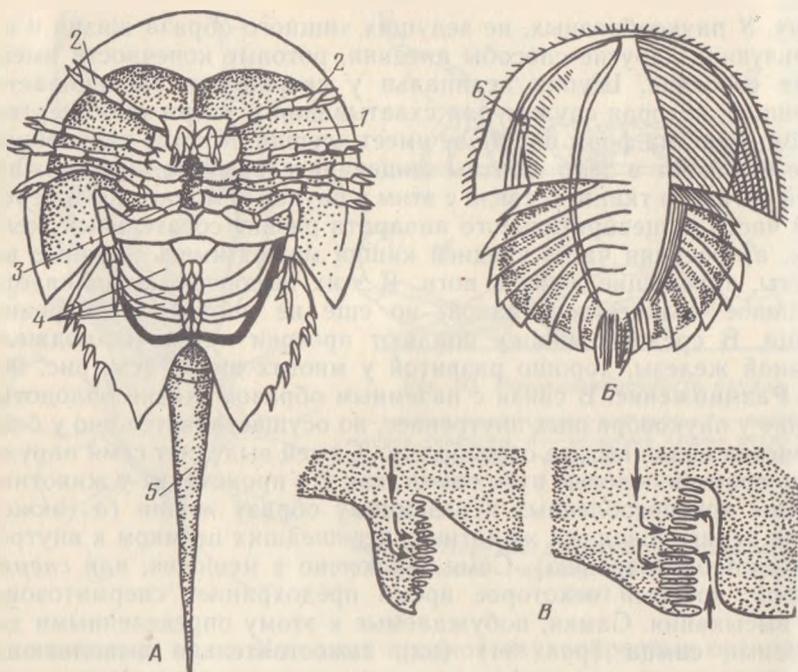


Рис. 96. Мечехвост:

*А* — взрослое животное (с брюшной стороны), *Б* — личинка (со спинной стороны). *В* — вероятное превращение жабр мечехвостов в легочные мешки паукообразных: *1* — хелицера, *2* — педипальп, *3* — половое отверстие, *4* — брюшные ноги, несущие жабры, *5* — хвостовая игла, *6* — глаз

сматриваемого класса способы внутреннего оплодотворения не достигли того совершенства, как у других животных, вполне приспособленных к жизни на суше: из беспозвоночных у подавляющего большинства насекомых, из позвоночных — у пресмыкающихся, птиц и млекопитающих.

**Развитие.** У представителей большинства отрядов паукообразных прямое развитие, т. е. по окончании эмбриональных процессов из яйцевых оболочек выходит особь, похожая в основных чертах на взрослое животное. У клещей (а также у двух небольших отрядов, не описанных в этой книге) развитие происходит со сложным превращением. У многих скорпионов наблюдается живорождение. Распространены также явления заботы о потомстве (например, вынашивание молоди на теле самки и др.).

**Происхождение.** Из первичноводных членистоногих с паукообразными по ряду признаков сходны мечехвосты (рис. 96), распространенные в теплых водах атлантического побережья Северной Америки и тихоокеанского побережья Юго-Восточной Азии.

Это огромные по сравнению с обычными современными паукообразными животные, достигающие в длину 50—90 см, прикрытые со спинной стороны панцирем. Тело состоит из головогруды и брюшка, с которым подвижно сочленяется длинный хвостовой шип, похожий на меч, чем и объясняется название, данное этим животным. Усиков нет, на головогруды шесть пар конечностей, из которых первая пара соответствует хелицерам, вторая — педипальпам, а остальные четыре — ходильным ногам паукообразных. На брюшке имеется еще шесть пар конечностей, которые атрофировались у паукообразных или частично сохранились в виде рудиментов. Глаз две пары: одна пара — простые глаза, другая — сложные, но покрытые общей роговицей. Центральная нервная система состоит из головных ганглиев, окологлоточных стволов и брюшной цепочки из сближенных 11 ганглиев. Сердце длинное. Органы дыхания — жабры, расположенные на брюшных ножках. Органы выделения метанефридиального типа — четыре пары. «Печень» хорошо развита. Раздельнополы; оплодотворение наружное. Способны выползать на берег, плавают на мелководье.

Хищники, питаются разными беспозвоночными. Из этого краткого очерка видно, что по одним признакам (расчленение тела на головогрудь и членистое брюшко, отсутствие усиков, шесть пар конечностей на головогруды, длинная брюшная нервная цепочка, длинное сердце, хорошо развитая «печень» и др.) мечехвосты имеют сходство с низшими паукообразными — скорпионами. По другим же признакам (водный образ жизни, ноги на брюшке, жаберное дыхание, органы выделения метанефридиального типа, развитие в воде и др.) они близки к ракоскорпионам, с которыми их объединяют в один класс. Ракоскорпионы были многочисленны в течение палеозойской эры, а потом вымерли, за исключением мечехвостов. Рядом переходных форм ракоскорпионы были связаны с трилобитами, от которых они произошли. Интересно, что у мечехвостов из яиц развивается личинка, похожая на трилобитов (рис. 96).

Самые древние паукообразные появились в силуре. В процессе приспособления к наземной жизни у них образовалась эпикутикула, брюшные ноги атрофировались, их основания срослись с прилежащими частями кожи, в результате чего возникли легочные мешки, в которых жаберные выросты превратились в перегородки, появились мальпигиевы сосуды и произошли другие изменения, необходимые для обитания на суше.

**Практическое значение.** Сведения о вреде, причиняемом паукообразными, приведены ниже. Однако нужно иметь в виду, что пауки истребляют много вредных насекомых; такую же роль могут играть и клещи, среди которых есть виды, уменьшающие количество вредителей лесных и других полезных растений. Вообще поскольку пауки, и в особенности клещи многочисленны, то их значение в круговороте веществ может быть очень большим.

## Систематический обзор

Класс паукообразные делится на 12—13 отрядов, из которых здесь рассматриваются только четыре: скорпионы, сольпуги, пауки и клещи.

**Отряд скорпионы (Scorpiones).** Хищники. Тело состоит из трех отделов: нерасчлененной головогруды и сильно расчлененных переднего и заднего брюшка. Заднее брюшко заканчивается члеником с тонкой загнутой иглой, в середине которого имеется ядовитая железа. Скорпион хватает жертву клешнями педипальп и, изгибая брюшко вверх, поражает ее коготкообразным шипом — *жалом*, в которое открываются ядовитые железы. Яд скорпионов, обитающих в Крыму, Закавказье, Средней Азии, вызывает у людей повышение температуры и болезненные ощущения, но для жизни не опасен. Яд крупных тропических скорпионов может быть смертелен для человека.

**Отряд сольпуги (Solifugae).** Сильно расчлененные (см. рис. 87), большие паукообразные. Дыхание трахейное. Педипальпы служат для передвижения и похожи на ноги. Хищники, без ядовитых желез. Ведут, как правило, ночной образ жизни. Обитают в основном в засушливых жарких странах, в СССР — главным образом в Средней Азии, а также в Крыму, на Кавказе и др.

**Отряд пауки (Aranei).** Большая группа паукообразных, тело которых (см. рис. 90) состоит только из двух отделов: нерасчлененных головогруды и брюшка. Только представители древнего подотряда *членистобрюхих пауков*, несколько видов которых сохранилось в тропиках, имеют членистое брюшко, что указывает на происхождение пауков от сегментированных паукообразных. Пауки, как известно, имеют в брюшке паутинные железы (см. рис. 90), выделяющие шелковистые нити. Последние используются пауками для изготовления ловчих сетей (*тенет*), для устройства гнезд, коконов для яиц и других целей. Молодые пауки на паутинках разносятся осенью на далекие расстояния. Паутинные нити употребляются при изготовлении некоторых оптических приборов. Свою жертву паук убивает соком ядовитой железы, открывающейся на крючке хелицер. Отряд пауков делится на три подотряда: членистобрюхие, четырехлегочные и двулегочные.

*Четырехлегочные пауки* обитают главным образом в тропических странах, достигают больших размеров, дышат легкими, питаются насекомыми, а также нападают на мелких позвоночных, в том числе и на птиц (чем и объясняется их название — *птицееды*).

Многочисленна группа *двулегочных пауков*, широко распространенных в странах умеренного климата; вместо задней пары легких они имеют трахеи.

Большинство пауков полезны, так как истребляют вредных насекомых. Из пауков, обитающих в СССР, только *каракурт*

(*Latrodectes tredecimguttatus*) опасен для человека и домашних животных. Этот небольшой черный, с красными или желтыми пятнышками на брюшке паук (длина 1—1,5 см) живет в степях на юге европейской части СССР, в Закавказье, Закаспийских степях и Средней Азии. Питается каракурт насекомыми, которые попадают в его ловчую сеть, устроенную в виде колпачка невысоко над землей. На домашних животных и людей он нападает только вынужденно, но укус его часто смертелен. Особенно опасен вид каракурта для лошадей и верблюдов (смертность до 30 %). Ощущения сравнительно мало чувствительны к яду каракурта. Хорошим средством против яда является сыворотка, выработанная в результате постепенного введения подопытному животному возрастающих доз этого яда. На юге европейской части СССР часто встречаются крупные пауки — *тарантулы* (*Lycosa*). Они живут в норках, которые выстилают паутиной, но тенет для ловли добычи не ткнут. Такие пауки называются бродячими. Укус тарантула может вызвать сильные болезненные ощущения, но для жизни млекопитающих и человека яд этих пауков не опасен.

**Отряд клещи** (*Acarina*). Многочисленная группа паукообразных. Обитают в самых разнообразных средах. Большое количество клещей стало вторичноводными животными. Многие виды являются паразитами домашних животных и человека и переносчиками опасных заболеваний. Мелкие, нередко микроскопические животные. Тело, как правило, не сегментировано (см. рис. 87), но у ряда видов (см. рис. 97) сохраняется борозда между передними и задними отделами, а у самых древних форм (*клещи-сенокосцы*) расчленение заднего отдела тела (брюшко) выражено хорошо. На спине (см. рис. 98) часто развиваются щитки, форма, величина и число которых имеют значение для определения видов клещей. Ноги обычно отходят от особых брюшных пластинок — *эпимер*. Длина и толщина ног весьма изменчивы в зависимости от образа жизни клещей. У многих видов основные членики педипальп срослись и образовали *хоботок*, вытянутый спереди в *гипостом*. Последний может быть усажен (особенно у кровососущих форм) зубчиками, обращенными назад. Благодаря такому строению гипостома клещ крепко держится на теле хозяина. От хоботка по бокам гипостома отходят щупики педипальп, строение которых очень разнообразно. Внутри хоботка находятся хелицеры, которые могут выдвигаться и прокалывать покровы жертвы. У других клещей хелицеры устроены в виде шипчиков, которые служат для дробления пищи, для нанесения ранок на коже хозяина и т. д. Внутреннее строение клещей в связи с их малой величиной может быть сильно упрощено (редукция кровеносной системы, трахей и т. д.).

Развитие клещей проходит с превращением. Из яиц вылупляются очень маленькие шестиногие личинки, по своему строению более или менее сильно отличающиеся от взрослых клещей. Личинки после некоторого периода активной жизни переходят в

стадию покоя, во время которой превращаются в восьминогих *нимф*, похожих на взрослых особей, но не имеющих половых органов. У ряда видов может быть две и больше нимфальных стадий. Нимфы после линьки превращаются в половозрелых клещей.

Систематика клещей очень сложна. Сейчас их подразделяют на три подотряда: клещей-сенокосцев, акариформных и паразитоформных клещей. Последние две группы имеют большое практическое значение.

Подотряд акариформные клещи (*Acariformes*). Большой частью совсем мелкие и микроскопические формы, не имеющие кровеносной системы и, как правило, лишенные трахей. К ним относятся многочисленные свободноживущие панцирные клещи, или орибатиды, которые могут быть промежуточными хозяевами некоторых видов ленточных червей; амбарные клещи — вредители муки, зерна, сыра и других продуктов; перьевые клещи — паразиты птиц; чесоточные клещи и др. (рис. 97), последние могут наносить большой вред домашним животным, а также человеку.

Чесоточные клещи обитают в коже или на коже млекопитающих и вызывают разнообразные формы чесотки. Чесоткой болеют и люди. Чесоточные клещи очень малы (0,2—0,8 мм), они имеют грызущие ротовые конечности и укороченные ноги с присосками на последнем членике (вместо коготков). Чесоточные клещи разделяются на три группы: зудней, накожных и кожеедов. *Зудни* (виды родов *Sarcoptes*, *Notoedres*) — самые мелкие из чесоточных клещей, с очень укороченными ногами, живут в коже хозяев, в которой делают ходы. Питаются кровью и тканевой жидкостью, выделяющейся в результате разрушения кожи. Развитие их идет очень быстро: 2—3 недели. Зудневой чесоткой болеют лошади, свиньи, крупный рогатый скот, собаки, кошки, кролики и др. На человеке паразитирует зудень *Sarcoptes scabiei*. Человек также может заразиться зудневой чесоткой от всех животных, болеющих ею. *Накожные* (виды рода *Psoroptes*) не делают ходов и живут на поверхности кожи, в волосистых местах. Они прокалывают кожные покровы хозяев и питаются их кровью. Накожная крупнее зудней и ноги у них лучше развиты. Накожниковая чесотка особенно распространена у овец, которым она причиняет очень большой вред. Тяжело протекает эта форма чесотки у крупного рогатого скота, болеют ею также кролики и некоторые другие домашние животные. *Кожееды* (виды рода *Chorioptes*), подобно накожникам, живут на поверхности кожи, но кровью не питаются, а поедают отпадающие клетки эпидермиса. По величине они занимают промежуточное положение между зуднями и накожниками. Кожеедной чесоткой болеют лошади, крупный и мелкий рогатый скот, кошки и др. Эта форма чесотки встречается реже других форм, протекает менее тяжело и легче излечивается, но для кошек кожеедная чесотка — опасное заболевание.

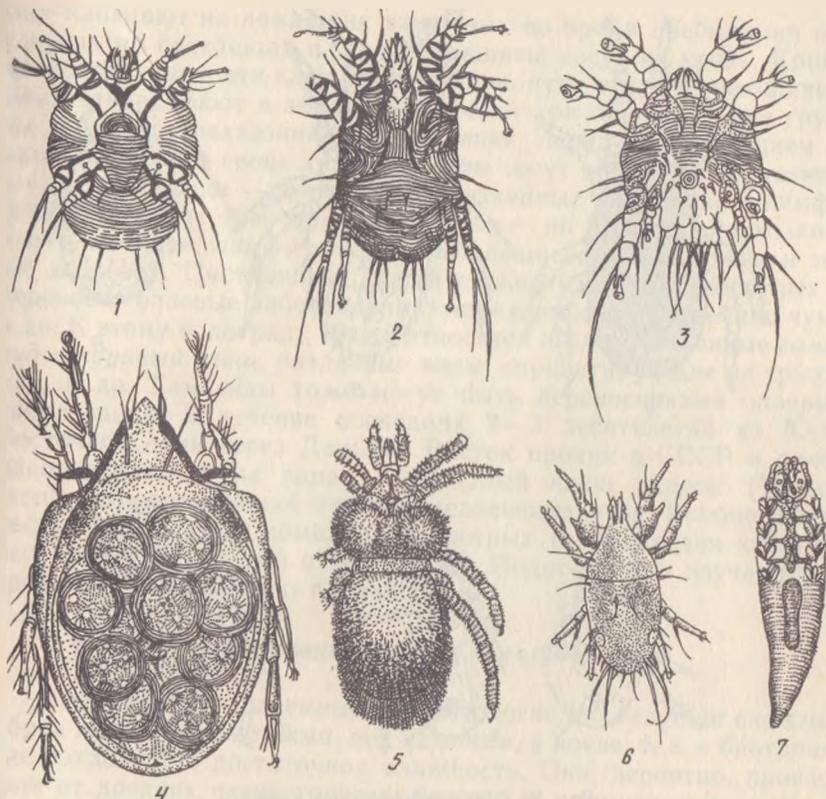


Рис. 97. Акариформные клещи:

1 — зудневый, 2 — наожниковый, 3 — кожеедный, 4 — панцирный (внутри его цистицеркоиды ленточного червя мониезии), 5 — краснотелковый, 6 — мучной, 7 — железница

Чесотка вызывает у животных возбуждение, отравление продуктами распада кожи, общее истощение. Заражение этой болезнью происходит при соприкосновении здоровых животных с больными в результате употребления общих предметов ухода, сбруи и т. д. Заражение возможно на пастбищах и водопоях при отсутствии прямого контакта здоровых животных с больными, так как чесоточные клещи некоторое время могут жить вне тела хозяина. Поскольку жизнь вне тела хозяина продолжается сравнительно недолго (зудни живут вне тела хозяина в сухих условиях несколько дней, а при сырой и прохладной погоде немного дольше, наожники и кожееды — до 40—60 дней), то пастбища и кошары, изолированные на указанные сроки от скота, становятся безопасными.

К этому подотряду также относятся *краснотелковые клещи*

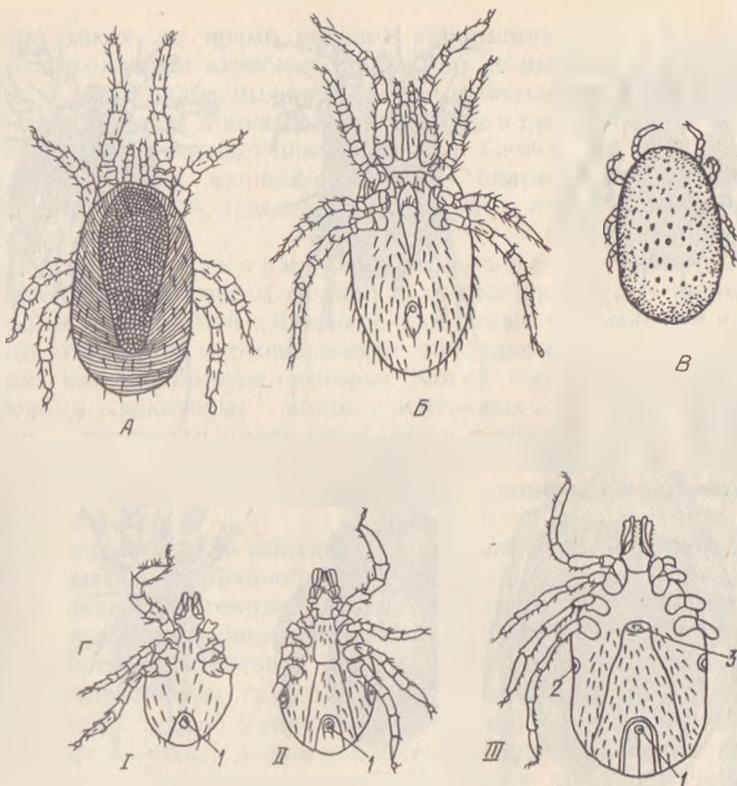


Рис. 98. Паразитиформные клещи:

А — куриный (со спинной стороны), Б — крысиный (с брюшной стороны), В — персидский (со спинной стороны), Г — собачий (с брюшной стороны); I — личинка, II — нимфа, III — взрослая самка; 1 — анальное отверстие, 2 — дыхательное отверстие, 3 — половое отверстие

(виды рода *Trombidium*), личинки которых сосут кровь и лимфу человека, домашних и диких животных и могут вызвать воспаление кожи, а нимфы и взрослые питаются разлагающимися продуктами; *железницы* (виды рода *Demodex*) — очень мелкие, с вытянутым телом клещи, поселяющиеся в волосяных мешочках и в сальных железах собак и могущие вызывать очень тяжелое заболевание. Железницы паразитируют и у других животных, а также у человека.

Подотряд паразитиформные клещи (*Parasitiformes*) (рис. 98). Крупные клещи (до 2,5 см), как правило, имеющие кровеносную систему и всегда трахеи. Из этой группы особенно большой вред причиняют кровососущие *иксодиды*, или *пастбищные клещи* (виды родов *Ixodes*, *Voophilus*, *Dermacentor* и др.). Пастбищные клещи живут на траве, кустарниках и т. д.

Они нападают на домашних животных во время пребывания последних на пастбищах и, прикрепившись, сосут их кровь. Кроме млекопитающих, эти клещи сосут кровь птиц и пресмыкающихся. Яйца откладывают в землю. Различают три биологические группы клещей: треххозяиные — личинки перед превращением в нимф оставляют своих хозяев, нимфы сосут кровь других хозяев, а взрослые клещи — третьих; двуххозяиные — личинки и нимфы живут на одних хозяевах, а взрослые — на других; однохозяиные — личинки, нимфы и взрослые клещи живут на одних и тех же хозяевах. Пастбищные клещи сильно изнуряют животных и переносят опасные заболевания: пироплазмозы, туляремию, чуму и др. К этому подотряду также относятся и многочисленные *гамазиды*, *куриный клещ*, различные виды, паразитирующие на грызунах, и др. Гамазиды тоже могут быть переносчиками опасных заболеваний. В течение последних 2—3 десятилетий из Юго-Восточной Азии через Дальний Восток проник в СССР и далее распространился на запад гамазидный клещ *варроа* (*Varroa jacobsoni*), опаснейший паразит медоносных пчел. Вообще количество вредных для домашних животных (а также для культурных растений) клещей очень велико. Подробно они изучаются в специальных книгах по паразитологии.

#### КЛАСС МНОГОНОЖКИ (MYRIAPODA)

Многоножки — наземные членистоногие, но ведущие скрытый образ жизни под листьями, под камнями, в почве, т. е. в биотопах, где сохраняется достаточная влажность. Они, вероятно, произошли от древних членистоногих, близких к примитивным высшим ракообразным, переходивших к обитанию в более влажных местах суши. Известно свыше 12 000 видов, подавляющее большинство которых обитает в теплых странах.

Тело состоит (рис. 99) из явственно отделенной, подвижной головы и одинаковых сегментов, т. е. у многоножек сохранилась гомономная, наружная сегментация тела. Длина тела от нескольких миллиметров (редко) до нескольких сантиметров (обычно). У видов, живущих в засушливых условиях, имеется эпикуткула. Усиков одна пара, соответствующая первой паре усиков раков. Брюшная нервная цепочка удлинена и состоит из одинаковых ганглиев. Органы чувств развиты сравнительно слабо. Глаза, как правило, простые. Ноги состоят из одного ряда члеников (что характерно для ног наземных членистоногих) и расположены на всех сегментах. Сердце — длинное, идущее вдоль средней линии спинной стороны и разделенное на камеры; к стенкам последних прикрепляются мышцы, называемые крыловидными, сходные с таковыми насекомых (см. рис. 106, А). За счет их сокращения сердце расширяется и в него поступает кровь, выталкиваемая при последующем сужении сердца вперед в смешанную полость тела.

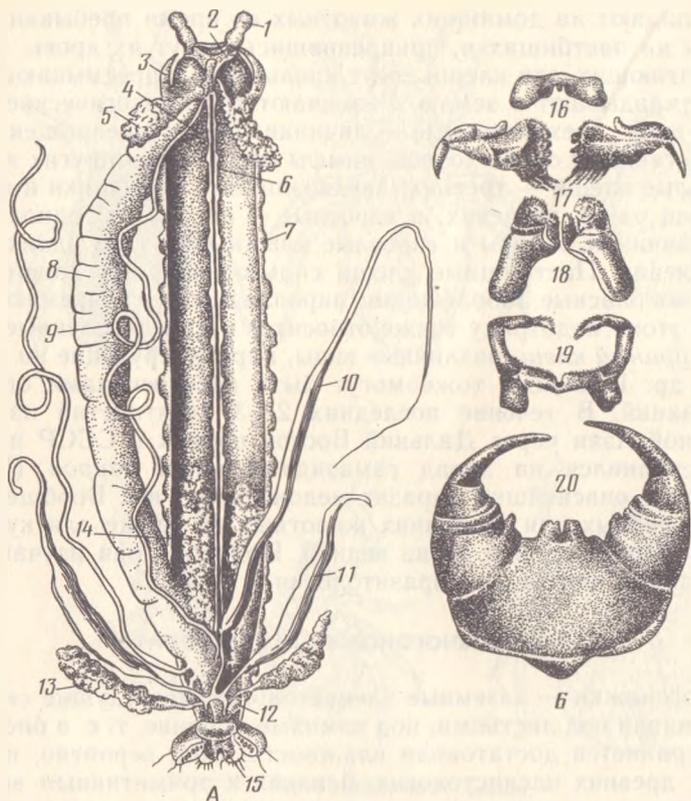


Рис. 99. Многоножки (А — внутреннее строение, Б — ротовые конечности):

1 — усик, 2 — надглоточный ганглий, 3 — ядоносная ногощель, 4 — пищевод, 5 — слюнная железа, 6 — брюшная нервная цепочка, 7 — начало ног, 8 — средняя кишка, 9 — мальпигиевы сосуды, 10 — семенник, 11 — семенной пузырек, 12 — семяпровод, 13 — задняя придаточная железа, 14 — передняя придаточная железа, 15 — наружные половые придатки, 16 — верхняя губа, 17 — верхние челюсти, 18 — первая пара нижних челюстей, 19 — вторая пара нижних челюстей, 20 — ногощели

Дыхательная система состоит из пучков трахей, открывающихся наружу дыхальцами на брюшной стороне тела; у более развитых многоножек трубочки трахей разных пучков соединены между собой и при меньшем количестве дыхалец дыхательная система становится единой.

Выделительная система представлена двумя или четырьмя мальпигиевыми сосудами, но в отличие от аналогичных органов паукообразных эктодермального происхождения. Между органами развивается жировое тело, поглощающее из полостной жидкости некоторые продукты распада, переходящие в нем в нерастворимое состояние. В жировом теле накапливаются также запасные вещества. При распаде жировых веществ освобождается

вода, которая используется при попадании этих животных в засушливые условия. Ротовых конечностей у одних видов три пары (верхние челюсти, или жвалы, и две пары нижних челюстей), у других — две пары (одна пара нижних челюстей атрофируется). У одной группы класса передняя пара ног превращена в ногочелюсти, служащие для захвата и умерщвления добычи. Имеются слюнные железы. «Печени» нет. Оплодотворение — наружно-внутреннее или внутреннее (семя переносится самцом в половые пути самки видоизмененными конечностями).

Развитие прямое или с неполным превращением (т. е. личинка отличается от взрослой формы лишь меньшим числом сегментов и ног). В строении многоножек есть примитивные черты, отмеченные выше, в то же время они обладают такими особенностями, на основе которых возник самый совершенный класс членистоногих — насекомые.

### КЛАСС НАСЕКОМЫЕ (INSECTA)

Насекомые — наиболее многочисленная и распространенная группа животных. Количество видов насекомых достигает 1,4 млн, т. е. значительно больше, чем всех остальных животных, вместе взятых. На суше насекомые распространены всюду: от Арктики до Антарктиды, высоко в горах, в самых разнообразных наземных биотопах, в изобилии населяют пресные воды. Только в морях насекомые редки и обитают лишь в прибрежной полосе. Многочисленность и широкое распространение насекомых свидетельствуют о том, что эти высшие членистоногие обладают совершенной организацией. Следует отметить, что в этом классе имеется большое количество временных и постоянных паразитов.

Роль насекомых в круговороте веществ в природе, учитывая их широкое распространение и способность к массовому размножению, огромна. Очень велико значение насекомых для человека и его хозяйственной деятельности, так как среди них имеется много полезных видов и огромное количество видов, причиняющих вред непосредственно людям, домашним и промысловым животным, культурным и другим полезным растениям.

Отдел зоологии, посвященный изучению насекомых, называется *энтомологией*.

### Общая характеристика

**Строение.** Величина насекомых разнообразна: от 0,2 до 300 мм. Большинство видов этого класса относится к мелким животным (длина тела от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров), что сделало возможным для них приспособление к обитанию в биотопах, не доступных более крупным животным. Тело насекомых состоит из трех отделов: головы, груди и брюшка (рис. 100). Голова образовалась в результате слияния шести сег-

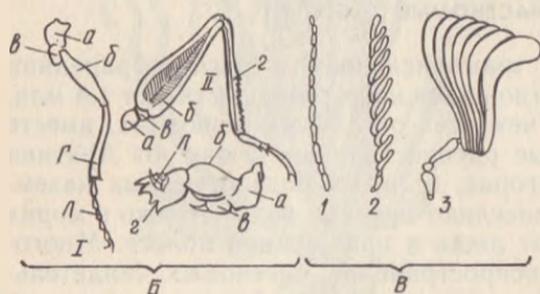
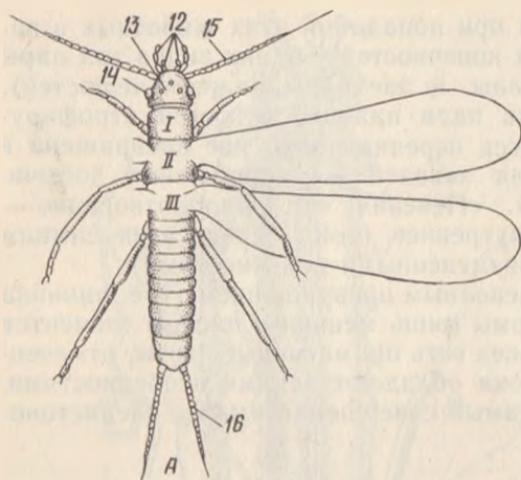


Рис. 100. Наружное строение насекомых:

А — расчленение тела насекомого (I — III — сегменты груди; I — II — сегменты брюшка; 12 — щупики ротовых конечностей, 13 — простые глаза, 14 — сложные глаза, 15 — усики, 16 — хвостовые щетинки), Б — ноги (I — бегательная, II — прыгательная, III — роющая; а — ляжка, или тазик, б — бедро, в — вертлуг, г — голень, л — лапка), В — усики (I — нитевидные, 2 — гребенчатые, 3 — пластинчатые)

ментов. Грудь состоит из трех сегментов, которые могут сливаться между собой (чаще второй и третий сегменты). Количество сегментов в брюшке у взрослых насекомых у разных видов от 6 до 11, но во время эмбрионального развития у всех исследованных в этом отношении видов — 11 сегментов.

Кутикулярный покров имеет уплотненные пластинки (*склериты*), которые соединены между собой тонкими, перепончатыми участками. Благодаря такому строению покрова тело насекомых сохраняет гибкость. Кутикулярный покров головы образует прочную коробку, защищающую головной мозг. Каждый грудной сегмент имеет четыре склерита: спинку, или *тергит*, грудку, или *стернит*, и две боковые пластинки, или *плевриты*. В брюшных сегментах развиваются только тергиты и стерниты, а плевриты остаются перепончатыми. У наземных насекомых хорошо развита эпикутанула (рис. 101, Б).

На голове находятся одна пара усиков (антенн), глаза и другие органы чувств и ротовые конечности. Усики — многочленистые образования, форма и длина которых разнообразны. Различают нитевидные, гребневидные, булавовидные, пластинчатые, перистые и другие усики. К груди прикрепляются три пары ног и две пары крыльев. У большой группы насекомых (отряд двукрылые) редуцировались крылья второй пары, а у многих видов различных отрядов этого класса — обе пары. На брюшке ног нет, но остатки задних брюшных ног превратились в придатки, находящиеся около анального и полового отверстий. Таким образом,

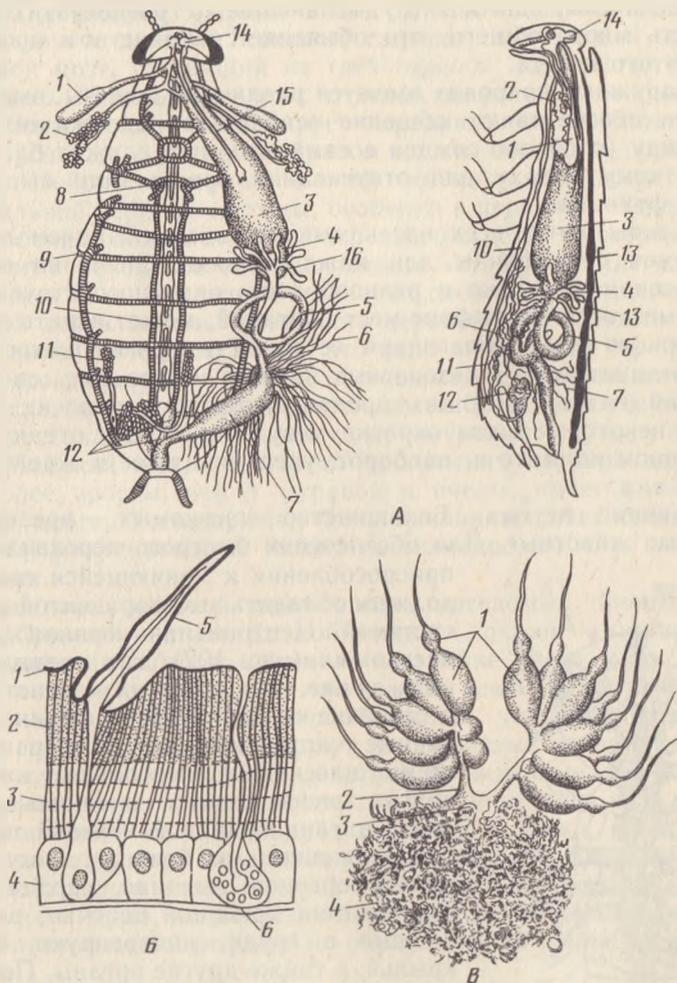


Рис. 101. Внутреннее строение насекомых:

*А* — внутренние органы (со спинной стороны и сбоку): 1 — резервуар слюнной железы, 2 — слюнная железа, 3 — зуб, 4 — мышечный желудок, 5 — средняя кишка, 6 — мальпигиевы сосуды, 7 — задняя кишка, 8, 9 — трахейная система, 10 — брюшная нервная цепочка, 11 — семенники, 12 — придаточные половые железы, 13 — сердце, 14 — головной мозг, 15 — симпатическая нервная система, 16 — слепые (пилорические) отростки средней кишки; *Б* — строение кутикулы наземного насекомого: 1 — эпикутикула, 2 — экзокутикула, 3 — эндокутикула, 4 — гиподерма, 5 — щетинка, 6 — кожная железа с выводным протоком; *В* — женский половой аппарат: 1 — трубки яичника, 2 — яйцевод, 3 — семяприемник, 4 — придаточные железы

несмотря на разнообразный наружный вид насекомых (жуки, бабочки, пчелы, вши и т. д.), во внешнем строении этих животных есть много общего, что объясняется единством происхождения этого класса.

В наружных покровах имеются различные железы, выделения которых обеспечивают общение особей, принадлежащих к одному виду (особенно самцов с самками), или служат благодаря неприятному запаху для отпугивания врагов, или выполняют другие функции.

Покровы почти всех насекомых окрашены. Причем окраска и рисунок специфичны для каждого вида. Значение окраски для насекомых велико и разнообразно: она способствует меньшей заметности их на фоне мест обитаний; может играть предупреждающую роль (благодаря ее яркости враги быстро начинают отличать их от безопасных видов); может быть сходной с окраской видов, имеющих предупреждающую окраску (мимикрия); некоторые виды окраски могут уменьшать отдачу тепла в холодном климате и, наоборот, увеличивать ее в жарком климате и т. д.

**Нервная система.** Большинство насекомых — чрезвычайно активные животные. Для обеспечения быстрого передвижения и приспособления к меняющейся среде они должны обладать высокоразвитой нервной системой. Центральная нервная система насекомых (рис. 102), как правило, развита лучше, чем у других членистоногих, и строение ее значительно сложнее. Различные части центральной нервной системы насекомых выполняют, как и у других членистоногих, различные функции. Ганглии брюшной нервной цепочки, расположенные в брюшке, регулируют работу органов дыхания, сердца и др. Три ганглия брюшной цепочки, расположенные в груди, иннервируют ноги и крылья, а также другие органы. Передняя часть брюшной нервной цепочки сильно развита и играет очень важную роль, так как от нее зависит работа ротовых

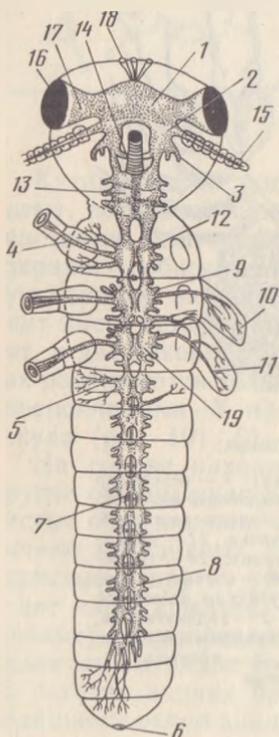


Рис. 102. Центральная нервная система насекомых:

1, 2, 3 — передний, средний, задний отделы мозга, 4 — нерв ноги, 5 — нервы брюшка, 6 — анальное отверстие, 7 — нерв, 8 — ганглий среднего сегмента груди, 10 — крыло, 11 — нерв крыла, 12 — ганглий переднего сегмента груди, 13 — подглоточный ганглий, 14 — соединительный ствол, 15 — усик, 16 — сложный глаз, 17 — оптическая часть мозга, 18 — простой глаз, 19 — ганглий заднего сегмента груди

конечностей и, кроме того, она согласует деятельность всех органов движения. У ряда видов ганглии цепочки могут сливаться друг с другом. Головные ганглии сливаются и образуют головной мозг, состоящий из трех отделов: переднего, среднего и заднего. Каждый из этих отделов выполняет особые функции. Задний отдел иннервирует переднюю часть головы, средний — усики, т. е. главным образом органы обоняния, передний — глаза. Нейросекреторные клетки имеются во всех отделах центральной нервной системы, особенно в переднем отделе мозга.

Особенно сложно строение переднего отдела, в котором у ряда насекомых находятся так называемые «стебельчатые» или «грибовидные» тела. Последние согласуют сложнейшие процессы всей нервной деятельности. Сложность нервной деятельности зависит от развития головного мозга, это ясно видно хотя бы при сравнении его размеров у разных насекомых, отличающихся друг от друга сложностью нервной деятельности. У майского жука объем мозга составляет  $\frac{1}{3920}$  объема тела, у муравья —  $\frac{1}{286}$ , у пчелы —  $\frac{1}{174}$ . Майский жук, у которого проявления нервной деятельности более просты, чем у муравья и пчелы, имеет наименьший размер мозга. Установлено, что у названных насекомых головной мозг различается не только по величине, но и по сложности строения.

Сложность нервной деятельности насекомых проявляется в разнообразных инстинктах: добывании и сохранении пищи, взаимоотношениях самцов и самок, постройке гнезд и др., заботе о потомстве и т. д. Многим насекомым, несомненно, свойственна способность к быстрому приобретению условных рефлексов. Пчелы положительно реагируют на душистые сахаристые вещества и отыскивают их. Эти действия врожденные. На их основе можно выработать новые рефлексы. Так, например, если чашечку с медом поместить на квадрат шахматной доски, окрашенный в отличие от других квадратов в синий цвет, то после многократного повторения этого опыта пчелы будут собираться на синем квадрате и тогда, когда меда там не будет. Следовательно, у них выработался новый рефлекс на окрашенную в синий цвет поверхность.

Органы чувств разнообразны и воспринимают различные раздражения, исходящие из внешней среды, нередко совершенно незначительные по своей интенсивности. Так, например, некоторые насекомые ощущают присутствие 0,002 % сахара (человек не ниже 0,4 %); самцы ряда видов бабочек, руководствуясь органами обоняния, отыскивают самок, находящихся от них на расстоянии нескольких километров. Органы обоняния сосредоточены у насекомых главным образом на усиках, а органы вкуса — преимущественно на различных придатках, окружающих рот. Насекомые как быстро передвигающиеся животные воспринимают малейшие изменения положения тела в пространстве. Они хорошо ощущают изменения температуры. Многие насекомые издают

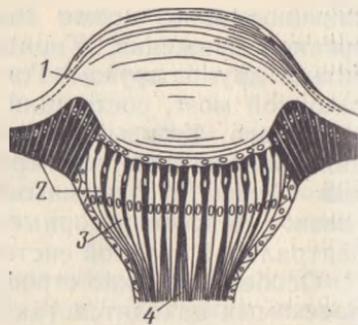
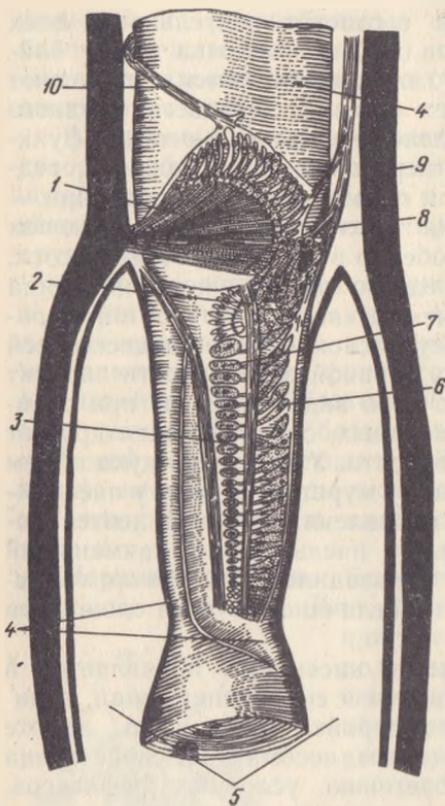


Рис. 104. Простой глаз насекомого:

1 — хрусталик, 2 — пигментные клетки, 3 — чувствительные клетки, 4 — отростки чувствительных клеток

Рис. 103. Тимпальный орган насекомого (кузнечика), служащий для восприятия звуков:

1 — подколенный орган, 2 — промежуточный орган, 3 — слуховой гребень, 4 — трахеи, 5 — барабанные полости, 6 — чувствительные клетки, 7 — чувствительное тельце, 8 — тимпальный нерв, 9 — кутикула, 10 — подколенный нерв

звуки и воспринимают их специальными органами (рис. 103). Насекомые, как правило, имеют сложные глаза, иногда довольно крупные и состоящие из десятков тысяч фасеток. Некоторые насекомые, несомненно, различают цвета. У многих насекомых имеются и простые глаза (рис. 104). У паразитов и форм, живущих в темноте (например, в пещерах), органы зрения редуцированы или совсем исчезли.

**Двигательная система.** Мышечная система насекомых развита хорошо. Она состоит из поперечнополосатых волокон, способных к очень частым сокращениям. Некоторые мышцы в состоянии сокращаться до 500 раз и более в 1 с. Поэтому многие представители рассматриваемого класса могут передвигаться очень быстро. Число мышц у одной особи и их разнообразие велики. Например, у гусеницы ивового древоточца насчитывают около 2000 мышц. Эти особенности мышечной системы обеспечивают сложные и разнообразные движения насекомых.

Ноги (см. рис. 100) в зависимости от выполняемых ими функций имеют разное строение. Различают ноги *бегательные*, *прыгательные*, *роющие* и др. Несмотря на различное строение, ноги насекомых, как правило, состоят из одних и тех же частей: та-

лапка (или ляжки), вертлуга, бедра, голени и членистой лапки, обычно заканчивающейся коготками. Бегательная нога умеренно длинная; бедро мало отличается по длине от более тонкой голени; лапка хорошо развита. Прыгательная нога очень длинная; вертлуг почти редуцирован; бедро имеет мощно развитую мускулатуру; голень сравнительно тонкая и очень длинная; лапка уменьшена. Такое строение обеспечивает прыжки на большее расстояние. Роющая нога в соответствии с выполняемой ею функцией коротка и широка; вертлуг и голень имеют для копания зубцы; лапка превратилась в маленький придаток. Таким образом, в строении ног насекомых очень ярко проявляется единство формы и функции. Сходство же в строении ног говорит о происхождении всех насекомых от общих предков.

Крылья представляют собой тонкие, но прочные кутикулярные пластинки различной величины, в которых проходят уплотненные жилки, состоящие из хитиновых тяжей, трахей, нервов и др. Крылья приводятся в движение многочисленными мышцами, отходящими от грудных члеников. Характер полета у разных видов различен. Насекомые с большими крыльями могут парить в воздухе и число взмахов таких крыльев сравнительно невелико (несколько взмахов в 1 с). У насекомых, отличающихся как называемым *вибрирующим полетом*, число взмахов крыла может доходить до 200 и больше в 1 с. Таков полет пчел, многих мух и др. Скорость полета насекомых на короткие расстояния может быть значительной, например, бабочка бражник пролетает 15 м в 1 с, т. е. около 50 км в 1 ч, пчела без груза — около 65 км, а с грузом — 15—30 км в 1 ч.

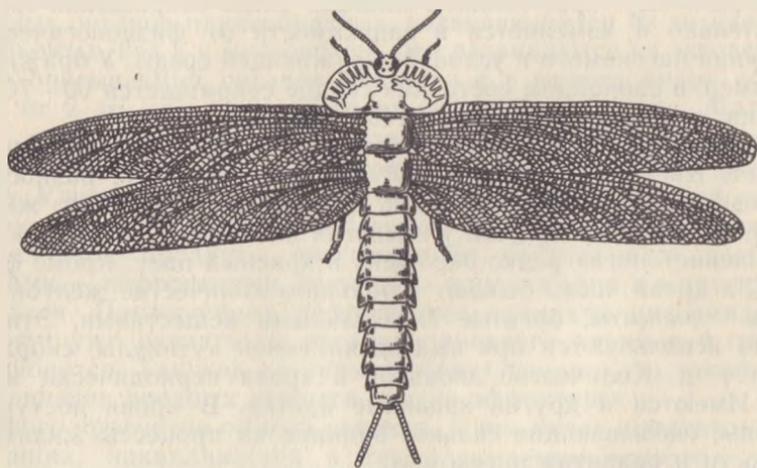


Рис. 105. Древнее насекомое каменноугольного периода. На первом членике груди две боковые пластинки, на втором и третьем — большие крылья

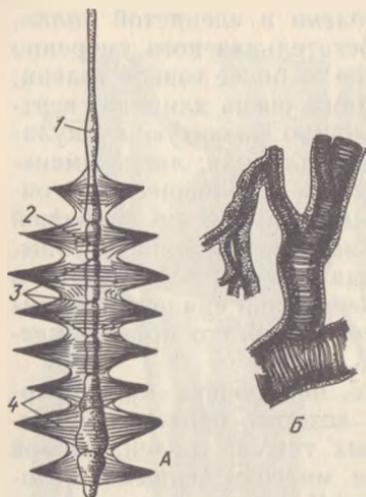


Рис. 106. Сердце и трахеи насекомого:

А — сердце (1 — аорта, 2 — сердце, 3 — отверстия, через которые входит в сердце кровь, 4 — крыловидные мышцы), Б — трахеи (видна хитиновая спираль, поддерживающая просвет трахейных трубок)

Крылья, как полагает большинство энтомологов, развились из боковых пластинчатых выростов грудных тергитов предков летающих насекомых. Эти выросты, возможно, служили первоначально для планирования, когда нелетающие насекомые прыгивали с высоты. Впоследствии в месте соединения выростов с телом появились сочленения и по-

степенно описываемые придатки превратились в крылья (рис. 105).

**Кровеносная система.** Перенос веществ в теле насекомых в связи с большой интенсивностью их жизненных процессов должен совершаться очень быстро. Это достигается энергичной работой сердца, которое, как у всех членистоногих, лежит на спинной стороне и представляет собой трубку (рис. 106), состоящую из ряда соединенных между собой камер. В боковых стенках камер имеются отверстия с клапанами, открывающимися внутрь. Сзади сердце замкнуто, спереди продолжается в короткий сосуд (*аорту*), кровь из которого изливается между органами. К камерам сердца идут крыловидные мышцы. Число сокращений сердца значительно и изменяется в зависимости от физиологического состояния насекомого и условий окружающей среды. У бражника, например, в спокойном состоянии сердце сокращается 60—70 раз в 1 мин, а во время полета — 140—150 раз.

Кровеносных сосудов (кроме аорты) у насекомых в сущности нет. Кислород у них, как будет сказано ниже, разносится не кровью, а трахейной системой. Цвет крови чаще всего желтоватый. Гемоглобин имеется у немногих насекомых, поэтому кровь этих членистоногих редко окрашена в красный цвет. Кроме фагоцитов, в крови часто бывают в большом количестве желтоватые клетки — *эоциты*, богатые питательными веществами. Эти вещества используются при выделении новой кутикулы, скорлупы яиц и т. д. Количество эоцитов в крови периодически меняется. Имеются и другие кровяные клетки. В кровь поступают гормоны, оказывающие сильное влияние на процессы жизнедеятельности и развития насекомых.

**Дыхательная система.** Энергичная жизнедеятельность насекомых возможна благодаря интенсивному обмену веществ — процессам ассимиляции и диссимиляции. В процессах диссими-

инции потребляется большое количество кислорода, перенос его осуществляется специальной дыхательной системой, которая состоит из массы трахей, обильно разветвляющихся во всех частях тела (см. рис. 106). Воздух попадает в трахеи через *дыхальца*, расположенные по бокам груди и брюшка. Число их невелико (например, у пчелы 10 пар). Дыхальца довольно сложно устроены и снабжены особыми запирательными аппаратами. От дыхалец идут крупные трахейные стволы, которые разветвляются на более мелкие, те, в свою очередь, ветвятся и т. д. Поступление воздуха и трахейную систему и выход его совершается в результате активной работы мышц брюшка и запирательных аппаратов трахей. При вдохе брюшко расширяется, при выдохе сжимается. Число дыхательных движений может быть 20—35 в 1 мин. У многих летающих насекомых главные продольные стволы трахей сильно расширены и играют роль воздушных мешков, значительно уменьшающих массу тела.

Интенсивность дыхания насекомых может быть очень большой и сопровождаться выделением большого количества тепла. Во время полета температура тела повышается и может значительно превосходить температуру окружающей среды. В ульях зимой температура благодаря движению пчел держится в «клубе» (скоплении) этих насекомых около 20 °С, а к началу развития личинок поднимается еще выше.

**Выделительная система.** Интенсивно идущие в теле насекомых разнообразные процессы диссимиляции заканчиваются образованием большого количества веществ, которые необходимо удалить из организма. Главными органами выделения у насекомых являются мальпигиевы сосуды — тонкие трубочки (см. рис. 101), стенки которых состоят из однослойного эпителия. В отличие от аналогичных органов паукообразных, развивающихся из энтодермы, у насекомых, как и у многоножек, они развиваются из эктодермы. Число описываемых органов различно и у разных видов колеблется от 2 до 150; чаще всего их несколько десятков. Мальпигиевы сосуды поглощают из крови кислые продукты диссимиляции — мочевую кислоту и ее соли и выделяют их через заднюю кишку. У видов, обитающих в воде или питающихся сочной растительностью, эти сосуды способствуют удалению излишней воды.

Щелочные продукты диссимиляции поглощаются особыми клетками — нефроцитами, лежащими вдоль сердца и в других частях тела. Поглощенные нефроцитами продукты диссимиляции не могут уже оказать на организм вредного влияния и оттуда не выводятся. Так как насекомые живут недолго, то такой способ удаления вредных веществ вполне эффективен.

Много продуктов обмена веществ, в том числе продуктов диссимиляции, накапливается в так называемом *жировом теле*, которое заполняет промежутки между органами. Жировое тело действительно по виду похоже на кусочки жира. Функции его разнообразны. В нем накапливаются продукты диссимиляции,

поэтому жировое тело называют почкой накопления; указанные продукты из него уже не выходят. В жировом теле много запасных веществ (белков, жиров, гликогена и др.), которые потребляются или в периоды усиленной траты веществ (во время размножения, линьки и т. д.), или если нет поступления пищевых веществ (в период анабиоза, у взрослых насекомых, не имеющих ротового аппарата, и др.). Кроме того, жировое тело играет роль прокладки (амортизатора) между органами. Следует также иметь в виду, что часть ненужных веществ удаляется у насекомых и процессе линьки вместе со сбрасываемой старой кутикулой.

**Пищеварительная система.** Большие затраты веществ и энергии, совершающиеся в процессе интенсивной жизнедеятельности насекомых, должны быть восполнены поступлением в организм значительного количества разнообразных питательных веществ. В отличие от других сухопутных членистоногих — паукообразных и многоножек, питающихся главным образом животной пищей, большинство насекомых питается веществами растительного происхождения. Многие представители рассматриваемого класса живут за счет экскрементов, трупов различных животных и разнообразных органических остатков. Некоторые виды усваивают даже такие трудноперевариваемые продукты, как воск и шерсть. Кроме того, среди насекомых есть значительное количество хищных и кровососущих форм. Таким образом, пищевые ресурсы насекомых чрезвычайно разнообразны. Одни виды (*монофаги*) питаются определенным видом корма, другие (*полифаги*) — разнообразными. Понятно, что и монофагия и полифагия могут быть выражены в различной степени.

Поиски пищи насекомыми облегчаются их большой подвижностью, в первую очередь способностью к полету и работой высоко развитой нервной системы. В добывании пищи большую роль играют их ротовые конечности, строение которых очень разнообразно. У представителей ряда групп насекомых ротовые конечности производят и механическую обработку пищи. В целом пищеварительный аппарат устроен очень совершенно и обеспечивает переработку и усвоение разнообразных кормов.

Ротовые конечности всех членистоногих произошли из видоизмененных передних ног. Поэтому более древний ротовой аппарат тот, который состоит из сильно расчлененных частей. Сильно измененные ротовые конечности большей частью теряют свою членистость. На этом основании исходным ротовым аппаратом насекомых считают грызущий, или жующий, аппарат, в составе которого имеются многочленистые конечности (рис. 107).

Грызущий ротовой аппарат насекомых (тараканов, прямокрылых, жуков и др.) сверху и спереди прикрыт широкой кутикулярной пластинкой — *верхней губой*, которая является выростом кутикулярного покрова головы и никогда не была членистой конечностью. Под ней находятся две крепкие пластинки — *жвалы*, или *верхние челюсти*, усаженные на своих внутренних,

обращенных друг к другу краях, зубцами. Жвалы, приводимые в движение мощными мышцами, служат для разгрызания и дробления твердых пищевых продуктов, умерщвления жертвы и т. д. Жвалы насекомых, как и жвалы раков, образовались из членистых ног, но они сильно изменились и не имеют никакой членистости, в то время как на жвалах раков еще сохранились членистые щупики. Под жвалами находятся сложно устроенные *нижние челюсти* (или просто челюсти). Каждая из этих конечностей состоит из двух основных члеников: *подвеска* (*кардо*) и *стволика* (*стипес*). К последнему прикрепляются пятичленистый *щупик* и две лопасти — *наружная* и *внутренняя*. Первая представляет собой пластинку, обильно усаженную щетинками, вторая усажена на внутреннем крае толстыми крепкими щетинками и сверху имеет изогнутые крючки. Наружные лопасти прикрывают ротовой аппарат с боков, внутренние лопасти играют вспомогательную роль в механической обработке пищи, помогают удерживать ее и т. д. Снизу ротовой аппарат замыкается *нижней губой*, которая состоит из двух основных члеников — *предподбородка* и *подбородка*, двух трехчленистых *щупиков*, двух *наружных лопастей* и двух *внутренних лопастей*. Судя по удвоенному количеству лопастей и щупиков, нижняя губа развилась из двух конечностей, похожих на нижние челюсти, два основных членика которых срослись и образовали предподбородок и подбородок. Таким образом, ротовой аппарат насекомых образовался из трех пар конечностей. Лопасти нижней губы играют некоторую роль в механической обработке пищи, а вся губа поддерживает ее снизу. На щупиках нижних челюстей и нижней губы, а также на других частях рассматриваемого аппарата и в ротовой полости имеется большое количество органов вкуса. На ротовых конечностях находятся и многочисленные осязательные нервные аппараты.

Грызуще-сосущий, или лакающий, ротовой аппарат насекомых (пчел, шмелей и других перепончатокрылых, добывающих нектар из цветков) близок к грызущему аппарату, но в то же время довольно сильно от него отличается. Жвалы велики, но лишены зубцов и имеют иную форму, так как их функции другие: они нужны для постройки сот, распечатывания ячеек, в которых развиваются личинки и куколки, и для прогрызания пыльников цветков. Нижние челюсти, образующие вместе с нижней губой широкий канал (*хоботок*), по которому течет нектар цветов, изменились значительно сильнее. Их наружные лопасти сильно удлинились, и к ним приросли редуцированные внутренние лопасти; щупики очень малы. Характерной чертой нижней губы является длинный *язычок*, образовавшийся из внутренних лопастей, усаженный множеством коротких щетинок и имеющий желоб, по которому течет густой нектар. Наружные лопасти, или добавочные язычки, совсем маленькие, а щупики, наоборот, очень большие.

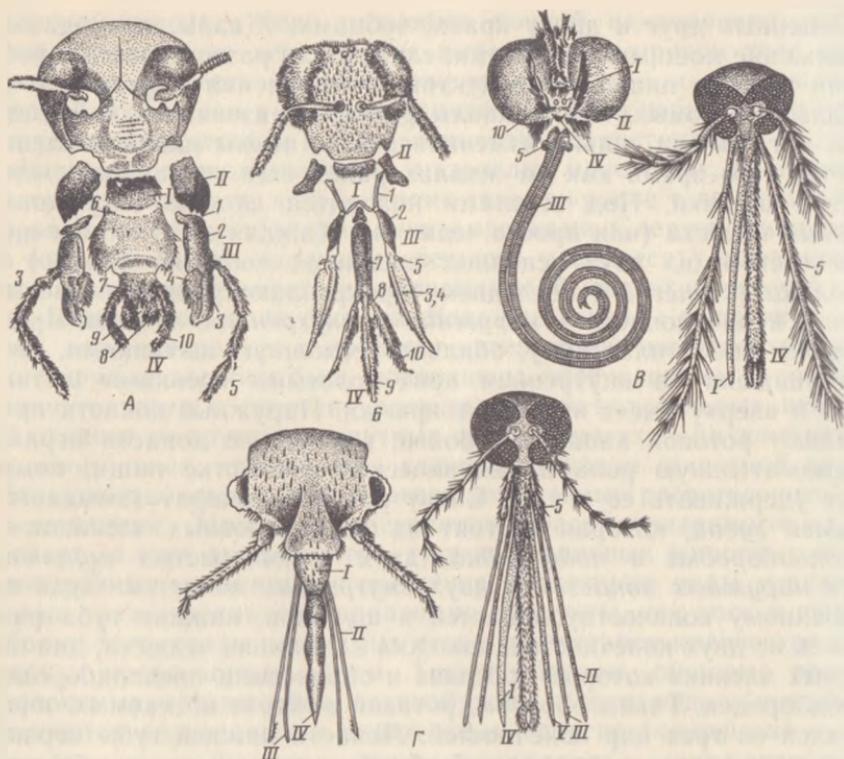


Рис. 107. Ротовые аппараты насекомых:

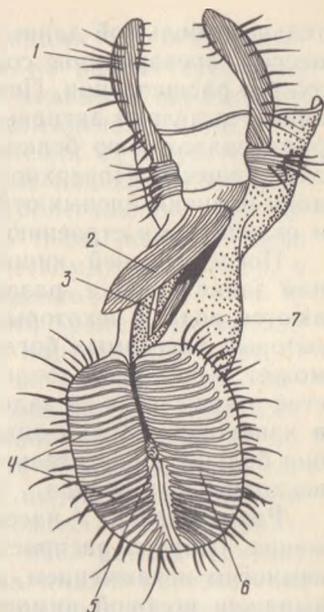
А — грызущего типа (таракана), Б — грызуще-сосущего типа (пчелы), В — сосущего типа (бабочки, самца комара), Г — колюще-сосущего типа (клопа, самки комара). I — верхняя губа, II — верхние челюсти, или жвалы, III — нижние челюсти, IV — нижняя губа, V — подглоточник; I — подвесок (кардо), 2 — столбик (стипес), 3 — наружная лопасть, 4 — внутренняя лопасть, 5 — щупик, 6 — предподбородок, 7 — подбородок, 8 — внутренние лопасти, 9 — наружные лопасти, 10 — щупик нижней губы

Колюще-сосущий ротовой аппарат клопов и комаров претерпел еще большие изменения. Верхние и нижние челюсти превратились у них в длинные *ротовые щетинки*, которые лежат в хоботке, образовавшемся из нижней губы; у комаров имеется еще одна щетинка, образовавшаяся из подглоточника — выпячивания дна ротовой полости. Щетинки служат для прокалывания тканей и сосания. У комаров хорошо развиты щупики нижних челюстей, у клопов они отсутствуют. Верхняя губа, различно развитая, прикрывает ротовой аппарат сверху. Самцы комаров, не питающиеся кровью, а сосущие сок цветков, имеют более упрощенный ротовой аппарат: жвалы и нижние челюсти в нем отсутствуют, т. е. колющих щетинок нет.

Сосущий ротовой аппарат бабочек состоит из двух очень удлиненных нижних челюстей, не срастающихся между

Рис. 108. Лижущий ротовой аппарат комнатной мухи:

1 — нижнечелюстной щупик, 2 — верхняя губа, 3 — гипофаринкс, 4 — каналы фильтрующего аппарата, 5 — ротовое отверстие, 6 — лопасти нижней губы, 7 — нижняя губа



собой и образующих спирально закручивающийся в спокойном состоянии хоботок, служащий для сосания нектара. Остальные части ротового аппарата сильно редуцированы и лишь на остатке нижней губы сохранились короткие щупики.

Известны и другие ротовые аппараты насекомых. Так, например, у некоторых мух (рис. 108) расширенные образования на нижней губе служат для слизывания гнущихся веществ, а нижние челюсти редуцированы. Рассмотрение ротовых аппаратов насекомых показывает, что

они устроены различно в зависимости от выполняемых функций. В то же время в составе всех аппаратов имеются (в развитом или рудиментарном состоянии) верхние, нижние челюсти и нижняя губа. Сходство в строении ротовых аппаратов объясняется тем, что все насекомые произошли от одних предков, у которых были грызущие ротовые аппараты, состоящие из перечисленных выше частей.

Пищеварительная трубка начинается ротовой полостью. В нее открываются слюнные железы, выделения которых смачивают пищу и выполняют другие функции. У пчел выделения этих желез способствуют превращению нектара в мед (дисахариды при этом превращаются в легкоусвояемые моносахариды); у ряда бабочек из них образуются шелковые нити, из которых делается кокон, и т. д. Ротовая полость короткой глоткой соединяется с пищеводом, задняя часть которого у многих насекомых расширяется в зоб. Последний служит резервуаром для накопления пищи, но в нем может происходить некоторое изменение ее. Так, превращение нектара в мед у пчел совершается именно в зобу (медовом желудке). За пищеводом у многих насекомых следует мышечный желудок — небольшая камера с кутикулярными утолщениями, в которых совершается механическая обработка пищи. Мышечный желудок хорошо развит у видов, потребляющих твердые продукты. Все перечисленные выше части пищеварительного аппарата относятся к переднему отделу, который развивается из эктодермы и выстлан кутикулой.

(Средняя кишка (энтодермального происхождения) сравни-

тельно небольшой длины, но в ней совершаются важнейшие процессы: переваривание составных частей пищи и всасывание продуктов расщепления. Печени у насекомых нет, но стенки средней кишки выделяют активные ферменты, которые способствуют быстрому разложению белков, углеводов, жиров и других органических веществ. Поверхность средней кишки увеличивается благодаря наличию слепых отростков, расположенных в начале кишки, и складчатому строению ее стенок.

После средней кишки идет довольно объемистая и длинная задняя кишка, развивающаяся из эктодермы. В ней всасываются вода и некоторые вещества и формируется кал. Кал некоторых насекомых богат органическими веществами и поэтому может быть использован другими насекомыми. Анальное отверстие открывается на заднем конце тела. Общая длина кишечника в известной степени зависит от характера пищи. Как правило, она больше у растительноядных форм и может в десять раз превосходить длину тела.

**Размножение.** У насекомых отмечено только половое размножение. Широко распространен партеногенез. Все насекомые, за немногим исключением, раздельнополы. У многих видов хорошо выражен половой диморфизм (так, например, самцы могут отличаться от самок более яркой окраской, крупными размерами, очень сложным строением антенн, наличием разных придатков и т. д.). Высокое развитие нервной системы и совершенные способы передвижения обеспечивают встречу самцов и самок. Оплодотворение у меньшинства видов (преимущественно из низших групп) — наружно-внутреннее, у большинства же — типично внутреннее.

Мужской половой аппарат (см. рис. 101) состоит из двух семенников, двух семяпроводов, переходящих в непарный семяизвергательный канал, и придаточных желез. У насекомых с типично внутренним оплодотворением семя вводится самцом во влагалище самки при помощи специальных совокупительных органов. Строение совокупительных органов может быть очень сложным и у разных, даже близких видов, весьма различным.

Женский половой аппарат (см. рис. 101) состоит из двух яичников, двух яйцеводов, впадающих в непарное влагалище, придаточных желез и семяприемника. У многих насекомых, кроме того, имеются совокупительная сумка и яйцеклад. Яичники образованы яйцевыми трубочками, число которых в одном яичнике у разных видов различно: от одной до нескольких десятков и даже больше ста (у пчелы до 180). Передние концы трубочек очень тонкие, по мере передвижения к яйцеводам яйца становятся крупнее и трубочки утолщаются. Совокупительная сумка служит для приема мужского совокупительного органа и открывается во влагалище или самостоятельно наружу. Из сумки сперматозоиды попадают в семяприемник, где у некоторых насекомых могут находиться очень долго (у пчелы до 5 лет). Яйца по мере

зревания оплодотворяются сперматозоидами из семяприемника, насекомые откладывают их в почву, на разные предметы, растения, иногда на других животных (у водных и паразитических насекомых). Секрет придаточных желез склеивает яйца, объединяет их в группы, служит для прикрепления их к субстратам и т. д. У многих видов имеются специальные яйцеклады, образующиеся из рудиментов брюшных ножек, облегчающие помещение яиц на некоторую глубину в почву, в ткань растений, тело других животных и т. д. У некоторых насекомых (например, у полостных оводов) наблюдается живорождение.

Многие насекомые в течение длительного времени размножаются партеногенетически — *естественный партеногенез*. Так, у медок в теплое время года встречаются только самки, и ряд поколений этих насекомых развивается из неоплодотворенных яиц. Самцы появляются осенью и цикл завершается нормальным половым размножением. Из оплодотворенных осенью яиц тли выходят на следующий год. Следовательно, половое размножение играет большую роль в подготовке насекомых к неблагоприятным условиям холодного времени года. У пчел самцы (трутни) всегда развиваются из неоплодотворенных яиц, и партеногенез служит в этом случае средством определения пола. Партеногенетическое размножение происходит не только у взрослых, но и у личинок некоторых насекомых, что было впервые выявлено русским зоологом Н. П. Вагнером.

Русский зоолог А. А. Тихомиров в 80-х годах прошлого столетия доказал в ряде опытов, что яйца тутового шелкопряда, которые нормально развиваются только после оплодотворения, можно заставить различными искусственными способами (действием кислоты, механическими раздражениями) развиваться без оплодотворения. Это явление получило название *искусственного партеногенеза*. Впоследствии искусственное развитие яиц без оплодотворения путем применения различных раздражителей было осуществлено в разных группах беспозвоночных и позвоночных животных. Выдающихся результатов в области искусственного партеногенеза у тутового шелкопряда, имеющих большое практическое значение, добился известный советский биолог Б. Л. Астауров.

**Развитие.** Яйца насекомых богаты желтком, на поверхности которого находится слой, подвергающийся дроблению (рис. 109). В связи с этим исследование процессов развития довольно затруднительно и некоторые ученые считали, что у насекомых нет зародышевых листков, какие имеются у других многоклеточных животных. Однако трудами А. О. Ковалевского и его последователей было доказано, что у насекомых органы тоже образуются из трех зародышевых листков. Находящаяся на поверхности яйца зародышевая полоска дробится на множество клеток, которые вскоре располагаются на два слоя: наружный и внутренний. Наружный слой является эктодермой, а внутренний

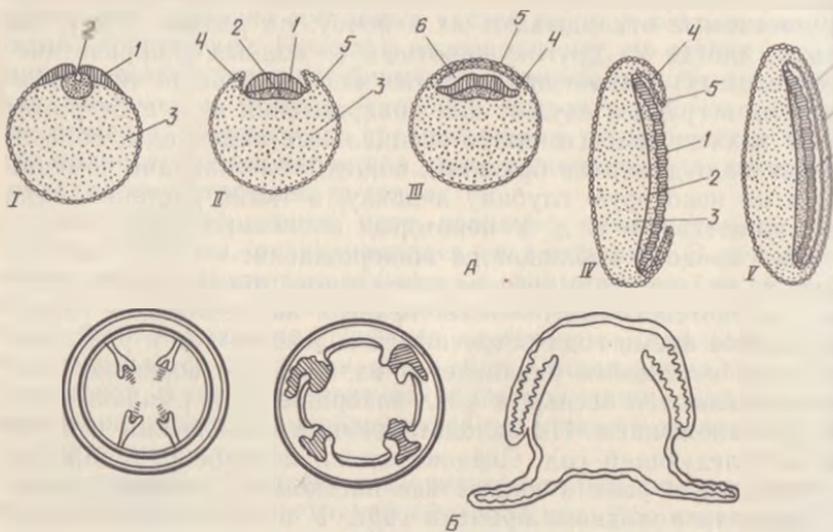


Рис. 109. Развитие насекомых:

А — образование зародышевых листков и оболочек (I, II, III — поперечные разрезы; IV, V — продольные разрезы; 1 — эктодерма, 2 — слой, из которого образуется энтодерма и мезодерма, 3 — желток, 4 — амнион, 5 — сероза, 6 — амниотическая полость).  
 Б — развитие органов из имагинальных дисков (на рисунках показано развитие одной пары крыльев и одной пары ног, диски заштрихованы)

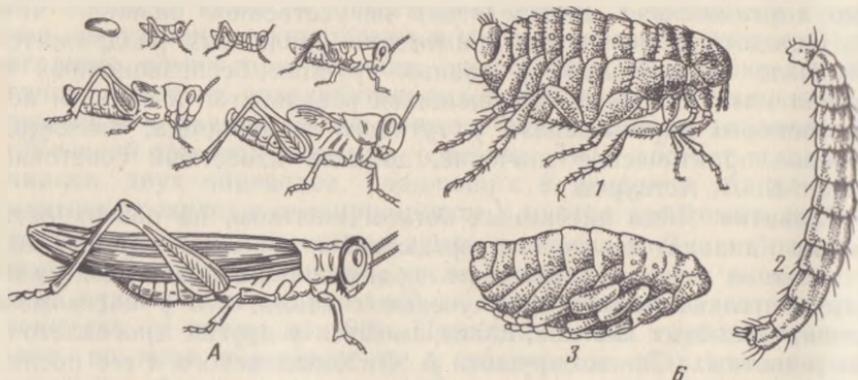


Рис. 110. Различные типы постэмбрионального развития насекомых:

А — развитие с неполным превращением (саранчи), Б - развитие с полным превращением (блохи);  
 1 — взрослое насекомое, 2 — личинка, 3 — куколка (свободная)

после ряда преобразований дает начало энтодерме и мезодерме. В процессе развития весь зародыш разделяется на сегменты, при этом мезодерма, как у кольчатых червей, состоит из двух рядов зачатков — левых и правых. На сегментах, в том числе и на брюшных, появляются зачатки конечностей. Изучение эмбрионального развития насекомых показывает, что они произошли от членистоногих, состоящих из большого количества сегментов и имевших ноги почти на всех сегментах. В начале развития над зародышем образуется двойная складка. Наружный слой этой складки называется *серозой*, а внутренний — *амнионом*. Амнион вместе с серозой образует полость, наполненную жидкостью, защищающую эмбрион от вредных последствий различных потрясений и высыхания.

Постэмбриональное развитие у насекомых происходит с превращением, но в различных отрядах этого класса оно протекает по-разному (рис. 110). По характеру постэмбрионального развития насекомых можно разделить на две большие группы. У одних насекомых (например, у саранчи, тлей, клопов, вшей и др.) из яиц развиваются *личинки*, которые похожи на взрослых, но отличаются от последних отсутствием крыльев, другой окраской, недоразвитием половых органов и т. д. Они несколько раз линяют, растут и становятся все более похожими на взрослых. Такой тип развития называется *развитием с неполным превращением*.

У других насекомых (например, у жуков, блох, пчел, бабочек, мух и др.) из яиц развиваются личинки, ведущие иной образ жизни, чем взрослые, и поэтому совсем не похожие на них (см. рис. 110). Эти личинки, как правило, червеобразной формы; сегментация их тела гомономна; усики и ноги (если они имеются) короткие; ротовые конечности чаще грызущие; глаза (если они имеются) простые; внутреннее строение в общем более примитивное, чем у взрослых особей, и т. д. Такой тип развития называется *развитием с полным превращением*, ибо личинки становятся взрослыми только после полного изменения (превращения) их организации. Такое изменение не может происходить в период активной жизни — «на ходу», оно совершается во время стадии покоя — *куколки*, в которую превращается личинка в результате последней линьки. Куколки, как правило, неподвижны и никогда не питаются. В куколке совершается полная перестройка организма. Большинство старых органов разрушается и растворяется, происходит их *гистиолиз*, а новые органы образуются из особых групп клеток — *имагинальных дисков*. Разные части тела взрослого насекомого образуются из различных дисков, и число их довольно велико. По окончании развития оболочки куколки лопаются и выходят взрослые насекомые — *имаго*, совсем не похожие на личинку.

Строение личинок и куколок разнообразно (рис. 111). Различают несколько типов строения личинок насекомых с полным превращением: 1) личинки с хорошо развитой головой и тремя

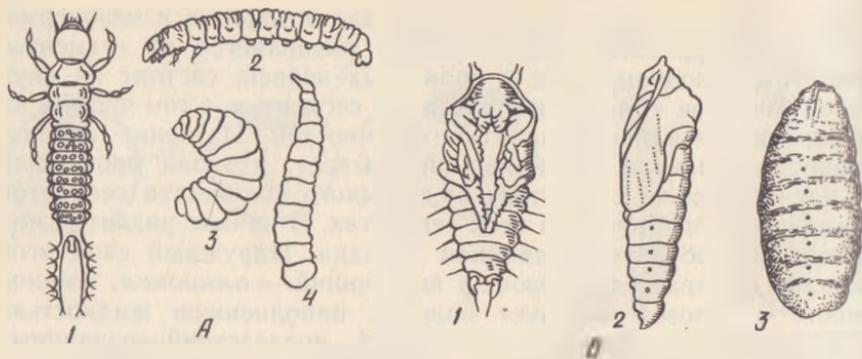


Рис. 111. Типы личинок и куколок:

А — личинки: 1 — жука, 2 — бабочки, 3 — пчелы, 4 — мухи; Б — куколки: 1 — свободная (жука), 2 — покрытая (бабочки), 3 — бочонковидная (мухи)

парами ног на грудных члениках, например, личинки большинства жуков; 2) личинки с развитой головой и ногами не только на грудных сегментах, но и на брюшных, например, гусеницы бабочек; 3) личинки с выраженной головой и лишенные ног, например, личинки пчел; 4) личинки, не имеющие выраженной головы и лишенные ног, например, личинки мух, оводов. Известны и другие типы строения личинок.

Различают три рода куколок. У *свободной куколки* (пчелы, жука и др.) хорошо заметны расчленения тела, зачатки усиков, ротовых конечностей, ног, крыльев, глаз и некоторых других частей тела будущего взрослого насекомого. У *покрытой куколки* (бабочки) видны лишь тесно прижатые друг к другу зачатки конечностей и крыльев. У *бочонковидной куколки* (мухи) сохраняется оболочка последней личиночной стадии — она напоминает собой бочончок и никаких признаков имаго не видно. Покрытие куколки у ряда бабочек заключены в коконы, образующиеся из нитей, выделяемых слюнными железами. У таких куколок до снятия кокона тоже не видны признаки взрослого насекомого.

В процессе эволюции насекомые с полным превращением появились позднее, чем насекомые с неполным превращением. Сначала различия между молодыми и взрослыми насекомыми были незначительны; те и другие вели сходный образ жизни. Постепенно указанные различия возрастали, так как для видов было полезно, чтобы их личиночные и взрослые формы вели разный образ жизни, благодаря чему расширялись места обитания и увеличивались ресурсы питания для каждого вида. Усиление различий между личинками и имаго привело к возникновению стадии покоя — куколки.

Продолжительность развития у разных видов насекомых от яйца до половозрелого состояния весьма различна. Многие насекомые развиваются очень быстро: свиная вошь — 29—33 дня,

комнатная муха — 14—33 дня и т. д. У многих видов развитие длится несколько месяцев. Наконец, известно немало насекомых, у которых развитие продолжается несколько лет, например у жука-кузьки 2 года, у майского хруща — 4. Интересно, что у насекомых с длительным развитием продолжительность жизни взрослых стадий мала. Так, у майского жука имаго появляется только в последний год жизни и активная жизнь его продолжается всего около месяца. Таким образом, взрослые формы многих видов насекомых появляются только для того, чтобы оставить потомство, а также обеспечить благодаря способности к полету распространение его. Неудивительно поэтому, что у многих видов, например у оводов, взрослые формы не питаются.

У разных видов насекомых при неблагоприятных для данного вида животных условиях может наступить период покоя, или *диапауза*. В период диапаузы развитие прекращается. Диапауза может наступить на стадии яйца, личинки, куколки и имаго. Диапауза имеет большое значение для сохранения вида. При наступлении благоприятных условий развитие насекомых продолжается. Например, гусеницы некоторых бабочек вылупляются из яиц весной с наступлением теплой погоды и появлением необходимых им для питания растений. Во время диапаузы устойчивость организма к внешним воздействиям резко повышается. Диапауза наблюдается и у других групп животных. Диапаузу во многих случаях можно снять искусственными способами: действием холода, кислот, чистого кислорода, электрических разрядов и т. д.

**Происхождение.** Насекомые произошли от одной из групп многоножек. Это подтверждается рядом признаков, свойственных обоим классам: голова, хорошо отделенная от следующих за ней сегментов; одна пара усиков; удлиненное сердце с крыловидными мышцами; органы дыхания — трахеи; органы выделения — мальпигиевы сосуды эктодермального происхождения; одинаковый состав (три пары) ротовых конечностей; отсутствие печени. Организация многоножек, конечно, проще, чем у насекомых, но на ее основе в процессе прогрессивной эволюции могла произойти концентрация тела насекомых (образование груди и брюшка), усложнение всех систем органов (в особенности нервной и мышечной), появление крыльев; переход к типичному внутреннему оплодотворению, усложнение онтогенеза (переход от развития с неполным превращением к развитию с полным превращением) и т. д. На основе усложненной организации возникла самая характерная черта большинства насекомых — способность к полету. Этой же способностью обладают птицы и млекопитающие.

## Систематический обзор

Класс насекомые разделяется на два подкласса: первично-бескрылые и крылатые. Подавляющее большинство видов насекомых относится ко второму подклассу.

## Подкласс первичнобескрылые (Apterygota)

В этот подкласс входят самые примитивные насекомые (рис. 112), ближе других групп этого класса стоящие к многоножкам. Крылья у них отсутствуют, и нет основания полагать, что они исчезли вторично, как это произошло у многих видов подкласса крылатые насекомые: вшей, ряда жуков, блох и др. У многих сохраняются рудименты брюшных ног. Некоторые представители рассматриваемого подкласса благодаря наличию особых придатков на брюшке (видоизмененные брюшные ножки) хорошо прыгают. Ротовые конечности — грызущие. Глаза, как правило, простые и лишь у некоторых видов — сложные. У большинства нет мальпигиевых сосудов или они слабо развиты. Сохраняются видоизмененные метанефридии. Зародышевых оболочек нет. У ряда видов между личиночными и взрослыми формами могут быть довольно значительные различия. Первичнобескрылые в большинстве мелкие формы, обитающие в почве, во мху и т. д. и питающиеся органическими остатками. Подкласс делится на несколько отрядов. Практического значения не имеют.

## Подкласс крылатые (Pterygota)

Большинство представителей этого подкласса имеет крылья. Остальные же происходят от крылатых предков, но крылья у них атрофировались в результате приспособления к паразитированию или к иному образу жизни, при котором крылья не нужны. Брюшных ног у взрослых форм нет. Ротовые конечности разнообразны. Глаза, как правило, сложные. У всех имеются мальпигиевы сосуды, а видоизмененных метанефридиев нет. Есть зародышевые оболочки. Развитие с неполным или полным превращением. В состав подкласса входит больше 30 отрядов, из которых в этой книге рассматриваются только 12 самых многочисленных, имеющих большое практическое значение.

При классификации крылатых насекомых учитываются разные признаки, но наибольшее значение придается характеру постэмбрионального (послезародышевого) развития, строению крыльев и ротовых конечностей. Насекомые с неполным превращением появились раньше, чем насекомые с полным превращением. Обе пары крыльев сначала были сходны, но по мере эволюции различия между ними возрастали, а у одного большого отряда — двукрылых — задняя пара совсем исчезла. Грызущие ро-

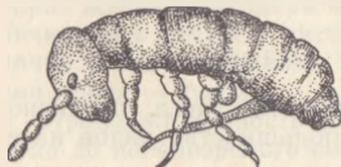


Рис. 112. Первичнобескрылое насекомое (видны антенна, ноги, видоизмененная задняя конечность, приспособленная для прыгания)

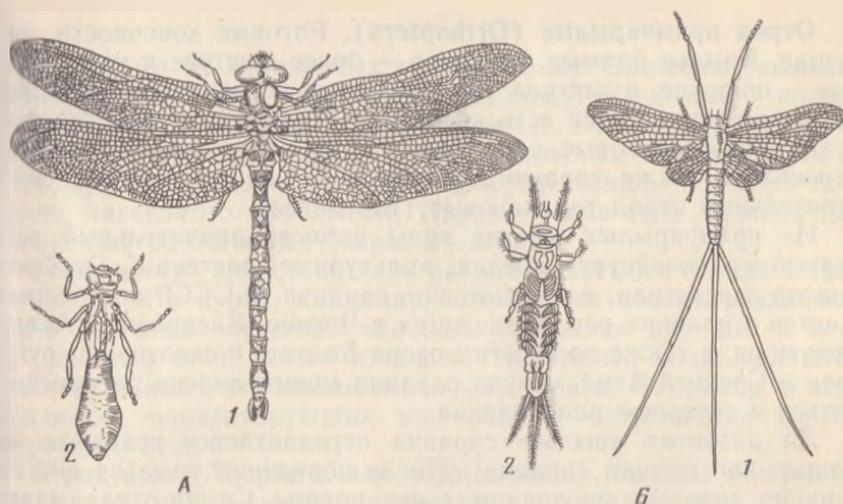


Рис. 113. Древнекрылые насекомые:

А — стрекоза, Б — поленка;

1 — взрослое насекомое, 2 — личинка

говые конечности появились раньше, чем ротовые конечности иных типов. Следует иметь в виду, что разные признаки не всегда меняются параллельно и одни из них могут измениться больше, чем другие. Так, например, у жуков развитие проходит с полным превращением, и крылья сильно изменены по сравнению с первоначальными крыльями, но ротовые конечности у них грызущие, т. е. более древнего типа.

#### Подотряд насекомые с неполным превращением (Hemimetabola)

**Отряд стрекозы (Odonata)** (рис. 113). Стрекозы — хищные, хорошо летающие насекомые с большими сложными глазами. Ротовые конечности грызущие. Развитие с неполным превращением, совершается в воде. Взрослые поедают вредных насекомых и этим приносят пользу. Личинки служат пищей для рыб. В то же время личинки уничтожают большое количество животных, являющихся кормом рыб, а более крупные из них нападают на мальков и мелких рыб. Стрекозы могут быть промежуточными хозяевами некоторых паразитических червей.

**Отряд поленки (Ephemeroptera)**. Поленки — мелкие насекомые с нежными беловатыми крыльями, развитие которых тоже происходит в воде. Личинки живут довольно долго (у некоторых видов до 2 лет), а взрослые формы — только несколько часов или дней. Ротовых конечностей не имеют. Личинок поедают рыбы.

**Отряд прямокрылые (Orthoptera).** Ротовые конечности грызущие. Крылья прямые, передние — более жесткие и узкие, задние — широкие и мягкие. Задние ноги обычно прыгательные. У большинства видов есть яйцеклад. К этому отряду относятся кузнечики, сверчковые, саранчовые и др. Раньше к этому отряду относились также тараканы, которые сейчас выделены в самостоятельный отряд таракановые (Blattoidea).

Из прямокрылых многие виды наносят значительный вред сельскому хозяйству, поедая культурные растения. Особенно опасна перелетная, или азиатская, саранча. В СССР она размножается в плавнях рек, впадающих в Черное, Каспийское, Аральское моря, а также по берегам озера Балхаш и некоторых других озер в Средней Азии, откуда саранча может далеко распространяться в северном направлении.

До развития крыльев саранча передвигается только с помощью ног (пешая саранча). После появления крыльев она совершает довольно продолжительные полеты. Самки откладывают яйца в землю в «кубышках», образующихся из выделений женского полового аппарата. В годы массового размножения саранча, передвигаясь, может за короткий срок уничтожить огромные посевные площади. В СССР благодаря проведению систематических мер борьбы с азиатской саранчой причиняемый ей вред сравнительно невелик.

**Отряд пухоеды и власоеды (Mallophaga).** Мелкие, уплощенные, бескрылые насекомые (рис. 114), паразитирующие на птицах и млекопитающих. Голова большая, значительно шире груди, глаза редуцированы или отсутствуют. Ротовые конечности грызущие, хотя и довольно сильно измененные. Питаются чешуйками эпидермиса, волосами, перьями, пухом. Могут заглатывать кровь,

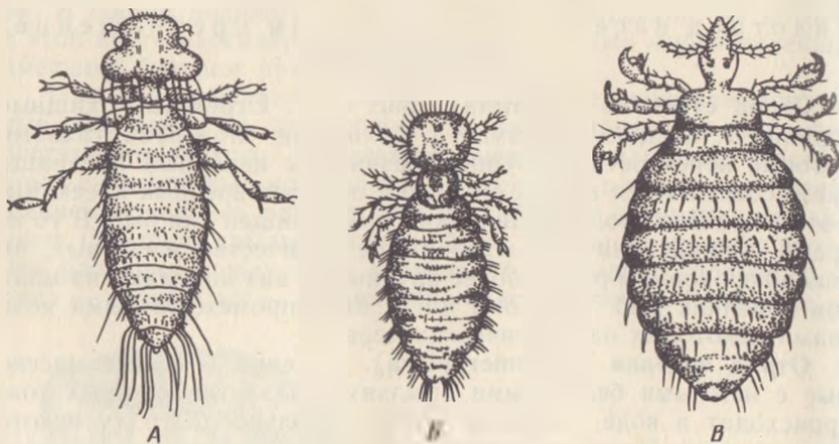


Рис. 114. Пухоеды, власоеды, вши:

А — пухоед с голубя, Б — власоед с овцы, В — коровья вошь

выступающую из пораненных мест на коже. Вызывают выпадение волос или перьев, зуд, загрязняют кожу. Животные, в покровах которых поселились эти насекомые, становятся беспокойными, худеют, легче подвергаются различным заболеваниям и т. д. Заражение происходит при непосредственном контакте здорового насекомого с больным. Паразиты вне тела хозяина довольно быстро погибают (через 2—3 дня).

Большинство представителей рассматриваемого отряда живет на птицах. На курах, например, встречается восемь различных видов. Из млекопитающих власоеды поражают крупный и мелкий рогатый скот, собак и кошек. Некоторые виды являются промежуточными хозяевами ленточных червей. Например, в теле власоедов, паразитирующих на собаках, встречаются финны огуточного цепня.

**Отряд вши (Anoplura, или Siphunculata).** Мелкие бескрылые насекомые, паразитируют только на млекопитающих. Голова небольшая, впереди суженная. Глаза у вшей, паразитирующих на человеке, хорошо заметны, а у вшей домашних животных — слабо заметны или совсем отсутствуют. Ротовые конечности колюще-сосущие. Вши питаются кровью. Яйца называют *гнидами*.

На разных видах млекопитающих паразитируют разные виды вшей. Из домашних животных особенно страдают от этих паразитов свиньи и лошади, но вши встречаются и на крупном рогатом скоте, козах, собаках, кроликах и т. д. На человеке паразитируют три вида вшей: головная, платяная и лобковая. Первые два вида близки друг к другу. Полагают, что платяная вошь произошла от головной. Вши изнуряют своих хозяев и могут быть переносчиками опасных инфекционных заболеваний. Головная и платяная вши переносят возбудителей сыпного, возвратного тифа и других болезней. В СССР благодаря широким плановым мероприятиям, проводимым органами здравоохранения, они встречаются изредка.

**Отряд равнокрылые (Homoptera).** Мелкие растительноядные насекомые (рис. 115, А). Ротовые конечности колюще-сосущие. Обе пары крыльев имеют сходное строение, передние больше задних. Много бескрылых форм. Широко распространен партеногенез. Многие представители этого отряда (из которых особенно известны *тли*) — опаснейшие вредители огородных, фруктовых, полевых и других полезных растений. Некоторые виды (например, опасный вредитель винограда — *филоксеры*) часть своей жизни проводят на подземных частях растений.

К этому же отряду относятся *листоблошки* — опасные вредители фруктовых деревьев; *червецы* — совсем мелкие, малоподвижные или неподвижные насекомые, самки которых покрыты щитками из воскообразных выделений и других веществ, опасные вредители плодовых, лесных и садовых растений главным образом на юге; *цикады* (самцы ряда видов издают громкие звуки) и др.

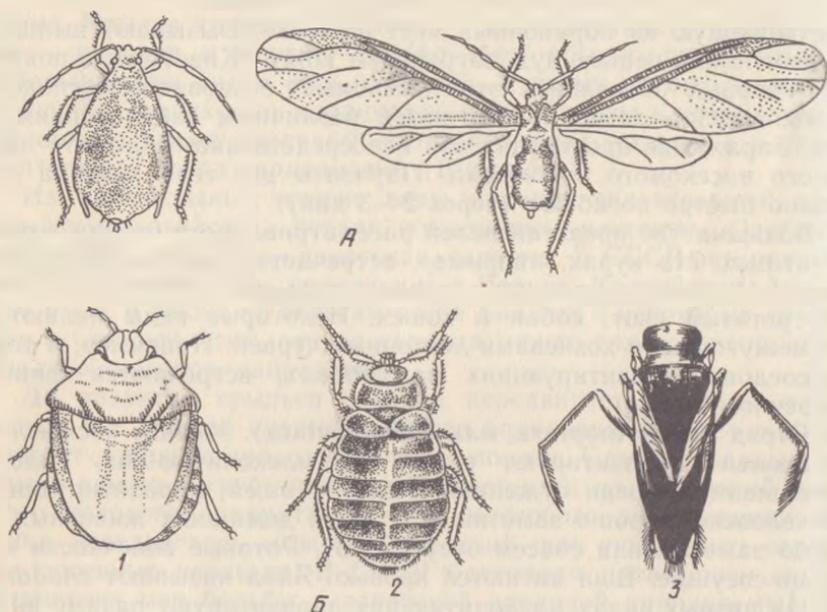


Рис. 115. Насекомые:

А — равнокрылые (черемухо-овсяная тля бескрылая и крылатая самка), Б — полужесткокрылые, или клопы (1 — клоп-черепашка, 2 — постельный клоп, 3 — водяной клоп гладыш)

**Отряд полужесткокрылые, или клопы (Hemiptera).** Полужесткокрылые (рис. 115, Б) родственны равнокрылым, их часто объединяют вместе в один отряд — *хоботные*. Большинство живет за счет растений, меньшинство — хищники или паразиты животных. Ротовые конечности колюще-сосущие. Передние крылья полужесткие: проксимальная часть жесткая, дистальная — мягкая. Задние крылья мягкие, перепончатые. Широко распространены пахучие железы, выделения которых имеют очень неприятный запах. Места обитания разнообразны, ряд видов живет в пресных водоемах, а представители одного рода даже в океане

Среди клопов много вредителей сельскохозяйственных растений (хлебных злаков, кормовых растений и др.). Некоторые клопы — хищники живут в пресных водоемах и нападают на мальков небольших рыб. В составе отряда есть семейство кровососущих видов, из которых наиболее известен постельный клоп, обитающий не только в жилищах человека, но и в природе: в норах грызунов, в гнездах птиц и т. д. Близкие к нему виды сосут кровь птиц, летучих мышей и других млекопитающих. Клопы могут в случае массового размножения причинять существенный вред курам. Возможно, что клопы переносят некоторые инфекционные заболевания.

Подотряд насекомые с полным превращением  
(Holometabola)

**Отряд жесткокрылые, или жуки (Coleoptera).** Самый большой отряд насекомых (рис. 116). Ротовые конечности грызущие. Передние крылья превратились в жесткие защитные крышки — *элитры*. Задние крылья мягкие, длинные и служат для полета. У ряда видов крылья редуцированы. Личинки многих жуков имеют хорошо развитую голову с жвалами и три пары ног на грудных члениках. Куколки свободные.

Образ жизни жуков очень разнообразен. Много видов питается навозом, пометом, падалью и т. п. Уничтожая таким образом разлагающиеся вещества, эти насекомые играют важную роль в круговороте веществ в природе. Многочисленные виды, причиняющие существенный вред: жуки, повреждающие самые разнообразные культурные растения и леса; жуки, уничтожающие пищевые продукты (зерно, муку, мясные изделия и т. д.); хищные жуки, нападающие в прудах на рыб и др.

**Отряд блохи (Aphaniptera).** Кровососущие бескрылые насекомые (см. рис. 110), паразиты птиц и млекопитающих. Тело сжато с боков, что облегчает блохам передвижение среди волос

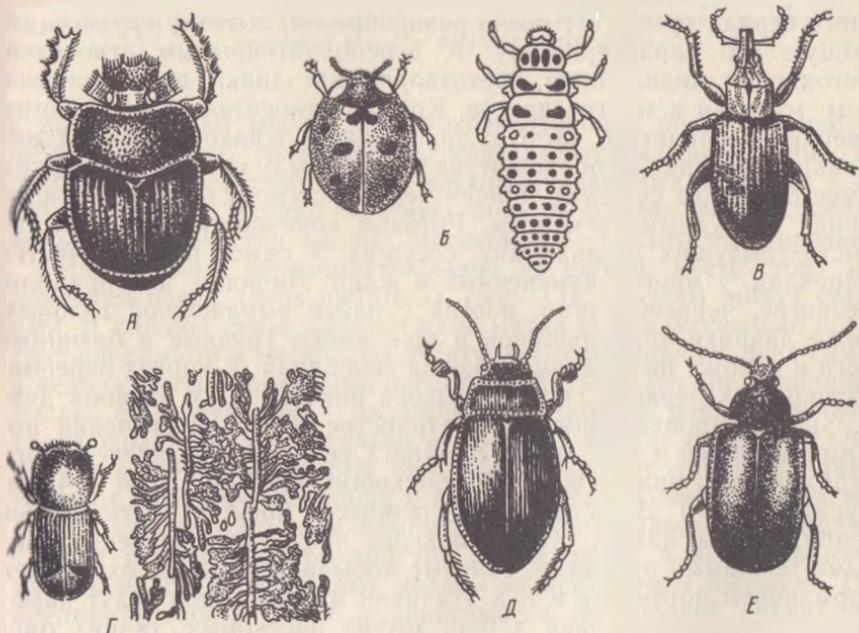


Рис. 116. Жесткокрылые:

А — навозник обычный, Б — коровка (имаго и личинка), В — свекловичный долгоносик, Г — жук-типограф и проделанные им ходы в древесине, Д — жук-плавунец окаймленный, Е — огородная блошка (сильно увеличена)

и перьев. Голова маленькая, с простыми глазами (у некоторых видов глаз нет). Задние ноги прыгательные. Ротовые конечности колюще-сосущие. Личинки червеобразные, безногие, с грызущими ротовыми конечностями, ведут свободный образ жизни и питаются разлагающимися веществами. Куколка свободная, заключенная в белый, гладкий, шелковистый кокон. Продолжительность жизни различна и у некоторых видов может достигать 3 лет и более. Одни блохи все время передвигаются на теле хозяев (человеческая, собачья, кошачья и др.), другие прикрепляются к определенному месту тела хозяев и проводят на нем длительное время (блоха алакурт, которая сильно истощает лошадей, верблюдов, рогатый скот). На одном хозяине может жить несколько видов блох. Например, с крыс снимали до 15 видов этих насекомых.

Вред, причиняемый блохами, значителен. Они изнуряют своих хозяев; птенцы голубей даже могут погибнуть при массовом падении этих паразитов. Блохи — переносчики чумы (с различных видов грызунов — крыс, сусликов, тарбагана и др.) и, возможно, других инфекционных заболеваний. Блохи являются промежуточными хозяевами некоторых ленточных червей, паразитирующих во взрослом состоянии у собак и иногда у человека.

**Отряд перепончатокрылые (Hymenoptera).** Состав этого большого отряда (рис. 117) очень разнообразен, поэтому трудно дать общую его характеристику. К перепончатокрылым относятся: рогохвосты, пилильщики, орехотворки, наездники, пчелы, шмели, осы, муравьи и многие другие. Крылья относительно небольшие, твердоперепончатые, часто с упрощенным жилкованием, задние меньше передних. У большинства видов между грудью и брюшком имеется резкое сужение, причем первый сегмент брюшка присоединен к грудным сегментам. Ротовые конечности различны: от чисто грызущих до лижущих, сосущих. У самок всегда имеется яйцеклад, у многих измененный в жало. Личинки, как правило, безногие, червеобразные, иногда с плохо выраженной головой; реже личинки (пилильщиков и др.) имеют грудные и брюшные ноги и похожи на гусениц. Куколка свободная. У многих перепончатокрылых нервная система высоко развита и их нервная деятельность, проявляющаяся в устройстве гнезд, обеспечении потомства пищей и т. д., очень сложна. Среди представителей этого отряда много видов, живущих большими сообществами (пчелы, муравьи и др.). В состав таких сообществ могут входить разные особи: самцы, самки, откладывающие яйца, самки с недоразвитыми половыми органами, занятые добыванием пищи, охраной и кормлением потомства и т. д. Личинки многих видов ведут паразитический образ жизни в теле других насекомых, тканях растений и т. д.

Практическое значение перепончатокрылых очень велико. Многие из них приносят огромную пользу: пчелы (несколько видов и множество пород) дают такие ценные продукты, как мед

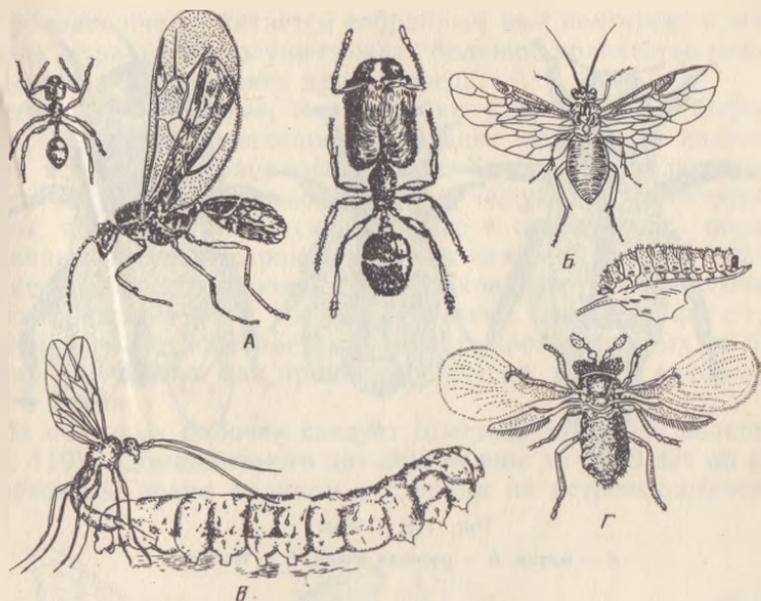


Рис. 117. Перепончатокрылые:

А — различные особи одного вида муравья (слева направо — рабочий, самец, солдат),  
 Б — пилильщик (имаго и личинка), В — наездник паниск парализует гусеницу перед  
 откладкой яиц, Г — наездник трихограмма

и воск, опыляют многие сельскохозяйственные растения; наездники, хальциды, толстоножки, яйцееды откладывают яйца на тело или чаще в тело многих вредных насекомых, а также в их яйца; муравьи играют важную роль в охране лесов, поедая большое количество разных насекомых — вредителей деревьев.

Из полезных перепончатокрылых на первом месте стоит медоносная пчела (*Apis mellifera*) (рис. 118). Пчелы живут семьями. В каждой семье имеется одна матка-самка, несколько сотен трутней-самцов и несколько десятков тысяч рабочих пчел-самок с недоразвитыми половыми органами. Матки и трутни выполняют только одну функцию — размножение. Рабочие пчелы в течение своей жизни последовательно выполняют многие работы в улье: чистят ячейки, из которых они вышли, кормят личинок, принимают от пчел-сборщиц пищу и перерабатывают нектар в мед, чистят и строят соты, при помощи взмахов крыльев вентилируют улей и регулируют температуру и влажность в нем, охраняют улей и наконец совершают полеты за нектаром и пыльцой. Последовательность работ в зависимости от условий может меняться.

Строение матки, трутней и рабочих пчел не сходно, поскольку они выполняют различные функции. Рабочие пчелы имеют ротовой аппарат, приспособленный для сбора нектара, а челюсти

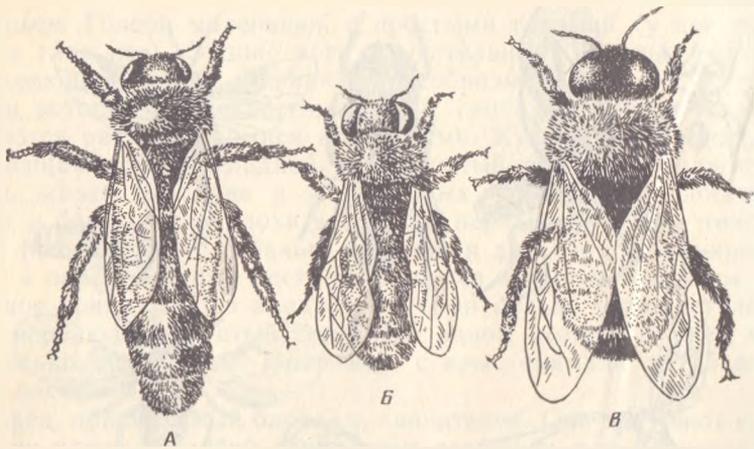


Рис. 118. Пчелы:

А — матка, Б — рабочая пчела, В — трутень

и ноги — для сбора и переноса пыльцы (последняя в виде обножки переносится на задних ножках в «корзиночках»), на брюшке имеются железы, выделяющие воск. Слюнные железы рабочих пчел вырабатывают «молочко», необходимое для кормления личинок в первые дни их жизни (а личинок, из которых развиваются матки, в течение всей жизни), в зобу у них происходит переработка нектара в мед и т. д. Матки значительно крупнее рабочих пчел, у них сильно развито брюшко, крылья более короткие. У рабочих пчел и маток на конце брюшка имеется жало. Трутни, как и матки, по сравнению с рабочими пчелами достигают больших размеров, у них сильно развиты усики, на которых находятся органы обоняния, и глаза, что облегчает им поиски матки; жала нет.

Матка оплодотворяется только один раз в жизни. Трутень после полового акта умирает. Матка откладывает огромное количество яиц — 150 000—200 000 за один сезон. Трутни развиваются только из неоплодотворенных яиц. Ячейки, в которых развиваются матки, рабочие пчелы и трутни, устроены по-разному. Личинка лишена ног и имеет червеобразную форму, куколка свободная. Продолжительность развития: матки — 15 дней, трутня — 24 дня, рабочей пчелы — 21 день. На зиму трутни изгоняются из улья и погибают, количество рабочих пчел уменьшается в несколько раз. Подробные сведения о пчелах и пчеловодстве излагаются в специальных курсах пчеловодства.

Ряд видов рассматриваемого отряда причиняют значительный вред: пилильщики, рогахвосты, толстоножки (из хальцид) и другие являются вредителями полезных растений (хвойных, злаков, крестоцветных и др.); самка «пчелиного волка», или филанта (из

и), убивает пчел и питается собранным ими нектаром; в жарких странах муравьи могут уничтожать большое количество пищевых продуктов или причинять другой вред.

**Отряд чешуекрылые, или бабочки (Lepidoptera).** Огромный отряд, вероятно, появившийся позднее остальных насекомых. Почти все бабочки растительноядны. Крылья, за редким исключением, покрыты микроскопическими чешуйками разнообразной формы, величины и окраски, которые в совокупности образуют различный рисунок, характерный для каждого вида. Передние и задние крылья неодинаковы. Ротовые конечности, за исключением немногих низших форм, сосущие. Личинки, или *гусеницы*, с грызущими ротовыми конечностями, имеют, кроме грудных, и брюшные ноги. Куколка, как правило, покрытая, у ряда видов заключена в кокон.

Из полезных бабочек следует отметить тутового шелкопряда (рис. 119), одомашненного китайцами еще за 2600 лет до н. э. и в настоящее время в диком состоянии не встречающегося. Гу-

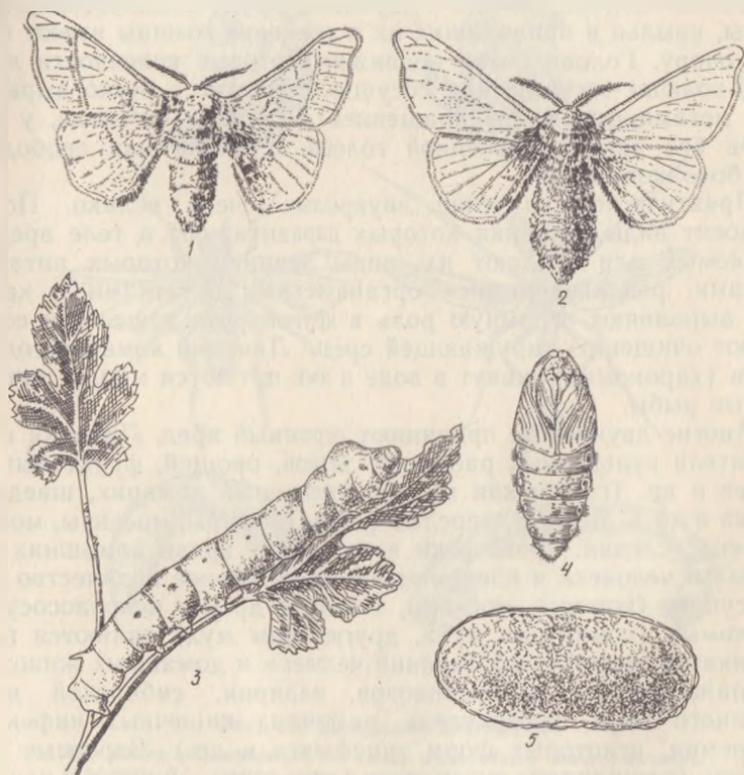


Рис. 119. Тутовый шелкопряд:

1 — самец, 2 — самка, 3 — гусеница, 4 — куколка, 5 — кокон

сеницы питаются листьями шелковицы (тутового дерева), взрослые насекомые не летают, ничего не едят, ротовые конечности у них не развиты. Куколка заключена в кокон, образованный одной шелковой нитью. Несмотря на большие успехи по получению различных видов искусственного волокна, шелк до сих пор остается очень ценным материалом, в некоторых случаях не заменимым.

Ряд видов бабочек полезны как опылители некоторых культурных и других используемых человеком растений.

Многие чешукрылые причиняют большой вред сельскохозяйственным растениям, которыми питаются гусеницы. К их числу относятся вредители лесов, фруктовых деревьев, полевых, огородных культур и других полезных растений. Гусеницы некоторых бабочек поедают запасы зерна. Общеизвестен вред, причиняемый гусеницами молей, питающихся шерстью.

**Отряд двукрылые (Diptera).** Обширный отряд. Крыльев лишь одна пара — передняя (чем и объясняется название отряда), они невелики, как правило, голые или в редких случаях покрыты немногими волосками или чешуйками. Грудь велика, членики ее слиты, крылья и приводящие их в движение мышцы имеют прочную опору. Голова очень подвижна. Ротовые конечности лижущие, колюще-сосущие или сосущие. Развитие с резко выраженным метаморфозом (превращением). Личинки безногие, у ряда видов без явно выраженной головы. Куколки или свободные, или бочонковидные.

Практическое значение двукрылых очень велико. Пользу приносят виды, личинки которых паразитируют в теле вредных насекомых или поедают их; виды, личинки которых питаются трупами, разлагающимися органическими остатками и калом, т. е. выполняют огромную роль в круговороте веществ и содействуют очищению окружающей среды. Личинки комаров-толкучиков (хируномид) живут в воде и ими питаются многие пресноводные рыбы.

Многие двукрылые причиняют огромный вред. Личинки их вредители культурных растений: злаков, овощей, фруктовых деревьев и др. (гессенская мушка, пшеничный комарик, шведская мушка и др.). Многие взрослые формы (комары, москиты, мошки, мокрецы, слепни, кровососки и др.) сосут кровь домашних животных и человека и изнуряют их. Значительное количество кровососущих (комары, москиты, слепни и др.) и некровососущих насекомых (комнатная муха, другие виды мух) являются переносчиками опасных заболеваний человека и домашних животных (трипаномозов, лейшманиозов, малярии, сибирской язвы, брюшного тифа, туберкулеза, различных кишечных инфекций, туляремии, некоторых форм энцефалита и др.). Взрослые кровососки (лошадиная, рунец и др.) постоянно живут на кожных покровах домашних животных, а личинки вольфартовой мухи (см. рис. 121) — в ранах на коже этих животных и человека.

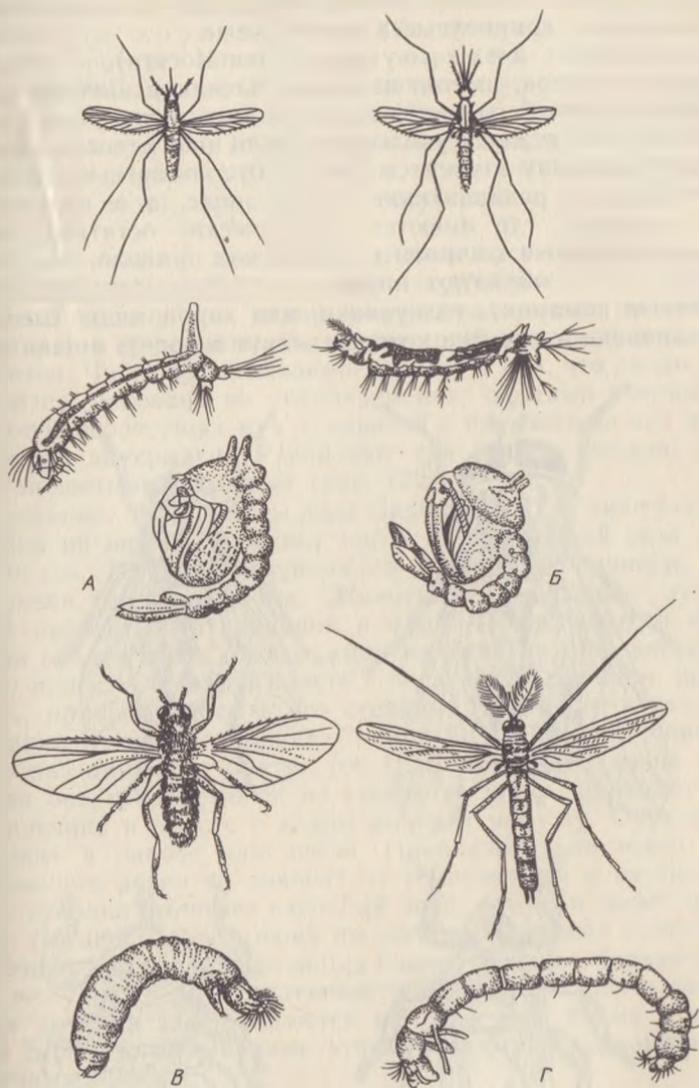


Рис. 120. Двукрылые длинноусые:

А — комар обыкновенный, Б — комар малярийный (имаго, личинка, куколка), В — мошка (имаго и личинка), Г — комар «толкунчик», или хорономус (имаго и личинка)

Весьма вредоносны оводы. Их личинки паразитируют в теле домашних и диких млекопитающих. Двукрылые подразделяются на два подотряда: длинноусые и короткоусые.

Подотряд длинноусые (*Nematocera*). Антенны нередко длиннее тела, состоят из многих члеников. Личинки (многие с хорошо развитой головой) живут в воде, почве, на растениях и в гниющих веществах. Куколки в той или иной степени подвижны. К этому подотряду относятся (рис. 120): комары, москиты (мелкие насекомые, развивающиеся не в воде, а в местах достаточно влажных, где имеются органические остатки), галлицы (мелкие насекомые, личинки которых, как правило, живут в тканях растений и образуют наросты — галлы: гессенская мушка пшеничный комарик), толкунчики, или хирономиды (мелкие комары, личинки и куколки которых живут в воде), мошки (совсем

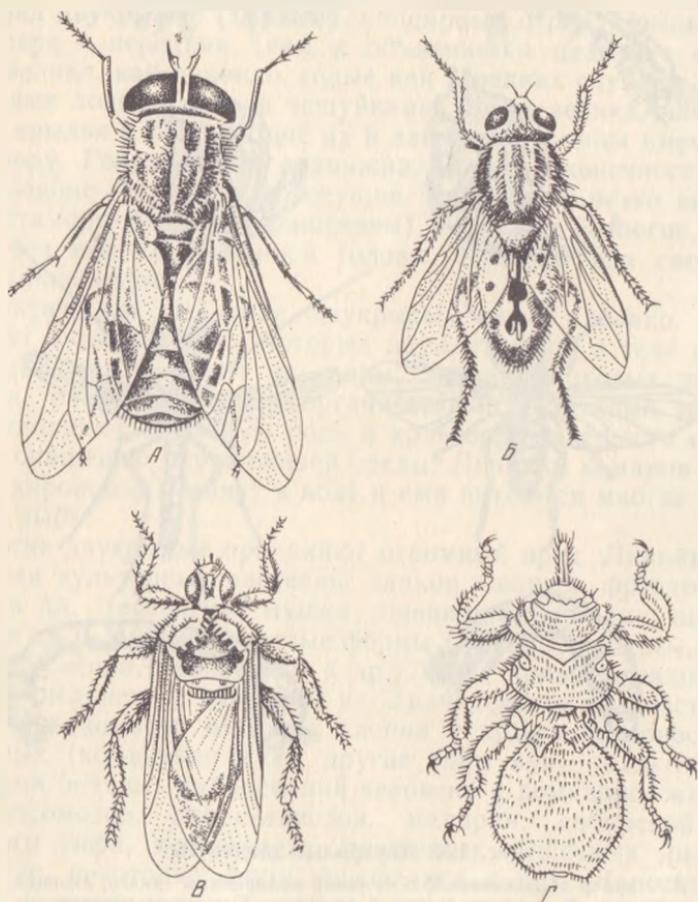


Рис. 121. Двукрылые короткоусые:

А — слепень, Б — вольфартова муха, В — кровососка, Г — рунец

мелкие насекомые, самки которых сосут кровь млекопитающих, а личинки живут в проточной воде) и др.

Подотряд короткоусые (*Brachicega*). Антенны трехчленистые, короткие. У личинок не выражена голова, нет ног. Куколки бочонковидные. К этому подотряду относятся разнообразные мухи и похожие на них насекомые: слепни (рис. 121), оводы, плодовые мушки (в том числе шведская мушка), жужжаловые (взрослые сосут нектар цветов, а личинки пожирают тлей и муравьи живут в воде), кровососки (сосут кровь млекопитающих и птиц) и др.

Взрослые оводы — довольно большие насекомые (длина от 10 до 20 мм), желто-бурого, желто-коричневого, черно-бурого цвета. Тело почти у всех видов покрыто волосками, ротовые конечности у них не развиты. В течение своей короткой жизни они не питаются. Часто высказываемое мнение о том, что оводы больше кусаются, основано на недоразумении: оводами неправильно называют кровососущих мух — слепней и похожих на них других короткоусых двукрылых. Различают три группы оводов: желудочные, полостные и кожные (рис. 122).

*Желудочные оводы* (виды рода *Gastrophilus*). Самки откладывают яйца на шерсть передних ног и других частей тела лошадей и ослов. Из яиц вылупляются крохотные личинки, которые, ползая, вызывают зуд. Животные облизывают зудящие места и проглатывают личинок и яйца. Представители одного из видов оводов откладывают яйца на траву и они попадают в ротовую полость лошадей вместе с последней. Личинки, попав в желудок, прикрепляются к его стенкам. В течение длительного пребывания в желудке лошади (около 9 месяцев) личинки несколько раз линяют и растут (от 1 до 20 мм). В конце своего развития они открепляются от стенок желудка, проходят через весь кишечник и вместе с калом выходят наружу. Оукливание происходит в навозе или земле. Приблизительно через месяц (длительность развития зависит от температуры и других условий) из куколки вылетает взрослый овод, который живет меньше месяца. Летают оводы с июня по октябрь. Личинки одного вида желудочных оводов (*Gastrophilus haemorrhoidalis*) паразитируют, кроме желудка, в двенадцатиперстной кишке, а перед выходом из тела хозяина задерживаются на некоторое время в прямой кишке. Болезни, вызываемые этими оводами, называются гастропфилезамы.

*Полостные оводы*. Один из видов (*Oestrus ovis*) паразитирует у овец, другой (*Rhinoestrus purpureus*) — у лошадей, третий (*Chepempomyia nasalis*) — у северного оленя. Самки этих оводов зимородящи и на лету впрыскивают личинок в ноздри хозяев. Личинки *O. ovis* немедленно прикрепляются к слизистой оболочке носовой полости, а потом проникают в верхнечелюстные и лобные пазухи, где и паразитируют около 9 месяцев. В теплом климате полостные оводы овец и лошадей дают два поколения в

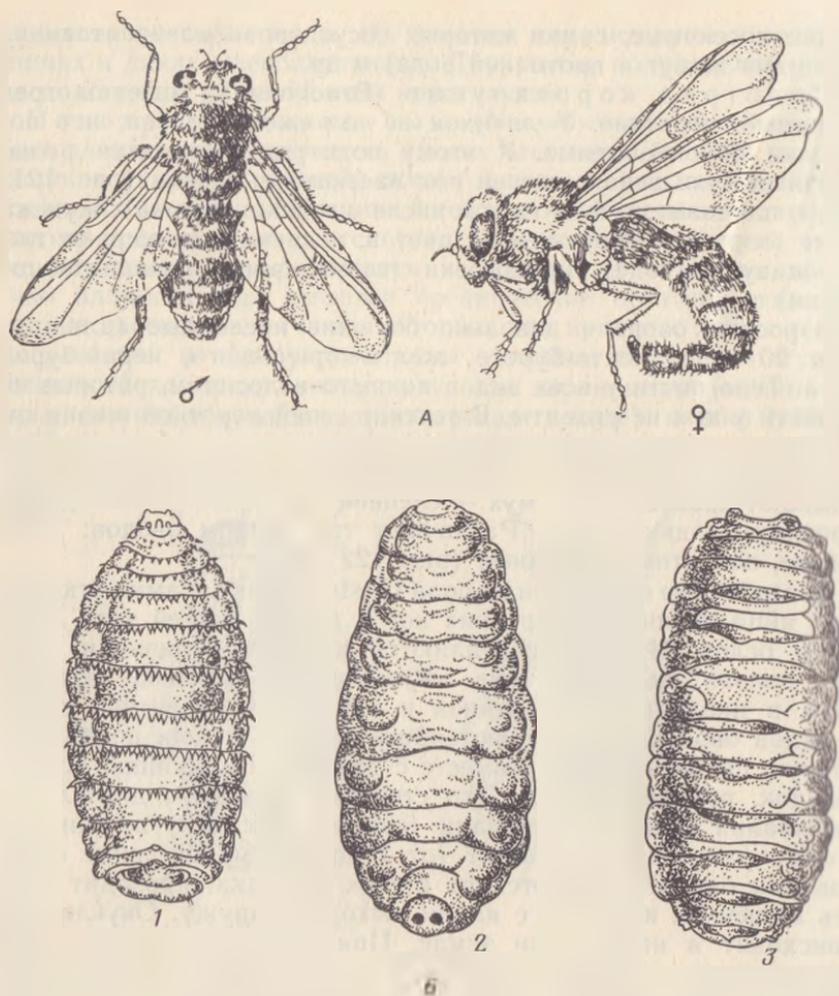


Рис. 122. Оводы:

А — овод желудочный, Б — личинки оводов (1 — желудочного, 2 — кожного, 3 — полостного)

год: первое — весной, личинки которого развиваются в течение 2,5—3 месяцев и выходят из хозяев; второе — осенью, личинки которого развиваются 6—7 месяцев и выходят из хозяев весной следующего года. Личинки, достигшие после нескольких линек большой величины, выпадают через ноздри хозяев на землю, где окукливаются. Продолжительность развития имаго в куколке около месяца, но иногда может затянуться до 50 дней. У оводов личинки этих оводов могут в редких случаях проникать в головной мозг. У лошадей и оленей личинки паразитируют в носовой

полости или даже в гортани. Болезни, вызываемые этими оводами, называются: у овец — эстрозом, у лошадей — ринэстрозом, у свиней — цефеномиозом.

**Кожные оводы** (виды рода *Hypoderma*). Личинки этих оводов паразитируют у крупного рогатого скота. Самки откладывают яйца на верхней части ног, а также на задних частях тела, боках и т. д., в местах с более тонкой кожей. Из яиц вылупляются личинки, которые внедряются в кожу, а затем проникают глубоко в тело хозяев; они мигрируют вдоль нервов и сосудов позвоночного столба, попадают в стенки пищевода, спинномозговой канал и т. д. Выросшие личинки выходят в подкожную клетчатку спины и поясницы, продырявливают кожу, выставляют в отверстия задний конец тела и дышат. В теле хозяев личинки живут 9—11 месяцев, после чего падают на землю и окукливаются. Болезни, вызываемые этими оводами, называются гиподерматозами.

С оводами необходимо вести систематическую борьбу, методы которой должны быть основаны, как и при борьбе с другими вредными животными, на данных по циклам развития и экологии каждого их вида. Так, в борьбе с распространением кожных оводов применяют: уничтожение различными химическими веществами личинок, находящихся уже под кожей; извлечение личинок последней стадии через отверстия в коже; обработку кожного покрова млекопитающих различными ядовитыми эмульсиями в период лёта оводов и откладки ими яиц; недопущение на пастбища больных животных в период выпадения из них личинок оводов и др. Против желудочных оводов используют другие методы: уничтожают личинок в пищеварительном аппарате хозяев путем дачи различных лекарств; проводят биотермическую обработку навоза, в котором находятся личинки перед окукливанием, и др. Для истребления полостных оводов и ограничения их распространения применяют: уничтожение различными химическими веществами личинок первой стадии (находящихся еще в носовой полости); смазывание отпугивающими веществами полостей и полости носа хозяев в период лёта оводов; расстановку приманочных щитов, заборов и т. д., на которые эти оводы любят садиться для отдыха, а последующим сбором и уничтожением насекомых и т. д. Следовательно, методы борьбы с различными оводами не сходны. Однако против этих насекомых используют в общем средства: меняют пастбища, на которых распространены оводы, выпасают скот ночью, а днем содержат в помещении и пр.

## ТИП МЯГКОТЕЛЫЕ (MOLLUSCA)

Мягкотелые — обширный тип сложно устроенных животных,ступающих по численности видов только членистоногим. Они произошли, как будет показано дальше, от вторичнополостных червей. По сравнению со своими предками моллюски вели более

активный образ жизни, что привело постепенно к усложнению их организации. Значительное большинство представителей типа обитает в воде, меньшинство ведет наземный образ жизни, но преимущественно в условиях влажного, теплого климата. Ряд видов стали вторичноводными животными.

### Общая характеристика

**Строение.** Большинство мягкотелых — небольшие животные. Но в классах двусторчатых и головоногих встречаются и очень крупные животные, величина которых доходит до 1 м и более. Тело мягкое, состоящее из трех отделов: головы, туловища и мускулистой ноги, которые в разных классах развиты неодинаково и имеют различную форму (рис. 123).

Наружный покров состоит из ресничного эпителия и имеет много железистых клеток, выделяющих большое количество слизи. Туловище со спинной стороны и боков покрыто кожной складкой — *мантией* (рис. 124). Большинство видов мягкотелых имеет раковину, выделяемую мантией. Раковина служит главным образом для защиты тела от нападений хищников и механиче-

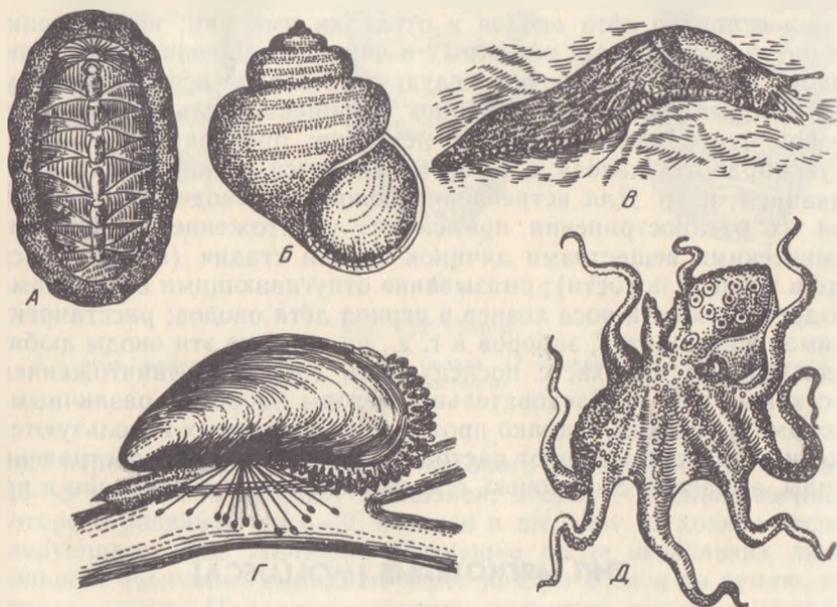


Рис. 123. Представители главных групп типа мягкотелых:

А — хитон (кл. боконервные), Б — лужанка (кл. брюхоногие, подкл. переднежаберные), В — слизень (кл. брюхоногие, подкл. легочные), Г — мидия (кл. двусторчатые), Д — осьминог (кл. головоногие)

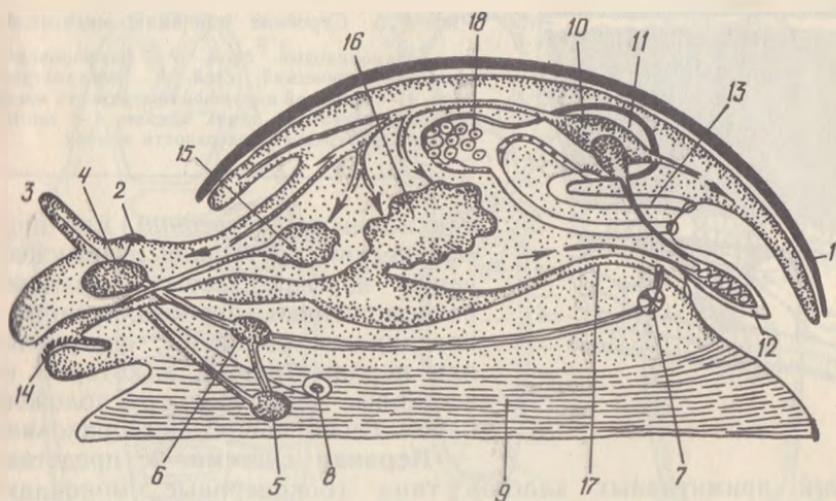


Рис. 124. Строение мягкотелых:

- 1 — раковина, прикрывающая туловище (под ней мантия), 2 — глаз, 3 — щупальце, 4 — головной нервный ганглий, 5 — ножной нервный ганглий, 6 — плевральный нервный ганглий, 7 — висцеральный нервный ганглий, 8 — статочист, 9 — нога, 10 — сердце, 11 — полость околосердечной сумки, 12 — жабры, 13 — органы выделения, 14 — тёрка (на дне ротовой полости), 15 — слюнная железа, 16 — печень, 17 — задний отдел кишечника, заканчивающийся анальным отверстием, 18 — половая железа

ских повреждений. Форма раковин разнообразна. Степень развития раковины различна в зависимости от образа жизни мягкотелых. Моллюски, обитающие на дне океанов и морей, имеют толстостенные, тяжелые раковины. У пресноводных моллюсков раковины менее толстые и более легкие. У наземных видов раковины развиты еще меньше, а во многих случаях почти целиком редуцируются. Сильное облегчение раковин вплоть до полного их исчезновения наблюдается и у планктонных моллюсков. Раковина отсутствует у паразитических мягкотелых, число которых незначительно. Описанные изменения раковин в зависимости от различий в образе жизни имеют приспособительное значение: у донных животных в морской воде масса тела уменьшается больше, чем в пресной (закон Архимеда), и поэтому они могут иметь более тяжелые раковины, что выгодно для защиты от врагов. Планктонные моллюски, чтобы парить или плавать в толще воды, должны иметь максимально облегченное тело. Большое значение имеет уменьшение массы тела для наземных моллюсков. Паразитические виды моллюсков, обитающие внутри тела хозяев (иглокожих и др.), в защитной раковине не нуждаются.

Раковины состоят из неорганических соединений (углекислого или фосфорнокислого кальция) и органического соединения — конхиолина (белкового вещества). В раковинах большинства моллюсков различают три слоя (рис. 125): *наружный*, или



Рис. 125. Строение раковины мягкотелого

1 — конхиолиновый слой, 2 — фарфоровидный или призматический, слой, 3 — перламутровый слой, 4 — эпителий наружной поверхности мантии, 5 — соединительная ткань мантии, 6 — эпителий внутренней поверхности мантии

конхиолиновый; *средний*, или призматический, состоящий преимущественно из известковых призмочек, расположенных перпендикулярно к поверхности раковины; *внутренний*, или перламутровый, в котором известковые пластинки расположены параллельно поверхности раковины

**Нервная система.** У представителей примитивных классов типа (боконервные, моноплакофоры) центральная нервная система представлена несколькими стволами (рис. 126). У остальных же мягкотелых центральная нервная система состоит из более или менее хорошо развитых ганглиев. Различают следующие ганглии: *головные* (церебральные), лежащие в голове над глоткой и иннервирующие глаза и некоторые другие органы чувств, переднюю часть пищеварительного аппарата и согласующие работу различных частей нервной системы; *ножные* (педальные), расположенные в ноге и иннервирующие ее мышцы и другие органы; *внутренностные* (висцеральные), лежащие в туловище и иннервирующие различные внутренние органы; *плевральные*, иннервирующие мантию; *париентальные*, иннервирующие жабры и другие органы. Ганглии соединены между собой стволами. Стволы, соединяющие ганглий каждой пары, называются *комиссурами*, стволы, соединяющие ганглии разных пар, — *коннективами*.

В центральной нервной системе разных представителей типа имеются нейроклетки. Наиболее развиты скопления этих клеток у самых активных моллюсков, входящих в класс головоногих.

Органы чувств разнообразны. Органы осязания разбросаны в разных местах поверхности тела, особенно много их на щупальцах, краях мантии и т. д. Имеются органы, воспринимающие температурные и химические раздражения,статоцисты, воспринимающие изменения положения тела в пространстве. Глаза есть у большинства видов; строение их различно: от очень простых до самых сложных, в особенности у головоногих моллюсков. У многих брюхоногих глаза находятся на дистальных концах щупалец, а у ряда видов двустворчатых — на краях мантии и других открытых местах тела.

**Двигательная система.** Она развита довольно хорошо, но почти всегда состоит из гладких мышечных волокон. Движение моллюсков, как правило, происходит медленно. Именно в связи

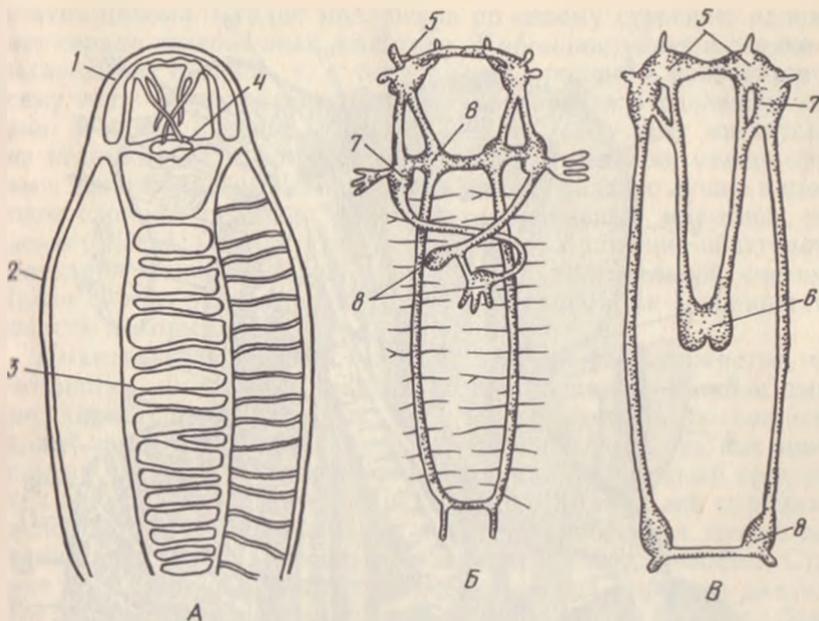


Рис. 126. Центральная нервная система мягкотелых (А — боконервные, Б — брюхоногие, В — двустворчатые):

1 — головная нервная дуга, 2 — боковой (мантийно-внутренностный) ствол, 3 — ножной ствол, 4 — подглоточная дуга, 5 — головные ганглии, 6 — ножные ганглии, 7 — мантийные (плевральные) ганглии, 8 — внутренностные (висцеральные) ганглии

с этим у мягкотелых развилась раковина, защищающая их от нападений хищников. Передвижение моллюсков происходит в результате волнообразных сокращений мышц ноги; оно облегчается обильным выделением слизи. Другие части тела в той или иной степени тоже подвижны. Особенно подвижны щупальцы, передняя часть тела, передний отдел пищеварительного аппарата, некоторые части полового аппарата и т. д. Движение разных частей тела обеспечивается наличием многочисленных мышечных пучков (рис. 127). Своеобразный очень быстрый способ передвижения свойствен головоногим моллюскам. Очень мощными бывают мускулы, закрывающие створки раковин, особенно у крупных моллюсков. Они состоят из поперечнополосатых мышечных волокон.

**Кровеносная система.** Кровь приводится в движение сердцем (см. рис. 127), которое у большинства мягкотелых состоит из одного предсердия и одного желудочка. У остальных представителей типа сердце может быть трехкамерным (два предсердия и один желудочек) и четырехкамерным (два предсердия и два желудочка). Сердце окружено особым мешочком — *околосердечной сумкой*, или *перикардием*. Полость околосердечной сумки —

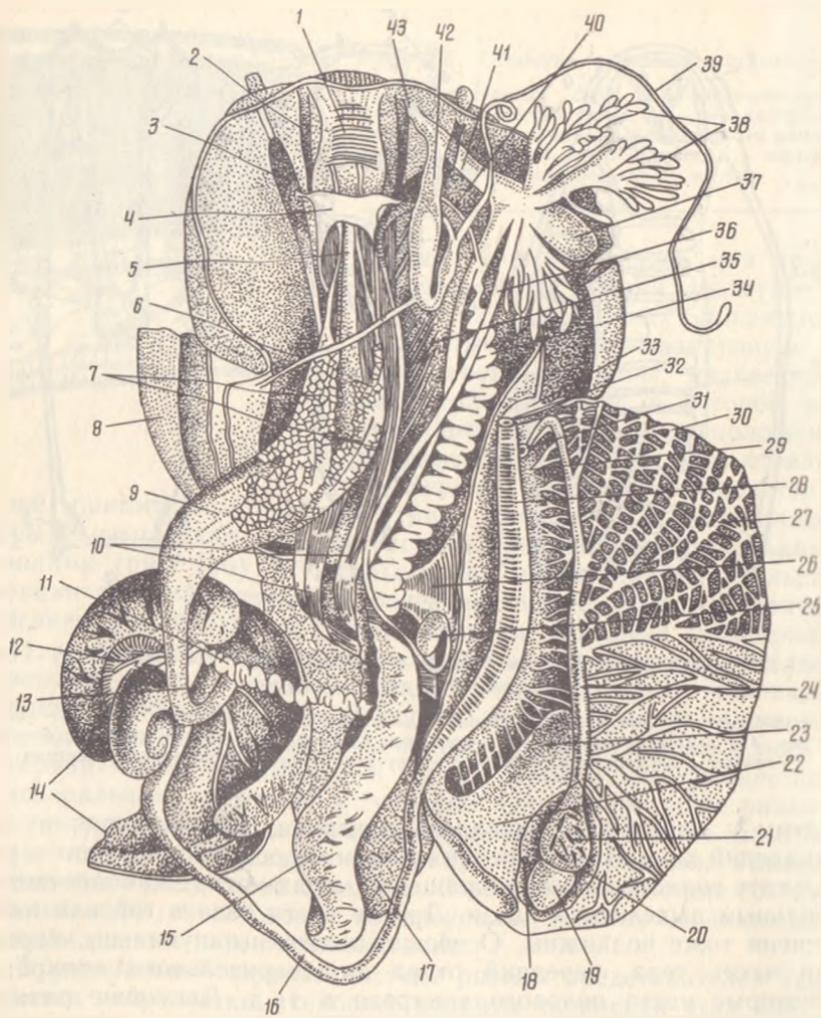


Рис. 127. Анатомия виноградной улитки:

1 — глотка, 2 — втяченное внутрь переднее щупальце, 3 — втяченное внутрь заднее щупальце, 4 — церебральные ганглии, 5 — пищевод, 6 — ретрактор пениса, 7 — слюнные железы, 8 — мантия, 9 — зоб, 10 — ретракторы головы, глотки, щупалец, 11 — гермафродитный проток, 12 — гермафродитная железа, 13 — желудок, 14 — печень, 15 — белковая железа, 16 — тонкая кишка, 17 — задний конец ноги, 18 — отверстие почки в перикардии, 19 — желудочек сердца, 20 — перикардий, 21 — предсердие, 22, 23 — почка, 24 — легочная вена, 25 — семяприемник, 26 — мускул раковины, 27 — выносящий сосуд легкого, 28 — прямая кишка, 29 — мочеточник, 30 — приносящий сосуд легкого, 31 — наружное почечное отверстие, 32 — анальное отверстие, 33 — край дыхательного отверстия, 34 — семяецевод, 35 — мускулатура ноги, 36 — канал семяприемника, 37 — мешок любовной стрелы, 38 — пальцевидные железы, 39 — жгут, 40 — семяпровод, 41 — влагалище, 42 — мешок пениса, 43 — половая клоака

остаток целома. Сердце моллюсков по своему строению напоминает сердце позвоночных животных. Кровь поступает в сердце из дыхательных органов, т. е. богатая кислородом, и разносится по всему телу. Сеть кровеносных сосудов развита в различной степени: у одних больше, у других меньше, но у всех мягкотелых она незамкнутая, и кровь изливается в промежутки между органами. Таким образом, у мягкотелых сердце развито лучше и имеет более сложное строение, чем у таких активных животных, как членистоногие. Однако у последних кровообращение облегчается благодаря наличию более совершенной двигательной системы. Целом сильно редуцирован. Кроме перикардия, он сохраняется в полости половых желез.

**Дыхательная система.** Мягкотелые, как и большинство членистоногих, имеют специальные органы дыхания. Кожное дыхание, характерное для губок, кишечнополостных и большинства червей, не играет у моллюсков существенной роли, так как значительная часть их тела прикрыта раковинной, и сложный организм этих животных нуждается в специальных органах для снабжения кислородом. У первичноводных мягкотелых имеются тонкие пластинчатые выросты, хорошо снабженные кровью, — *жабры*. Строение этих органов различно: от очень простых выростов до сложных пластинок, соединенных между собой. Жабры лежат по бокам тела или на переднем, или на заднем концах его. Смена воды около жабр происходит благодаря мерцанию ресничек на их поверхности, а также в результате других приспособлений. Выполнить роль жабр могут и разные выросты тела, расположенные на тех участках тела, где доступ воды и ее смена происходят достаточно легко.

У наземных мягкотелых органами дыхания служат *легкие* (см. рис. 127) — обширные мешки, образованные мантией. Эти органы соединяются с внешней средой при помощи периодически открывающегося легочного отверстия. В мантийной стенке легкого разветвляются кровеносные сосуды, через стенки которых происходит газообмен. Легкие сохраняются и у тех водных мягкотелых, которые произошли от наземных предков. Такие вторичноводные животные поднимаются на поверхность воды и поглощают атмосферный кислород. Кроме того, у них развито и кожное дыхание.

**Выделительная система.** Главными органами выделения являются довольно крупные органы — *почки* (см. рис. 127), которые по своему строению сходны с метанефридиями. Большинство мягкотелых имеют одну почку, меньшинство — две. Почка открывается в перикардий, т. е. подобно метанефридиям она сообщается с целомом. Почка тесно связана с кровеносной системой и поглощает из крови продукты диссимиляции, выделяемые ею и ирригуру через особый канал — *мочеточник* (см. рис. 127), иногда очень длинный. Кроме того, в теле моллюсков имеются особые железы, поглощающие продукты диссимиляции.

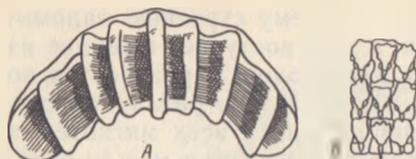


Рис. 128. Приспособления для механической обработки пищи у виноградной улитки:

А — челюсть, Б — терка (часть ее)

**Пищеварительная система.** Система пищеварения в связи с общим довольно высоким уровнем организации моллюсков сложная. В ротовой полости, непосредственно переходящей в большую глотку, у большинства моллюсков имеются приспособления для механической обработки пищи: *тёрка (радула)* и *челюсти* (рис. 128). Тёрка усажена множеством зубчиков. У растительноядных она служит для сдвигания слоев растительной ткани, у ряда хищных форм ее зубцы удлинены и загнуты назад и играют существенную роль при захвате добычи. Зубцы тёрки хитиновые, очень прочные. Челюсти роговые и развиты в зависимости от характера питания по-разному. В ротовую полость большинства видов впадают протоки сильно развитых слюнных желез. У ряда хищных мягкотелых передний конец пищеварительной трубки может выпячиваться в виде хобота, который проникает внутрь тела жертвы. Глотка переходит в тонкостенный пищевод, расширяющийся у многих форм в зоб. Далее идет более или менее длинная средняя кишка, начальный отдел которой может часто превращаться в мешкообразный *желудок*. У многих мягкотелых эпителий особого выроста задней части желудка образует прозрачную, студенистую палочку — «*хрустальный столбик*», которая вдается в полость желудка. В результате растворения кончика столбика под воздействием желудочного сока выделяются пищеварительные ферменты. С кишкой соединена обычно сильно развитая печень, роль которой разнообразна: выделяемые ею соки содержат пищеварительные ферменты, она способствует всасыванию переваренной пищи, в ней накапливаются органические вещества. Средняя кишка переходит в заднюю, заканчивающуюся анальным отверстием. Анальное отверстие у моллюсков, тело которых находится в спирально закрученной раковине (большинство брюхоногих), или задняя часть тела со всех сторон закрыта (у головоногих), расположено в передней части тела. У таких моллюсков кишечник сильно изогнут и оба отверстия — ротовое и анальное — находятся недалеко друг от друга. Характер питания мягкотелых разнообразен: одни питаются животной пищей, другие живут за счет растительных организмов, питание третьих смешанное.

Среди моллюсков немало хищников, активно захватывающих различными способами добычу — других животных. Двустворчатые моллюски и некоторые другие группы типа питаются планктонными организмами, которые увлекаются в пищеварительный канал моллюсков током воды. Последний возникает в резуль-

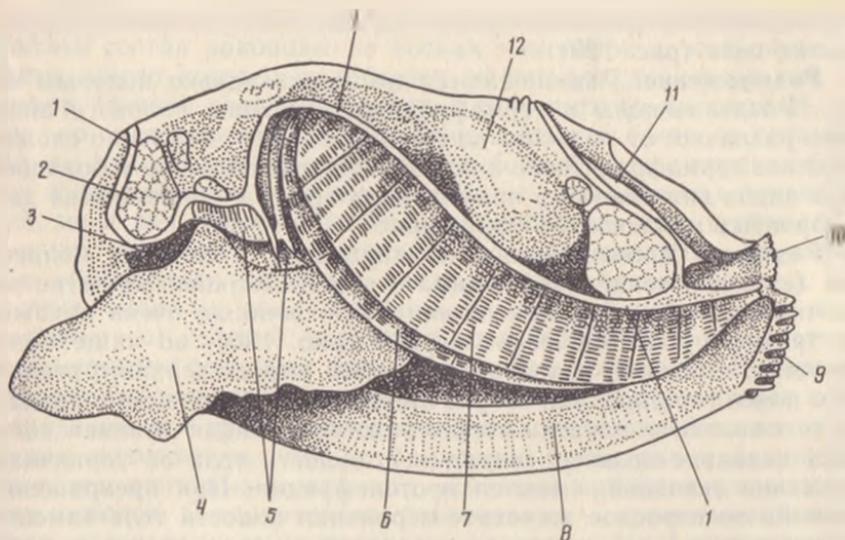


Рис. 129. Анатомия двустворчатого мягкотелого (беззубки):

1 — линия, по которой обрезана мантия, 2 — передний мускул — замыкатель, 3 — рот, 4 — нога, 5 — ротовые лопасти, 6 — левая внутренняя полужабра, 7 — левая наружная полужабра, 8 — правая мантия, 9 — вводной сифон, 10 — выводной сифон, 11 — задняя кишка, 12 — перикардий

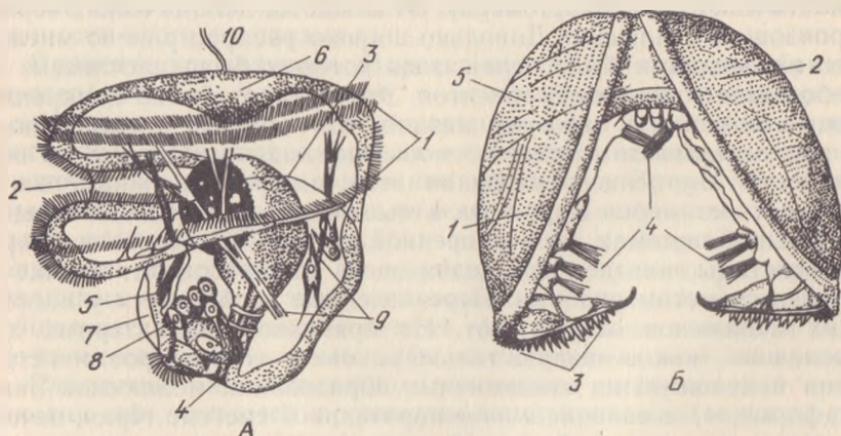


Рис. 130. Личинки мягкотелых:

А — трохофорная личинка двустворчатого моллюска (1 — пояса ресничек, 2 — рот, 3 — кишка, 4 — анальное отверстие, 5 — протонефридий, 6 — теменная пластинка, 7 — зачаток раковины, 8 — зачаток мезодермы, 9 — мышцы, 10 — реснички), Б — глохидий — личинка беззубки (1 — личиночная раковина, 2 — мускул-замыкатель, 3 — зубцы с зубчиками, 4 — чувствительные щетинки, 5 — железа, выделяющая прикрепительные нити

тате движения ресничек, расположенных на жабрах и других частях тела (рис. 129).

**Размножение.** Размножаются моллюски только половым путем. Раздельнополы и гермафродиты. Строение полового аппарата различно: от простого до очень сложного. Особенно сложно строение гермафродитного аппарата. Оплодотворение у большинства видов внутреннее, у примитивных групп и большинства двустворчатых моллюсков — наружное.

**Развитие.** Дробление зиготы спиральное. У морских моллюсков (за исключением головоногих) эмбриональное развитие заканчивается образованием планктонной личинки, очень похожей на трохофору целомических червей (рис. 130), но чаще более сложного строения: развивается особый вырост верхнего ресничного пояса — *парус*, или *велум*, имеющий значение для плавания, рано появляются зачатки ноги и раковины. Такая личинка получила название *велигер* (*парусник*), полость тела ее первичная, кишечник сквозной, имеются протонефридии. При превращении личинки во взрослое животное первичная полость тела замещается вторичной в результате раздвижения мезодермы, т. е. телобластическим способом, как у целомических червей, и развиваются другие системы органов (нервная, мышечная, кровеносная и т. д.). У пресноводных и наземных видов, а также у всех головоногих моллюсков развитие прямое.

**Происхождение.** Предками моллюсков были целомические черви. Родство этих животных подтверждается сходством особенностей спирального дробления зиготы, строения личинок (трохофорного типа) и способа развития мезодермы — телобластического (из бластомера). От каких же целомических червей произошли моллюски? Довольно широко распространено мнение, что их предками были черви, тело которых было расчленено на небольшое количество сегментов. Это мнение обычно подкреплялось ссылкой на строение низших мягкотелых — боконервных, а после недавнего открытия неопилин главным образом на особенности внутреннего строения этих интересных животных, у которых метамерия выражена в мышечной, дыхательной и выделительной системах, но в умеренной степени, в стволах же нервной системы ганглиев нет, целом очень хорошо развит и тоже не подвергся метамеризации. Перечисленные особенности у настоящих моллюсков отсутствуют. Из признаков, характерных для последних, можно назвать только раковину (очень простого строения и похожую на аналогичные образования моллюсков лишь по форме ее) и наличие в пищеварительной системе тёрки, печени и «хрустального столбика». Неопилины (см. ниже), несомненно, довольно сложные целомические животные, но далекие от моллюсков. Они, по-видимому, не были предками более сложных животных и сохранились в настоящее время в небольшом количестве в глубине океанов, где отсутствуют опасные для них конкуренты.

У боконервных моллюсков признаками метамерии принято считать состав раковины из восьми пластинок и жаберные выросты, число которых колеблется от четырех до нескольких десятков. Однако подобной раковины ни у кого из мягкотелых нет, она, по-видимому, возникла у боконервных в связи со специфическим для них образом жизни в прибойной полосе морских берегов и служит не только для защиты от механических повреждений, но и для обеспечения большой гибкости тела, необходимой в таких условиях. Что касается жаберных выростов, то подобные образования имеются у разных групп беспозвоночных животных, число их может колебаться даже у близких видов в зависимости от условий дыхания в разных биотопах, и считать их метамерными органами нет достаточных оснований. В нервных стволах боконервных нет ганглиев, т. е. они не подверглись метамеризации, нет признаков ее и в других системах. В то же время нужно подчеркнуть, что, хотя строение боконервных более простое, чем типичных моллюсков, основные признаки последних у них имеются. Следовательно, боконервные — примитивный класс типа мягкотелых, и их предками, вероятно, были неметамерные целомические черви. От последних произошли и высшие целомические черви — кольцецы, организация которых сформировалась в результате постепенного приспособления в процессе естественного отбора к весьма активному, роющему образу жизни, что стало возможным благодаря метамеризации всех систем органов при ведущей роли нервной системы. Моллюски же возникли в результате естественного отбора червей, приспособленных к движению при помощи одной сильно развитой части тела — ноги, последующего усложнения всех систем органов и усиления целостности всего организма.

**Практическое значение.** Морские моллюски (главным образом двустворчатые и головоногие, в меньшей степени брюхоногие) в приморских районах играют важную роль в питании людей. Ежегодный улов этих животных составляет миллионы центнеров и в последнее время он постоянно возрастает. Кроме того, некоторых моллюсков разводят в отделенных разными способами от морей водоемах. В ряде стран намечено в ближайшие годы расширить мероприятия по мариккультуре, т. е. по разведению различных морских съедобных животных, среди которых важнейшее место занимают моллюски. Мягкотелыми питаются многие промысловые животные: рыбы, китообразные, ластоногие и др.

Различные виды моллюсков причиняют значительный вред, так как они являются промежуточными хозяевами трематод и цестод, паразитирующих у домашних и полезных диких животных, а также у человека. Ряд видов брюхоногих мягкотелых могут сильно вредить, в особенности в странах с теплым или жарким климатом, культурным и полезным дикорастущим растениям. Двустворчатый моллюск шашень, или корабельный червь, делает ходы в деревянных частях дна кораблей и пристаней.

## Систематический обзор

Тип подразделяется на несколько классов, из которых в этой книге рассматриваются следующие: боконервные (около 1000 видов), моноплакофоры (15 видов), брюхоногие (около 110 000 видов), двустворчатые (более 20 000 видов), головоногие (около 750 видов). Таким образом, всех современных видов около 132 000 в фауне СССР около 2700 видов. Отдел зоологии, занимающийся изучением моллюсков, называется *малакологией*.

### КЛАСС БОКОНЕРВНЫЕ (AMPHINEURA)

У представителей класса тело уплощенное, раковина состоит из восьми поперечных пластинок (см. рис. 123). Центральная нервная система представлена двумя парами стволов, из которых стволы одной пары идут по бокам тела (чем объясняется название класса), а другой пары — по средней части ноги. Ганглиев нет. Органы чувств развиты слабо. Глаза истатоцисты отсутствуют. Дыхание обеспечивается тонкими выростами жабрами, расположенными в борозде по бокам тела. Органы выделения — два метанефридия (целомодукты). Кровеносная и пищеварительная системы по строению сходны с таковыми типичных моллюсков, но более примитивны. Обитают в морях в прибрежной каменистой полосе, тесно прижавшись к субстрату.

### КЛАСС МОНОПЛАКОФОРЫ (MONOPLACOPHORA)

Ископаемые виды этого класса были известны из отложений с нижнего кембрия до верхнего девона, в более поздних отложениях их не находили. Однако в 1952 г. был обнаружен на большой глубине (3570 м) в восточной части Тихого океана живой представитель класса, названный *неопилиной*. Затем эти моллюски были найдены в Атлантическом, Индийском и Тихом океанах, а также в Антарктиде. Неопилины — маленькие моллюски, тело которых прикрыто со спинной стороны раковиной в виде колпачка (рис. 131), длина раковин 2—35 мм. Органы чувств слабо развиты. Статоцист есть, глаза отсутствуют. Сердце состоит из двух пар трубкообразных предсердий, двух желудочков, каждый из которых окружен перикардием. Кровеносная система незамкнутая; целомические полости хорошо развиты и соединены с кровеносной системой. Жабр пять-шесть пар. Органы выделения метанефридиального типа. Пищеварительная система весьма дифференцирована и состоит из ротовой полости, глотки с тёркой желудка с «хрустальным столбиком», печени, очень длинной средней кишки и прямой кишки. Раздельнополы; половых желез две пары. Оплодотворение наружное, гаметы выходят в воду через метанефридии. Развитие пока не изучено.

## КЛАСС БРЮХОНОГИЕ (GASTROPODA)

Самый большой класс мягкотелых (см. рис. 123). Все три части тела: голова, туловище, нога (в виде широкого мускулистого образования на брюшной стороне тела) хорошо развиты. Раковина у большинства видов спирально закручена, что привело к резко выраженной асимметрии тела. Имеются челюсти и терза. Брюхоногие особенно многочисленны и разнообразны в морях. Значительное количество их живет в пресных водах. Только в этом классе имеются виды, обитающие на суше. Некоторые сухопутные моллюски вторично перешли к жизни в воде (в пресных или солоноватых водоемах). Класс делится на три подкласса: переднежаберных (Prosobranchia), заднежаберных (Opisthobranchia) и легочных (Pulmonata). Подавляющее большинство видов первого подкласса обитает в морях, а некоторые виды — в пресных водах (например, *битинии* — промежуточные хозяева некоторых видов сосальщиков; *лужанки* и др.). Все представители подкласса заднежаберных живут в морях; ряд видов перешли к планктонному образу жизни. Значительное большинство видов подкласса легочных ведет наземный образ жизни (чаще всего в теплых и влажных странах), остальные вторично перешли к жизни в пресных водоемах. Из наземных легочных моллюсков в юго-западных и южных районах СССР широко распростра-

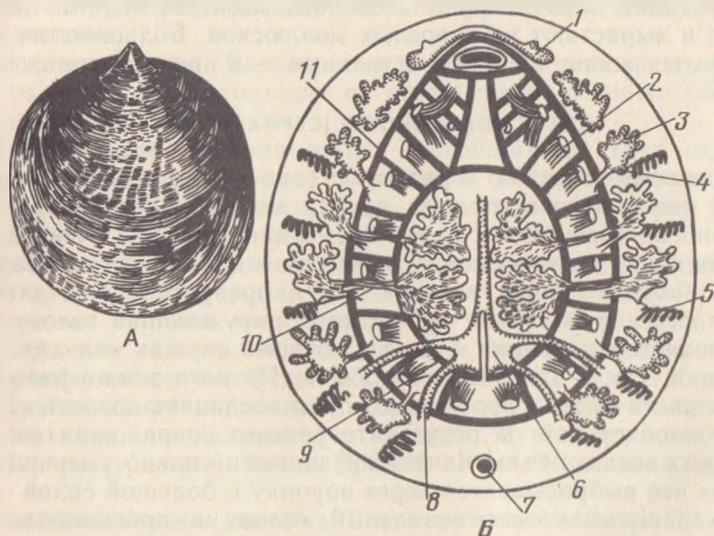


Рис. 131. Неопилина:

А — раковина (со спинной стороны), Б — внутреннее строение;  
1 — головное щупальце, 2 — ножные мышцы, 3 — почка, 4 — наружное почечное отверстие, 5 — жабра, 6 — желудочек сердца, 7 — анальное отверстие, 8 — предсердие, 9 — пищеварительная железа, 10 — проток, соединяющий почку с целомом, 11 — нервные стволы

нены улитки и слизи. У последних раковина редуцирована. В пресных водах встречаются в большом количестве *прудовики* (из рода *Lymnaea* и близких к нему родов) и некоторые другие легочные моллюски, являющиеся промежуточными хозяевами трематод и других паразитических червей.

#### КЛАСС ДВУСТВОРЧАТЫЕ (BIVALVIA), ИЛИ ПЛАСТИНЧАТОЖАБЕРНЫЕ (LAMELLIBRANCHIATA)

Головная часть тела сильно редуцирована; челюстей, тёрки и слюнных желез нет. У многих видов около рта находятся пластинки, покрытые ресничками. Раковина состоит из двух створок, расположенных по бокам тела. На спинной стороне тела створки соединены эластической связкой. При опасности створки захлопываются в результате сокращения сильных мускулов, прикрепленных к внутренним поверхностям створок. Обычно этих мускулов два. У некоторых видов раковина может быть редуцирована, например у корабельного червя, который делает ходы в деревянных частях судов, пристаней при помощи маленьких створок. У крупных пресноводных ракушек — беззубок и перловиц — и яйца развиваются крохотные личинки — *глохидии* (см. рис. 130), которые после длительного пребывания в теле матери выходят в воду и прикрепляются к коже, жабрам и плавникам рыб. На рыбах глохидии паразитируют несколько месяцев, а потом падают на дно и вырастают во взрослых моллюсков. Большинство двухстворчатых живет в морях, остальные — в пресных водах.

#### КЛАСС ГОЛОВОНОГИЕ (CERHALOPODA)

По своему строению и развитию (оно всегда прямое) эти животные резко отличаются от других мягкотелых. Современные головоногие (осьминоги, кальмары, сепии и др.) — очень активные хищники, встречающиеся в большом количестве в океанах и морях. Голова сильно развита. Нога превратилась в длинные мускулистые щупальца с присосками, окружающие голову (чем и объясняется название класса), которые служат как для передвижения, так и для захвата добычи. Из ноги также развилась особая часть тела — *воронка*, которая соединяет полость мантии с наружной средой. В результате резкого сокращения соответствующих мышц объем мантийной полости сильно уменьшается, вода из нее выбрасывается через воронку с большой силой и животное испытывает стремительный толчок в противоположном направлении (реактивный способ передвижения). В связи с приспособлением к быстрому передвижению раковина у большинства головоногих сильно редуцирована и сохраняется лишь в виде рудимента. Нервная и другие системы очень хорошо развиты. Некоторые представители достигают больших размеров (вместе

щупальцами — нескольких метров), большинство — животные средних размеров.

Ископаемые головоногие имели хорошо развитые, спирально закрученные раковины и были многочисленны до конца мелового периода, когда начался расцвет современных представителей класса, у которых постепенно редуцировалась раковина в связи с переходом к описанному выше активному способу движения. Известен только один род современных головоногих с хорошо развитой раковинной — *Nautilus*.

## ТИП ЩУПАЛЬЦЕВЫЕ (TENTACULATA)

К этому типу относятся три класса: форониды (18 видов), плеченогие, или брахиоподы (около 280 видов), мшанки (около 4000 видов), ведущие малоподвижный или сидячий образ жизни. Первые два класса — морские организмы, подавляющее большинство видов мшанок тоже обитают в морях, меньшинство — в пресных водах.

**Строение.** Все представители типа (рис. 132) обладают хорошо развитыми щупальцами, несущими множество ресничек. Форониды находятся в хитиноподобных трубках, в которых они могут передвигаться; плеченогие имеют раковину, состоящую из двух створок — спинной и брюшной, а не боковых, как у двусторчатых моллюсков; мшанки — колониальные животные, особи которых окружены плотными хитиноподобными или известковыми образованиями.

**Нервная система.** Развита она слабо и состоит из окологлоточного ганглия и отходящих от него нервов, главным образом к щупальцам.

**Полость тела.** Целомическая, состоящая из трех отделов: переднего (рудиментарного); среднего, обслуживающего щупальцевый аппарат; заднего, очень обширного, в котором расположен почти весь кишечник и другие органы.

**Кровеносная система.** Газообмен совершается через поверхность щупалец. У форонид и плеченогих имеется примитивная кровеносная система, отсутствующая у мшанок, так как особи, составляющие их колонии, очень малы и перенос веществ вполне обеспечивается целомической жидкостью.

**Выделительная система.** У форонид и плеченогих продукты диссимилиации, попадающие в целомическую жидкость, выводятся наружу парой метанефридий. У мшанок этих органов нет.

**Пищеварительная система.** Рот, окруженный щупальцами, которые загоняют в него мелких организмов и органические кусочки, находится на переднем конце тела. Кишка изгибается, образуя петлю, открывается на переднем конце тела вне щупальцевого аппарата анальным отверстием недалеко от рта. У одной группы плеченогих анальное отверстие редуцировалось.

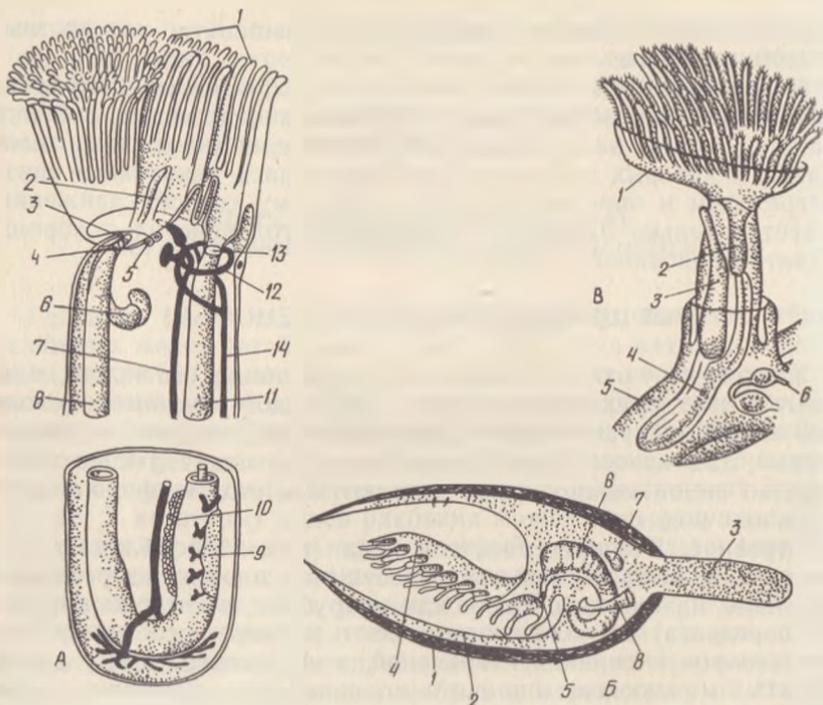


Рис. 132. Щупальцевые:

А — форонис (1 — щупальцы, 2 — орган, воспринимающий разные раздражения, 3 — отверстие целоמודукта (6), 4 — анальное отверстие, 5 — нервный ганглий, 7 — спинной кровеносный сосуд, 8 — средняя кишка, 9 — семенник, 10 — яичник, 11 — пищевод, 12 — кровеносный сосуд, связанный с щупальцевым аппаратом, 13 — рот, 14 — брюшной кровеносный сосуд), Б — плеченогое (1 — брюшная створка раковины, 2 — мантия, 3 — ножка, 4 — щупальцы, 5 — рот, 6 — кишечник, 7 — сердце, 8 — выделительный орган) В — мшанки (1 — щупальцы, 2 — передний отдел кишечника, 3 — задняя кишка, 4 — желудок, 5 — наружный скелет, 6 — статобласт-почка, окруженная оболочкой, выпадающая при отмирании колонии на дно и дающая начало новой колонии)

**Размножение.** Мшанки и форониды гермафродиты, плеченогие раздельнополы. Интенсивное бесполое размножение присуще мшанкам, в результате которого образуются их колонии. У форонид наблюдается бесполое размножение путем деления тела. **Развитие** с превращением и образованием планктонных личинок, характерных для каждого класса, но в известной степени на поминающих трохофор. Целом образуется, как у кольчатых червей, моллюсков и членистоногих, телобластическим способом, но у одного подкласса плеченогих он возникает путем отшнуровки от кишечника гастролы мешков, полость которых типично вторичная. Такой способ образования целома называется энтероцельным. Как будет показано дальше, он характерен для высшего типа животных — хордовых и нескольких групп, родствен-

них им. Поэтому изучение щупальцев представляет существенный интерес для выяснения эволюции многоклеточных животных.

## ТИП ПОГОНОФОРЫ (POGONOPHORA)

Погонофоры — очень своеобразные целомические сидячие животные, обитающие в океанах и морях, преимущественно на значительной глубине. Первые сведения о них появились в 1914, 1933 и 1937 гг., но они были поверхностными и краткими. Только в 50-х годах текущего столетия советскими научными экспедициями в северо-западной части Тихого океана был собран большой и разнообразный материал по глубоководной фауне. Профессор Ленинградского университета А. В. Иванов обобщил этот материал. На основании всесторонних исследований он показал, что погонофоры представляют собой новый тип животных, резко отличающихся от других целомических животных, изучение которого имеет большое значение для выяснения возникновения и дальнейшей эволюции последних.

**Строение.** Тело (рис. 133) длинное и очень тонкое, разделяется на четыре отдела: первый — короткий, с головной лопастью, на которой сидят длинные щупальца; второй — немного длиннее предыдущего; третий — очень длинный; четвертый — довольно длинный. Животные находятся в трубках, которые образуются выделениями их кожных желез. Трубки длиннее и шире тел погонофор и открыты с обоих концов, и животные свободно в них двигаются, высовывая через переднее отверстие щупальца, а через заднее — четвертый отдел тела, снабженный щетинками для рытья в грунте. Для закрепления во время движения на стенках трубки на поверхности третьего отдела тела имеются особые пластинки. Трубки, пластинки и щетинки состоят из хитиновых веществ, причем щетинки довольно похожи на щетинки многощетинковых червей (см. рис. 133).

**Нервная система.** Она очень примитивна, тесно соединена с эпидермисом. Ганглии в головной лопасти и отходящий от него брюшной ствол развиты слабо. Органы чувств слабо развиты: на брюшной стороне тела имеется бороздка с ресничками, которая, возможно, играет роль органа химического чувства.

**Двигательная система.** Кожно-мышечный мешок хорошо развит, состоит из кольцевых и продольных мышц, обеспечивающих передвижение погонофор в трубках.

**Полость тела.** Вторичная полость тела разделена на отделы соответственно упомянутым отделам тела. В переднем отделе целом непарный, в остальных отделах целома парные. В третьем и четвертом отделах целома намечается и частично осуществляется дальнейшее их разделение, что можно рассматривать как тенденцию к метамерии, облегчающую этим животным рытье в грунте. Отростки целома первого отдела заходят в щупальца.

**Кровеносная система.** Система замкнутая, довольно хорошо

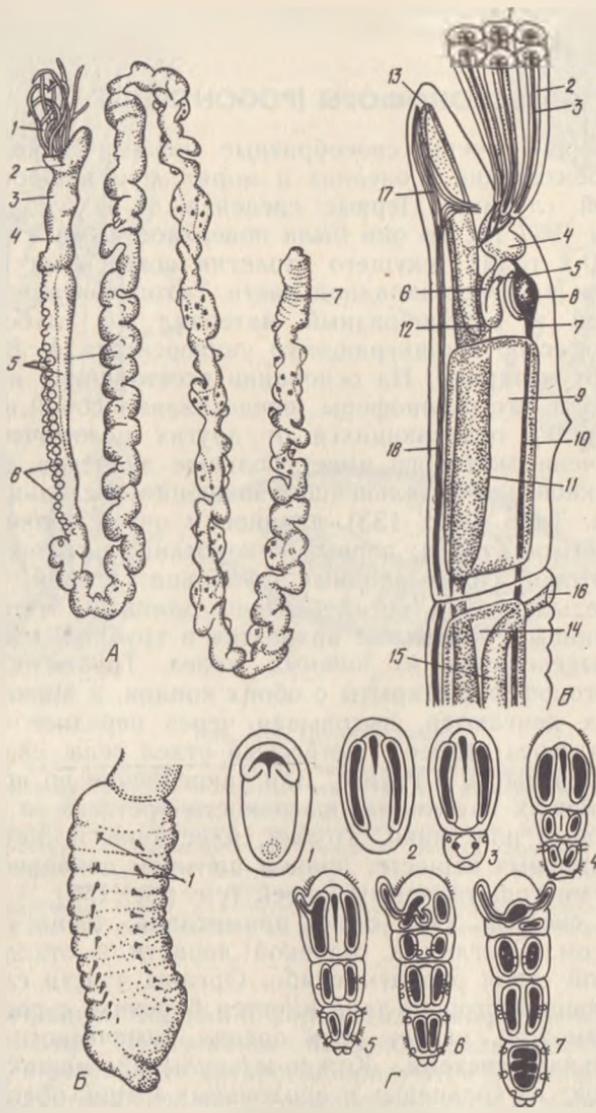


Рис. 133. Погонофоры:

А — взрослое животное, извлеченное из трубки (1 — щупальцы, 2 — головная лопасть, 3 — первый отдел тела, 4 — второй отдел тела, 5 — третий отдел тела, 6 — сосочки, 7 — четвертый отдел тела), Б — щетинки (1) на четвертом отделе тела, В — строение переднего отдела тела (1 — щупальцы, 2 — целомический канал щупальца, 3 — приносящий и выносящий сосуды щупальца, 4 — целом первого отдела тела, 5 — наружное отверстие целомодукта, 6 — целомодукт первого отдела тела, 7 — перикардий, 8 — сердце, 9 — целом второго отдела тела, 10 — брюшной сосуд, 11 — спинной сосуд, 12 — боковой головной сосуд, 13 — срединный головной сосуд, 14 — целом третьего отдела тела, 15 — семяпровод, 16 — половое отверстие, 17 — нервный ганглий (мозг), 18 — брюшной нервный ствол), Г — образование целома (1—7) путем отделения от первичного кишечника (объяснение в тексте)

развитая, состоит из двух главных сосудов — спинного и брюшного. Расширение спинного сосуда в первом отделе тела играет роль сердца, которое гонит кровь в щупальца. Из щупалец кровь поступает в брюшной сосуд.

**Дыхательная система.** Газообмен, по-видимому, происходит в основном через поверхность щупалец.

**Выделительная система.** Продукты диссимилиации, попадающие в целом, удаляются через два хорошо развитых целомадукта в первом отделе тела.

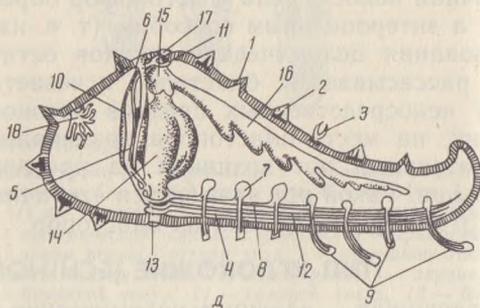
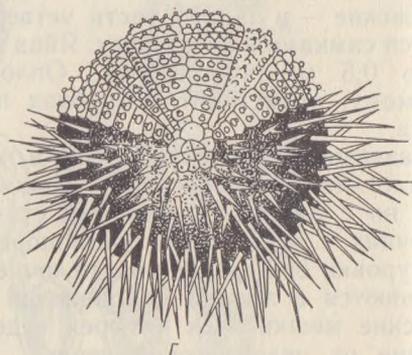
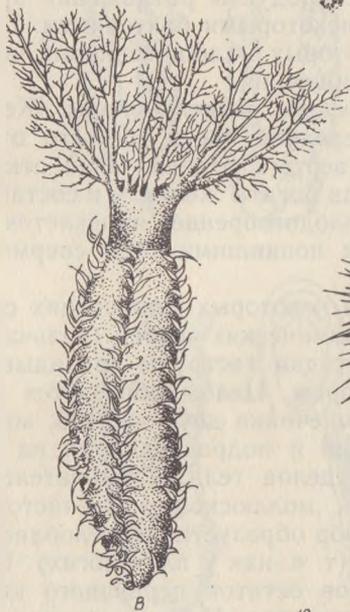
**Пищеварительная система.** Таковая отсутствует. Было высказано предположение, что щупальца образуют «бокал», куда из верхних слоев воды попадают мелкие организмы и органические кусочки (детрит), где они перевариваются под действием пищеварительных соков, выделяемых щупальцами. Согласно более новым данным, погонофоры, вбуравливаясь в ил, поглощают задней частью тела растворимые продукты разложения органического детрита, производимого некоторыми бактериями. Подобные факты установлены для некоторых малощетинковых червей, у которых тоже редуцировался кишечник.

**Размножение половое.** Погонофоры раздельнополы. Женские половые железы находятся в передней части третьего отдела, а мужские — в задней части четвертого отдела. Яйца откладываются самками в их трубках. Яйца богаты желтком и составляют около 0,5 мм в диаметре. Оплодотворение яйцеклеток, по-видимому, происходит в трубках попавшими туда сперматозоидами.

**Развитие.** Дробление зиготы в некоторых отношениях сходно с аналогичными процессами у целомических червей (кольчатых и др.), но с рядом отличий. На стадии гастролы закладывается кишечник с небольшим бластопором. Целом образуется путем отщипуровки от передней части кишечника двух мешков, которые удлиняются в заднем направлении и подразделяются на целомические мешки всех четырех отделов тела. Следовательно, в отличие от целомических червей, моллюсков и членистоногих вторичная полость тела у погонофор образуется не телобластическим, а энтероцельным способом (т. е. как у плеченогих). После образования целомических мешков остаток первичного кишечника рассасывается, бластопор исчезает. Можно предполагать, что у непосредственных предков погонофор, еще имевших кишечник, на месте бластопора возникало анальное отверстие, а окончательный рот возникал на противоположном конце тела мродыша. Такой рот называется *вторичным* в отличие от первичного рта, образующегося из бластопор.

### ТИП ИГЛОКОЖИЕ (ECHINODERMATA)

Иглокожие — сложные целомические животные, самые древние группы которых имели двустороннюю симметрию тела. Потомки перешли к малоподвижному, а некоторые к прикрепленному



образу жизни, и в связи с этим симметрия взрослых форм стала пятилучевой, но личинки их сохранили двустороннюю симметрию. К современным классам типа принадлежат (рис. 134): морские лилии, морские звезды, змеехвостки (офиуры), морские ежи и голотурии. Морские лилии ведут во взрослом состоянии прикрепленный образ жизни, остальные способны к медленному передвижению. Обитают на разных субстратах на дне в океанах и морях с нормальной соленостью — 36 ‰, в СССР — в северных субарктических и в дальневосточных морях; в Черном море, соленость которого значительно ниже указанной, обнаружено только несколько видов иглокожих, в Балтийском — один вид. Всего известно в мировой фауне около 6000 видов, в фауне СССР — свыше 400 видов.

**Строение.** В наружных покровах имеются известковые отложения разнообразной формы, наиболее развитые у морских ежей (рис. 134, Г), тело которых заключено в панцирь из известковых пластинок, усаженных подвижными известковыми иглами. Пятилучевая симметрия особенно хорошо проявляется в наружном строении первых трех классов, но ее легко установить и у морских ежей и голотурий. Величина тела — от нескольких до 70 см и больше.

**Нервная система.** Главная часть нервной системы состоит из кольца, окружающего переднюю часть пищеварительной трубки, и пяти радиальных стволов. В общем, вся система устроена довольно просто.

**Двигательная система.** Она состоит из кольцевого сосуда, окружающего глотку, от которого отходят пять радиальных каналов. Последние несут множество мышечных выростов — ножек, выходящих через отверстия в кожных покровах наружу. Каждая ножка соединена с мешочком — *ампулой*, в полость которой поступает вода из радиального канала. В результате сокращения стенки ампулы вода из нее перегоняется в ножку, которая вытягивается и прикрепляется к разным подводным предметам. Когда ножки сокращаются, животное совершает медленное передвижение, а вода из ножек возвращается в ампулы. Кольцевой сосуд связан с окружающей средой особым каналом,

Рис. 134. Иглокожие:

А — морская звезда, Б — морская лилия, В — голотурия, Г — морской еж, Д — вертикальный разрез через луч морской звезды;  
 1 — кожная жабра, 2 — скелетные образования в коже, 3 — кожные придатки, 4 — радиальный нервный ствол, 5, 6 — канал, соединяющий амбулакральную систему с наружной средой, 7 — пузырь (ампула) амбулакральной ножки, 8 — радиальный канал амбулакральной системы, отходящий от кольцевого сосуда этой системы (не обозначено на рисунке цифрой), 9 — амбулакральные ножки, 10 — осевой орган (связан кровеносной системой и играет некоторую роль в процессах выделения), 11 — кольцевой кровеносный сосуд (около задней кишки), 12 — радиальный кровеносный сосуд, отходящий от кольцевого, 13 — рот, 14 — желудок, 15 — места отхождения радиальных придатков кишечника, 16 — один из придатков, 17 — анальное отверстие, 18 — половая железа

открывающимся у многих иглокожих на спинной стороне тела и закрытым продырявленной пластинкой (рис. 134, Д). При сокращении ножек избыток воды выходит через продырявленную пластинку, при вытягивании ножек вода тем же путем входит в описываемую систему. С кольцевым сосудом связаны также довольно крупные пузыри. Все эти приспособления позволяют регулировать количество воды в системе, названной *амбулакральной*.

**Кровеносная система.** Незамкнутая. Главные части ее — кольцевые сосуды, окружающие начало и конец пищеварительной трубки, и идущие от них радиальные сосуды, от которых отходят разветвления к разным органам. Оба кольца соединены *осевым органом* с полостями, в которых образуются амебодидные клетки.

**Дыхательная система.** Газообмен происходит через поверхность амбулакральной системы, постоянно омываемой водой, и ряда видов — через особые кожные выросты, играющие роль жабр.

**Выделительная система.** Значительная часть продуктов жизнедеятельности захватывается амебодидными клетками, скопления которых выходят наружу через наиболее тонкие места кожных покровов. Часть указанных продуктов накапливается в клетках разных органов, не оказывая в таком изолированном состоянии вредного воздействия на организм.

**Пищеварительная система.** Хорошо развита. У морских звезд (см. рис. 134) она состоит из глотки, желудка, тонкой кишки, от которой отходят радиальные парные отростки, играющие роль пищеварительных желез, и задней кишки, открывающейся наружу анальным отверстием. У морских ежей рот окружен специальным аппаратом, состоящим из известковых пластинок и служащим для соскребания и механической обработки пищи. Многие иглокожие — хищники, поедающие полипов, моллюсков, раков и других животных. Передняя часть кишечника при захвате добычи может выворачиваться наружу. Большое количество иглокожих питается мелкими организмами, которые попадают в их кишечник вместе с водой и грунтом.

**Размножение.** Иглокожие раздельнополы. Половая система устроена просто. Радиально расположенные половые железы открываются наружу отверстиями в кожных покровах. Оплодотворение наружное.

**Развитие.** Зигота развивается в толще воды (рис. 135). В результате полного дробления образуется шарообразная бластула, которая путем влячивания превращается в типичную гастротрубу, затем после ряда изменений возникает планктонная личинка с извитыми шнурами на ее поверхности, несущими реснички, благодаря действию которых личинка движется. Она имеет первичный кишечник, начинающийся ртом и заканчивающийся анальным отверстием. В течение своей жизни (которая может

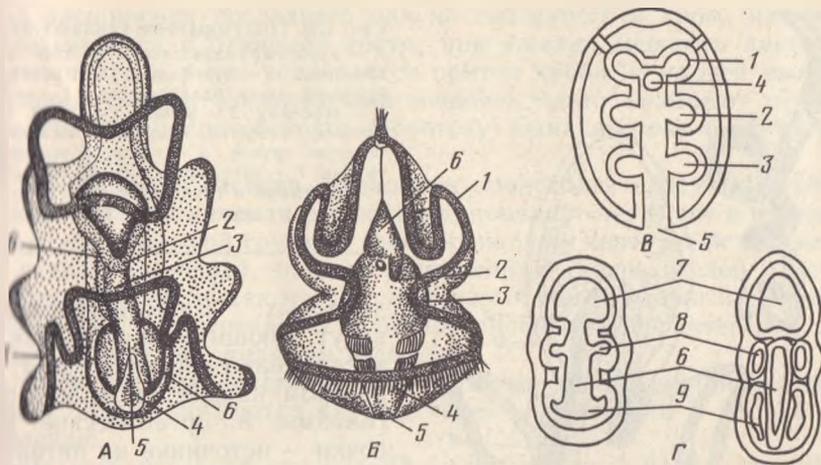


Рис. 135. Развитие иглокожих и полухордовых:

А — личинка иглокожего, Б — личинка полухордового (1 — мерцательные шнуры, 2 — рот, 3 — первичный рот, 4 — задняя кишка, 5 — анальное отверстие, 6 — зачаток целома), В — развитие целома у иглокожих, Г — у полухордовых (1, 2, 3 — передняя, средняя, задняя пары целомических мешков, 4 — вторичный рот, 5 — анальное отверстие, 6 — первичный кишечник, 7 — передний целом, 8 — средние целома, 9 — задние целома).

продолжаться несколько недель) личинка питается мелкими организмами и органическими кусочками, попадающими в ее кишечник благодаря работе ресничек. Симметрия личинки, как уже отмечалось, двусторонняя. По окончании планктонного образа жизни личинка опускается на дно, где после коренных изменений своей организации превращается во взрослый организм, симметрия тела которого радиальная. От первичного кишечника отщипываются три пары мешков: передняя, средняя и задняя. Из левого переднего и левого среднего мешков развивается симбулакральная система. Целом образуется из разрастающихся задних мешков, т. е. энтероцельным путем. Остальные пузыри постепенно исчезают. На месте рта гастрюлы образуется анальное отверстие, а окончательный рот, который называется *вторичным*, в отличие от первичного рта гастрюлы возникает на противоположном конце. Таким образом, следует предположить, что иглокожие произошли от трехсегментных, или трехчленистых (судя по числу пар целомических мешков у зародыша), вторичноротых червей, у которых целом возникает энтероцельным путем.

### ТИП ПОЛУХОРДОВЫЕ (HEMICHOORDATA)

К этому типу относится небольшое количество морских животных, из которых здесь рассматривается класс кишечнодышащих (Enteropneusta), представляющий большой интерес для выяснения происхождения высшего типа царства животных —

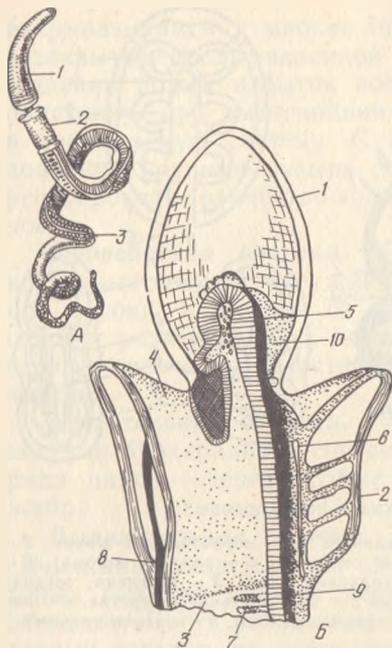


Рис. 136. Полухордовые (баланоглосе):  
 А — взрослый баланоглосс (1 — хобот, 2 —  
 воротник, 3 — туловище), Б — анатомии  
 передней части баланоглосса (1 — хобот,  
 2 — воротник, 3 — начало туловища, 4 —  
 ротовое отверстие, ведущее в пищева-  
 рительную трубку, 5 — хорда, 6 — нервная  
 трубка, 7 — передние жаберные щели, 8 и  
 9 — брюшной и спинной сосуды, 10 — ме-  
 шочек («сердце»)

хордовых. Кишечнодышащие ведут роющий образ жизни и заглатывают донный грунт, в котором находятся мелкие организмы и органические кусочки — источники их питания. Всего известно около 70 видов этого класса.

**Строение** (рис. 136, А). Тело червеобразное, состоит из трех отделов — *хобота*, *воротника* и *туловища*, покрыто однослойным эпидермисом с большим количеством желез. Обычная

длина тела несколько сантиметров, но у некоторых видов она больше 2 м.

**Нервная система.** Центральный отдел ее состоит из двух стволов — спинного и брюшного, из которых первый развит лучше, в особенности в области воротника, где он утолщается, имеет просвет и превращается в *трубку*. Периферическая нервная система представлена нервами, идущими к разным органам.

**Мышечная система.** Кольцевые и продольные волокна образуют кожно-мышечный мешок. Особенно сильно развиты мышцы в хоботе.

**Скелет.** В хобот вдается вырост спинной части кишечной трубки, состоящий из клеток, наполненных вакуолями, и повышающих упругость этой части тела. Этот вырост является зачатком осевого скелета, названного *нотохордом*, который потом сильно развился в типе хордовых.

**Полость тела.** Целомическая. Она состоит из трех отделов переднего (непарного) — в хоботе; среднего (парного) — в воротнике; заднего (парного) — в туловище. Целом является опорой для кожно-мышечного мешка; особенно важна роль передних целомов в связи с роющим образом жизни кишечнодышащих.

**Кровеносная система.** Она состоит из двух главных сосудов — спинного и брюшного и их многочисленных ответвлений. Спинной сосуд в хоботе расширяется, образуя так называемую *лакуну*, сзади которой лежит целомический, мускулистый мешочек

При расширении последнего лакуна сжимается и кровь из нее пыталкивается в брюшной сосуд; при сжатии мешочка лакуна расширяется и в нее усиливается приток крови из задней части спинного сосуда. Упомянутый мешочек часто называют *сердцем*, так как он способствует кровотоку. Однако кровь через него не протекает.

**Дыхательная система.** Газообмен происходит следующим образом: вода, загоняемая ресничками, попадает через рот в передний отдел кишечной трубки и выходит наружу через щели среднего отдела последней, отдавая капиллярам стенок щелей часть кислорода и поглощая из них углекислый газ. Подобный способ газообмена не встречается у беспозвоночных и характерен для низших хордовых, включая всех рыб.

**Выделительная система.** Продукты диссимиляции, попадающие в целом, удаляются наружу через целомодукты в хоботе и туловище.

**Пищеварительная система.** Пищеварительный канал прямой, начинается ртом, находящимся в воротнике, и заканчивается на заднем конце туловища анальным отверстием. В передней части кишечника на брюшной стороне имеется бороздка — *эндостиль*, выстланная мерцательными и железистыми клетками. Пищевые кусочки, увлекаемые в кишечник действием ресничек, склеиваются и дальше препровождаются по эндостиллю в среднюю часть кишечника. В стенках средней части кишечника имеются многочисленные железистые (*печеночные*) образования, сок которых способствует перевариванию пищи.

**Размножение половое.** Кишечнодышащие раздельнополы; половые железы (число которых несколько десятков пар) расположены по бокам кишечника (после жаберного отдела его) и открываются наружу короткими трубками. Оплодотворение наружное.

**Развитие.** Развитие яиц, богатых желтком, прямое. Из яиц же, бедных питательными веществами, развиваются планктонные личинки (см. рис. 135). Последние очень похожи на личинок иглокожих, за каковых их принимали длительное время, пока И. И. Мечников не выяснил их принадлежность к кишечнодышащим. Сходство упомянутых личинок позволяло предположить родство иглокожих и кишечнодышащих, но не прямое, потому что взрослые представители обоих типов имеют совершенно различное строение, а через каких-то общих предков. Этими предками были вторичноротые, трехсегментные, целомические животные, так как при формировании взрослых кишечнодышащих у них, как и у иглокожих, первичный рот закрывается, на его месте образуется анальное отверстие, а на противоположном конце возникает вторичный рот; целом же развивается путем отделения от первичного кишечника мешков по трем сегментам: для хобота, воротника и туловища. Правда, в переднем сегменте отделяется один мешок, а не два, но это изменение произошло вторично и привело к образованию единого целома хобота.

## О происхождении и родственных связях целомических животных

Рассмотрение изложенных выше характеристик групп животных показывает, что самые сложные из них имеют целомическую полость. В связи с этим возникает важный с эволюционной точки зрения вопрос о родственных связях между разными группами целомических животных. Он представляет большой интерес для выяснения происхождения высшего типа царства животных хордовых (описанию их будет посвящена остальная часть этой книги).

Целомических животных можно разделить на две группы. К одной группе относятся кольчатые черви, членистоногие, мягкотелые и др., у которых вторичная полость тела образуется в результате раздвижения участков мезодермальных клеток, не связанных с первичным кишечником, т. е. телобластическим способом (см. рис. 71). К другой группе относятся иглокожие, полухордовые, хордовые и др., у которых вторичная полость тела образуется путем отшнуровки от первичного кишечника (после окончания процессов гастрюляции), т. е. энтероцельным способом (см. рис. 135).

До последнего времени было распространено мнение, что отмеченное различие между обеими группами очень значительно и последние возникли независимо друг от друга. В подтверждение этого мнения его сторонники ссылались на то, что у животных первой группы рот первичный (т. е. у взрослых особей сохраняется рот, возникший на стадии гастрюлы) и широко распространены хитиновые и хитиноподобные образования; у животных второй группы рот вторичный (т. е. возникший независимо от рта гастрюлы, на месте которого образовалось анальное отверстие), хитиновые и хитиноподобные образования отсутствуют. Указывались и другие различия между рассматриваемыми группами.

Далее развивалась точка зрения, согласно которой животные с энтероцельно возникшим целомом произошли непосредственно от каких-то кишечнополостных предков, у которых в полости кишечника были перегородки (наподобие тех, какие, например, имеются у современных коралловых полипов, см. рис. 27), отделявшие не полностью периферические части кишечной полости от ее центральной части. Авторы рассматриваемой гипотезы высказывали предположение о том, что впоследствии периферические части кишечника совсем отделились от центральной части его и превратились в участки целома. Однако с эволюционной точки зрения происхождение таких сложных организмов, как целомические животные, непосредственно от очень примитивных животных, какими являются кишечнополостные, вероятно. В отношении целома, развивающегося телобластическим путем, сейчас преобладает мнение, что он возник в результате приобретения первичной полостью тела эпителиальной выстилки

мезенхимного происхождения; первичная же полость образовалась путем раздвижения щелей в паренхиме плоских червей. Следовательно, с этой точки зрения целомическим червям предшествовали первичнополостные черви, которые произошли от плоских червей, а предками последних были кишечнополостные. Другими словами, животные с телобластически развивающимся целомом возникли в результате длительного исторического развития, а не прямо от кишечнополостных, что вполне согласуется с эволюционной теорией.

От кого же произошли вторичноротые животные, у которых вторичная полость тела образуется энтероцельно? В настоящее время усиленно развивается гипотеза, согласно которой энтероцельный способ развития целома возник на основе телобластического способа в результате того, что зачаток мезодермы остался соединенным с энтодермой первичного кишечника и целом стал развиваться путем отделения целомических пузырей от стенок кишечника, т. е. развитие целома упростилось. Подобное упрощение эмбрионального развития произошло, например, когда гастрюла начала развиваться прямо из бластулы путем инвагинации, а не из паренхимулы путем раздвижения клеток фагоцитобласта. Отмечается также на основании ряда данных, что вторичный рот мог возникнуть в результате удлинения параллельно продольной оси тела рта гастрюлы, один конец которого стал вторичным ртом, другой — анальным отверстием, а промежуток между обоими отверстиями зарастал, т. е. вторичный рот не следует рассматривать как совершенно новое образование и отрицать его связь с первичным ртом.

В пользу гипотезы о родстве целомических животных, отсутствия резкой границы между обеими их группами говорят факты наличия у животных с энтероцельно возникшим целомом признаков противоположной группы. Так, например, у некоторых плеченогих (*Brachiopoda*) вторичная полость образуется энтероцельно, а рот первичный, и имеются хитиновые щетинки, очень похожие на щетинки кольчатых червей.

У описанных выше погонофор целом тоже возникает путем отделения его от первичного кишечника и в то же время имеются хитиноподобные щетинки, очень похожие на те же образования кольчатых червей.

Таким образом, вторичноротые животные с энтероцельно образовавшейся вторичной полостью тела произошли от ныне уже не существующих первичноротых животных, у которых целом развивался телобластически и имелись хитиноподобные образования.

Дальнейшая эволюция целомических животных совершалась по разным направлениям, и возникли разные группы их, среди которых следует отметить две главные: трохофорных животных (кольчатые черви и близкие к ним группы, членистоногие и близкие к ним группы, мягкотелые) и вторичноротых животных

(иглокожие, полухордовые, хордовые). Между этими двумя большими группами имеются промежуточные группы, такие, как упомянутые выше плеченогие, погонофоры и др.

## ТИП ХОРДОВЫЕ (CHORDATA)

Хордовые — высший тип животных, подразделяющийся на три подтипа: бесчерепные, личиночнохордовые, или оболочники, черепные, или позвоночные. Родство этих подтипов подтверждается наличием у них важных общих признаков: центральная нервная система развивается в виде нервной трубки на спинной стороне тела, которая сохраняется у бесчерепных в течение всей жизни, у личиночнохордовых имеется только у личинок, у черепных превращается в головной и спинной мозг; осевой скелет — упругий тяж — хорда, лежащая на спинной стороне, которая у бесчерепных сохраняется в течение всей жизни, у личиночнохордовых имеется только у личинок, у черепных замещается позвоночным столбом; органы дыхания (жабры или легкие) связаны с передней частью кишечной трубки. Все хордовые имеют хорошо развитые системы органов — мышечную, кровеносную, выделительную и пищеварительную (начинающуюся вторичным ртом), вторичную полость тела, образующуюся энтероцельным способом. Хитиновых образований у хордовых нет.

### ПОДТИП БЕСЧЕРЕПНЫЕ (ACRANIA)

Бесчерепные произошли от полухордовых из класса кишечногодышащих, способность которых к передвижению постепенно возрастала, что привело к усложнению нервной, двигательной и других систем. Современные бесчерепные составляют небольшой класс (всего около 30 видов) ланцетников. Они широко распространены в умеренных и теплых водах Атлантического Тихого и Индийского океанов и в связанных с ними морях, в частности в Черном море, где обитают на дне в прибрежной полосе. Известно несколько видов планктонных ланцетников, которые, по видимому, являются личинками донных видов.

**Строение.** Небольшие животные, достигающие нескольких сантиметров в длину. Тело вытянутое (рис. 137), сдавленное в боках, спереди и сзади заостренное. Передняя часть тела шире задней, голова не выражена. Вдоль спины, вокруг хвостового отдела и вдоль задней части брюшной стороны тянется плавниковая складка. Далее на брюшной стороне идут кпереди парные плавниковые складки. Задний конец тела, обранный плавниковой складкой, похож на лезвие хирургического ножа — ланцета, чем и объясняется название описываемого животного. В общем, по форме тела бесчерепные немного напоминают рыб, к которым их долгое время относили. Наружные покровы лишены пигментации и прозрачны. Эпидермис однослойный

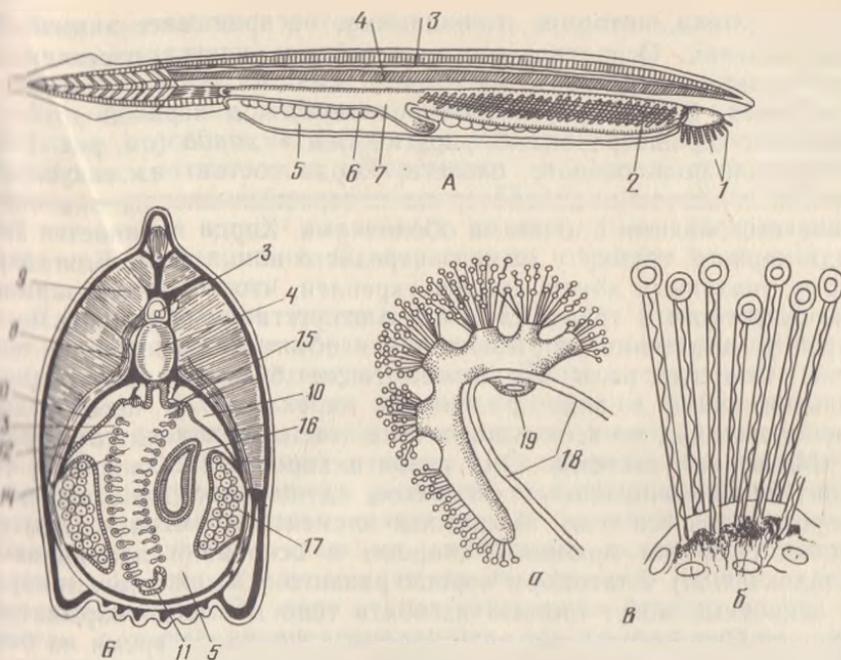


Рис. 137. Анатомия ланцетника:

А — продольный разрез, Б — поперечный срез, В — орган выделения (а — каналец с немногими воронками и пламенными клетками, б — пламенные клетки, сильно увеличенные); 1 — предротовые шупальцы, 2 — жаберные щели, 3 — нервная трубка, 4 — хорда, 5 — околожаберная полость, 6 — половые железы (они видны и впереди, около жаберного отдела кишечника), 7 — средняя кишка, от которой отходит печеночный отросток, 8 — спинномозговой нерв, 9 — мышечный сегмент, 10 — целом, 11 — эндостиль, 12 — передний жаберного отдела кишечника, 13 — жаберное отверстие, 14 — межжаберная перегородка, 15 — орган выделения, 16 — печень, 17 — половая железа, 18 — жаберная щель, 19 — отверстие каналца в околожаберную полость

Под эпидермисом — тонкий слой соединительной ткани. Цвет тела беловатый.

**Нервная система.** Центральная нервная система представлена *трубкой*, начинающейся немного отступя от переднего конца тела и идущей на спинной стороне над осевым скелетом почти до самого заднего конца тела. Передний конец нервной трубки заметно расширен. В середине трубки проходит узкий продольный канал. От трубки отходит большое количество нервов. Из них первые две пары иннервируют переднюю часть тела и называются *головными*.

Органы чувств очень примитивные. Настоящих глаз нет, а вдоль нервной трубки рассеяны многочисленные скопления черного пигмента, которые воспринимают световые раздражения, проникающие внутрь тела благодаря прозрачности наружных покровов. Бесчерепные избегают света. На переднем конце тела

имеется ямка, которая, по-видимому, воспринимает химические раздражения. Осязательные чувствующие клетки рассеяны по всей поверхности тела.

**Скелет.** Вдоль продольной оси тела, под нервной трубкой, проходит хорошо развитый упругий тяж — *хорда* (см. рис. 137), играющий роль осевого скелета. Хорда состоит из вакуолизованных клеток и слагается из поперечных дисков, она окружена несколькими прочными оболочками. Хорда начинается впереди нервной трубки у самого переднего конца тела. Благодаря этому указанный конец сильно укреплен, что облегчает зарывание животного в грунт. В связи с отсутствием головного мозга череп у ланцетника не развит, чем и объясняется название подтипа. Опорную роль выполняет также бесклеточная соединительная ткань в виде различных перекладок и перегородок, расположенных во всех частях тела, часть их отходит от хорды.

**Мышечная система.** Она развита хорошо и в основном состоит из многочисленных сегментов, идущих косо по отношению к продольной оси тела. Мышечные элементы имеются и в других частях тела (на брюшной стороне, в основании плавниковых складок и т. д.). Благодаря хорошо развитому мышечному аппарату животные могут сильно изгибать тело и быстро зарываться в грунт. Они могут и плавать непродолжительное время на боку при помощи волнообразных сокращений тела. Плавание облегчается наличием плавниковых складок.

**Кровеносная система.** Система замкнутая. Она состоит из двух главных сосудов — спинного и брюшного и их многочисленных разветвлений. Кровь со всего тела, богатая углекислым газом, собирается в брюшной сосуд и течет к переднему концу тела. От брюшного сосуда отходит множество сосудов к жаберному аппарату, в котором происходит обмен газов. Обогащенная кислородом кровь собирается в два сосуда, проходящих на спинной стороне тела и образующих один спинной кровеносный сосуд. Кровь в последнем течет к заднему концу тела. В общем, кровеносная система развита хорошо. В то же время следует отметить примитивные черты этой системы: у бесчерепных нет сердца и кровь приводится в движение сокращением стенок ряда сосудов, кровь бесцветна, так как в ней нет гемоглобина — и, следовательно, более совершенного дыхательного пигмента.

**Дыхательная система.** Передняя часть пищеварительной трубки (глотка), тянущаяся от рта до середины тела, пронизана длинными косыми жаберными щелями (рис. 137, А). Стенки, окружающие щели, обильно снабжены кровеносными сосудами. Жаберные щели открываются не прямо наружу, а в особую околожаберную полость (рис. 137, Б), которая сообщается с наружной средой при помощи отверстия, лежащего посредине брюшной стороны тела. Околожаберная полость защищает дыхательный аппарат животных от повреждений и засорения при зарывании их в грунт.

Вода загоняется в ротовую полость и далее в глотку движением многочисленных ресничек.

**Выделительная система.** Многочисленные органы выделения, расположенные вдоль жаберного аппарата, несколько напоминают по своему строению метанефридии. Каждый орган (рис. 137, В) открывается несколькими отверстиями в полость тела и одним общим — в околожаберную полость. По краям входных отверстий находится много пламенных клеток, тоже поглощающих продукты диссимиляции. Следовательно, строение этой системы довольно примитивно.

**Пищеварительная система** (рис. 137, А). Рот, окруженный щупальцами, которые предохраняют от попадания внутрь крупных частиц, ведет в ротовую полость. Далее следует уже упомянутая выше глотка, стенки которой пронизаны жаберными щелями. На брюшной стороне этого отдела имеется *эндостиль* — продольная борозда, клетки которой выделяют слизь. Благодаря мерцательному движению ресничек в глотку поступает вода вместе с органическими остатками и мелкими организмами. Слизь, выделяемая клетками эндостилия, склеивает пищевые частицы и они препровождаются в среднюю кишку, где и перевариваются. От этого отдела кишечника отходит вперед отросток, который вполне гомологичен печени позвоночных. Кал удаляется через анальное отверстие, находящееся на брюшной стороне в задней части тела. Пищеварительный аппарат бесчерепных, несмотря на его значительные размеры, слабо дифференцирован на отделы, а поступление пищи обеспечивается весьма примитивным способом.

**Размножение.** Бесчерепные — раздельнополые животные. Органы размножения устроены очень просто. Они представлены многими парными половыми железами, лежащими по бокам околожаберной полости (рис. 137, Б). Созревшие половые клетки выходят через разрывы стенок желез в околожаберную полость, а оттуда — в воду, где происходит оплодотворение. Развитие икоты совершается в воде.

**Развитие.** Эмбриональное развитие бесчерепных (ланцетника) было впервые изучено А. О. Ковалевским и дало очень много для понимания положения этой группы в системе царства животных. Начальные стадии эмбрионального развития (рис. 138) — пробление яйца, образование бластулы и инвагинационной гаструлы — очень напоминают развитие иглокожих и других беспозвоночных. Рот, как у иглокожих, кишечнодышащих и у всех хордовых, вторичный.

Полость тела (целом), так же как у названных животных, возникает путем отшнуровки от первичного кишечника, причем первоначально образуются три пары целомических пузырей. Таким образом, нет никаких сомнений в родственной связи бесчерепных с вторичноротыми, трехчленистыми беспозвоночными животными.

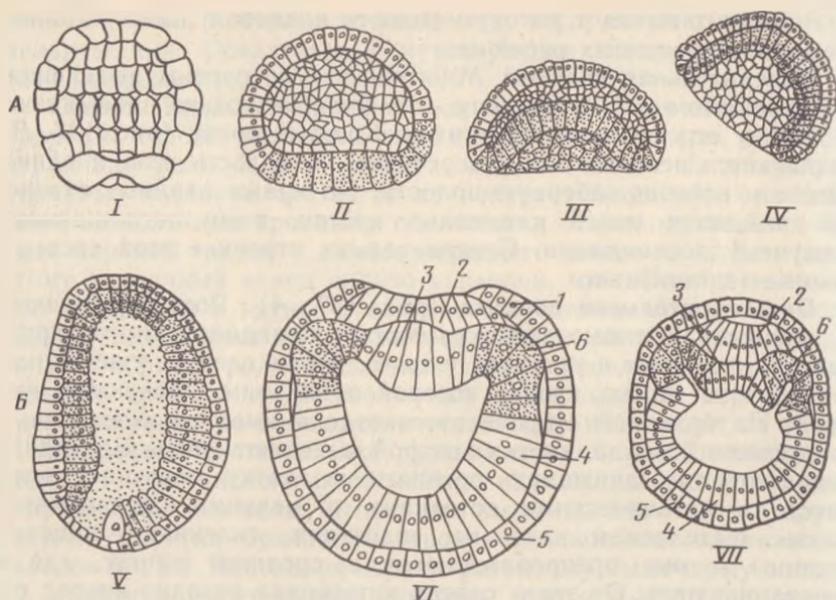


Рис. 138. Развитие ланцетника:

А — образование бластулы (I, II) и гастролы (III, IV), Б — образование нервной трубки, хорды и сомитов (V — продольный разрез, VI и VII — поперечные разрезы). 1 — эктодерма, 2 — часть эктодермы, образующая нервную трубку, 3 — часть энтодермы, превращающаяся в хорду, 4 — энтодерма, 5 — эктодерма, 6 — образование целомических мешков (мезодермы)

Дальнейшее развитие, а именно формирование нервной трубки, хорды, мышц и ряда других органов происходит так же, как у позвоночных. На спинной стороне зародыша по средней продольной линии появляется борозда, которая замыкается и превращается в нервную трубку, лежащую под эпидермисом. От срединной части спинной стенки первичного кишечника отшнуровывается длинный тяж, превращающийся в хорду. Задние (т. е. третьи) целомические пузыри удлиняются и распадаются на большое количество мешков. Стенки последних представляют собой мезодерму, из которой образуются мышечные сегменты, кровеносные сосуды, органы выделения и др. Целом взрослого животного образуется из полости описываемых мешков.

До классической работы А. О. Ковалевского по развитию ланцетника бесчерепных считали низшими рыбами. Выдающийся русский эмбриолог показал, что этих животных следует рассматривать как промежуточный этап между двумя большими разделами животного мира — беспозвоночными и позвоночными.

## ПОДТИП ЛИЧИНОЧНОХОРДОВЫЕ (UROCHORDATA), ИЛИ ОБОЛОЧНИКИ (TUNICATA)

Оболочники широко распространены в океанах и морях. Их насчитывается около 1100 видов, из которых около 1000 принадлежат к классу асцидий, ведущих прикрепленный образ жизни. Большинство асцидий одиночные животные, остальные образуют колонии.

**Строение.** Тело покрыто толстой оболочкой — *туникой* (чем объясняется одно из названий подтипа), образующей мешок, сообщающийся с наружной средой двумя широкими трубками (*сифонами*). Через одну из них в организм попадает вода, через другую она выходит (рис. 139). Обычная величина тела — несколько сантиметров.

**Нервная система.** Развита слабо. Она представлена небольшим ганглием, лежащим над глоткой, и отходящими от него к разным органам нервами. Имеется тонкий кожно-мускульный мешок.

**Кровеносная система.** Незамкнутая. Кровь приводится в движение сердцем, от которого к разным органам отходят сосуды, особенно сильно разветвленные в стенках жаберных щелей глотки. Последняя очень велика и выполняет, как и у ланцетников, роль органа дыхания, через который проходит вода, удаляющаяся после газообмена через выходной сифон.

**Выделительная система.** Продукты диссимиляции накапливаются некоторыми клетками и остаются в организме.

**Пищеварительная система.** Начинается ртом, сообщаемым с внешней средой через входной сифон, и состоит из глотки (на спинной стороне которой имеется эндостиль), желудка и подковообразной кишки, открывающейся анальным отверстием в выходной си-

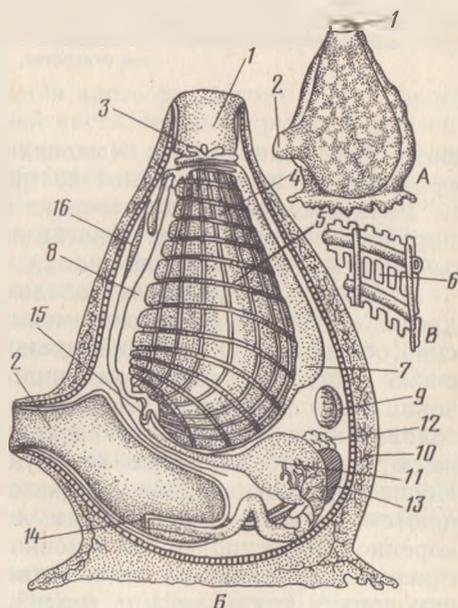


Рис. 139. Строение асцидий:

*А* — общий вид, *Б* — продольный разрез, *В* — увеличенная часть стенки глотки с жаберными щелями: 1 — ротовой сифон, 2 — клоакальный сифон, 3 — ротовые щупальцы, 4 — глотка, 5 — кровеносные сосуды, 6 — жаберная щель, 7 — эндостиль, 8 — спинная бороздка, 9 — сердце, 10 — туника, 11 — желудок, 12 — семенник, 13 — яичник, 14 — анальное отверстие, 15 — начало пищевода, 16 — нервный ганглий

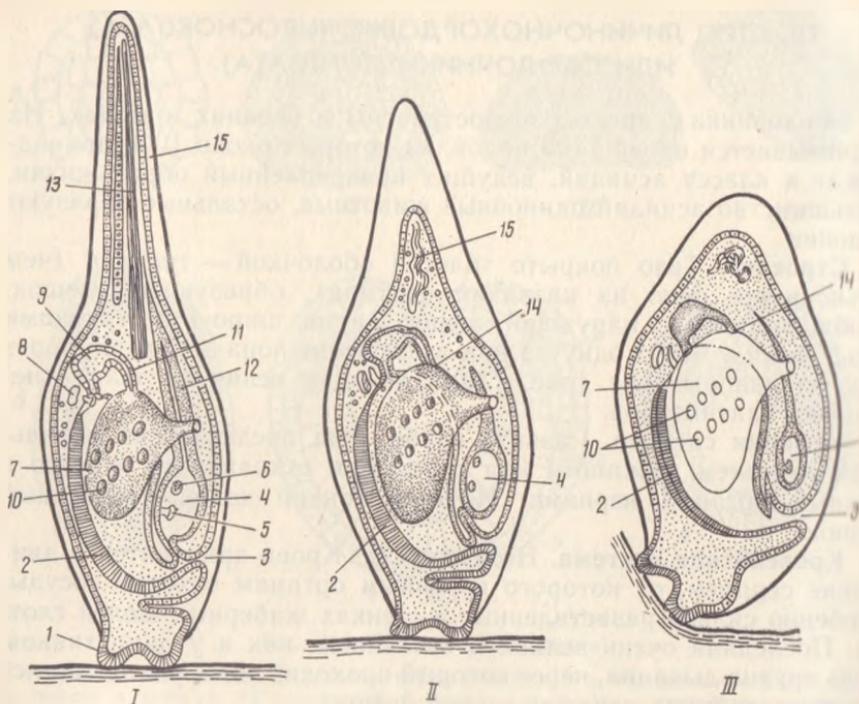


Рис. 140. Стадии превращения личинки асцидии во взрослую форму (I—III)  
 1 — присоска, 2 — эндостиль, 3 — рот, 4 — расширение нервной трубки (мозговой сумки), 5 — статоцист, 6 — глазок, 7 — атриальная полость, 8 — сердце, 9 — желудок, 10 — жаберные щели в глотке, 11 — кишка, 12 — нервная трубка, 13 — хорда, 14 — анальное отверстие, 15 — хвост

фон. Получение пищи (мелких организмов и органических кусочков) и переваривание ее происходит, как у ланцетников.

**Размножение.** Все оболочники гермафродиты; оплодотворение наружное и внутреннее. Многие виды размножаются также бесполом способом (почкованием).

**Развитие.** Положение оболочников в системе животных длительное время оставалось невыясненным, пока А. О. Ковалевский обстоятельно не изучил развитие асцидий, показав, что оно очень сходно с развитием ланцетников и заканчивается образованием планктонной личинки, похожей по форме тела на головастиков и передвигающейся при помощи хвоста. Личинки имеют хорошо развитую нервную трубку и хорду (рис. 140). После короткого периода планктонной жизни личинки прикрепляются к твердым субстратам и их организация подвергается коренной перестройке, в основном регрессивной: хвост вместе с нервной трубкой (за исключением ее переднего конца, превращающегося в ганглий) и хордой редуцируются (как излишние

при сидячем образе жизни), другие же органы, необходимые взрослому животному, развиваются. Оболочки благодаря прекрасно развитому фильтрационному аппарату стали многочисленной группой, добывающей себе пищу в любых местах океанов и морей.

## ПОДТИП ЧЕРЕПНЫЕ (CRANIATA), ИЛИ ПОЗВОНОЧНЫЕ (VERTEBRATA)

Черепные, или позвоночные,— высшая группа хордовых и всего царства животных. Они произошли от бесчерепных, перешедших к активному захвату пищи ртом и в связи с этим к более энергичным и длительным передвижениям, что способствовало выживанию в процессе эволюции животных с более развитыми системами органов, в первую очередь нервной и двигательной.

### Общая характеристика

**Строение.** Тело разделяется на голову, туловище (с конечностями, служащими для передвижения) и хвост. Кожа состоит из многослойного эпидермиса (эктодермального происхождения) и подстилающего его соединительнотканного слоя (мезодермального происхождения) и служит надежной защитой от механических и других вредных внешних воздействий, более частых при активном образе жизни. Кожа имеет разные придатки (костную или роговую чешую, перья, волосы и др.) и железы различного назначения, характерные для каждого класса подтипа. Размеры тела позвоночных, как правило, крупнее, чем беспозвоночных животных.

**Нервная система.** Центральная часть ее состоит из головного мозга, развившегося из передней части нервной трубки бесчерепных, и спинного мозга, возникшего из остальной, более длинной части последней и простирающегося до заднего конца тела. Головной мозг разделяется на пять связанных между собой отделов: передний, промежуточный, средний, мозжечок, продолговатый. В каждом из этих отделов есть центры, управляющие определенными функциями жизнедеятельности животных (например, обоняния, зрения, дыхания, пищеварения и т. д.).

Органы чувств (зрения, слуха, обоняния и др.) весьма совершенны. Вообще вся нервная система даже у низшего класса подтипа намного сложнее, чем у бесчерепных.

**Эндокринная система.** Роль ее в регуляции процессов жизнедеятельности животных велика. Основными железами внутренней секреции являются: гипофиз (мозговой придаток), надпочечники, щитовидная, яичниковая и околотитовидная железы, половые железы и др.

**Скелет.** Внутренний скелет состоит из черепа, осевого скелета (хорды или позвоночного столба) и других частей. Череп раз-

вился для защиты головного мозга и наиболее сложных органов чувств (обоняния, зрения, равновесия и слуха), укреплении переднего отдела пищеварительного аппарата и связанного с ним у первичноводных позвоночных (бесчелюстных и рыб) жаберного аппарата. В черепе различают два отдела: *мозговой* (связанный с головным мозгом и органами чувств, находящимися в голове) и *висцеральный* (связанный с пищеварительным и жаберными аппаратами). В течение эволюции подтипа произошла замена хрящевого скелета костным.

**Органы передвижения.** У первичноводных они представлены плавниками, у наземных — ногами и крыльями.

**Мышечная система.** У первичноводных позвоночных (бесчелюстных и рыб) мышечная система в основном, как и у бесчерепных, метамерного типа, но значительно более развитая. У наземных позвоночных (земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих) она подвергалась все возрастающей дифференциации на многочисленные разные группы мышц.

**Полость тела** — целомическая.

**Кровеносная система.** У всех позвоночных имеется сердце, развившееся из части брюшного сосуда бесчерепных, окруженное околосердечной сумкой (перикардием). В крови имеются эритроциты, насыщенные гемоглобином, который поглощает в органах дыхания значительно больше кислорода, чем жидкая часть крови (плазма) и легко отдает его всем органам тела.

Посредником между кровеносными капиллярами и тканями тела является широко развитая *лимфатическая система*, протоки которой впадают в главные венозные сосуды. Цвет лимфы желтоватый.

**Дыхательная система.** В отличие от таковой бесчерепных сильно усложнена. У первичноводных позвоночных около жаберных щелей имеются различные выросты (пластины, лепестки, и др.) с густой сетью кровеносных сосудов, благодаря чему резко увеличивается поверхность жаберного аппарата, через который происходит газообмен. У наземных и вторичноводных позвоночных органами дыхания служат легкие, образовавшиеся из жаберных мешков. Внутренняя поверхность легких в течение эволюции сильно увеличивается. У первичноводных позвоночных и у земноводных значительную роль в газообмене играет кожа.

**Выделительная система.** Представлена двумя почками, образовавшимися в результате объединения многочисленных, сравнительно просто устроенных выделительных канальцев бесчерепных. Почки в течение эволюции позвоночных усложнились и их способность удалять продукты диссимиляции возросла. Выделение продуктов диссимиляции происходит также через органы дыхания и, за исключением пресмыкающихся и птиц, через кожу.

**Пищеварительная система.** По сравнению с таковой бесчерепных очень усложнилась: образование ротовой полости, служащей для активного захвата пищи; удлинение пищеварительной

трубки и все возрастающая дифференциация ее на разные отделы (желудок, тонкий и толстый отделы кишечника); сильное развитие пищеварительных желез в стенках желудка и тонкой кишки, появление поджелудочной железы, играющей важнейшую роль в процессах переваривания белков, углеводов, жиров и других сложных органических веществ; превращение печени из простого выроста средней части кишки у бесчерепных в мощный, паренхиматозный орган, который, помимо необходимого участия в работе кишечника, является местом, где совершаются сложнейшие биохимические процессы, имеющие исключительно большое значение для обеспечения нормального обмена веществ всего организма.

**Размножение.** Только половое. Гермафродитизм — редчайшее исключение. Оплодотворение наружное у подавляющего большинства первичноводных (бесчелюстных и рыб) и земноводных, внутреннее — у ряда рыб и земноводных и у всех позвоночных, размножающихся на суше (пресмыкающихся, птиц и млекопитающих) и произошедших от них вторичноводных групп.

**Развитие.** Развитие с превращением (т. е. с личинками) характерно для большинства бесчелюстных, рыб и земноводных. Развитие прямое наблюдается лишь у немногих первичноводных и земноводных и присуще всем настоящим наземным позвоночным (пресмыкающимся, птицам и млекопитающим) и произошедшим от них вторичноводным группам.

## Систематический обзор

К этому подтипу относятся классы: бесчелюстные, хрящевые рыбы, костные рыбы, земноводные, или амфибии, пресмыкающиеся, или рептилии, птицы и млекопитающие, или звери.

### КЛАСС БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ (AGNATHA)

Бесчелюстные — самый древний класс подтипа черепных, возникший от наиболее активных бесчерепных, родственных ланцетникам, в ордовике. Они были многочисленны и широко распространены до середины девона, а потом почти целиком вымерли, не выдержав борьбы за существование с более активными их потомками — хрящевыми рыбами. В настоящее время существует малочисленная группа видов бесчелюстных, называемых круглоротыми, которые сохранились благодаря скрытому (в иле) или полупаразитическому образу жизни. К ним относятся два семейства: миноги (около 30 видов), обитающие в морях и пресных водах, и миксины (около 20 видов), обитающие в морях и океанах.

**Строение.** Тело вытянутое, червеобразное (рис. 141), расчлененное слабее, чем у других черепных, на голову, туловище и хвост. Кожа голая, очень богатая железами. Длина тела от нескольких десятков сантиметров до 1 м.

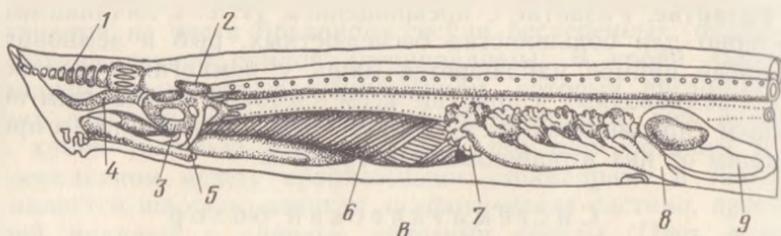
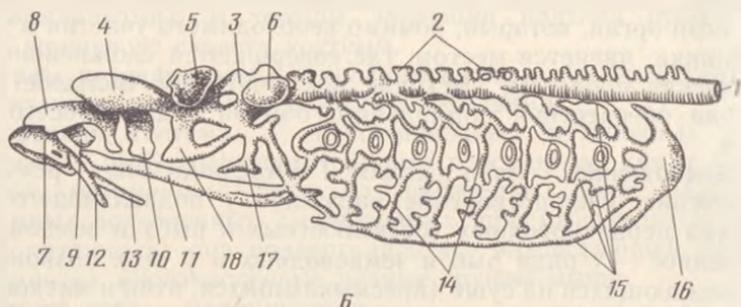


Рис. 141. Круглоротые:

А — внешнее строение миноги, Б — скелет миноги (1 — хорда, 2 — верхние дуги, 3 — черепная коробка, 4, 6—13, 17 — различные хрящи, 5 — обонятельная капсула, 14 — жаберные дужки, 15 — продольные хрящевые полосы, 16 — околосердечный хрящ, 18 — подглазничная дуга), В — анатомия миксины (1 — носовой вырост, 2 — слуховая капсула, 3, 4, 5 — различные хрящи, 6 — язык, 7 — жаберный мешок, 8 — общий жаберный канал, 9 — сердце)

**Нервная система.** Головной мозг, как у всех позвоночных, состоит из пяти отделов (рис. 142). Передний мозг мал, нервные клетки сосредоточены на дне его (в так называемых *полосатых телах*) и в сильно развитых *обонятельных долях*. От названных долей отходят вперед и разветвляются в обонятельной капсуле обонятельные нервы (I пара головных нервов). От утолщенных боковых стенок промежуточного мозга (зрительных бугров) отходят к сетчатке глаз зрительные нервы (II пара). От зрительных долей среднего мозга отходят к мышцам глаз глазодвигательные нервы (III пара головных нервов) и блоковые нервы (IV пара головных нервов). Мозжечок, в функции которого входят координация работы скелетных мышц и обеспечение равновесия тела, развит очень слабо в связи с простотой движения круглоротых. Продолговатый мозг развит лучше других отделов головного

мозга, от него отходят: тройничные нервы (V пара головных нервов) — к коже передней части головы, слизистой оболочке ротовой полости, мышцам жаберных дуг; отводящие нервы (VI пара головных нервов) — к прямой мышце глаза; лицевые нервы (VII пара головных нервов) — к разным частям головы; слуховые нервы (VIII пара головных нервов) — к органу равновесия и слуха; языко-глоточные нервы (IX пара головных нервов) — к слизистой глотки и к другим органам; блуждающие нервы (X пара головных нервов) — к сейсмодатчикам и к другим органам чувств кожи, к мышцам жаберного аппарата, к внутренним органам (сердцу, кишечнику и др.). I, II, VIII пары — чувствующие нервы; III, IV, VI пары — двигательные нервы; V, VII, IX, X — смешанные нервы (одни ветви их — чувствующие, другие — двигательные).

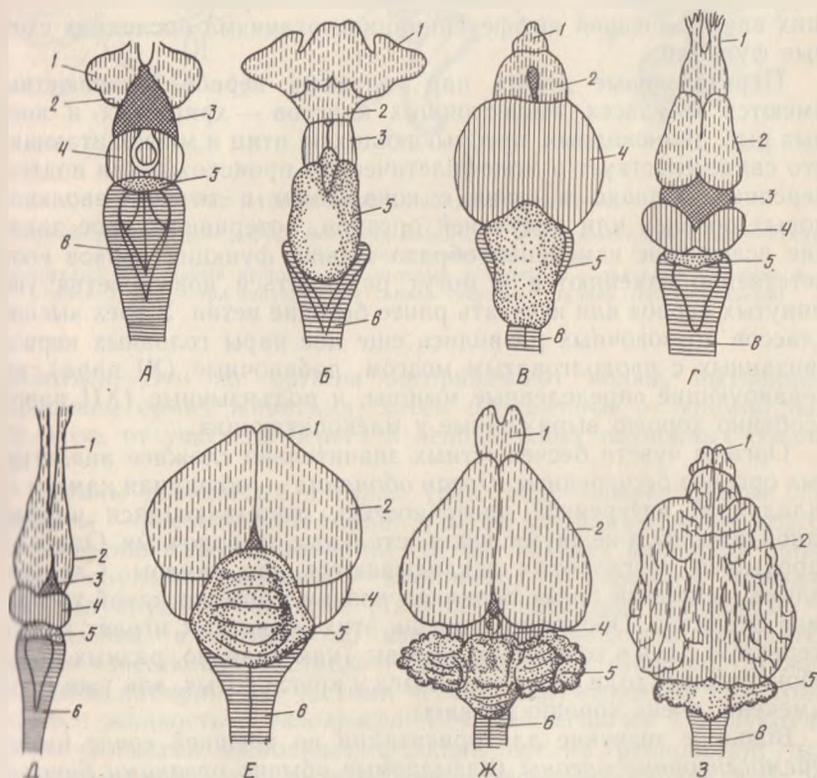


Рис. 142. Эволюция головного мозга черепных:

- А — бесчелюстные, Б — хрящевые рыбы, В — костные рыбы, Г — земноводные, Д — пресмыкающиеся, Е — птицы, Ж, З — млекопитающие;  
 1 — обонятельная доля переднего мозга, 2 — передний мозг, 3 — промежуточный мозг, 4 — средний мозг, 5 — мозжечок, 6 — продолговатый мозг

Спинальный мозг тянется от продолговатого мозга до конца тела форма его лентовидная. Нервные клетки сосредоточены в нем внутри, окружая узкую полость — *невроцель*, а другие клетки (не нервные, служащие для опоры) — в наружном слое. От спинного мозга отходят спинномозговые нервы, число которых соответствует числу мышечных сегментов; каждый нерв отходит от мозга двумя корешками — спинным и брюшным. Нервы, связанные со спинными корешками, — чувствующие (передающие через спинной мозг в головной мозг раздражения из разных частей тела), нервы, связанные с брюшными корешками, — двигательные (передающие нервные импульсы от головного мозга через спинной мозг иннервируемым ими частям тела). Спинномозговые нервы иннервируют кожу, мышечную систему туловища и хвоста, внутренние органы.

Головные и спинномозговые нервы черепных возникли из нервов, связанных с нервной трубкой бесчерепных и выполнявших ввиду меньшей дифференциации организма последних сходные функции.

Перечисленные десять пар головных нервов бесчелюстных имеются и у всех вышестоящих классов — хрящевых и костных рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих, что свидетельствует о монофилетическом происхождении подтипа черепных. Однако в связи с появлением в течение эволюции новых органов или редукцией органов, потерявших свое значение вследствие изменения образа жизни, функции нервов соответственно изменяются и могут развиваться новые ветви утерянных нервов или исчезать ранее бывшие ветви. У трех высших классов позвоночных развились еще две пары головных нервов связанных с продолговатым мозгом, добавочные (XI пара), иннервирующие определенные мышцы, и подъязычные (XII пара) особенно хорошо выраженные у млекопитающих.

Органы чувств бесчелюстных значительно сложнее аналогичных органов бесчерепных. *Орган обоняния* — обширная камера со складчатой внутренней поверхностью, открывающаяся наружу одной ноздрей, а не двумя, как у остальных позвоночных. Однако у зародышей круглоротых закладываются две камеры. Следовательно, непарный орган обоняния возник у них по какой-то причине вторично. Обоняние в жизни этих животных играет первостепенную роль в отыскании жертвы (как правило, разных рыб). Обонятельные доли переднего мозга у круглоротых, как уже было отмечено, очень хорошо развиты.

Большое значение для ориентации во внешней среде имеют *сейсмочувствительные органы* (называемые обычно *органами боковой линии*), которые находятся в небольших углублениях кожи на голове, а также по бокам тела и состоят из чувствующих клеток со жгутиками, способных воспринимать токи воды, отходящие от плавающих животных, от других передвигающихся в воде объектов (например, судов), к которым круглоротые могут при-

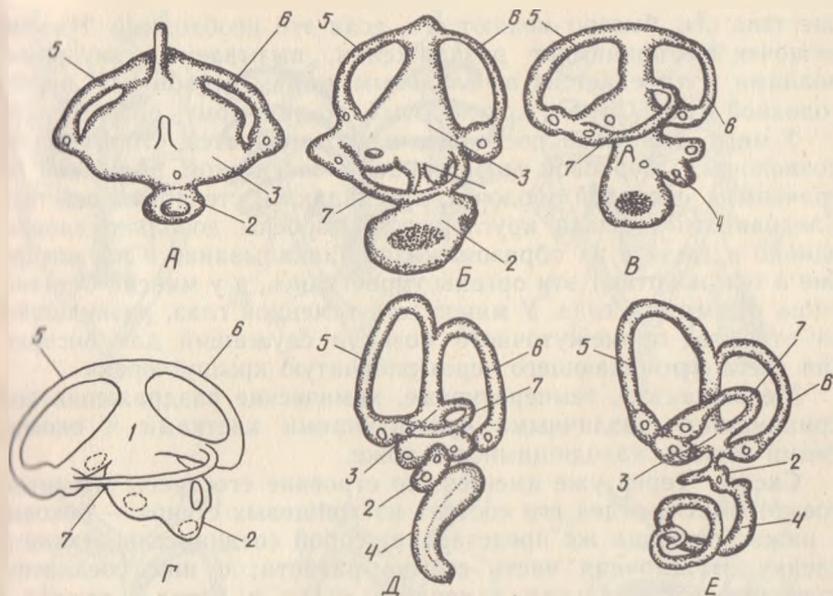


Рис. 143. Эволюция лабиринта черепных:

А — бесчелюстные, Б — рыбы, В — земноводные, Г — пресмыкающиеся, Д — птицы, Е — млекопитающие;  
 1 — круглый и овальный мешочек, 2 — круглый мешочек, 3 — овальный мешочек, 4 — улитка, 5, 6, 7 — три полукружных канала (передний, задний, горизонтальный)

вращаться. Эти же органы воспринимают волны, вызванные движением самих животных, затем отраженные от упомянутых объектов, от участков берега и неподвижных подводных объектов.

*Органы равновесия и слуха* (рис. 143) — перепончатые лабиринты — расположены справа и слева в задних отделах мозгового черепа. Каждый лабиринт состоит из двух мешочков: нижнего — круглого, верхнего — овального, от которого отходят три полукружных канала. Лабиринт наполнен жидкостью — *энтолимфой*, в которой во взвешенном состоянии находятся мелкие известковые частицы — *отоконии* (или *отолиты*). Между стенками лабиринта и частями черепа, окружающими его, тоже имеется жидкость — *экзолимфа*. Верхний мешочек с полукружными каналами выполняет функции органа равновесия: при изменении положения тела отоконии перемещаются и давят на определенные части стенок мешочка и полукружных каналов. Возникающие раздражения воспринимаются чувствующими клетками и по определенным ветвям нервов VIII пары передаются в мозжечок, откуда через спинной мозг идут импульсы к мышцам, которые обеспечивают нужное в данных условиях положение

ние тела или быстро меняют его, если это необходимо. Нижний мешочек воспринимает раздражения, вызываемые звуковыми волнами, и передает их по слуховым ветвям нервов VIII пары в головной мозг. Слух у круглоротых, по-видимому, развит слабо.

У миног два глаза, состоящих из тех же частей, что и у других позвоночных: белковой (с роговицей), сосудистой, радужной (со зрачком) и сетчатой оболочек, хрусталика и стекловидного тела. Следовательно, глаза круглоротых устроены довольно сложно, однако в связи с их образом жизни (закапывание в ил, внедрение в тело жертвы) эти органы упростились, а у миксин остались лишь рудименты глаз. У миног есть теменной глаз, развившийся из отростка промежуточного мозга и служащий для восприятия света, проникающего через пленчатую крышу черепа.

Механические, температурные, химические раздражения воспринимаются различными чувствующими клетками и окончаниями нервов, находящимися в коже.

**Скелет.** Череп уже имеется, но строение его очень примитивное. Мозговой отдел его состоит из хрящевых стенок — боковых и нижней, крыша же представляет собой соединительнотканную пленку, затылочная часть его не развита; с ним соединены: спереди — обонятельная камера, а сзади с боков — правая и левая слуховые капсулы. Висцеральный отдел черепа состоит из губных хрящей, укрепляющих сосательный аппарат этих позвоночных, и хрящевого жаберного скелета, представляющего собой своеобразную решетку, образовавшуюся из слившихся дуг. К черепу сзади внизу примыкает хрящ, защищающий сердце. От черепа и до заднего конца тела тянется хорда, значительно лучше развитая, чем у бесчерепных, и имеющая более прочную оболочку, спинная часть которой образует защитный футляр для спинного мозга. Вдоль верхней стороны хорды у миног расположены маленькие хрящевые дуги, по две в каждом сегменте, которые являются зачатками позвонков. У миксин названных дуг нет.

**Мышечная система.** Она состоит из большого числа сегментов, значительно лучше развитых, чем у бесчерепных, мышц, связанных с висцеральным отделом черепа, и мышц плавников.

**Органы передвижения.** Представлены они только непарными плавниками: спинными и хвостовым, лопасти которых поддерживаются тонкими хрящевыми лучами. Круглоротые передвигаются изгибая тело, плавники играют в их передвижении незначительную роль, помогая сохранять определенное направление. Круглоротые более сильные пловцы, чем бесчерепные, но они не способны, как рыбы, к длительному быстрому плаванию, часто присасываются к рыбам, судам и к другим плывущим предметам, много времени проводят на дне, в иле.

**Кровеносная система** (рис. 144). Бесчелюстные, как и все позвоночные, имеют сердце. Мышцы сердца поперечнополосатые, мышцы же сосудов гладкие. Благодаря работе сердца кровь течет

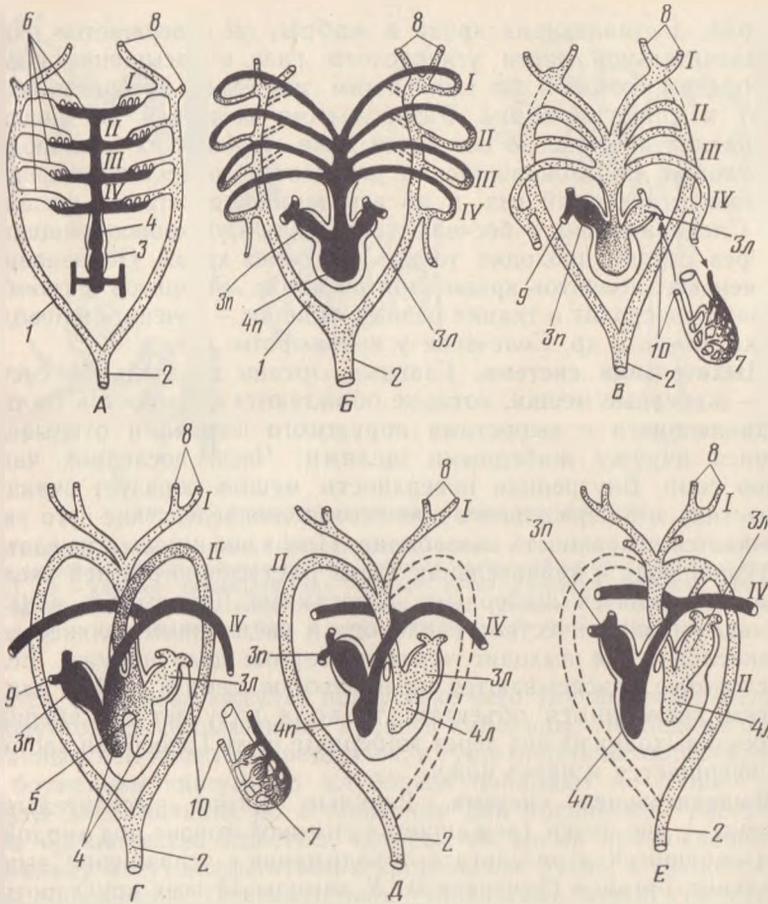


Рис. 144. Эволюция кровеносной системы черепных:

А — бесчелюстные и рыбы, Б — личинки земноводных, В — взрослые земноводные, Г — пресмыкающиеся, Д — птицы, Е — млекопитающие;  
 I—IV — артериальные дуги; 1 — корни аорты, 2 — аорта, 3 — предсердие, 3л — правое предсердие, 3л — левое предсердие, 4 — желудочек, 4л — правый желудочек, 4л — левый желудочек, 5 — зачаток перегородки между желудочками, 6 — жабры, 7 — легкие, 8 — сонные артерии, 9, 10 — вены (артериальная кровь обозначена точками, а венозная — сплошным черным)

значительно быстрее, чем у бесчерепных. Сердце состоит из двух камер — предсердия и желудочка. В сердце (сначала в предсердие, потом в желудочек) поступает по венам кровь со всего тела, насыщенная углекислым газом и бедная кислородом. От желудочка отходит артериальный сосуд — брюшная аорта, начало которой расширено и названо *луковицей аорты*. От брюшной аорты берут начало несколько пар приносящих жаберных

артерий, доставляющих кровь в жабры, где совершается отдача значительной части углекислого газа и насыщение крови кислородом, которая по выносящим жаберным артериям переходит в спинную аорту. Разветвления последней доставляют артериальную кровь во все части тела, снабжая их кислородом и поглощая образовавшийся в результате процессов тканевого дыхания углекислый газ, и по венам направляется в предсердие. Следовательно, у бесчелюстных один круг кровообращения, и через сердце проходит только венозная кровь. Образование форменных элементов крови (эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов) происходит в тканях разных органов — печени, пищевода, кишки, почек и др. Селезенки у круглоротых нет.

**Дыхательная система.** Главные органы дыхательной системы — жаберные мешки, которые образуются из выростов глотки, соединяющихся с выростами наружного покрова и открывающимися наружу жаберными щелями. Число последних чаще равно семи. Внутренняя поверхность мешков образует складки (лепестки) энтодермального происхождения, вследствие чего увеличивается поверхность газообмена. При вдохе в мешки из глотки поступает вода и значительная часть растворенного в ней кислорода поглощается жаберными лепестками. При выдохе вода с уменьшенным количеством кислорода и увеличенным количеством углекислого газа выходит через жаберные щели наружу. Если круглоротые присасываются на некоторое время к рыбам или к другим движущимся объектам, то вода поступает в жаберные мешки и выходит из них через жаберные щели. Газообмен частично совершается и через кожу.

**Выделительная система.** Главные органы выделительной системы — две почки (лежащие на спинной стороне под хордой), образовавшиеся в результате объединения и усложнения выделительных органов бесчерепных. У зародышей всех круглоротых закладываются и функционируют *предпочки (пронефрос)*, называемые также *головными почками*, так как они развиваются в передней части туловища. Основу их составляют почечные каналцы (рис. 145). Каждый каналец начинается открытой в целом воронкой, со стенкой которой соприкасается клубочек кровеносных капилляров (*мальпигиево тельце*). Растворенные в плазме крови продукты диссимиляции попадают в каналец из сосудов клубочка, а из жидкости вторичной полости тела (целома) — через воронку. Все каналцы впадают в общий выводной проток (мочеточник), открывающийся наружу сзади анального отверстия.

Головные почки у взрослых особей большинства видов круглоротых заменяются более сложными *туловищными почками (мезонефрос)*, названными так потому, что они развиваются сзади первых и тянутся в виде лент, не доходя до конца туловища. Строение их каналцев более сложное. Клубочек капилляров врастает в воронку каналца и вокруг него разви-

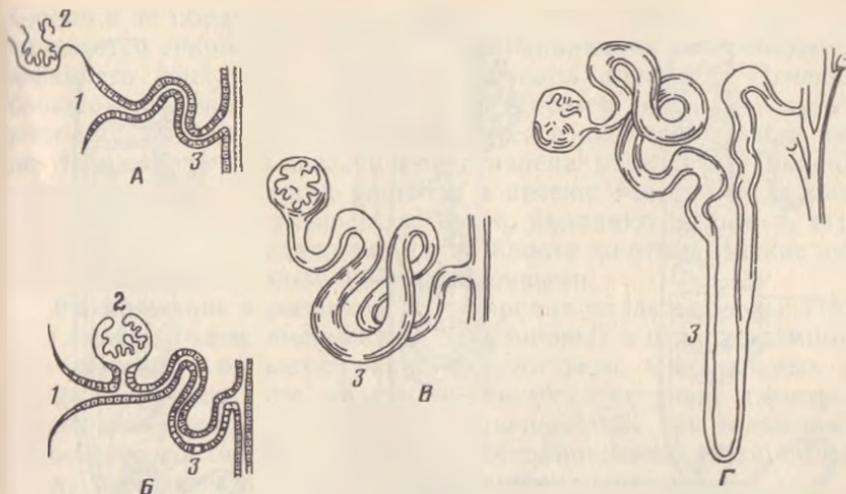


Рис. 145. Эволюция почечных канальцев черепных:

А — каналец головной почки (кровеносный клубочек еще не сросся с канальцем),  
 Б — каналец головной, или туловищной, почки (кровеносный клубочек сросся с канальцем),  
 В — каналец туловищной или тазовой почки (атрофия воронки, удлинение канальца),  
 Г — каналец почки млекопитающего (сильное удлинение канальца);  
 1 — воронка канальца, 2 — кровеносный клубочек, 3 — каналец

нается боуменова капсула, вследствие чего улучшается передача продуктов диссимиляции из крови в канальцы. Последние более длинные, чем канальцы предпочек, и гуще оплетены капиллярами. В боуменовы капсулы из клубочков попадают не только продукты диссимиляции, но и полезные для организма растворимые органические вещества, которые во время прохождения по канальцу могут возвратиться в кровеносное русло, а также слишком много воды. Следовательно, туловищные почки лучше изымают из кровеносного русла продукты диссимиляции и в то же время способствуют сохранению полезных органических веществ и более экономно расходуют воду. Канальцы каждой туловищной почки впадают в общий выводной проток, который назван *вольфовым каналом* (рис. 146), открывающийся наружу сзади анального отверстия.

**Пищеварительная система.** Рот и хорошо развитая ротовая полость с большим языком, на поверхности которого имеются крепкие роговые зубы, приспособлены к активному захвату пищи. Челюстей нет, рот круглый, способный крепко присасываться к разным субстратам. Глотка разделена на два отдела: верхний, переходящий в пищевод, и нижний, переходящий в дыхательную трубку (слепо заканчивающуюся), в которую открываются внутренние жаберные щели. Пищевод переходит в кишку, заканчивающуюся анальным отверстием. Желудка у круглоротых нет. Кишечная трубка по сравнению с кишечником рыб

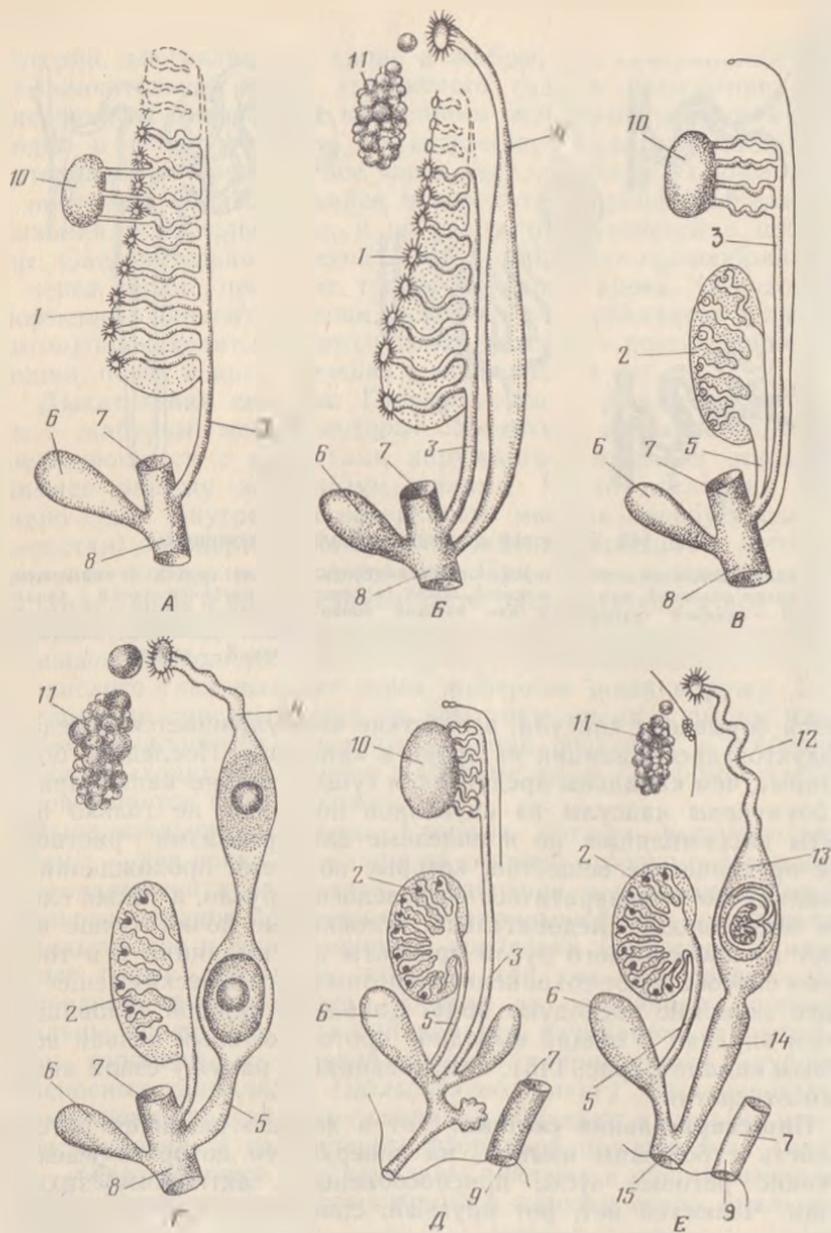


Рис. 146. Эволюция мочеполовой системы позвоночных:

А — самец и Б — самка некоторых групп рыб и земноводных, В — самец и Г — самки пресмыкающихся и птиц, Д — самец и Е — самка млекопитающих;

1 — туловищная почка, 2 — тазовая почка, 3 — вольфов канал, 4 — мюллеров канал, 5 — мочеточник, 6 — мочевой пузырь, 7 — задняя кишка, 8 — клоака, 9 — анальное отверстие, 10 — семенник, 11 — яичник, 12 — яйцевод (фаллопиева труба), 13 — матки, 14 — влагалище, 15 — мочеполовой синус

короче и не образует петель. У миног на внутренней стенке кишки имеется спиральная складка, увеличивающая внутреннюю поверхность этой части пищеварительного аппарата. Печень — большой паренхиматозный орган. Имеется желчный пузырь, выводной проток которого открывается в начальную часть кишки. Поджелудочная железа представлена отдельными вкраплениями в стенках начала кишки и в печени. Многие виды миног и все миксины, как отмечалось выше, нападают на рыб и, вгрызаясь в их тело, выедают все внутренности жертвы. Мелкие виды миног питаются разными беспозвоночными.

**Размножение и развитие.** Круглоротые раздельнополы. Половые железы (один семенник или один яичник) в период размножения занимают большую часть полости тела. Специальных выводных протоков эти железы не имеют: созревшие гаметы из желез выпадают в полость тела и через поры так называемого *мочеполового синуса* (небольшой отграниченной части полости тела) выходят в воду, где происходит оплодотворение.

Развитие миног происходит с превращением: из яиц, бедных желтком, у них развиваются личинки, имеющие эндостиль, схожий с таким же органом бесчерепных, который обеспечивает им питание мелкими организмами и органическими остатками. Личинки, как и ланцетники, обитают на дне и называются *нескоройками*. Они живут несколько лет и после глубокой перестройки организма становятся взрослыми животными. Наличие стадии нескоройки подтверждает происхождение бесчелюстных от бесчерепных. У миксин развитие прямое.

**Практическое значение.** Многие морские миноги уходят для нереста в реки, некоторые — далеко вверх по течению. Такие виды называются *проходными*. Небольшое количество видов миног постоянно обитает в реках.

Различные виды миног употребляют в пищу. Круглоротые, нападающие на промысловых рыб, причиняют вред, иногда очень значительный, в особенности рыбам, находящимся в сетях.

#### КЛАСС ХРЯЩЕВЫЕ РЫБЫ (CHONDRICHTHYES)

Хрящевые рыбы возникли в верхнем силуре от бесчелюстных, переходивших к более быстрому, длительному плаванию и более успешному захвату добычи вооруженным челюстями ртом. Они были первыми челюстноротыми позвоночными и господствовали, постепенно эволюционируя, до середины мезозойской эры, когда началось их вытеснение высшими костными рыбами. В настоящее время существует только одна небольшая группа хищных хрящевых рыб, названных пластиножаберными. Они широко распространены в морях. К пластиножаберным относятся акулы — прекрасные пловцы и скаты, ведущие малоподвижный образ жизни на дне. Акул около 350 видов, скатов около 340 видов.

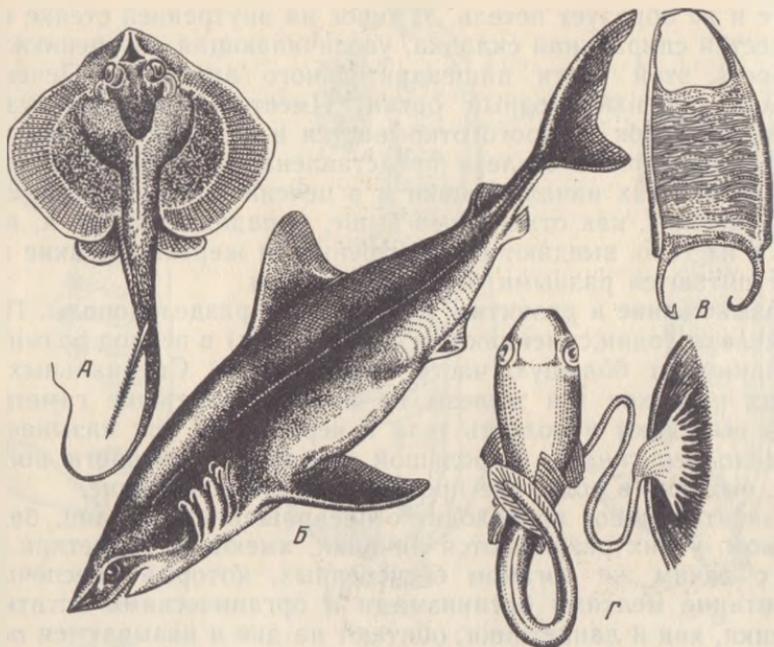


Рис. 147. Хрящевые рыбы:

А — скат, Б — акула, В — яйцо ската (после оплодотворения, окруженное оболочкой), Г — зародыш акулы с желточной плацентой

**Строение.** Форма тела акул (рис. 147) типично рыбообразная, приспособленная для быстрого плавания. У скатов форма тела уплощенная (позволяющая им плотно прижиматься к поверхности дна брюшной стороной и становиться незаметными для их жертв и врагов), хвост тонкий, не имеющий существенного значения для плавания. Тело хрящевых рыб в отличие от бесчелюстных не голое, а покрыто мелкими костными чешуйками, каждая из которых состоит из пластинки и зуба (рис. 148, В). Эти чешуйки называются *плакоидными*; они развиваются из мезенхимы, а эмаль, покрывающая зуб,— из эктодермы. Зубы чешуй вполне похожи по своему строению и развитию на зубы других позвоночных. Чешуя защищает тело рыб от механических повреждений. Как у всех рыб, кожа богата железами, выделения которых уменьшают трение, возникающее при плавании. Вещества, выделяемые железами некоторых видов этих рыб, могут быть ядовитыми для животных и человека.

Большинство хрящевых рыб крупных размеров: длина самых больших акул достигает 15—20 м, скатов — до 6—7 м. Мелких видов мало.

**Нервная система.** В связи с активизацией образа жизни нервная система хрящевых рыб развилась значительно лучше, чем

у бесчелюстных. Размеры головного мозга и всех его отделов выросли, связи между отделами усилились, строение их усложнилось. Обонятельные доли переднего мозга очень велики и главная функция его по-прежнему заключается в восприятии химических раздражений. Мозжечок в связи с приспособлением хрящевых рыб (это в особенности касается акул) к продолжительному и быстрому плаванию и необходимостью поддерживать равновесие тела сильно увеличился. Усложнилось и строение спинного мозга: форма его в поперечном сечении, как у всех вышестоящих позвоночных, округлая, а не лентовидная, как у бесчелюстных.

Все органы чувств усложнились. Обонятельные камеры пар-

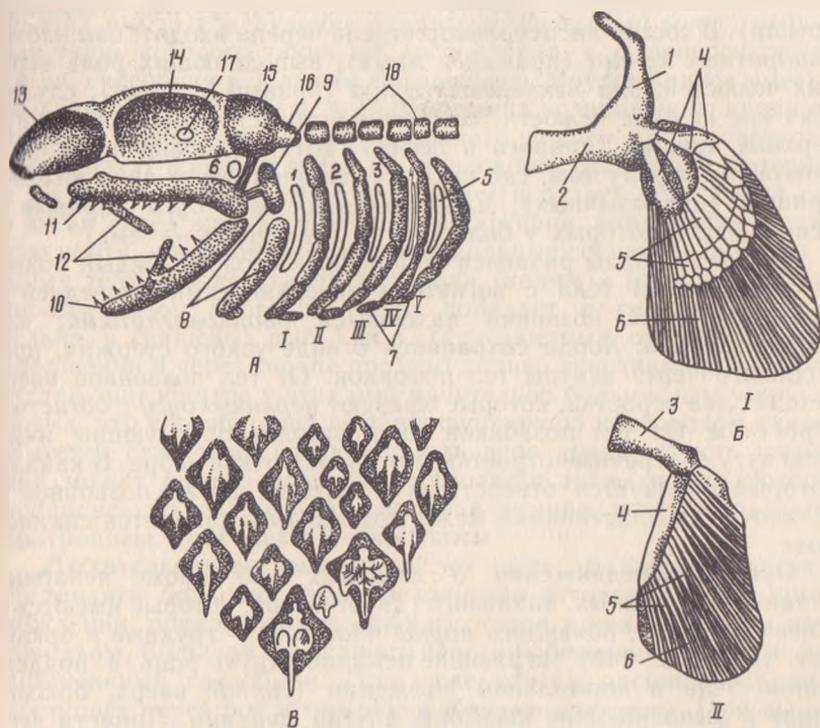


Рис. 148. Скелет и чешуя хрящевых рыб (акул):

*А* — череп и начало позвоночного столба (I—V — жаберные дуги; 1—5 — места расположения жаберных щелей, 6 — брызгальца, 7 — хрящи, соединяющие жаберные дуги, 8 — подъязычная дуга, 9 — подъязычно-челюстной хрящ, 10 — меккелев хрящ, 11 — небноквадратный хрящ, 12 — челюстные хрящи, 13 — носовая капсула, 14 — глазница, 15 — слуховая капсула, 16 — затылочный отдел, 17 — отверстие для зрительного нерва, 18 — позвонки),  
*Б* — скелет парных плавников (I — грудной, II — брюшной плавники; 1, 2 — плечевой пояс, 3 — тазовый пояс, 4 — основные хрящи — базалии, 5 — лучевые хрящи — радиалии, 6 — кожные — эластиновые — нити),  
*В* — чешуя

ные. Сейсмочувствительные органы сосредоточены в каналах, идущих от головы к заднему концу тела. Размеры глаз увеличились, хрусталик шаровидный, но, как и у других рыб, дальность зрения незначительна; цвета хрящевые рыбы не различают. У лабиринта появился *третий полукружный канал*, лежащий в другой плоскости, нежели полукружные каналы у бесчелюстных, что содействует более точному восприятию изменения положения тела в пространстве.

**Скелет.** В связи с необходимостью иметь более надежную защиту для нервной системы и других органов и более прочную опору для сильно возросшей мышечной системы у рассматриваемых рыб развился хрящевой скелет, часто обызвествленный. Мозговой отдел черепа большей величины, чем у бесчелюстных, закрытый со всех сторон (с небольшим отверстием посредине крыши). В состав висцерального отдела черепа входят: *два небно-квадратных хряща* (правый и левый), выполняющих роль верхних челюстей; *два меккелевых хряща* (правый и левый), служащих как нижние челюсти; *подъязычная дуга*, состоящая из двух верхних хрящей (правого и левого), которые прикрепляются к мозговому черепу там, где находятся лабиринты, и двух нижних хрящей (подъязычных); *членистые жаберные дуги* (правые и левые, число которых у большинства видов пять — семь).

На месте хорды развился позвоночный столб. Каждый позвонок состоит из тела с вогнутыми поверхностями (передней и задней). Такие позвонки называются *двояковогнутыми*, или *амфицельными*. Хорда сохраняется в виде узкого стержня, проходящего через центры тел позвонков. От тел позвонков вверх отходят два отростка, которые образуют *верхнюю дугу с остистым отростком*. От тел позвонков книзу отходят образующие нижнюю дугу поперечные отростки, а от них короткие ребра. В канале, который образуется отверстиями в верхних дугах позвонков и вставочными пластинками между позвонками, находится спинной мозг.

**Органы передвижения.** У хрящевых рыб, кроме непарных плавников (спинных, анального и хвостового), которые имеются и у бесчелюстных, появились *парные плавники* — грудные и брюшные (см. рис. 148), играющие немаловажную роль в поддержании тела в нормальном положении (спиной вверх, брюхом вниз) и выполняющие некоторые другие функции. Лопастей всех плавников имеют скелет из *роговых лучей*. Опорой для спинных и анального плавников служат хрящи, расположенные в мышцах, для хвостового — задний конец позвоночника, для грудных — плечевой пояс, для брюшных — тазовый пояс.

**Мышечная система.** Она в основном состоит, как и у бесчелюстных, из большого количества боковых сегментов, масса и сила которых сильно возросли. Очень мощные мышцы находятся у акул в хвостовой части тела. Развиты мышцы, обеспечивающие движение плавников, жаберного аппарата и челюстей.

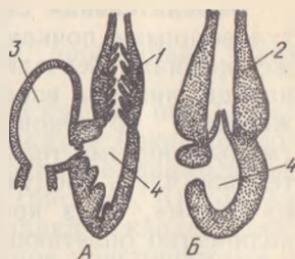


Рис. 149. Строение сердца рыб:

А — сердце хрящевой рыбы, Б — сердце костистой рыбы;  
1 — артериальный конус, 2 — луковица аорты, 3 — предсердие, 4 — желудочек

**Кровеносная система.** Сердце (рис. 149), как и у бесчелюстных, состоит из предсердия и желудочка, но величина и сила его мускулатуры возросли в связи с более активным образом жизни этих рыб. От желудочка отходит *артериальный конус*, мышечная ткань которого такая же, как и сердца, т. е. поперечнополосатая, способная к сильным сокращениям. Внутри конуса имеется несколько пар клапанов, препятствующих возвращению крови обратно в желудочек. Из артериального конуса кровь переходит в брюшную аорту и далее по приносящим жаберным артериям к жабры, где насыщается кислородом и отдает углекислый газ, а затем через жаберные выносящие артерии, впадающие в спинную аорту, и многочисленные артериальные сосуды разносится по всему телу. После отдачи кислорода тканям и насыщения углекислым газом кровь по венам попадает в сердце. Следовательно, у хрящевых рыб, как и у бесчелюстных, один круг кровообращения и через сердце проходит только венозная кровь. Количество эритроцитов у этих рыб значительно больше, чем у круглоротых, что способствует лучшему снабжению кислородом тканей. Имеется *селезенка*, играющая роль депо крови, откуда последняя может быстро поступать в те части тела, работа которых усилилась. В селезенке, а также в тканях почек образуются эритроциты, лейкоциты и тромбоциты.

**Дыхательная система.** Основную часть дыхательной системы составляют большие жаберные пластины эктодермального происхождения, прикрепленные одной из сторон к межжаберным перегородкам. Большая поверхность пластин обеспечивает достаточно интенсивный газообмен. При вдохе глотка расширяется, вода поступает через рот и омывает жаберные пластины. При выдохе объем глотки уменьшается и вода выходит наружу через жаберные щели, число которых у большинства видов 5, а у меньшинства видов 7. Жаберных крышек у хрящевых рыб нет. Кроме упомянутых жаберных щелей, у большинства видов сзади глаз имеются рудиментарные жаберные щели — *брызгальцы*, открывающиеся в переднюю часть глотки, куда через них поступает вода при вдохе.

У скатов жаберные щели находятся на брюшной стороне; вода в жаберный аппарат попадает у них только через брызгальцы. Газообмен частично совершается и через кожу.

**Выделительная система.** Представлена она двумя длинными туловищными почками, строение которых по сравнению с теми же органами бесчелюстных несколько усложнилось: многие канальцы лишены воронок и начинаются более крупными, окруженными боуменовыми капсулами клубочками капилляров (мальпигиевыми тельцами). В результате этих изменений значительная часть продуктов диссимиляции поступает в канальцы не из целома, а из кровеносных сосудов. Канальцы удлиннились, количество оплетающих их капилляров увеличилось. Благодаря этому в кровь возвращается больше растворенных органических веществ и воды, попавших из мальпигиевых телец в боуменовы капсулы. Моча удаляется через заднюю часть кишки клоаку.

**Пищеварительная система.** Подавляющее большинство пластиножаберных — хищники. Ротовая полость обширна, челюсти вооружены крепкими острыми зубами, возникшими из плакоидных чешуй, переместившихся в процессе эволюции в рот. Зубы расположены в несколько рядов. По мере снашивания зубы переднего ряда замещаются зубами следующего ряда. За ротовой полостью идут: глотка, короткий пищевод, объемистый желудок, кишка и клоака. В начальную часть кишки открываются протоки печени и поджелудочной железы. Кишка короче, чем у костистых рыб, но ее внутренняя поверхность сильно увеличена благодаря наличию спиральной складки (рис. 150), число оборотов которой может достигать пятидесяти.

Печень, состоящая из трех лопастей, очень велика, у некоторых видов масса ее достигает 14—25 % всего тела. В ней может накапливаться много жира, который потребляется в периоды недостатка пищи или усиленной затраты энергии. Накопление жира уменьшает удельную массу тела, что способствует повышению плавучести этих рыб. Поджелудочная железа еще не имеет компактной формы и представлена, как у круглоротых, отдельными участками, прилегающими к стенкам начала кишки и печени.

Пищей для пластиножаберных служат различные рыбы. Многие из них поедают ракообразных, моллюсков, червей и других беспозвоночных. Интересно, что самые большие акулы — китовая (длина тела 15 м) и гигантская (длина тела 20 м) пи-

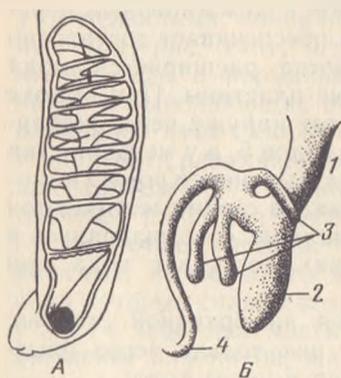


Рис. 150. Спиральная складка в кишке хрящевых рыб (А) и пилорические отростки кишечника костистых рыб (Б):

1 — пищевод, 2 — желудок, 3 — пилорические отростки, 4 — кишка

гаются, подобно усатым китам, планктоном, процеживая через свою пасть воду.

**Размножение и развитие.** Пластиножаберные раздельнополы. Семенники (два вытянутых тела) лежат в брюшной полости на уровне пищевода. От них отходят тонкие семявыносящие каналы, впадающие в передние части почек (рис. 146, А), откуда сперматозоиды по вольфовым каналам попадают в клоаку. Следовательно, вольфовы каналы служат у самцов мочеточниками и семяпроводами. Яичники (их два) расположены в брюшной полости там, где у самцов находятся семенники. Созревшие яйцеклетки попадают в полость тела, а из нее в воронки яйцеводов. Следовательно, прямого соединения яичников с яйцеводами нет. Яйцеводы образуются следующим образом: во время эмбрионального развития этих рыб зачаток канала туловищной почки расщепляется продольно на два канала — *вольфов* и *мюллеров*. Первый становится у обоих полов мочеточником, второй превращается у самок в яйцевод, а у самцов остается в виде рудимента или совсем исчезает. Яйцеводы открываются в клоаку.

Оплодотворение внутреннее: семя вводится самцами в клоаку самок при помощи совокупительных органов, образовавшихся из передних частей брюшных плавников, расположенных около клоаки. Сперматозоиды, попавшие из клоаки самок в яйцеводы, оплодотворяют яйцеклетки в верхней части этих трубок.

Развитие зигот совершается различными способами. У большинства видов яйцеклетки, содержащие много желтка, после оплодотворения спускаются по яйцеводу, в разных отделах его окружаются твердыми прочными оболочками и выходят наружу, где происходит развитие зародышей до взрослого состояния. У других видов зиготы, достаточно богатые желтком, не окружаются твердыми оболочками и развиваются в задних отделах яйцеводов. Такой способ развития называется *яйцеживорождением*. Он встречается и у разных беспозвоночных и позвоночных. Наконец, у некоторых видов наблюдается *настоящее живорождение*: яйцеклетки, не богатые запасными веществами, после оплодотворения спускаются по яйцеводам и прикрепляются в расширенных частях последних (в *матках*) при помощи желточного мешка к их стенкам, откуда получают все нужные для развития вещества. Следовательно, у хрящевых рыб существуют разные способы защиты эмбрионов от неблагоприятных условий и от поедания их другими животными. Эти рыбы производят по сравнению с костными рыбами небольшое количество эмбрионов. Однако, несмотря на эти приспособления и довольно хорошее развитие нервной и двигательной систем, число видов пластиножаберных во много раз меньше, чем ныне существующих костных рыб. Распространение их ограничено: они обитают в океанах и связанных с ними морях преимущественно в субтропических и тропических районах, становятся редкими в районах умеренного климата, отсутствуют в приполярных районах. Все это

свидетельствует о недостаточной приспособленности пластинчатых жаберных к жизни в водной среде в условиях конкуренции с современными костными рыбами.

**Практическое значение.** В общем промысле рыб хрящевые рыбы составляют около 1 %, но в ближайшее время использование их в качестве источника пищевых продуктов и для ряда других целей, несомненно, возрастет. Одновременно нужно иметь в виду и отрицательное значение их: они поедают полезных рыб и в ряде районов опасны для людей.

### КЛАСС КОСТНЫЕ РЫБЫ (OSTEICHTHYES)

Костные рыбы — самый большой класс позвоночных животных, насчитывающий около 20 000 видов. Самые древние представители этого класса произошли от хрящевых рыб в конце силура. В настоящее время 99 % класса принадлежат к так называемым *костистым рыбам*, которые впервые появились в середине триаса, но их эволюция долгое время шла медленно и только в конце мелового периода резко ускорилась и достигла удивительного расцвета в третичном периоде. Они населяют самые разнообразные водоемы (реки, моря и океаны вплоть до самой большой глубины, встречаются в арктических водах). Таким образом, костистые рыбы — наиболее приспособленные к обитанию в водной среде позвоночные. Кроме костистых рыб, в состав класса входит еще несколько десятков видов древних костных рыб сохранивших некоторые особенности хрящевых рыб.

#### Общая характеристика

**Строение.** Большинство видов этого класса приспособлено к быстрому плаванию, и форма их тела сходна с таковой акул. Многие быстро плавающие рыбы имеют более высокое тело (например у многих видов карповых рыб). Виды, ведущие малоподвижный образ жизни на дне (например, камбалы), имеют такую же уплощенную форму тела, как скаты (рис. 151).

Кожа подавляющего большинства костистых рыб покрыта небольшими костными, сравнительно тонкими чешуями, черепицеобразно налегающими друг на друга. Они хорошо защищают рыбу от механических повреждений и обеспечивают достаточную жесткость тела. Различают *циклоидную* чешую — с закругленным верхним краем и *кеноидную* — с мелкими зубчиками на верхнем крае (рис. 152). Количество чешуй в продольных и поперечных рядах для каждого вида более или менее постоянное и учитывается при определении видовой принадлежности рыб. В холодное время рост рыб и чешуи замедляется или прекращается, поэтому на чешуе образуются годовые кольца, подсчитывая которые можно определить возраст рыбы. У ряда видов кожа голая, лишенная чешуи. В коже множество желез, выделяемая ими слизь умень-

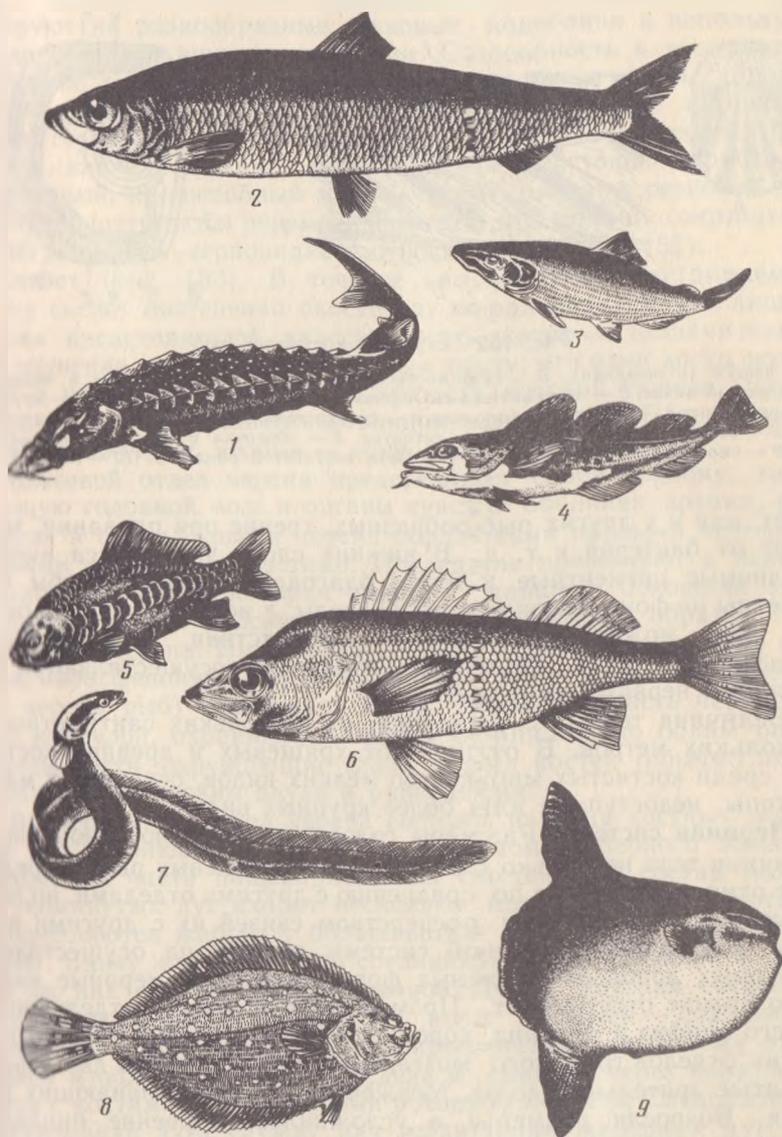


Рис. 157. РЫБЫ

1 — белуга (отр. осетрообразные), 2 — сельдь волжская (отр. сельдеобразные), 3 — кета (отр. лососеобразные), 4 — треска (отр. трескообразные), карп зеркальный (отр. карпообразные), 5 — судак (отр. окунеобразные), 7 — угорь (отр. угреобразные), 8 — камбала (отр. камбалообразные), 9 — луна-рыба (отр. иглобрюхообразные)

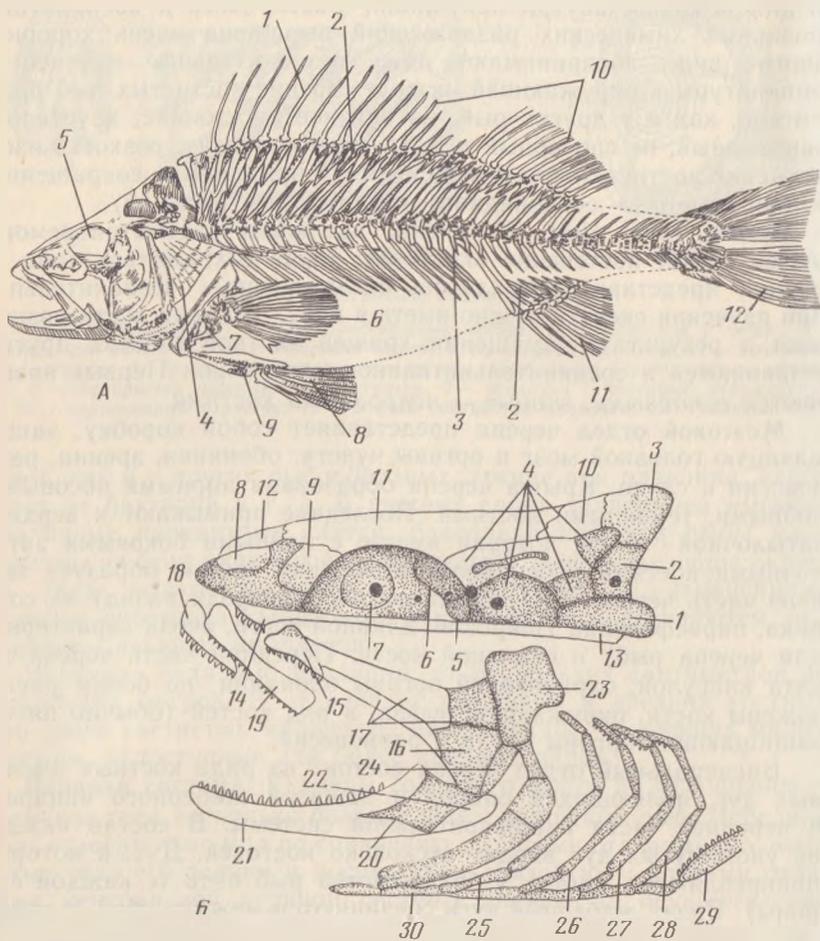


Рис. 153. Скелет костистой рыбы (окуня):

А — скелет всего тела рыбы (1 — плавниковые лучи, 2 — базалии (плавниковые подпорки), 3 — позвоночный столб, 4 — жаберная крышка, 5 — орбита (глаза, 6 — грудной плавник, 7 — плечевой пояс, 8 — брюшной плавник, 9 — тазовый пояс, 10 — спинные плавники, 11 — анальный плавник, 12 — хвостовой плавник), Б — кости черепа (1 — основная затылочная, 2 — боковая затылочная, 3 — верхняя затылочная, 4 — ушные, 5, 6, 7 — клиновидные, 8, 9 — обонятельные, 10 — теменная, 11 — лобная, 12 — носовая, 13 — парасфеноид, 14 — сошник, 15 — небная, 16 — квадратная, 17 — крыловидные, 18 — межчелюстная, 19 — верхнечелюстная, 20 — сочленовная, 21 — зубная, 22 — угловая, 23 — подъязычно-челюстная, 24 — соединительная, 25—29 — жаберные дуги, 30 — подъязычная дуга)

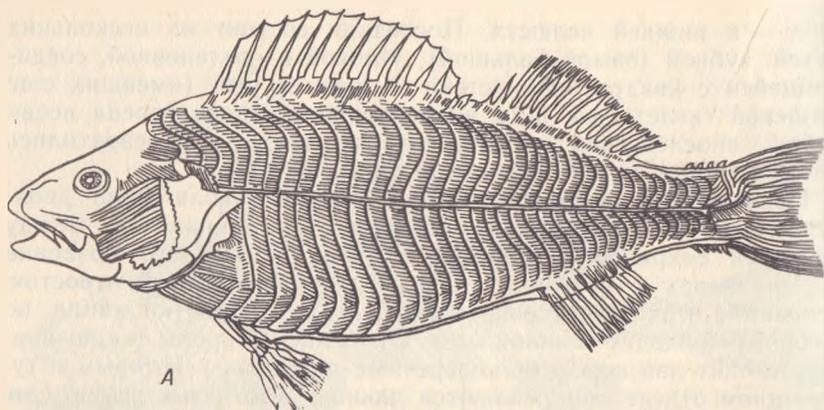
низу — к нижней челюсти. Последняя состоит из нескольких костей: зубной (самой большой), угловой и сочленовной, соединяющейся с квадратной костью. У древних рыб (имевших еще хрящевой скелет) все дуги висцерального отдела черепа несли жабры, впоследствии же передние из этих дуг превратились в подязычные дуги и челюстные ряды костей.

Позвоночный столб состоит из большого количества двояковогнутых (амфицельных) позвонков, в промежутках между которыми сохраняются остатки хорды. От каждого позвонка отходит вверх и несколько назад длинный остистый отросток. Основания этих отростков разделены, и они образуют канал, по которому проходит спинной мозг. От нижней стороны тел позвонков отходят два коротких поперечных отростка, к которым в туловищном отделе прикрепляются длинные изогнутые ребра. Они оканчиваются свободно в мышцах и образуют каркас боковых стенок тела. В хвостовой части тела от позвонков книзу отходят только нижние остистые отростки.

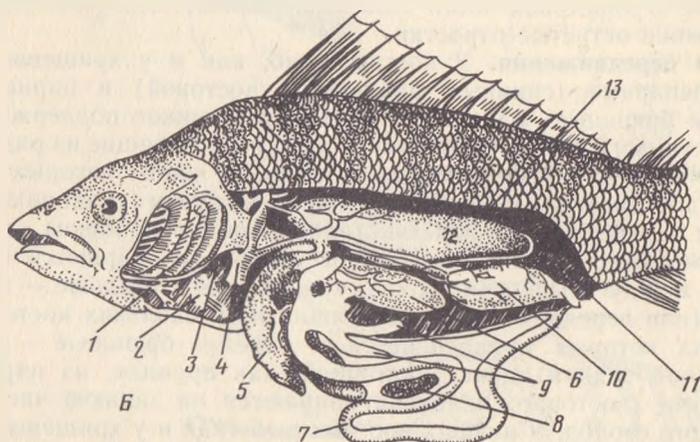
**Органы передвижения.** У костных рыб, как и у хрящевых, имеются непарные (спинные, анальный, хвостовой) и парные (грудные и брюшные) плавники. Лопастей плавников поддерживаются костными лучами. Одни лучи — мягкие, состоящие из ряда костных участков, другие — твердые, цельные, концы которых у многих видов заострены. Лучи спинных и анального плавников опираются на косточки — *базалии* (плавниковые подпорки), лежащие в мышцах у края тела. Парные плавники опираются на лежащие между мышцами пояса конечностей: грудные — на плечевой (или передний) пояс, состоящий из нескольких костей, верхняя из которых прикрепляется к черепу; брюшные — на тазовый (или задний) пояс, состоящий, как правило, из пары костей. Лучи хвостового плавника опираются на заднюю часть позвоночного столба. У низших костных рыб (как и у хрящевых) хвостовой плавник гетероцеркальный, верхняя лопасть которого значительно больше нижней лопасти. У костистых рыб хвостовой плавник — *гомоцеркальный*, так как обе лопасти его приблизительно равны.

Постепенное окостенение скелета имело большое приспособительное значение в эволюции рыб, т. к. оно способствовало развитию крепкой опоры для мышц (рис. 154) и надежной защиты центральной нервной системы и внутренних органов. Кроме того, так как в состав костного скелета может входить большое количество мелких косточек, то это явилось важным условием для возникновения множества видов, имеющих малую величину тела.

Костный скелет имеет большую массу, чем хрящевой, что могло бы затруднить плавание рассматриваемых рыб. Поэтому у последних развился путем ответвления от передней части кишки *плавательный пузырь*, лежащий над кишечником и заполненный смесью газов (азота, кислорода и углекислого газа), благодаря чему масса тела рыб значительно уменьшилась. У примитивных



A



B

Рис. 154. Мышечная система (А) и анатомия (Б) костистой рыбы (окуня):  
 1 — аорта, 2 — желудочек, 3 — предсердие, 4 — венозный синус (впадающий в предсердие), 5 — печень, 6 — желудок, 7 — тонкая кишка, 8 — селезенка, 9 — пилорические отростки, 10 — половая железа, 11 — мочевой пузырь, 12 — плавательный пузырь, 13 — почки (туловищные)

видов костных рыб (*открытопузырных*) пузырь остается соединенным с кишечной трубкой в течение всей жизни. У большинства видов (*закрытопузырных*), появившихся позднее, он полностью отделяется от кишки. В стенках пузыря имеются густые сплетения капилляров, которые обеспечивают наполнение его газами. Объем газов в закрытом пространстве, как известно, может при сжатии сильно уменьшаться и, наоборот, при уменьшении сжатия резко увеличиваться. Увеличение и уменьшение объема пузыря происходит вследствие работы мышц, окружающих брюшную полость. Следовательно, плавательный пузырь не только уменьшает

массу тела, но он выполняет также *гидростатическую* роль, т. е. облегчает подъем рыбы вверх при расширении его и погружение — при сжатии его. Плавательный пузырь редуцировался у ряда видов рыб, ведущих малоподвижный образ жизни на дне, и у тех видов, которые, обладая сильной мускулатурой, способны быстро перемещаться вверх или вглубь. Наличие пузыря у последних могло бы вызывать при быстром подъеме сильное расширение его и выворачивание внутренностей, как это было доказано многими наблюдениями.

У некоторых рыб плавательный пузырь, соединенный рядом косточек (*веберов аппарат*) с лабиринтом, способствует передаче некоторых звуковых волн в последний.

**Кровеносная система.** Сердце состоит из предсердия и желудочка, круг кровообращения один. Артериального конуса у костистых рыб нет, и артериальный сосуд, отходящий от желудочка, начинается луковицей аорты. Количество эритроцитов значительно больше, чем у хрящевых рыб, что способствует усилению интенсивности процессов диссимиляции. Селезенка хорошо развита.

**Дыхательная система.** Главными органами дыхательной системы являются жабры, состоящие из многих лепестков, прикрепленных проксимальными концами к жаберным дугам в отличие от жаберных пластин хрящевых рыб, прикрепленных одной стороной к межжаберным перегородкам. Следовательно, поверхность жабр костных рыб значительно больше, чем у хрящевых рыб. Более совершенен и механизм вдоха и выдоха. Довольно значительная часть газообмена (в среднем около 10 %) совершается через кожу. В газообмене могут принимать участие плавательный пузырь и некоторые части кишечника.

**Выделительная система.** В выделительной системе особую роль играют туловищные почки, расположенные в виде двух длинных, темно-красных узких лент вдоль позвоночного столба. Дистальные концы мочеточников (вольфовых каналов) соединяются и открываются наружу общим отверстием, сзади анального отверстия. От дистальной части слившихся мочеточников отходит мочевой пузырь.

**Пищеварительная система.** Она имеет некоторые особенности. Спиральной складки нет, увеличение поверхности кишечника происходит за счет удлинения его: образуются петли. Кроме того, от начальной части кишки у многих высших костистых рыб отходят *пилорические отростки* (см. рис. 150), тоже увеличивающие поверхность кишки. Кал удаляется через анальное отверстие; клоаки нет. Строение рассматриваемой системы различно в зависимости от характера питания. У хищников, нападающих на других рыб и более крупных беспозвоночных, широкий рот, обычно усаженный большими, острыми зубами; желудок большой, резко отделенный от пищевода и начала кишки, общая

длина кишечника значительно короче, чем у растительноядных видов. У последних и в особенности у видов, питающихся мелкими беспозвоночными и органическими остатками, зубы малы или их нет; желудок почти не выражен или отсутствует. У карповых и некоторых других рыб в глотке имеются особые *глочные зубы* для механической обработки пищи. Печень хорошо развита, хотя не достигает такой величины, как у многих хрящевых рыб. Поджелудочная железа представлена отдельными дольками, находящимися в печени или в стенках начальной части кишечника, т. е. не имеет еще компактной формы, но развита лучше, чем у хрящевых рыб.

Изучение состава пищи разных рыб, особенно промысловых, имеет большое практическое значение, так как при наличии сведений о качественном и количественном составе органического мира определенных водоемов позволяет выяснить, какие виды и в каком количестве могут обитать в каждом водоеме, при каком сочетании видов кормовая база водоемов может быть всесторонне использована без ущерба для последующего восстановления ее и т. д. Эти вопросы специально изучаются в курсах по рыбоводству.

**Размножение и развитие.** Половая система костистых рыб по сравнению с хрящевыми и древними костными рыбами упрощена, но способна производить большое число гамет. Удлиненные два семенника (их часто называют «молоками») находятся под почками по бокам плавательного пузыря. Семя выходит не через вольфов канал, а через короткую трубку, образованную оболочкой семенника. Оба семяпровода открываются наружу общим половым отверстием сзади анального и мочевого отверстий или общим мочеполовым отверстием. Яичники (их обычно два) в период размножения представляют собой объемистые мешки, наполненные икрой, которая выходит наружу не через мюллеровы каналы (они редуцируются), а через короткие трубки, идущие от половых желез и открывающиеся наружу самостоятельным отверстием или в общее мочеполовое отверстие. Следовательно, созревшие яйцеклетки не попадают в полость тела, а быстро выходят из тела самок. Оплодотворение у подавляющего большинства видов костных рыб наружное. Внутреннее оплодотворение, а также живорождение свойственно сравнительно немногим представителям этого класса. Икра выметывается на водные растения и реде другие подводные субстраты, а у меньшинства видов — в толщу воды. В связи с наружным оплодотворением масса гамет, зигот и мальков погибает. Поэтому плодовитость костных рыб очень велика. Например, карп производит более 1 млн икринок, щука — около 1 млн, палтус — 2—3,5 млн, треска — до 1 млн. Созревание половых желез зависит от разных факторов — внутренних и наружных. Ускоряющее воздействие на созревание половых желез оказывают гормоны гипофиза (исследования Н. Л. Гербильского и др.).

(оплодотворение икры (как это было впервые доказано в 1857 г. В. П. Врасским) можно осуществить в искусственных условиях, смешивая икру и семя рыб в присутствии небольшого количества воды. В настоящее время такая методика хорошо разработана и успешно применяется в широких масштабах на так называемых *рыбоводных заводах*. Оплодотворенная икра развивается в благоприятных условиях обычно до стадии мальков, способных добывать пищу в естественных водоемах, куда их выпускают.

Такие мероприятия содействуют восстановлению ценных промысловых рыб, численность которых резко сократилась вследствие загрязнения водоемов, затруднения миграций рыб на места их размножения, усиленной добычи.

На скорость роста рыб влияют различные условия жизни: питание, температура, состав растворенных в воде веществ и др. Рост в зависимости от изменений условий жизни идет неравномерно. Известно, например, что он замедляется в холодное время, что можно проследить на годовых кольцах чешуи рыб. Исследования роста рыб в разных водоемах имеют большое теоретическое и практическое значение, так как благодаря им можно выяснить, какие условия благоприятствуют ему, какие, наоборот, поддерживают его, как восстанавливаются запасы промысловых рыб и т. д.

Продолжительность жизни рыб различна: одни живут менее года (некоторые виды хамсы и др.), другие — несколько лет (тихоокеанские лососевые — кета, горбуша и др.), третьи — несколько десятков лет и даже около 100 лет (крупные осетровые, щука, сазан и др.).

**Миграции.** Рыбообразные (бесчелюстные, рыбы) обладают приспособлениями (возникшими в течение длительной эволюции) для передвижения в воде, добывания пищи, спасения от хищников и т. п. На основе этих приспособлений у них развились цикломерные передвижения, характерные для разных периодов их жизни — *миграции*. Самые короткие и частые из них *суточные* миграции. Зависят они от времени суток. Более длительные миграции — *сезонные*, зависят от сезона года. К ним, в частности, относят зимовальные миграции, когда рыбы уходят на глубину и в малоподвижном состоянии, не питаясь, переживают неблагоприятное для них время года. Например, хамса, которая питается и размножается в Азовском море, зимует в Черном море, так как вода в нем не подвергается такому сильному охлаждению, как в мелководном Азовском море.

Длительные, у ряда видов далекие миграции, называемые *кормовыми*, совершают многие рыбы в места, где имеются в достаточном количестве организмы, которыми они питаются. Так, например, треска после окончания периода размножения в Атлантическом океане мигрирует в Баренцево море и некоторые другие северные моря СССР.

Широко распространены у рыб *нерестовые* миграции, обеспечивающие размножение их иногда в очень далеких местах от районов, где они долго живут, питаются и растут. К таким видам относятся *проходные рыбы*, обитающие в морях, но размножающиеся в реках, впадающих в эти моря. Так, очень ценные осетровые рыбы (осетры, севрюга, белуга и др.) обитают в Каспийском, Азовском и Черном морях до наступления периода размножения, а для икрометания отправляются в верховья рек, впадающих в названные моря. После этого они возвращаются в моря, где живут до наступления следующего периода размножения. Мальки, развившиеся из отложенной и оплодотворенной в реках икры, сносятся течением в моря, где длительное время растут.

Такие рыбы размножаются несколько раз в течение жизни. Но есть рыбы, живущие несколько лет в океанах и морях, но размножающиеся только один раз в жизни. К ним относятся тихоокеанские лососи (кета, горбуша, чавыча и др.), которые для размножения идут в дальневосточные реки СССР, реки Северной Америки, Японии, Кореи, Китая, в которых происходит их нерест. Рыбы в результате погибают. Во время нерестовых миграций рыбы, как правило, не питаются. В отличие от упомянутых рыб пресноводный угорь, обитающий в течение длительного времени (до 20 и более лет) в реках Европы, никогда там не размножается, а совершает далекие миграции (7000—8000 км) в Саргассово море, где нерестится и после этого погибает. Мальки угря подхватываются Гольфстримом и через два года попадают к берегам Европы и затем входят в реки.

Выделяют группу и *полупроходных рыб*, живущих в опресненных частях морей и размножающихся в нижнем течении рек, впадающих в эти моря. К ним относятся популяции воблы, сазана, леща, обитающие на севере Каспийского моря.

Миграции известны и у многих беспозвоночных животных, обладающих достаточно эффективными способами передвижения. У позвоночных они наиболее сложны и продолжительны вследствие высокого развития их нервной, двигательной и других систем органов.

Благодаря миграциям животные всесторонне используют различные части их ареалов. Миграции осуществляются наследственно закрепленными инстинктами, развившимися в результате длительного естественного отбора.

Исследования миграций имеют очень большое значение для охраны природы и целесообразного использования промысловых видов животных.

### Систематический обзор

Ныне существующие костные рыбы принадлежат к двум подклассам: лучеперым и лопастеперым рыбам.

## Подкласс лучеперые рыбы (Actinopterygii)

Парные плавники опираются на костные образования — *радиалии*, расположенные лучеобразно (рис. 153). Дыхание жаберное; хоан нет. Плавательный пузырь — непарный, лежащий над кишечником, возникший путем ответвления от него.

### Надотряд ганоидные (Ganoideomorpha)

Эти рыбы были многочисленны в течение мезозойской эры.

Тела их были защищены костными чешуями, покрытыми тонким слоем дентиноподобного вещества *ганоина*. Впоследствии, когда начался расцвет костистых рыб, подавляющее большинство их вымерло. Из четырех отрядов современных ганоидов здесь рассматривается один отряд, представители которого распространены в СССР.

**Отряд осетрообразные.** Большинство видов крупных размеров: длина тела белуги (см. рис. 151) до 4—5 м, русского осетра — до 2—3 м и т. д.; но стерлядь — небольшая рыба (длина тела — 40—60 см). Хвостовой плавник — гетероцеркальный. На теле пять рядов костных пластинок (жучек), образовавшихся из ганоидных чешуй. Череп хрящевой, но окружен покровными костями. Хорда хорошо развита. Тел позвонков нет. Сохранилось брызгальце. Имеются артериальный конус и спиральная складка в кишке. Таким образом, у этих рыб, как и у других ганоидов, сохранился ряд признаков хрящевых рыб.

Крупные осетровые — хищники, поедающие других рыб; остальны питаются мелкими беспозвоночными. Половозрелого состояния достигают поздно; самцы крупных видов в возрасте не ранее 10—12, самки — 12—15 лет; самцы стерляди — в 4—5 лет, самки — 7—8 лет. Большинство видов — проходные или полупроходные рыбы. Стерлядь обитает только в пресных водах, но совершает в реках довольно далекие нерестовые миграции. Всего известно 26 видов, из них 14 распространены в СССР (главным образом в Каспийском и Азово-Черноморском бассейнах, в реках Сибири и Дальнего Востока). Издавна высоко ценились мясо и икра (так называемая «черная» икра) этих рыб.

### Надотряд костистые рыбы (Teleostei)

Тело покрыто костными чешуями, у некоторых видов вторично голое (см. рис. 151). Скелет в значительной степени или целиком костный. Остатки хорды сохраняются между телами позвонков. Вместо артериального конуса имеется луковица аорты. Спиральной складки в кишке нет, но у многих видов имеются пилорические отростки; кишечник удлиннен.

В процессе эволюции костистых рыб происходили характерные, идущие в одном направлении изменения их организации:

скелет постепенно окостеневал; в плавниках появились твердые заостренные лучи (у некоторых видов они превратились в колючки), брюшные плавники переместились вперед и расположились на уровне грудных плавников или впереди их; плавательный пузырь полностью отделился от передней части кишечника и на полнение его смесью газов происходит только через кровеносную систему; совершился ряд изменений в других органах, которые способствовали более быстрому плаванию, защите от врагов и увеличили общую приспособленность к обитанию в различных водоемах.

Практическое значение рыб общеизвестно. Они являются источником белка и ряда других веществ, необходимых для полноценного питания людей. Население земного шара в течение XX в. и в особенности в последние десятилетия сильно увеличилось. В связи с этим добыча рыбы (а также водных моллюсков, ракообразных и других беспозвоночных) резко возросла. В дореволюционной России рыба добывалась в основном в реках, в других пресноводных водоемах и в южных морях страны. В СССР развилась мощная рыбная промышленность, в распоряжении которой имеется большой рыболовный флот и многочисленные рыбоперерабатывающие предприятия. Лов рыбы ведется не только в водоемах страны, но и в большом масштабе в океанах и морях за пределами СССР.

Для увеличения добычи морских рыб и съедобных беспозвоночных животных в последнее время в зарубежных странах и в СССР развивается так называемая *марикультура*, т. е. разведение упомянутых животных, а также полезных водорослей в искусственно отделенных участках морей. При соблюдении ряда условий рост и размножение морских полезных организмов в таких участках идут очень успешно и марикультура позволяет получать большое количество полезных для питания и других целей продуктов. В СССР марикультура начала развиваться на Белом, Черном и Японском морях.

В увеличении добычи рыбы значительную роль играет развитие *прудового рыбоводства*. Пруды — небольшие стоячие водоемы, большинство которых сооружают путем постройки плотин на небольших реках. Пруды наполняются водой за счет атмосферных осадков, подземных источников и рек.

В прудах рыба питается личинками насекомых (в основном личинками хирономид), рачками, червями и т. д. Для того чтобы увеличить рыбопродуктивность прудов, рыб подкармливают жмыхами, бобовыми растениями и др. Чаще всего в прудах выращивают различные расы карпа. Совместно с карпом можно в прудах разводить карасей, линей и другие виды рыб, не являющихся конкурентами в питании. В правильно организованных прудовых хозяйствах существует несколько типов водоемов (для размножения, выращивания мальков, нагула товарной рыбы, зимовки и т. д.). В таких хозяйствах можно получать с 1 га

15—20 ц рыбы и более. Прудовое рыбоводство — одна из доходных отраслей животноводства. Необходимо так же интенсивно развивать рыбоводство во всех озерах и в других внутренних водоемах страны. В организации успешного прудового рыбоводства должны принимать участие, кроме рыбоводов, работники зоотехнии, ветеринарии и агрономии.

Эта огромная группа рыб разделяется на множество отрядов (30—40 и более). Здесь приводятся краткие сведения о некоторых из них в эволюционном порядке (т. е. от низших к высшим костистым рыбам).

**Отряд сельдеобразные.** Распространены во всех морях, чисто пресноводных мало; есть проходные виды. Многие имеют большое промысловое значение (разные виды сельдей, сардины, шпроты, хамса и др.).

**Отряд лососеобразные.** У многих видов на спине жировой плавник. Морские, проходные, некоторые чисто пресноводные. Промысловое значение очень велико (тихоокеанские лососи, семга, форель, нельма, омуль, хариус и др.).

**Отряд щукообразные.** В пресных водах северного полушария широко распространена обыкновенная щука, которую добывают в некоторых районах в большом количестве. Полезна как хищник, истребляющий малоценных сорных рыб.

**Отряд угреобразные.** Тело удлиненное, змееобразное, брюшных плавников нет. Подавляющее большинство видов обитает в морях, известен ряд проходных видов, в том числе европейский угорь, имеющий промысловое значение.

**Отряд карпообразные.** Пресноводные рыбы, число видов которых (свыше 2900) составляет 15 % всех видов класса. Многие имеют большое промысловое значение (сазан, лещ, карась, толстолобик, белый амур и др.). Выведены культурные породы сазана (разные породы карпа), карасей и др.

**Отряд сомообразные.** Обширный отряд, подавляющее большинство видов которого обитает в пресных водах, преимущественно в теплых. Тело, как правило, голое, около рта несколько пар усиков. Величина тела от гигантской (несколько метров) до карликовой (2 см). Многие хищники. Широко известен европейский сом, длина тела которого иногда достигает 5 м, а масса — 90—300 кг; хищник с широкой пастью, но мелкими зубами.

**Отряд трескообразные.** Большинство этих рыб имеют два или три спинных плавника. Брюшные плавники расположены в передней части брюха под грудными. Подавляющее большинство видов обитает в северных морях. Ряд видов принадлежит к числу важных промысловых объектов — треска, пикша, сайда, а в последнее время особенно хек, минтай, путассу. Лишь один вид проник из северных морей в пресные воды — налим, особенно многочисленный в Сибири. В печени ряда тресковых рыб накапливается много витамина D.

**Отряд кефалеобразные.** Брюшные плавники находятся посредине брюха, два спинных плавника. Распространены преимущественно в морских тропических и умеренных водах, в нашей стране главным образом в Черном море. Имеют важное промысловое значение.

**Отряд окунеобразные.** Самый большой отряд костистых рыб (свыше 6000 видов). Плавники с колючими лучами. Брюшные плавники находятся близко к переднему концу тела, под грудными плавниками или впереди их. Размеры тела от нескольких сантиметров до 4—5 м. Распространены на всем земном шаре в самых разнообразных водоемах. Ряд видов имеет большое промысловое значение: в пресноводных водоемах северного полушария — судак, окунь и др., в морях — ставрида, скумбрия, тунец, нототения и др.

**Отряд камбалообразные.** Хищные рыбы с уплощенным телом, лежащие во взрослом состоянии на дне на одном из боков. Брюшные плавники впереди грудных. Величина тела от 30—40 до 500 см. Мальки имеют обычное рыбообразное строение тела, приспособленное к плаванию в толще воды. Ряд видов имеет важное промысловое значение.

### **Подкласс лопастеперые рыбы (Sarcopterygii)**

Эти рыбы по ряду признаков (кости, прикрывающие череп; жаберные крышки; костный скелет в парных плавниках; плавательный пузырь и др.) относятся к классу костных рыб. Но у них, как и у низших лучеперых рыб, сохранились примитивные признаки: развитая хорда, отсутствие тел позвонков, артериальный конус, спиральная складка в кишке и др. Сказанное свидетельствует о том, что лучеперые и лопастеперые рыбы произошли от древних костных рыб, живших в конце силура.

Однако пути эволюции обеих групп разошлись уже в начале девона. У лопастеперых рыб при сохранении указанных примитивных признаков сильно развились парные плавники с мощными опорными лопастями в основании их со скелетом из немногих подвижных удлинённых костей (рис. 155) и появились парные плавательные пузыри, возникшие из задних жаберных мешков, лежащие на брюшной стороне, в которые поступал воздух через наружные ноздри и хоаны (внутренние ноздри). Эти древние лопастеперые рыбы обитали в небольших пресноводных водоемах и по разным причинам (высыхание воды, ухудшение качества ее, недостаток кислорода и кормовых объектов и т. п.) пытались выползть на берег, опираясь на плавники и используя для дыхания атмосферный воздух, и переходить в другие водоемы. Подкласс разделяется на два отряда: кистеперые рыбы и двоякодышащие рыбы.

**Отряд кистеперые рыбы (Crossopterygii).** Появились они в нижнем девоне. Обладали хорошо развитым опорным скелетом

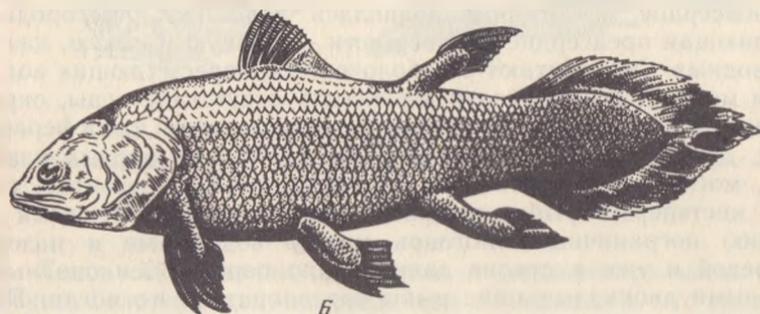
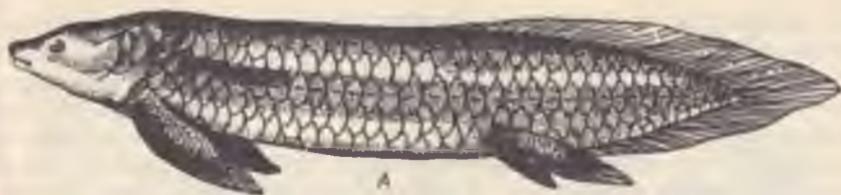


Рис. 155. Лопастеперые рыбы:  
А — австралийский рогозуб, Б — латимерия

парных плавников. От них произошли в середине девона в результате длительного естественного отбора первые наземные позвоночные, дальнейшее приспособление которых к обитанию в прибрежных районах суши совершалось в каменноугольном периоде, и возникли примитивные земноводные — стегоцефалы. Последние широко распространились и начали вытеснять своих предков — кистеперых рыб. Одна из групп последних в триасе переселилась в море, где они обитали до конца мезозойской эры. В отложениях кайнозойской эры остатки их не встречались, и возникло мнение, что морские виды кистеперых давно вымерли. Однако в 1938 г. в Индийском океане у берегов Южной Африки была обнаружена кистеперая рыба, близкая к давно вымершим морским мезозойским видам, названная *латимерией* (см. рис. 155). Впоследствии выяснилось, что эти рыбы постоянно обитают в районе Коморских островов (недалеко от Мадагаскара), где они изредка встречаются на довольно большой глубине. Длина их достигает 100—180 см; чешуя — крупная, массивная; парные плавники — мощные, массивные, очень подвижные; плавательный пузырь, т. е. бывшее легкое, для дыхания не приспособлен; хоан нет. Латимерии — хищные животные, питающиеся другими рыбами.

**Отряд двоякодышащие рыбы (Dipnoi).** Эти рыбы произошли от кистеперых рыб и были широко распространены с девона до пермского периода, позднее становились все более редкими.

В настоящее время существует только шесть видов отряда: один австралийский (см. рис. 155), четыре африканских и один южноамериканский. За исключением одного африканского вида, это крупные животные, достигающие в длину до 1,7—2 м. Они всеядные и даже хищные животные. Зубы у них срослись и превратились в массивные пластинки, способные дробить толстые раковины моллюсков. У австралийского вида одно легкое у остальных — пара легких. Кровь после окисления в легки идет в сердце, в котором появилась неполная перегородка, разделяющая предсердие на две части — правую и левую, как у земноводных. Они обитают в заболоченных, пересыхающих водоемах и могут довольно долго переносить отсутствие воды, окруженные грязевой камерой, используя для дыхания атмосферный воздух. Древние двоякодышащие рыбы, судя по их парным плавникам, могли переползать в другие водоемы. Но, вероятно, потому что кистеперых рыб оказались более приспособленными к освоению пограничных биотопов между водоемами и наземной средой и уже в девоне дали начало первым земноводным, с которыми двоякодышащие рыбы соревноваться не могли. Поэтому выжили те из них, которые могли длительное время переносить в покоем состоянии отсутствие воды.

#### КЛАСС ЗЕМНОВОДНЫЕ, ИЛИ АМФИБИИ (AMPHIBIA)

Эти животные произошли от девонских кистеперых рыб. Процесс приспособления предков земноводных к обитанию на суше длился очень долго, но и современные представители этого класса связаны с водной средой: размножение и развитие их, за немногими исключениями, происходит в воде; взрослые особи их обитают во влажных биотопах суши, преимущественно по берегам пресноводных водоемов, что нашло отражение и в названиях класса (греч. «амфибиос» — ведущий двойную жизнь). В соленых водах амфибии не живут.

#### Общая характеристика

**Строение.** Тело взрослых особей состоит из головы, туловища и двух пар ног. Хвост был у древних амфибий — *стегацефалов* (рис. 163), почти постоянно обитавших в воде, и сохранился у сравнительно небольшого числа видов, выделенных в отряд хвостатых (тритоны, саламандры), тоже ведущих большую часть своей жизни во взрослом состоянии в водоемах. У подавляющего большинства современных земноводных, выделяемых в отряд бесхвостых (лягушки, жабы и многие другие), хвост редуцировался в связи с тем, что они перешли к передвижению скачками с помощью задних ног (рис. 156). У немногих видов, ведущих полуподземный образ жизни (отряд безногие, или червяги) редуцировались ноги и хвост.

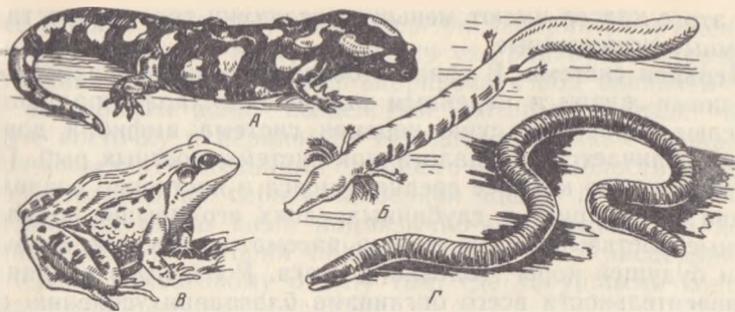


Рис. 156. Представители главных групп класса земноводных:

А — саламандра (отр. хвостатые), Б — протей (отр. хвостатые), В — лягушка (отр. бесхвостые), Г — червяга (отр. безногие)

Тело, как правило, сплющено в дорзовентральном направлении. Голова подвижно соединена с туловищем, что способствует лучшей ориентации взрослых земноводных в воздушной среде, особенно при ловле пищевых объектов (главным образом летающих насекомых). У рыб же тело сдавлено с боков и голова неподвижно соединена с туловищем, что необходимо при плавании.

Кожа голая, костная чешуя была только у стегоцефалов. Как известно, масса тела при переносе их из водной среды в воздушную возрастает (закон Архимеда). Поэтому редукция костной чешуи имела большое значение для приспособления первых наземных позвоночных к жизни на суше. В связи с редукцией чешуи и необходимостью защиты тела от механических повреждений поверхностные клетки эпидермиса претерпевают умеренное ороговение оболочек. Кожа весьма богата железами, выделения которых усиливают защиту от высыхания и у ряда земноводных содержат ядовитые вещества.

Окраска тела разнообразна и для каждого вида специфична. В большинстве случаев она имеет защитное значение, так как благодаря ей эти животные мало заметны на фоне мест их обитания.

Кожа земноводных отделена от лежащей под ней мускулатуры обширными полостями с водянистой жидкостью, каких нет ни у рыб, ни у вышестоящих позвоночных — пресмыкающихся, птиц и млекопитающих, вполне приспособленных к жизни на суше. Эти полости, во-первых, уменьшают опасность высыхания тела амфибий, во-вторых, выполняют роль амортизаторов механических воздействий на поверхность тела, в-третьих, облегчают кожный газообмен, играющий важную роль у рассматриваемых животных.

Обычная длина тела амфибий несколько сантиметров, некоторые виды значительно крупнее, но в среднем представи-

тели этого класса имеют меньшую величину тела, чем остальные наземные позвоночные.

**Нервная система.** В связи с более сложными и изменчивыми условиями жизни и коренным изменением характера движения взрослых особей на суше нервная система амфибий довольно сильно отличается от аналогичной системы костных рыб. Передний мозг всегда крупнее среднего мозга и явственно разделяется на два полушария; в глубинных слоях его крыши появляются нервные клетки, которые можно рассматривать как слабые зачатки будущей коры головного мозга. Роль его в координации жизнедеятельности всего организма благодаря усилению связей его с другими отделами центральной нервной системы несколько возрастает. Мозжечок развит слабее, чем у рыб, так как положение тела земноводных во время движения вследствие опоры на ноги более устойчиво, чем у рыб. Участки спинного мозга в местах отхождения от него нервов к мышцам ног, которые выполняют значительно большую роль, чем мышцы парных плавников, заметно утолщены. Периферическая нервная система в связи с появлением длинных, расчлененных ног, прогрессирующей дифференциацией мышечной системы и другими приспособлениями к наземной жизни подверглась существенным изменениям.

Из органов чувств наиболее существенным изменениям подвергся орган слуха (рис. 157). Передача звуковых волн из водной среды в ткани животного, которые тоже насыщены водой и имеют приблизительно такие же акустические свойства, как и вода, происходит значительно лучше, чем из воздуха. Звуковые волны, распространяющиеся в воздушной среде, почти целиком отражаются от поверхности животного и только около 1 % энергии этих волн проникает в его тело. В связи с этим у земноводных возник в добавление к лабиринту, или внутреннему уху, новый отдел органа слуха — *среднее ухо*. Оно представляет собой наполненную воздухом маленькую полость, сообщаемую с ротовой полостью посредством евстахиевой трубы и закрытую снаружи тонкой, упругой барабанной перепонкой. В среднем ухе находится слуховая косточка (или столбик), которая одним концом упирается в барабанную перепонку, а другим — в окошечко, затянутое пленкой и

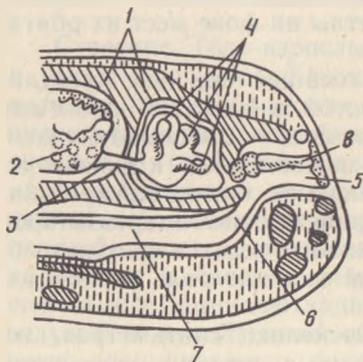


Рис. 157. Орган слуха земноводного (лягушки):

1 — черепная коробка, 2 — продолговатый мозг, 3 — слуховой нерв, 4 — полукружные каналы лабиринта, 5 — полость среднего уха, 6 — евстахиева труба, 7 — глотка, 8 — слуховая косточки (столбик)

ведущее в полость черепа, где находится лабиринт, окруженный перилимфой. Давление внутри среднего уха равно атмосферному, и барабанная перепонка может вибрировать под влиянием звуковых воздушных волн, воздействие которых дальше через слуховую косточку и перилимфу передается стенкам лабиринта и воспринимается окончаниями слухового нерва. Полость среднего уха образовалась из первой жаберной щели, а столбик — из расположенной около щели подъязычно-нижнечелюстной кости (гиомандибуляре), которая подвешивала у рыб висцеральный отдел черепа к мозговому отделу там, где за ушными костями находился лабиринт (см. рис. 153).

Глаза прикрыты подвижными веками, которые защищают органы зрения от высыхания и засорения. Благодаря изменению формы роговицы и хрусталика земноводные видят дальше, чем рыбы. Амфибии хорошо воспринимают небольшие температурные изменения. Они чувствительны к воздействиям различных веществ, растворенных в воде. Их орган обоняния реагирует на раздражения, вызываемые газообразными веществами. Таким образом, органы чувств земноводных претерпели ряд изменений в связи с переходом к обитанию на суше. У личинок и взрослых животных, обитающих постоянно в воде, имеются, как и у рыб, сейсмочувствительные органы.

Земноводным свойственны довольно сложные инстинктивные действия, особенно в период размножения. Например, самец жабы-повитухи, обитающей в СССР на западе Украины, наматывает на свои задние конечности шнуры икры и до развития головастика прячется в укромных местах. Через 17—18 дней самец возвращается в воду, где происходит вылупление головастика. Это своеобразный инстинкт защиты потомства. У ряда тропических бесхвостых амфибий известны еще более сложные инстинкты. Земноводным свойственны и условные рефлексы, однако они вырабатываются с большим трудом.

**Скелет** (рис. 158). В связи с приспособлением амфибий к наземному образу жизни скелет сильно изменился во всех своих частях.

Череп амфибий имеет много хрящевых элементов, что, вероятно, объясняется необходимостью облегчить в связи с полуназемным образом жизни массу тела. В составе черепа много костей, перечисленных при описании черепа высших рыб, и в том числе характерный только для рыб и земноводных парасфеноид. Так как гиомандибуляре стала слуховой косточкой, то роль подвеска нижней челюсти выполняет квадратная кость. В связи с утратой во взрослом состоянии жаберного аппарата жаберные дуги редуцируются и сохраняются лишь их видоизмененные остатки. Подъязычная дуга сильно изменяется и частично редуцируется. Череп амфибий очень широкий, что отчасти связано с особенностями их дыхания. Нижняя челюсть, как и у костных рыб, состоит из нескольких костей.

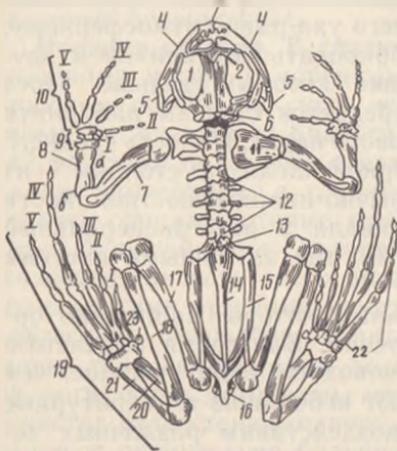


Рис. 158. Скелет земноводного (лигушки):

1 — глазница, 2 — лобнотеменная кость, 3 — межчелюстная, 4 — челюстные, 5 — квадратно-скуловые, 6 — затылочный отдел черепа с мышелками 7 — плечевая кость, 8 — предплечье (а — лучевая, б — локтевая кости) 9 — кости запястья, 10 — пястные кости и пальцы (I, II, III, IV, V), 11 — лопатка, 12 — спинные позвонки, 13 — крестец, 14 — уrostиль, 15 — подвздошная, 16 — седалищная, 17 — бедро, 18 — голень, 19 — ступня, 20 — таранная, 21 — пяточная, 22 — фаланги пальцев (I, II, III, IV, V), 23 — рудимент шестого пальца

Позвоночный столб (см. рис. 158) у бесхвостых очень короткий и заканчивается длинной косточкой — *уростилем*, образовавшимся из рудиментов хвостовых позвонков. У хвостатых земноводных этот отдел позвоночного столба состоит из ряда позвонков. У этих амфибий хвост играет существенную роль при передвижении: в воде он служит для плавания, на суше — для поддержания равновесия. Ребра слабо развиты (у хвостатых земноводных) или редуцированы, а их остатки слились с поперечными отростками позвонков (у остальных амфибий). У древних амфибий ребра имелись. Редукция их у современных форм объясняется необходимостью облегчить массу тела (сильно возросшую при переходе из водной среды в воздушную). Вследствие редукции ребер у земноводных нет грудной клетки. Первый позвонок устроен иначе, чем у рыб: он имеет две суставные впадины для сочленения с двумя затылочными мышелками черепа, благодаря чему голова земноводных стала подвижной.

Скелет передней конечности состоит из плечевой кости, двух костей предплечья — лучевой и локтевой, костей запястья, пястных костей и фаланг пальцев. Скелет задней конечности состоит из бедра, двух костей голени — большой берцовой и малой берцовой, костей предплюсны, плюсневых костей и фаланг пальцев. Следовательно, сходство в строении обеих пар конечностей, несмотря на некоторые различия в их функциях, очень велико. Первоначально передние и задние ноги были пятипалые, у современных земноводных число пальцев может быть меньшим. Задние конечности у многих бесхвостых амфибий служат и для плавания, в связи с чем они удлинились, а пальцы соединились плавательными перепонками.

Пояса конечностей развиты значительно лучше, чем у рыб. Плечевой пояс состоит из костных и хрящевых элементов лопатки, ключицы, вороньей кости (*коракоида*) и др. Ключицы

и коракоиды соединены с грудиной, в состав которой тоже входят костные и хрящевые элементы. Головка плеча сочленяется с плечевым поясом. Задний пояс конечностей, или таз, состоит из трех костей: подвздошной, лобковой и седалищной. Образованная этими костями большая вертлужная впадина служит для сочленения с головкой бедра. Таз соединен с одним позвонком — крестцовым, благодаря чему задние ноги в отличие от брюшных плавающих рыб получили довольно прочную опору.

**Мышечная система.** В связи с развитием у амфибий ног, состоящих из многих костей, усложнением поясов конечностей, возникновением подвижного соединения головы с туловищем, большим, чем у рыб, разделением на отделы позвоночного столба, изменениями способов дыхания, захвата пищи и другими приспособлениями к жизни на суше мышечная система подверглась значительной перестройке и стала намного разнообразней по сравнению с той же системой рыб. У последних главную массу

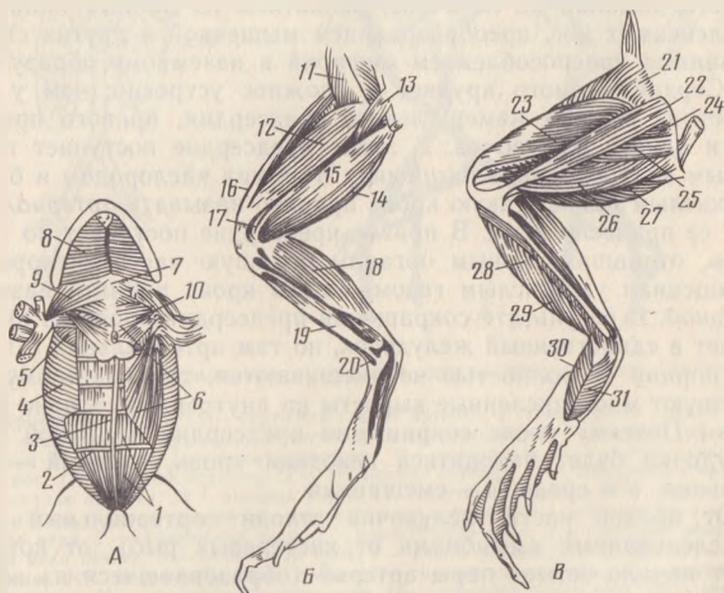


Рис. 159. Мышечная система земноводного (лягушки):

А — мышцы туловища (с брюшной стороны), Б, В — мышцы задней конечности с верхней и нижней стороны;

1 — прямые, 2 — поперечная сухожильная перемычка, 3 — продольная сухожильная перемычка, 4 — наружная и 5 — внутренние косые мышцы, 6 — грудная, 7 — подглоточная, 8 — подчелюстная, 9 — коракоидно-лучевая, 10 — дельтовидная, 11 — ягодичная, 12 — внешняя обширная, 13 — грушевидная, 14 — малая внутренняя прямая, 15 — полуперепончатая, 16 — трехглавая бедренная, 17 — двухглавая бедренная, 18 — икроножная, 19 — малоберцовая, 20 — передняя большеберцовая, 21 — внутренняя ягодичная, 22 — портняжная, 23 — внутренняя обширная, 24 — гребенчатая, 25 — большая приводящая, 26 — большая внутренняя прямая, 27 — малая внутренняя прямая, 28 — короткий выпрямитель голени, 29 — передняя мышца голени, 30 — передняя мышца предплюсны, 31 — задняя мышца предплюсны

составляло множество сходных мышечных сегментов. У амфибий появились разные группы мышц (рис. 159): мышцы ног (например, бедренные, икроножная, малоберцовая, предплюсневые, сгибатели и разгибатели; мышцы, соединяющие ноги с поясами конечностей (например, грудная, дельтовидная, ягодичная и др.), мышцы, изменяющие объем ротовой полости (подчелюстная, подъязычная и др.), а также многие другие. Таким образом, у земноводных были заложены основы той мышечной системы, которая потом развивалась, усложнялась и подвергалась дальнейшей дифференциации у вышестоящих позвоночных — рептилий, птиц и млекопитающих. Однако у земноводных как низших наземных позвоночных сохранились следы метамерной мускулатуры, в частности довольно хорошо выраженные на брюшной стороне тела.

**Кровеносная система** (рис. 160). Она тоже сильно изменилась по сравнению с той же системой рыб в связи с заменой жаберного дыхания на легочное, развитием из парных плавников расчлененных ног, преобразованием мышечной и других систем, вызванных приспособлением амфибий к наземному образу жизни. Сердце намного крупнее и сложнее устроено, чем у рыб, и состоит из трех камер: левого предсердия, правого предсердия и одного желудочка. В левое предсердие поступает по легочным венам кровь, насыщенная в легких кислородом и бедная углекислым газом. Такую кровь принято называть *артериальной*, хотя ее принесли вены. В правое предсердие поступает по венам кровь, отдавшая разным органам большую часть кислорода и насыщенная углекислым газом. Такую кровь принято называть *венозной*. В результате сокращения предсердий кровь из них попадает в единственный желудочек, но там артериальная и венозная порции ее полностью не смешиваются, так как этому препятствуют многочисленные выросты на внутренней стороне желудочка. Поэтому после сокращения предсердий в правой части желудочка будет находиться венозная кровь, в левой — артериальная, а в средней — смешанная.

От правой части желудочка отходит артериальный конус (унаследованный амфибиями от кистеперых рыб), от которого берут начало четыре пары артерий (образовавшиеся из жаберных приносящих артерий рыб). Первая пара (самая передняя) — сонные артерии, несущие кровь к голове; вторая и третья пары — артерии, соединяющиеся в самый большой сосуд тела — аорту, разветвления которой направляются в разные части тела; четвертая пара — легочно-кожные артерии, которые потом разделяются на самостоятельные легочные артерии, несущие кровь в легкие, и кожные артерии, несущие кровь в кожу. В результате сокращения желудочка первая порция крови, попадающая в

---

\* Третья пара сосудов сохранилась только у низших (хвостатых) амфибий. у остальных отрядов класса она редуцировалась.

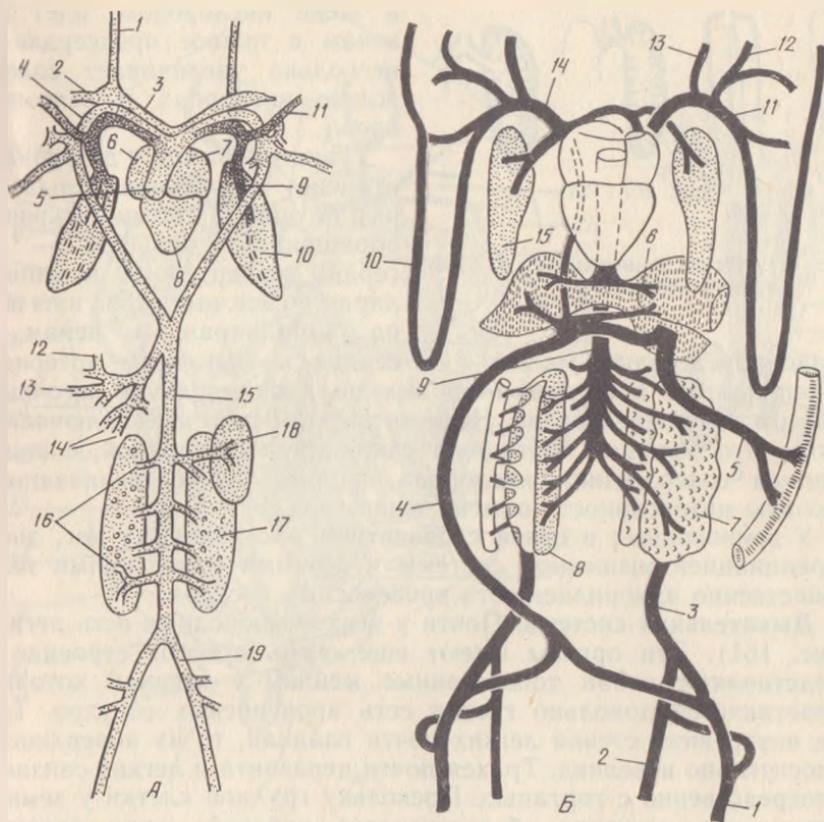


Рис. 160. Главные артериальные и венозные сосуды земноводного (лягушки):

А — артериальные сосуды (1 — наружная сонная артерия, 2 — внутренняя сонная артерия, 3 — общая сонная артерия, 4 — легочно-кожная артерия, 5 — артериальный конус, 6 — правое предсердие, 7 — левое предсердие, 8 — желудочек, 9 — легочная артерия, 10 — легкое, 11 — кожная артерия, 12 — печеночная артерия, 13 — желудочная артерия, 14 — кишечная артерия, 15 — спинная аорта, 16 — почечные артерии, 17 — почка, 18 — левый семенник (правый удален), 19 — подвздошная артерия), Б — венозные сосуды (1 — бедренная вена, 2 — седалищная вена, 3 — подвздошная вена, 4 — брюшная вена, 5 — воротная вена печени, 6 — печеночная вена, 7 — левый яичник, 8 — почка, 9 — задняя полая вена, 10 — большая кожная вена, 11 — подключичная вена, 12 — внутренняя яремная вена, 13 — наружная яремная вена, 14 — передняя полая вена, 15 — легкое

артериальный конус, будет венозная и она направляется в самые близкие к правой части желудочка и широкие легочно-кожные артерии; вторая порция крови — смешанная — направляется в аорту; третья порция крови — артериальная — идет в сонные артерии. Следовательно, в отличие от жаберных приносящих артерий рыб, которые несли только венозную кровь, перечисленные главные артерии амфибий несут разную кровь, что обеспечивает наиболее целесообразное распределение ее в организме в связи с переходом к легочному способу дыхания. Кровь, насыщенная

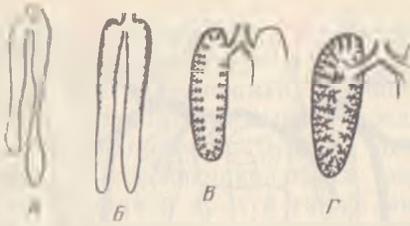


Рис. 161. Легкие земноводных (А, Б) и пресмыкающихся (В, Г)

в коже кислородом, идет по венам в правое предсердие и несколько увеличивает содержание кислорода в венозной крови.

Таким образом, у амфибий и отличие от бесчелюстных и рыб не один, а два круга кровообращения: большой — от сердца по артериям и капиллярам во все части тела и из них по капиллярам и венам и

правое предсердие; малый — от сердца по легочным артериям и капиллярам в легкие и из них по капиллярам и легочным венам в левое предсердие. Недостаток этой системы заключается в том, что большая часть тела снабжается смешанной, с пониженным содержанием кислорода кровью, не обеспечивающей высокую интенсивность обмена веществ.

У земноводных в связи с развитием расчлененных ног, дифференциацией мышечной системы и другими изменениями тела существенно изменилась сеть кровеносных сосудов.

**Дыхательная система.** Почти у всех земноводных есть легкие (рис. 161). Эти органы имеют еще очень простое строение и представляют собой тонкостенные мешки, в стенках которых разветвляется довольно густая сеть кровеносных сосудов. Так как внутренняя стенка легких почти гладкая, то их поверхность относительно невелика. Трахея почти неразвита и легкие связаны непосредственно с гортанью. Поскольку грудной клетки у земноводных нет, дыхание обеспечивается работой мышц ротовой полости. Вдох происходит следующим образом. При открытых ноздрях (которые в отличие от ноздрей рыб сквозные, т. е., кроме наружных ноздрей, имеются и внутренние ноздри — хоаны) и закрытом рте оттягивается дно обширной ротовой полости и в нее поступает воздух. Затем ноздри закрываются особыми клапанами, дно ротовой полости поднимается и воздух нагнетается в легкие. Выдох происходит в результате сокращения брюшной мускулатуры.

Значительное количество кислорода земноводные получают через кожу и слизистые оболочки ротовой полости. У некоторых видов саламандр легких совсем нет и весь газообмен совершается через кожу. Однако кожа только в том случае может выполнять функции дыхания, если она влажная. Поэтому обитание земноводных в условиях недостаточной для них влажности воздуха невозможно. Личинки, живущие в воде, дышат жабрами (сначала — наружными, потом — внутренними) и кожей. У некоторых хвостатых земноводных, постоянно живущих в воде, жабры сохраняются всю жизнь. Таким образом, по способам дыхания амфибии еще близки к рыбам.

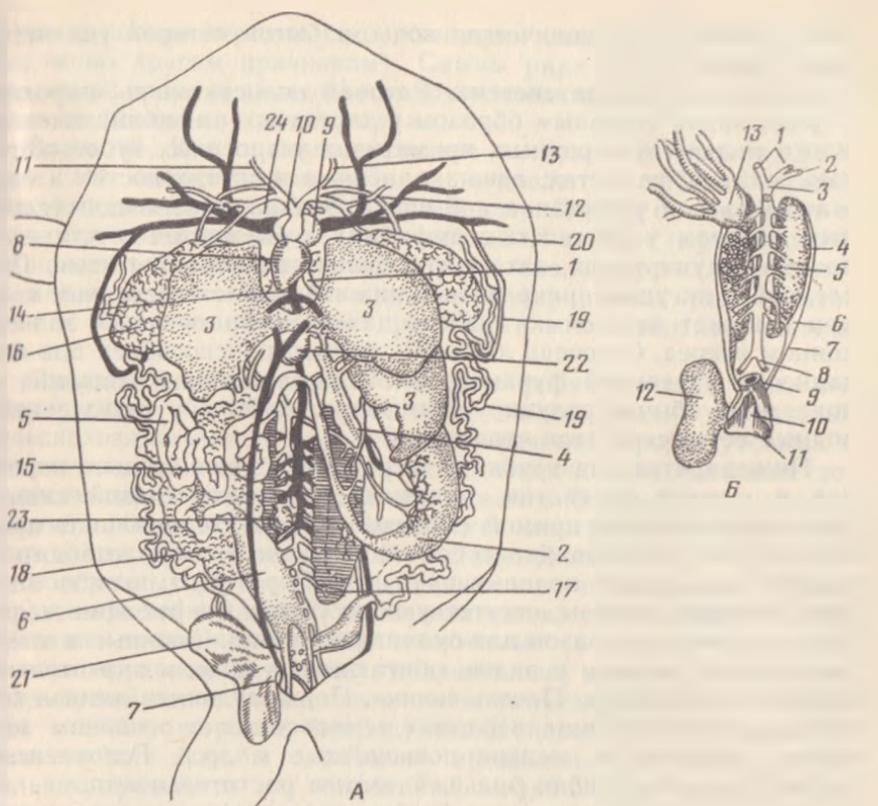


Рис. 162. Анатомия земноводного (лягушки):

*А* — внутренние органы самки: 1 — пищевод, 2 — желудок, 3 — печень, 4 — поджелудочная железа, 5 — тонкая кишка, 6 — толстая (прямая) кишка, 7 — клоака (вскрытая), 8 — желудочек сердца, 9 — левое предсердие, 10 — правое предсердие, 11 — правая сонная артерия, 12 — левая дуга аорты, 14 — задняя полая вена, 15 — брюшная вена, 16 — легкие, 17 — левая почка (задний конец), 18 — правый яичник, 19 — левый яйцевод, 20 — устье (воронка) яйцевода, 21 — мочевого пузыря, 22 — желчный пузырь, 23 — селезенка, 24 — передняя полая вена (правая).

*Б* — мочеполовые органы самца: 1, 2, 3, 8 — различные сосуды, 4 — левая почка (туловищная), 5 — надпочечник, 6 — вольфов канал (играющий роль мочеточника и семяпровода), 7 — семенной пузырь (расширение вольфова канала), 9 — впадение прямой кишки в клоаку, 10 — отверстие вольфовых каналов в стенке клоаки, 11 — клоака вскрытая, 12 — мочевого пузыря, 13 — жировое тело

**Выделительная система.** Почки, как и у рыб, туловищные, но более компактной формы, расположенные в задней половине тела на спинной стороне (рис. 162). Моча удаляется через мочеточники (вольфовы каналы), впадающие, как и у кистеперых рыб, в клоаку, и накапливается в мочевом пузыре, который периодически опорожняется через клоакальное отверстие. Так как у амфибий кожа голая и они обитают во влажной или водной среде, то в их тело через кожные покровы может прони-

катель значительное количество воды, избыток которой удаляется через почки.

**Пищеварительная система.** Ротовая полость очень широкая. У ряда видов (главным образом у хвостатых амфибий) имеется много мелких, однородных, примитивно устроенных зубов, которые сидят на челюстях, сошнике, небных и других костях и служат лишь для удержания добычи. У большинства видов (главным образом у бесхвостых амфибий) зубы частично или полностью редуцируются, зато у них сильно развивается язык. Последний у лягушек прикреплен к нижней челюсти передним концом и может для поимки добычи далеко выбрасываться задним концом вперед. Он очень липкий и хорошо приспособлен для выполнения указанной функции. У видов, постоянно живущих в воде, язык обычно редуцируется. Захват добычи у таких земноводных осуществляется челюстями.

Пищеварительная трубка (см. рис. 162) сравнительно короткая и состоит из глотки, пищевода, желудка, тонкой кишки и совсем небольшой прямой (толстой) кишки. Задняя часть прямой кишки представляет собой клоаку; через нее выводятся, кроме кала, моча и половые продукты. В ротовую полость впадают слюнные железы, отсутствующие у рыб. Секрет этих желез служит главным образом для смачивания пищи. Слюнные железы очень слабо развиты у видов, обитающих в воде, и значительно лучше — у наземных. Печень велика. Поджелудочная железа хорошо выражена. Пища взрослых земноводных в основном животная (насекомые, мелкие позвоночные и др.). Головастики же бесхвостых амфибий большей частью растительноядны.

**Размножение.** Мужские половые железы (семенники) лежат около почек (см. рис. 162). Их протоки открываются в канальцы передней части почек (см. рис. 146, А) и семя выводится, как и моча, через вольфовы каналы. Женские половые железы (яичники) сильно разрастаются в период икрометания. Икра выходит через очень длинные мюллеровы каналы. Последние не имеют прямой связи с яичниками и созревающая икра попадает через полость тела в воронки мюллеровых каналов.

Оплодотворение в большинстве случаев происходит в воде. У многих амфибий этому предшествует сближение самца и самки: самец обхватывает сзади самку, надавливая передними конечностями на ее брюшную стенку и этим способствует выходу в воду икры, которую он сразу оплодотворяет. Таким образом, при наличии полового акта оплодотворение происходит вне организма самки. У меньшинства видов (например, у тритонов) самец выделяет семя в особом мешочке (сперматофоре), который самка тут же захватывает краями клоаки. В данном случае полового акта нет, но оплодотворение — внутреннее. Наконец, у некоторых видов самец вводит семя в клоаку самки при помощи своей способной выпячиваться клоаки.

У многих видов хорошо выражен половой диморфизм (в ок

риске, строении передних ног, которыми самцы удерживают самок, и по другим признакам). Самцы ряда видов могут издавать очень громкие звуки благодаря усилению этих звуков голосовыми мешочками — *резонаторами*.

**Развитие.** Как правило, развитие земноводных происходит в воде. Из оплодотворенных яиц развиваются личинки (гололастики), имеющие рыбообразную форму. Дышат они жабрами и их внутреннее строение напоминает рыб. В течение периода роста происходит превращение головастика: сначала у них вырастают задние ноги, потом передние, жабры атрофируются, развиваются легкие, большие изменения происходят в кровеносной системе и т. д.

**Практическое значение.** Многие амфибии полезны тем, что уничтожают большое количество насекомых — вредителей сельскохозяйственных растений, переносчиков, промежуточных и окончательных хозяев паразитов, вызывающих заболевания домашних животных и людей. Во многих биоценозах амфибии размножаются в большом количестве и играют существенную роль в круговороте веществ. Масса земноводных используются в разнообразных научных исследованиях и в учебных целях. В ряде стран амфибий (главным образом лягушек) употребляют в пищу. Вред же, причиняемый этими животными (в частности, в рыбо-водном прудовом хозяйстве), сравнительно невелик. Между тем чрезмерный отлов этих позвоночных, уничтожение биотопов, где они водятся, широкое, непродуманное использование ядовитых веществ для борьбы с разными вредными организмами губительно отражается на популяциях амфибий. Поэтому проведение разных мероприятий по охране их весьма необходимо.

## Систематический обзор

Современные земноводные принадлежат к трем отрядам: хвостатые (около 300 видов), безногие (около 60 видов), бесхвостые (около 2000 видов). Среди наземных позвоночных класс амфибий занимает последнее место по количеству видов. В фауне СССР их около 30 видов.

**Отряд хвостатые амфибии.** Сравнительно небольшая группа животных (см. рис. 156), к которой относятся саламандры, грифоны, протеи (имеют жабры, живут в пещерных водоемах и лишены глаз), сирены (с жабрами и лишены задних ног) и др. Большинство хвостатых амфибий распространено в Северной Америке. По внешнему облику, внутреннему строению и образу жизни они ближе к рыбам, чем другие земноводные. Большую часть жизни хвостатые амфибии проводят в воде, некоторые сохраняют жаберное дыхание; легкие очень примитивны. Есть основание предполагать, что водный образ жизни у этих амфибий — вторичный. Возможно, что после того, как земноводные дали начало сухопутным позвоночным (пресмыкающимся), ам-

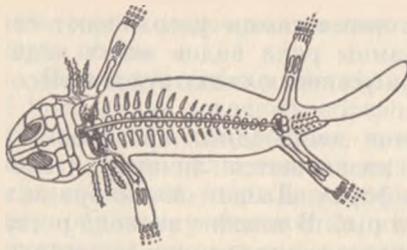


Рис. 163. Стегоцефал

фибиям стало трудно конкурировать со своими потомками. Нередко их жизнь была в меньшей опасности в мелких водоемах, где пресмыкающиеся жить не могут и почти не встречаются рыбы. Поэтому в процессе эволюции чаще выживали те амфибии, которые не заканчивали метаморфоза и оставались жить в воде (рис. 163).

Явление выпадения взрослой стадии и достижения личинкой половозрелости называется *неотенией*. Неотения имеет место и у животных других групп.

**Отряд безногие амфибии.** Маленькая группа червеобразных животных (червяки), сильно изменившихся в связи с роющим образом жизни и в то же время сохранивших ряд примитивных признаков. Оплодотворение внутреннее. Развитие личинок заканчивается в воде. Обитают преимущественно в Южной Америке, а также встречаются в тропической Африке и Южной Азии.

**Отряд бесхвостые амфибии.** Самая многочисленная группа современных земноводных, хорошо приспособленных к полуназемному образу жизни. К этому отряду относятся лягушки, жабы, квакши, чесночницы, жерлянки и др. Особенно многочисленны в тропических странах. Многие виды живут на деревьях. Некоторые бесхвостые (например, жабы) лучше переносят условия наземной жизни и дальше уходят от водоемов, чем большинство видов этой группы. У таких земноводных кожа грубее, лучше развиты легкие и т. д. Однако и они обитают только во влажных местах.

#### КЛАСС ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ, ИЛИ РЕПТИЛИИ (REPTILIA)

Пресмыкающиеся произошли во второй половине каменноугольного периода от более сложных древних земноводных, близких к стегоцефалам. В течение последующей, длительной эволюции они стали настоящими наземными животными, приспособленными к более активному, чем амфибии, образу жизни в различных частях суши, часто в очень засушливых условиях, к размножению и эмбриональному развитию вне водоемов. К современным рептилиям относятся ящерицы, змеи, крокодилы и черепахи (рис. 164).

#### Общая характеристика

**Строение.** У рептилий голова подвижно сочленена с туловищем и может совершать движения не только, как у амфибий, в вертикальном направлении, но и в горизонтальном. Появилась шея

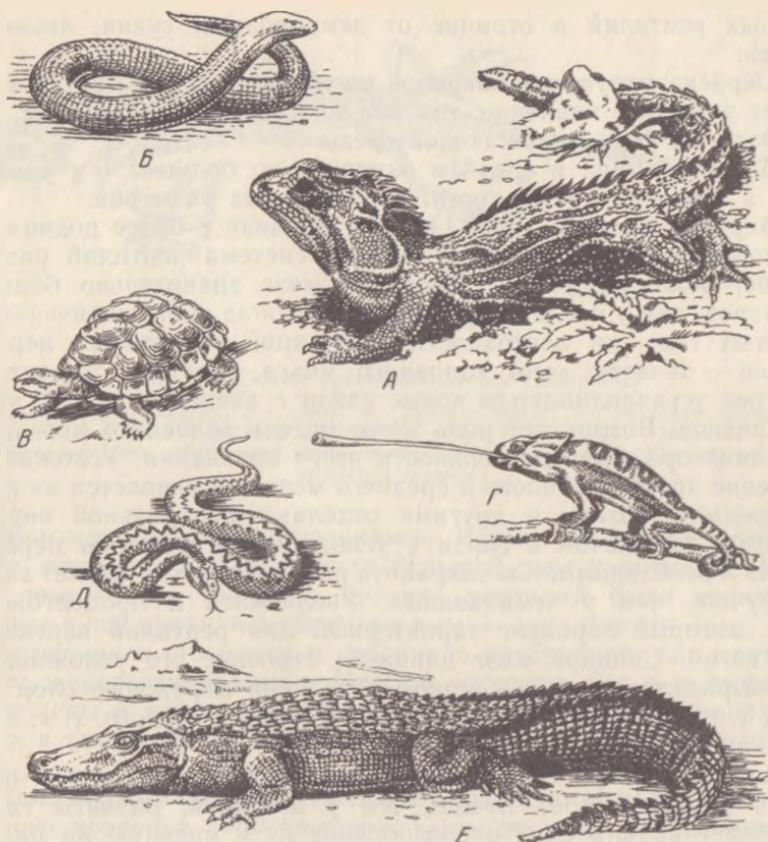


Рис. 164. Представители главных групп современных пресмыкающихся:

А — гаттерия (подкл. первоящеры), Б — желтопузик (подкл. чешуйчатые, отр. ящерицы), В — степная черепаха (подкл. черепахи), Г — хамелеон (подкл. чешуйчатые, отр. ящерицы); Д — гадюка (подкл. чешуйчатые, отр. змей), Е — нильский крокодил (подкл. крокодилы)

Туловище удлинненное (только у черепах широкое), довольно гибкое; хвост у подавляющего большинства видов длинный, способный к разнообразным движениям; ноги сильно развиты (у некоторых видов ящериц и у всех змей ноги редуцированы в связи с переходом к другому активному способу передвижения).

Кожа покрыта роговыми прочными и в то же время легкими чешуями эктодермального происхождения, которые защищают тело не только от механических повреждений, но и от высыхания. Ороговевший слой кожи периодически сбрасывается во время линьки. У черепах и крокодилов в мезенхимном слое кожи развиваются окостенения, у остальных рептилий они отсутствуют. Черепахи хорошо защищены от врагов панцирями. Кожа совре-

менных рептилий в отличие от земноводных сухая, лишенная желез.

Окраска наружных покровов разнообразна и у многих видов имеет защитное значение, так как благодаря ей животные мало заметны на фоне окружающей среды.

Величина тела в среднем значительно больше, чем у амфибий, а некоторые виды достигают огромных размеров.

**Нервная система** (рис. 142, Д). В связи с более подвижным и сложным образом жизни нервная система рептилий развита лучше, чем у амфибий. Передний мозг значительно больших размеров, чем у последних (в особенности за счет увеличения полосатых тел), на поверхности полушарий появляются нервные клетки — зачаток коры головного мозга. Поэтому у рептилий быстрее устанавливаются новые связи с внешней средой, чем у их предков. Возрастает роль этого отдела головного мозга, как координатора жизнедеятельности всего организма. Усложняется строение промежуточного и среднего мозга, усиливается их связь с передним мозгом и другими отделами центральной нервной системы. Мозжечок в связи с усложнением способов передвижения и необходимостью сохранять равновесие тела развит заметно лучше, чем у земноводных. Увеличился и продолговатый мозг, который образует характерный для рептилий вертикальный изгиб. Спинной мозг длинный; строение его усложнилось. Это выразилось в более резком отделении наружного слоя (белого, т. е. проводящих путей) от внутреннего (серого, т. е. нервных клеток) слоя.

Из органов чувств у рептилий (за исключением змей и некоторых других видов) лучше, чем у амфибий, развиты глаза: они более подвижны. Приспособление их к видению на разных расстояниях (у многих видов на довольно больших) обеспечивается не только, как у рыб и амфибий, перемещением хрусталика, но и, как у высших позвоночных, путем изменения его кривизны. Кроме век, имеется мигательная перепонка. У ряда видов есть теменной орган, связанный с промежуточным мозгом и способный к восприятию световых раздражений. Некоторые прогрессивные изменения произошли в органе слуха: немного увеличился нижний мешочек; слуховая косточка лучше передает колебания барабанной перепонки во внутреннее ухо; кроме овального окошечка, появилось второе окошечко — круглое, что увеличивает подвижность экзолимфы, окружающей лабиринт; барабанная перепонка расположена не на поверхности головы, а в небольшом углублении. Органы обоняния развиты довольно хорошо, внутренняя поверхность их увеличилась. Органы вкуса у большинства видов развиты слабо. В осязании большую роль играет язык.

**Скелет** (рис. 165). Он почти полностью окостенел благодаря замене грубой волокнистой костной ткани, характерной для земноводных, тонкой волокнистой, его прочность возросла, опорная

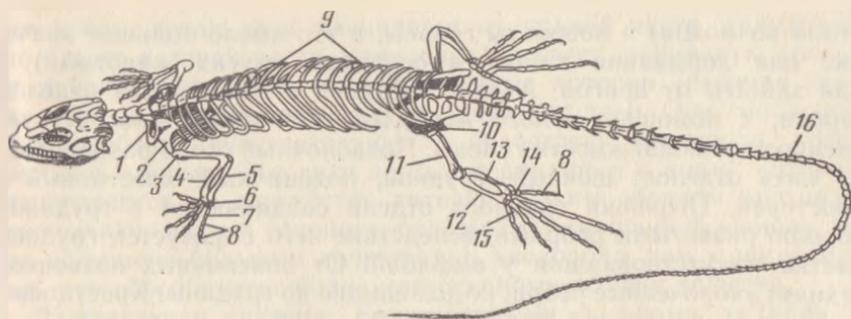


Рис. 165. Скелет пресмыкающегося (ящерицы):

1 — ключица, 2 — лопатка, 3 — плечо, 4 — лучевая кость, 5 — локтевая кость, 6 — запястье, 7 — пясть, 8 — фаланги пальцев, 9 — ребра, 10 — таз, 11 — бедро, 12 — большая берцовая кость, 13 — малая берцовая кость, 14 — предплюсна, 15 — плюсна, 16 — хвостовые позвонки

и защитная функции улучшились. Череп увеличился; вместимость мозгового отдела стала большей, чем у амфибий. Боковая поверхность черепа у древних рептилий была сплошной, позднее в ней появились височные ямы — одна или две (рис. 166), что уменьшило его массу и увеличило поверхность для прикрепления жевательных мышц. Нижние челюсти, как и у амфибий, подвешены к мозговому отделу черепа при помощи квадратной кости и тоже состоят из нескольких костей (зубной, сочленовной и др.).

Тело первого позвонка (*атланта*) приросло в виде зубца к телу второго позвонка (*эпистрофея*). Кольцевидный атлант получил возможность вращаться вокруг зубца эпистрофея, благодаря чему

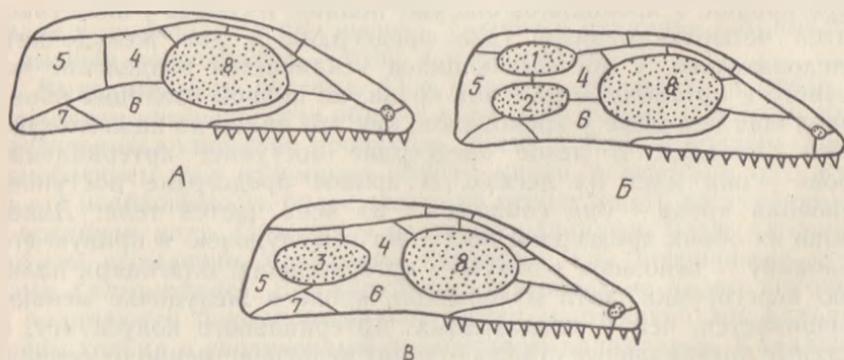


Рис. 166. Эволюция черепа пресмыкающихся:

А — височных ям нет, Б — две височные ямы, В — одна височная яма;

1, 2 — верхняя — нижняя височные ямы, 3 — единственная боковая височная яма, 4 — заднелобная кость, 5 — чешуйчатая кость, 6 — скуловая кость, 7 — квадратно-скуловая кость, 8 — глазница

стали возможны и повороты головы, а это имело большое значение для добывания пищи (в основном других животных) и для защиты от врагов. Атлант соединен с затылочным отделом черепа, с помощью *одного мышцелка*, что также способствует увеличению подвижности головы. Позвоночный столб разделяется на пять отделов: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой. Позвонки грудного отдела соединяются с грудной хорошо развитыми ребрами, вследствие чего образуется грудная клетка, отсутствовавшая у амфибий. От поясничных позвонков отходят укороченные ребра, не достигающие до грудины. Крестцовых позвонков два (у амфибий один). В хвостовом отделе (за исключением черепах) позвонков много.

Кости ног лучше развиты и они более прочные, чем у земноводных. Между костями запястья и предплюсны имеются подвижные суставы. Поэтому предплечье и проксимальный ряд запястья, а также голень и проксимальный ряд предплюсны функционируют как целостные образования. Особо нужно отметить усиление поясов конечностей: плечевого — благодаря его соединениям с грудиной и грудным отделом позвоночника, тазового — вследствие того, что он опирается на два крестцовых позвонка и обе его половины образуют два сращения — седалищное и лонное.

**Мышечная система.** Она подверглась дифференциации, развились новые группы мышц, от которых зависят повороты головы, движения возникшей у рептилий шеи, расширение и сужение грудной клетки и др. Значительно увеличилась мускулатура ног, развились сгибатели и разгибатели пальцев. Масса и сила всей системы возросли.

**Кровеносная система.** Сердце, как и у амфибий, трехкамерное (см. рис. 144, 167), но в желудочке снизу появляется зачаток перегородки. У крокодилов она уже полная, и сердце у них становится четырехкамерным (два предсердия и два желудочка). Следовательно, у пресмыкающихся усиливается разделение венозного и артериального токов крови, но полной изоляции обоих токов еще нет даже у крокодилов, как это видно из нижеследующего описания. В левое предсердие поступает артериальная кровь — она идет из легких. В правое предсердие поступает венозная кровь — она собирается из всех частей тела. Далее кровь из обоих предсердий поступает в желудочек: в правую его половину — венозная, в левую — артериальная. Благодаря наличию перегородки, хотя и неполной, кровь в желудочке меньше смешивается, чем у земноводных. Артериального конуса нет, и главные артериальные стволы отходят непосредственно от сердца.

От правой стороны желудочка отходят легочные артерии (бывшая четвертая пара жаберных артерий), несущие в легкие венозную кровь. Бывшая третья пара жаберных сосудов атрофировалась. Вторая пара сосудов состоит из двух дуг аорты: правая дуга начинается от левой части желудочка и несет артериаль-

ную кровь, левая дуга начинается от правой части желудочка (по ближе к левой части желудочка) и несет смешанную кровь. От правой дуги аорты отходят сонные артерии (бывшая перья пара жаберных сосудов), идущие к голове. Они снабжают мозг, особенно чувствительный к недостатку кислорода, артериальной кровью. Обе дуги аорты соединяются в аорту, которая разветвляется на множество артерий. Таким образом организм пресмыкающегося в основном снабжается смешанной кровью, но она насыщена большим количеством кислорода, чем у земноводных, что способствует более интенсивному обмену веществ.

**Дыхательная система.** Единственными органами дыхания у рептилий служат легкие, так как их кожа непригодна для газообмена; слизистая оболочка ротовой полости, играющая значительную роль в дыхании земноводных, используется для выполнения этой функции немногими видами пресмыкающихся. По этой причине и особенно в связи с возросшей активностью рептилий по сравнению с амфибиями строение легких и дыхательных путей усложнилось (см. рис. 161). Легкие представляют собой органы большей величины и глубже расположенные в грудной полости, чем у земноводных (рис. 167). Внутренняя поверхность их значительно возросла благодаря развитию на ней множества перекладин с более густой сетью кровеносных сосудов. Воздух поступает в легкие, пройдя через хоаны, глотку, гортань, длинную трахею, просвет которой поддерживается хрящевыми кольцами. Во время прохождения через трахею воздух очищается от пыли, температура его приближается к температуре тела. У амфибий трахея была в зачаточном состоянии. Задний конец трахеи разделяется на два бронха, в стенках которых тоже имеются хрящевые кольца. Осуществление вдоха и выдоха происходит более эффективно, чем у амфибий, благодаря развитию у рептилий грудной клетки, объем которой увеличивается при вдохе и уменьшается при выдохе. Такой же механизм сохранился у высших позвоночных — птиц и млекопитающих.

**Выделительная система.** Она сильно изменилась в связи с усилением интенсивности обмена веществ рептилий, что привело к увеличению количества продуктов диссимиляции, и полным приспособлением их к наземному образу жизни, вследствие чего возникла необходимость более экономно использовать поступающую в организм воду. Поэтому у рептилий развились более сложные органы выделения, названные *тазовыми*, или вторичными почками (*метанефрос*). Все канальцы этих почек не имеют воронок и начинаются боуменовыми капсулами, окружающими мальпигиевы тельца с увеличенным количеством капилляров. Канальцы тазовых почек очень длинные и густо оплетены капиллярами. В боуменовых капсулах из просочившихся туда из мальпигиевых телец растворенных в воде продуктов диссимиляции и некоторых органических веществ (например, глюкозы) образуется первичная моча. Последняя во время прохождения через длинные

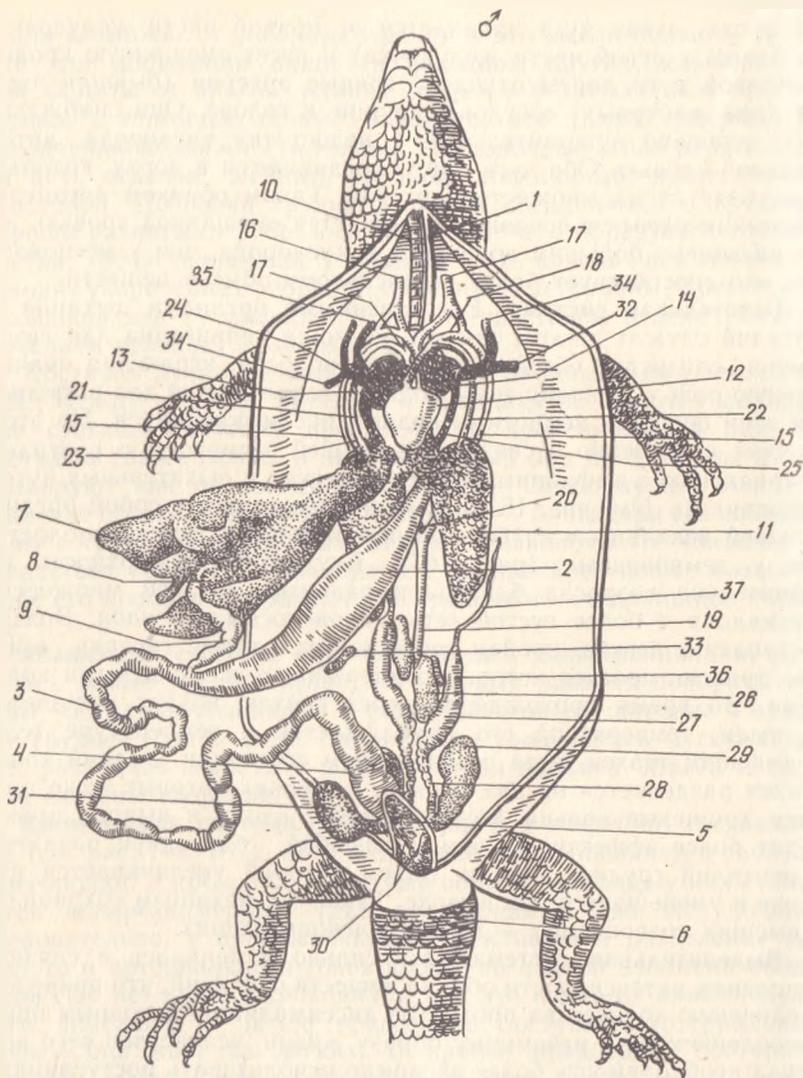


Рис. 167. Анатомия пресмыкающегося (ящерицы):

1 — пищевод, 2 — желудок, 3 — тонкая кишка, 4 — толстая кишка, 5 — клоака, 6 — выводное отверстие клоаки, 7 — печень, 8 — желчный пузырь, 9 — поджелудочная железа, 10 — трахея, 11 — левое легкое, 12 — желудочек сердца, 13 — правое предсердие, 14 — левое предсердие, 15 — правая дуга аорты, 15' — левая дуга аорты, 16 — правая сонная артерия, 17 — левая сонная артерия, 18 — левая дуга аорты, 19 — нисходящая аорта, 20 — соединение дуг аорты в спинную аорту, 21 — правая легочная артерия, 22 — левая легочная артерия, 23 — задняя полая вена, 24 — венозный синус (слабо выражен у ящерицы), 25 — легочная вена, 26 — левый семенник, 27 — придаток семенника, 28 — семяпровод, 29 — левая почка, 30 — впадение семяпровода в клоаку, 31 — мочевой пузырь, 32 — правая подключичная вена, 33 — селезенка, 34 — левая яремная вена, 35 — непарная головная вена, 36 — надпочечник

почечные канальцы отдает обратно в кровь через оплетающие их стенки капилляры значительную часть воды и другие вещества, необходимые для организма. Образовавшаяся после этого вторичная моча выходит не через вольфовы каналы, а через много развитые мочеточники в клоаку и накапливается в мочевом пузыре. Процессы образования первичной и вторичной мочи совершаются и в туловищных почках, но с возвратом меньшего количества воды в кровь. Первичноводные же позвоночные, в особенности земноводные, кожа которых голая, часто страдают от избытка воды, а не от недостатка ее. Следует также отметить, что у рептилий конечным продуктом разложения белков является мочева кислота, на выведение которой из организма с мочой затрачивается мало воды. У земноводных и у ряда других первичноводных позвоночных разложение белков приводит к образованию мочевины, на удаление которой требуется много воды.

У эмбрионов рептилий есть зачаток головной почки и развитая туловищная почка, которая функционирует у взрослых особей (у ряда видов ящериц) до наступления половой зрелости. Эти факты подтверждают преемственность трех видов почек в течение эволюции позвоночных.

**Пищеварительная система** (см. рис. 167). Она более дифференцирована, чем у земноводных. Зубы в основном сосредоточены на челюстях, количество их велико, но они однотипны и служат преимущественно для захвата добычи. Слюнные железы лучше развиты, чем у амфибий (у ряда видов выделения этих желез ядовиты). У рептилий начинается процесс образования твердого неба, который завершается у крокодилов. Благодаря образованию твердого неба ротовая полость отделяется от носоглоточной, что облегчает как дыхание, так и поглощение пищи. Хорошо развиты (особенно у хищников, поедающих позвоночных животных) глотка, пищевод и желудок. Печень (с желчным пузырем) и поджелудочная железа более совершенны, чем у земноводных. Тонкая кишка значительно удлинена; толстая кишка короткая и заканчивается клоакой. Современные пресмыкающиеся питаются преимущественно животными; число растительноядных видов незначительно.

**Размножение.** В состав мужской половой системы рептилий входят: два семенника округлой формы, лежащие по бокам поясничного отдела позвоночника, два придатка семенников, образовавшиеся из передних участков туловищных почек, два семяпровода (вольфовы каналы) и совокупительные органы, развитые из стенки клоаки. Женская половая система состоит из двух яичников, сильно разрастающихся в период размножения, и двух яйцеводов (мюллеровых каналов), впадающих в клоаку. Оплодотворение только внутреннее. Семя вводится самцами в клоаку самки при помощи совокупительных органов (рис. 168). Созревшие яйцеклетки, содержащие много желтка, попадают

Питание зародыша совершается за счет запасных веществ, содержащихся в желточном мешке. Таким образом, развитие яиц пресмыкающихся на суше надежно обеспечено. Понятно, что приспособления позвоночных к развитию на суше возникли в процессе длительной эволюции древних рептилий.

Всех позвоночных принято делить на две группы: позвоночных без амниона (и других зародышевых оболочек) — Anamniota и позвоночных с амнионом (и другими зародышевыми оболочками) — Amniota. К *анамниям* относятся низшие позвоночные круглоротые, рыбы и земноводные. Их развитие происходит только в водной среде. К *амниотам* относятся высшие позвоночные пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие, т. е. сухопутные позвоночные и их потомки, ставшие вторичноводными животными. Развитие зародышевых оболочек имело большое значение для приспособления к жизни на суше.

**Происхождение.** Первые рептилии, возникшие во второй половине каменноугольного периода, обитали во влажных биотопах суши и, вероятно, размножались и развивались в воде. К этому времени суша уже была заселена низшими наземными растениями, различными беспозвоночными, начиналось завоевание воздуха насекомыми. Рептилии, которые могли удаляться на большие расстояния, чем амфибии, от водоемов, имели в изобилии пищу и не встречали серьезных врагов. В конце каменноугольного периода и неоднократно в течение пермского периода климат становился более засушливым, что вызывало гибель многих амфибий, и, наоборот, содействовало прогрессивному развитию и более широкому распространению на суше рептилий. Спустя некоторое время они перешли к размножению и развитию вне водоемов, сначала в более влажных наземных биотопах, а потом в более сухих местах. В течение мезозойской эры они распространились по всему земному шару и возникло много различных групп (рис. 170). Наряду с хищниками было много растительноядных видов, появились рептилии, приспособленные к полету, и рептилии, обитающие в морях. Величина их тела была различна, но большинство были крупными животными, а некоторые имели гигантские размеры — до 20 м и более в длину. Климат на протяжении почти всей мезозойской эры был теплым, очень благоприятным для этих животных, не имеющих достаточно высокую постоянную температуру тела и теряющих свою активность при охлаждении окружающей среды.

В конце мезозойской эры на земном шаре происходили мощные горообразовательные процессы, сопровождающиеся резким изменением условий существования (температуры, влажности и др.). Это повлекло за собой массовое вымирание мезозойских рептилий, не выдержавших борьбу за существование в таких тяжелых для них условиях неорганической среды, осложненную соревнованием с млекопитающими и птицами. Тогда же возникли и стали многочисленными в течение кайнозойской эры новые груп-

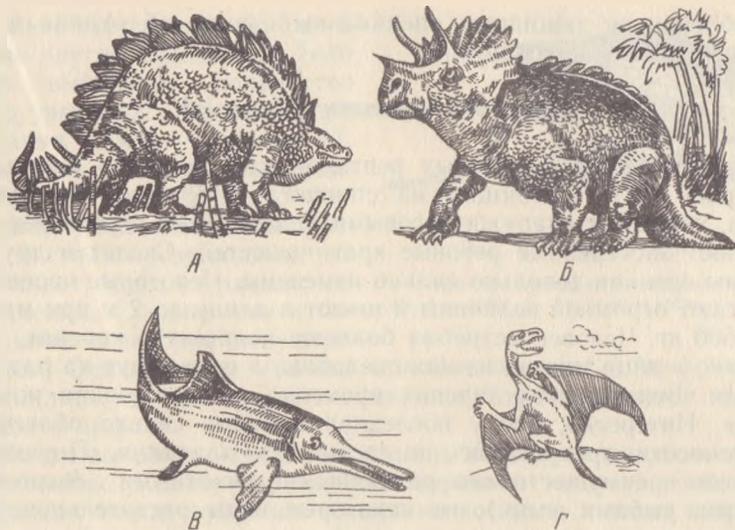


Рис. 170. Ископаемые пресмыкающиеся:

А — стегозавр, Б — трицератопс (быкоящер), В — ихтиозавр, Г — птеродактиль

пы пресмыкающихся — ящерицы и произошедшие от них змеи. Из старых же групп сохранились лишь один очень примитивный вид первоящеров, небольшое количество крокодилов и черепах. Современные рептилии распространены преимущественно в теплых странах, особенно в субтропических и тропических, в странах с умеренным климатом их мало, на далеком севере они отсутствуют.

### Систематический обзор

В мировой фауне насчитывается около 6600 видов рептилий: первоящеров — 1, черепах — 230, крокодилов — 22, ящериц — около 3900, змей около 2500. По численности видов рептилии стоят среди наземных позвоночных на втором месте, уступая только птицам.

### Подкласс первоящеры (Prosauria)

Единственный представитель этой очень древней группы — гаттерия (см. рис. 164) — сохранился только на островах Новой Зеландии. Строение гаттерии характеризуется рядом примитивных признаков: двояковогнутые позвонки с остатками хорды между ними, на сошнике имеются зубы, совокупительных органов нет и т. д. Длина тела до 60 см. После заселения Новой Зеландии людьми гаттерия была почти истреблена; сейчас от полного

истребления ее защищает специальный закон об охране этого замечательного животного.

### **Подкласс черепахи (Chelonia)**

Отличаются от остальных рептилий прежде всего панцирем (см. рис. 164), состоящим из спинного и брюшного костных щитов, покрытых снаружи роговыми пластинками. Зубов нет, их заменяют заостренные роговые края челюстей. Скелет и другие системы органов довольно сильно изменены. Некоторые черепахи достигают огромной величины и имеют в длину до 2 м при массе 500—600 кг. Человек истребил большое количество черепах, так как мясо и яйца многих из них съедобны, а щиты идут на разные изделия. Большинство черепах временно или постоянно живут в воде. Интересно, что у последних панцирь сильно облегчен, а конечности превратились в ласты для плавания. Питаются черепахи преимущественно различными животными (беспозвоночными, рыбами и др.), но некоторые виды растительноядны.

### **Подкласс крокодилы (Crocodilia)**

Крупные хищные пресмыкающиеся (самые большие из них достигают 10—12 м), ведущие водный образ жизни. Организация крокодилов в некоторых отношениях более совершенна, чем других рептилий (лучше развита нервная система, сердце четырехкамерное, зубы сидят в ячейках, имеется развитое твердое небо и т. д.). В настоящее время их осталось небольшое число видов и они все включены в Красную книгу. Крокодилы питаются крупными водными беспозвоночными, рыбами и другими позвоночными, в том числе млекопитающими. Некоторые виды нападают на человека. Из кожи крокодилов изготавливают различные изделия.

### **Подкласс чешуйчатые (Squamata)**

**Отряд ящерицы (Lacertilia).** Большинство ящериц — животные небольших размеров. Обитают в самых разнообразных условиях: в степях, пустынях, лесах, горах и т. д. Мелкие виды питаются насекомыми и другими беспозвоночными, более крупные (вараны и др.) нападают на позвоночных; немногие виды растительноядны. Ящерицы истребляют вредных насекомых. Некоторые ящерицы используют в пищу, но в общем практическое значение рассматриваемого отряда невелико. Известна лишь одна ядовитая ящерица — ядозуб, живущая на юге Северной Америки.

**Отряд змеи (Ophidia).** Своеобразная группа позвоночных (см. рис. 164), произошедших от каких-то вымерших ящериц. Следует отметить, что среди современных ящериц имеются виды, у которых наблюдается редукция ног. Змеи отличаются от своих предков

не только отсутствием ног, но и рядом других признаков. Тело очень вытянутое, количество ребер увеличилось (на них при ползании змеи опираются). У удавов сохранились рудименты таза и задних ног. Грудины у змей нет. Веки срослись и стали прозрачными, что защищает глаза от разных повреждений. Среднее ухо и барабанная перепонка редуцированы. Одни органы (почки, половые железы и др.) сильно удлинились, другие уменьшились или атрофировались (левое легкое и др.).

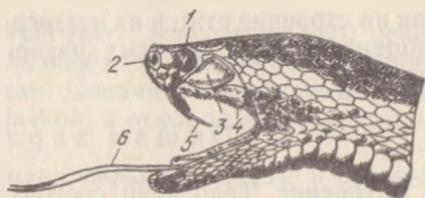


Рис. 171. Голова гадюки:

1 — глаз, 2 — ноздря, 3 — ядовитая железа, 4 — зубы, 5 — ядовитые зубы, 6 — язык

Почти все змеи — хищники и лишь некоторые виды питаются насекомыми. Кости, образующие верхнюю челюсть, подвижно соединены между собой и с соседними костями, а левая и правая половины нижней челюсти соединены связкой. Поэтому змеи могут широко раскрывать рот и заглатывать добычу больших размеров (рис. 171); стенки пищеварительной трубки тоже способны к значительному растяжению. Среди рассматриваемого отряда довольно много ядовитых видов. Яд выделяется видоизмененными верхнегубными слюнными железами и попадает в тело жертвы через раны, нанесенные особыми удлиненными зубами, расположенными на верхней челюсти (см. рис. 171). Эффективным средством против змеиного яда являются специальные сыворотки.

Почти все змеи — хищники и лишь некоторые виды питаются насекомыми. Кости, образующие верхнюю челюсть, подвижно соединены между собой и с соседними костями, а левая и правая половины нижней челюсти соединены связкой. Поэтому змеи могут широко раскрывать рот и заглатывать добычу больших размеров (рис. 171); стенки пищеварительной трубки тоже способны к значительному растяжению. Среди рассматриваемого отряда довольно много ядовитых видов. Яд выделяется видоизмененными верхнегубными слюнными железами и попадает в тело жертвы через раны, нанесенные особыми удлиненными зубами, расположенными на верхней челюсти (см. рис. 171). Эффективным средством против змеиного яда являются специальные сыворотки.

В СССР мало ядовитых змей, среди которых наиболее распространена *гадюка обыкновенная* (в степях южной части европейской территории СССР — *гадюка степная*). В Закавказье и Средней Азии обитает близкая к гадюке, очень ядовитая *гюрза*. На юге среднеазиатских республик СССР встречается одна из самых ядовитых змей — *кобра*. На домашних млекопитающих яд змей действует нередко сильнее, чем на человека. Однако польза, приносимая змеями, вероятно, значительно превышает причиняемый ими вред, так как они истребляют большое количество вредных грызунов, а яд разных змей идет на приготовление ряда лекарственных препаратов, в связи с чем некоторые виды этих пресмыкающихся разводят в специальных питомниках (серпентариях).

#### КЛАСС ПТИЦЫ (AVES)

Птицы возникли в начале юрского периода (по новейшим данным — в триасе) от пресмыкающихся, организация которых к этому времени уже сильно усложнилась в результате длительного эволюционного развития. Это сделало возможным переход древесных видов сначала к планирующему способу передвижения, а впоследствии к полету. Приспособление к полету наложило отпеча-

ток на строение птиц и их жизнедеятельность. Отдел зоологии, посвященный всестороннему изучению птиц, называется *орнитологией*.

### Общая характеристика

**Строение.** Тело птиц состоит из округлой головы, туловища, начинающегося очень подвижной шеей, передних конечностей, превратившихся в крылья, и хорошо развитых ног. Форма тела — обтекаемая, лишенная выступающих частей, компактная; крылья у передвигающихся по земле птиц или находящихся в покое сложены на спине. Поверхность распростертых во время полета крыльев значительно превышает поверхность туловища. Отмеченные особенности имеют большое значение для обеспечения передвижения птиц в воздухе, а также по земле. Хвост отсутствует.

Кожа тонкая, что имеет существенное значение для уменьшения массы тела птиц и обеспечения подвижности перьев. В ней нет, как и у современных рептилий, желез, клетки наружных

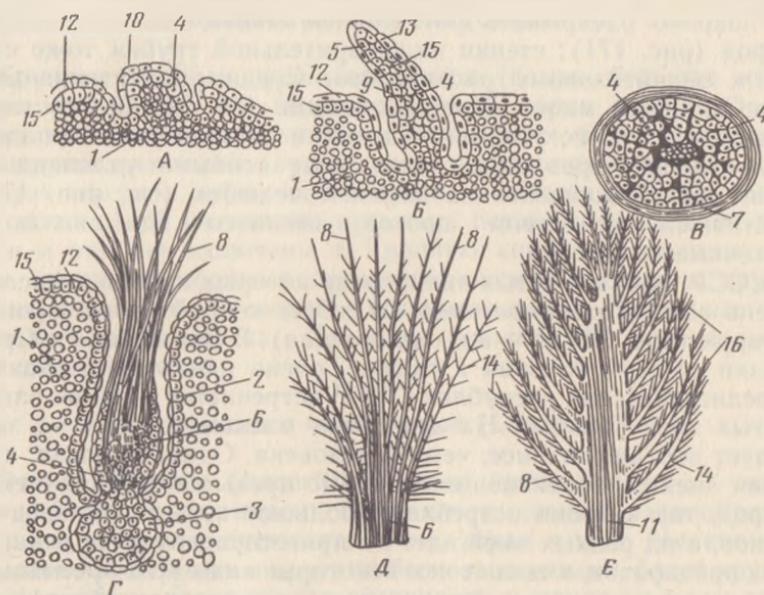


Рис. 172. Развитие пера:

*А* — появление зачатка пера, *Б* — образование зачатка пера, *В* — поперечный разрез через зачаток пера, *Г* — пуховое (птенцовое) перо в своем мешочке, *Д* — оно же, освобожденное из мешочка, *Е* — ранняя стадия строения окончательного пера;

*1* — соединительнотканная часть кожи, *2* — мешочек пухового пера, *3* — мешочек окончательного пера, *4* — выросты мальпигиева слоя в зачатке пера, *5* — зачаток пера, *6* — ствол птенцового пера, *7* — чехлик пера, *8* — бородки, *9* — сосочек, *10* — зачаток пера, *11* — стержень, *12* — роговой слой, *13* — его продолжение в зачаток пера, *14* — бородочки, *15* — мальпигиев слой кожи, *16* — опахало

слоев ее эпидермиса сильно ороговевают, вследствие чего резко уменьшается испарение воды, столь необходимой для интенсивного обмена веществ, присущего птицам. Соединительнотканый слой кожи подстилается рыхлой клетчаткой, в которой могут накапливаться запасы жира.

Тело покрыто перьями. Различают перья контурные и пуховые (рис. 172). Контурное перо состоит из рогового стержня, который разделяется на *очин* и *ствол*; от ствола отходят длинные роговые пластинки — *бородки первого порядка*, от них — более короткие *бородки второго порядка*, сцепленные крючочками, в результате чего образуется прочная пластинка — *опахало*. В пуховом пере стержни слабые, бородки — мягкие, не сцепленные крючочками. Различают еще пух, в котором стержня нет, а имеются только мягкие бородки. Контурные перья прикреплены к коже не на всей поверхности, а только на определенных участках — *птерилиях* (рис. 173). Остальные участки кожи — *аптерии* — лишены контурных перьев, хотя они прикрыты ими. На этих участках у большинства птиц есть пух и пуховые перья. Последние могут быть и на птерилиях. Контурные перья названы так потому, что они в значительной степени определяют форму (контур) птиц. Они образуют прочную поверхность крыльев и на заднем конце тела — рулевую лопасть. Следовательно, контурные перья играют первостепенную роль в обеспечении полета. Весь перьевого покрова предохраняет тело от излишней отдачи тепла и от механических повреждений, столь возможных во время полета, а также при передвижении по земле, на деревьях и т. д. Отмеченные положительные свойства перьевого покрова сочетаются с его малой массой, что так важно для летающих животных. Для сохранения эластичности контурных перьев птицы при помощи клюва смазывают их выделениями единственной кожной железы — *копчиковой*, расположенной около клоаки.

Образование пера начинается (см. рис. 172) с выпячивания эктодермального сосочка, схожего с первыми стадиями развития роговых чешуй рептилий. Внутри сосочка имеется вырост соединительнотканного слоя кожи с кровеносными сосудами, питающими развивающееся перо. Снаружи сосочек окружен эпидермальным чехликом, под покровом которого происходит ороговение групп эктодермальных клеток и превращение их в бородки. По окончании развития бородок чехлик сбрасывается, освобож-

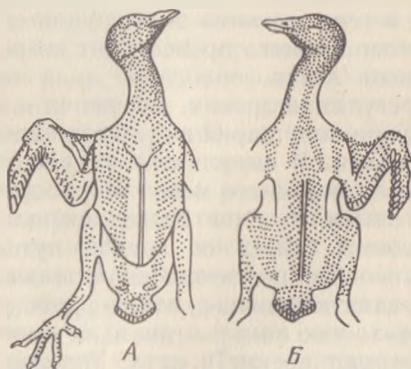


Рис. 173. Птерилии и аптерии птицы с брюшной (А) и спинной (Б) сторон

дая готовое перо в виде пуха. При формировании пуховых и контурных перьев образуются стержни, от которых отходят бородки. Следовательно, готовые перья представляют собой чисто эктодермальные образования, в развитии которых принимает участие мезодермальный слой кожи.

Несмотря на недостаточную прочность перьев, они все-таки повреждаются в результате воздействия разных внешних факторов, снашиваются (или, как говорят иногда, обнашиваются). Поэтому у птиц происходит периодическая смена оперения — *линька*. У одних птиц линьке одновременно подвергается весь перьевой покров. Такие птицы во время линьки не могут летать и прячутся в укромных местах. У других же птиц смена оперения совершается постепенно. Линька первого типа наблюдается у видов, которые добывают пищу не в полете; линька второго типа характерна для видов, которые настигают свою жертву на лету. Смена перьев необходима также в связи с изменениями условий среды в разные времена года, например, в зимнем оперении больше пуха и пуховых перьев, чем в летнем и т. д.

Окраска перьев птиц разнообразна и характерна для каждого вида. Она обусловлена сочетанием разных пигментов: темных — *меланинов*, желтых и красных — *липохромов*. При отсутствии пигментов окраска перьев белая. Значение окраски различно: благодаря ей птицы менее заметны на фоне тех биотопов, где они обитают; она облегчает встречу самцов и самок одного и того же вида, общение между особями последнего; она меняется в зависимости от изменений неорганических условий среды, например, птицы, обитающие в более влажных и теплых местах их ареала, имеют более темную окраску, а в более сухих и холодных местах — более светлую. У ряда видов окраска может меняться в связи с изменением сезонных климатических условий.

**Нервная система.** В связи с очень энергичным образом жизни птиц, потребовавшим усложнения всех систем органов, нервная система развита значительно лучше, чем у рептилий. Головной мозг намного превосходит по размерам мозг рептилий. Передний мозг велик, полосатые тела его, в которых находятся центры регуляции зрения, движения и других функций, весьма развиты. Кора полушарий выражена значительно лучше, чем у пресмыкающихся. В результате этих и других прогрессивных изменений роль переднего мозга как координатора всей сложной жизнедеятельности птиц резко возросла, способность к установлению новых связей со средой путем более быстрого приобретения условных рефлексов значительно улучшилась. Обонятельные доли развиты меньше, чем у ранее рассмотренных классов позвоночных, так как у птиц в их отношениях со средой главную роль играют зрение и слух. Усложнились и другие отделы головного мозга, в особенности мозжечок, имеющий очень крупные размеры. Значение его чрезвычайно возросло в связи с приспособлением птиц к полету. Спинальный мозг ввиду редукции хвоста короткий,

но строение его сильно усложнилось. Головных нервов - 12 пар.

Глаза велики, их масса у многих видов превосходит массу головного мозга. Дальность зрения у многих видов очень велика, поле зрения весьма широко; аккомодация к видению на разных расстояниях совершенна и осуществляется разными способами — изменением кривизны хрусталика, а также роговицы, в меньшей степени более старым способом, т. е. перемещением хрусталика. Птицы хорошо различают цвета, их оттенки, особенности рисунка окраски окружающих их предметов. Необходимость столь совершенного зрения птиц вполне понятна, если учесть быстроту их передвижения во время полета, да и во многих случаях по земле.

Орган слуха устроен более сложно, чем у рептилий; нижний мешочек, воспринимающий звуковые колебания, увеличен за счет отходящего от него отростка (его называют завитком улитки, сравнивая с гомологичным органом млекопитающих, у которых этот отросток имеет  $2\frac{1}{2}$  оборота); слуховая косточка благодаря изменениям в ее строении лучше передает в лабиринт звуковые колебания барабанной перепонки, расположенной в более развитом, чем у рептилий, наружном слуховом проходе; обрамление отверстия последнего перьями (особенно у совиных) напоминает слуховую раковину млекопитающих, играющую роль рупора. Птицы, как известно, издают разнообразные звуки, объединяющиеся у многих видов в сложные мелодии. В этом отношении птицы превосходят млекопитающих, способных издавать преимущественно однообразные звуки. Звуковая деятельность играет в жизни птиц огромную роль: в общении родителей с птенцами, самцов с самками, с другими особями того же вида, а также с представителями других видов.

Обоняние, как отмечалось, развито слабее, чем у других позвоночных, но у видов, питающихся падалью, которую они находят по запаху, оно развито лучше. Вкусовые раздражения воспринимаются особыми скоплениями клеток, расположенными на слизистой оболочке ротовой полости и языке. Но эти органы играют в жизни птиц несравненно меньшую роль, чем у млекопитающих. В коже имеются свободные окончания нервов и скопления разных чувствующих клеток, функции которых различны: осязание, восприятие изменений температуры, положения перьев и др.

Для нервной деятельности птиц характерны разнообразные и очень сложные *инстинкты*. Инстинктивная деятельность проявляется во взаимоотношениях самцов и самок, постройке гнезд, выкармливании и охране потомства, в способности многих птиц к дальним перелетам в связи со сменой времен года и т. д. Инстинкты проявляются на определенном этапе индивидуального развития птиц в определенных условиях внешней среды. Так, например, инстинкт ухаживания самцов за самками проявляется при достижении ими половой зрелости, наступление которой, в свою очередь, сильно зависит у ряда видов от удлинения светлого

периода суток весной. Другие инстинкты свойственны птицам в течение всей жизни. Отсутствие сознания в инстинктивных действиях можно проиллюстрировать на следующем примере. Хорошо известно, что кукушки подбрасывают свои яйца в гнезда мелких воробьиных птиц. Вылупившийся кукушонок, еще слепой и глухой, выбрасывает яйца и птенцов хозяев гнезда, а те продолжают кормить быстро растущего, прожорливого нахлебника. Способность к образованию условных рефлексов у птиц развита во много раз лучше, чем у пресмыкающихся. Этой способностью люди пользуются при разведении домашних птиц. У кур, например, легко и быстро вырабатываются условные рефлексы: они сбегаются к месту кормления, вечером возвращаются на насесты и т. д.

Инстинктивная деятельность особенно ярко проявляется у птиц, совершающих дальние сезонные перелеты: весной — из южных стран в северные страны, где они размножаются и выкармливают своих птенцов, а осенью с приближением более холодного времени возвращаются в южные страны. Инстинктивный характер перелетов подтверждается тем, что молодые птицы, появившиеся на севере, в ряде случаев летят на юг самостоятельно, а не с родителями, т. е. не используя опыта последних. Были поставлены опыты с перелетными птицами в условиях, которые оставались характерными для летнего времени года, тем не менее подопытные животные с приближением осени испытывали беспокойство и пытались улететь. Пути перелетов, места пребывания перелетных птиц в южных странах и места, где они выводят свое потомство в северных странах, почти всегда постоянны. Проблема перелетов до сих пор остается до конца не разрешенной, в частности, не выяснено с достаточной полнотой, чем руководствуются птицы, совершая столь далекие передвижения, хотя доказано, что они могут учитывать положение солнца, луны и звезд, обладают «компасным чувством» и т. д. Взрослые птицы, возвращающиеся в южные страны (причем в течение ряда лет), используют свой опыт в выборе наиболее удобных мест для миграций (вдоль рек, границ лесов и т. д.). Во время перелетов большое число птиц, конечно, погибают. Однако поскольку перелеты продолжаются в течение огромных промежутков времени, это означает, что они имеют большое приспособительное значение, так как обеспечивают размножение птиц в благоприятных условиях. Таким образом, способность к таким миграциям возникла у птиц в результате естественного отбора в течение длительного времени. Формирование перелетов начиналось с кочевков на небольшие расстояния. Постепенно расстояние увеличилось, когда это оказалось выгодным для сохранения вида. В заключение следует подчеркнуть, что известен ряд фактов, подтверждающих некоторую изменчивость миграций птиц, что является основой для возникновения новых путей перелетов. Понятно, что способность птиц к таким длительным миграциям стала возможной благодаря их совершенному

Рис. 174. Скелет птицы (голубя):

1 — шейные позвонки, 2 — грудные позвонки, 3 — хвостовые позвонки, 4 — копчик, 5 — клювовидный отросток на спинном отделе ребра, 6 — брюшной отдел ребра, 7 — грудина, 8 — киль, 9 — лопатка, 10 — воронья кость, 11 — ключица, 12 — плечевая кость, 13 — лучевая кость, 14 — локтевая кость, 15 — пястно-запястная кость, 16 — фаланга первого пальца, 17 — фаланги второго пальца, 18 — фаланги третьего пальца, 19 — подвздошная кость, 20 — седалищная кость, 21 — лобковая кость, 22 — бедро, 23 — голень, 24 — цевка, 25 — первый палец, 26 — четвертый палец



приспособлению к полету и прогрессивным особенностям всех систем органов, в первую очередь нервной системы. Птицам свойственны и некоторые проявления рассудочной деятельности; так, например, некоторые хищные птицы ожидают свою жертву, скрывшуюся в кусты, с противоположной стороны убежища.

**Скелет.** Череп в связи с большим размером головного мозга относительно велик (рис. 174). Он соединен с позвоночным столбом, как у тех пресмыкающихся, от которых произошли птицы, одним мыщелком — затылочным. Кости черепа тонкие, что уменьшает массу головы и облегчает ее движения при захвате добычи и во время полета, а также понижает центр тяжести тела, способствуя большей устойчивости его. Защита мозга усиливается сращением у взрослых птиц костей черепа, хотя у зародышей швы, разделяющие кости, имеются. В состав черепа входят в основном те же кости, что и у пресмыкающихся. Квадратные кости подвешивают, как и у земноводных и пресмыкающихся, нижнюю челюсть (образованную несколькими костями) к мозговому отделу черепа. Небо птиц образовано отростками верхнечелюстных костей, небными костями, сошником и крыловидными костями.

Для всех отделов позвоночника, кроме шейного, характерно сращение многих позвонков между собой. Эта особенность позвоночного столба обуславливает неподвижность туловища птиц, что имеет большое значение при полете. Шейный отдел позвоночника очень длинный (см. рис. 174). Строение первых двух шейных позвонков (атланта и эпистрофея) и седлообразные суставные поверхности остальных шейных позвонков обеспечивают чрезвычайную гибкость шеи. Поэтому голова птиц очень подвижна, что облегчает поиски и хватание пищи, чистку перьев, смазывание их выделениями копчиковой железы и т. д.

Ребра состоят из двух частей — позвоночной и грудинной. Такое строение ребер облегчает изменение объема грудной клетки, что очень важно при вдохе и выдохе. Соседние ребра соединены между собой маленькими клювовидными отростками, благодаря чему усиливается прочность грудной клетки. Грудина у летающих птиц и у пингвинов, плавающих при помощи ластов, т. е. видоизмененных крыльев, имеет *киль*, к которому прикрепляются сильно развитые большие грудные и другие мышцы. У бегающих птиц (страусов и др.) киль нет.

Передние конечности у птиц превратились в крылья. Основу крыла (см. рис. 174) составляет измененный скелет передних конечностей наземных рептилий, который состоит из хорошо развитой плечевой кости, прямой и более тонкой лучевой кости и изогнутой и более толстой локтевой кости и кисти, в которой произошли редукция ряда костей и слияние некоторых костей между собой. Из костей запястья остались лишь две косточки. Пястный отдел кисти представляет собой две кости, соединенные своими концами, образующие «пряжку». Сохранились рудименты трех первых пальцев, из которых второй развит лучше других. В результате этих изменений передняя конечность потеряла способность к передвижению по земле и не может выполнять хватательные функции, но ее кости образуют удлиненное и надежное основание для прикрепления мышц и перьев. Плечевой пояс состоит из узких лопаток, вороньих костей и ключиц. Последние срастаются нижними концами и образуют «вилочку».

Вследствие превращения передних конечностей в крылья движение по земле осуществляется только при помощи задних конечностей, причем вся тяжесть падает на них. В связи с этим скелет таза подвергается ряду существенных изменений. Таз птиц очень велик (см. рис. 174). У рептилий он был соединен с позвоночником в области двух (крестцовых) позвонков. У птиц сращение таза с позвоночным столбом, кроме крестцовых позвонков (их тоже обычно два), распространяется на оставшиеся хвостовые, все поясничные и даже задние грудные позвонки. Эти позвонки срастаются между собой и образуют сложный крестец, в состав которого может входить до 24 позвонков. Следовательно, ноги птиц имеют очень прочную опору. Седалищные кости срастаются на всем протяжении с подвздошными. Лобкового соединения нет и таз спереди широко открыт, благодаря чему птицы могут нести яйца большой величины.

С тазом сочленяется бедро. После бедра идет очень длинная голень, состоящая из большой берцовой кости, к которой в виде тонкого рудимента прирастает малая берцовая кость. Как показали эмбриологические исследования, с дистальным концом большой берцовой кости срастаются слившиеся кости первого (проксимального) ряда предплюсны. Второй (дистальный) ряд костей предплюсны срастается с плюсневыми костями и образуется довольно длинная кость — *цевка*. В результате описанных

изменений скелет ноги птицы стал более прочным, а общая длина этой конечности значительно удлинилась, что обеспечило более быстрое передвижение и облегчило добывание пищи при помощи клюва. Пальцев у большинства птиц четыре, причем первый направлен назад.

Скелет птиц в связи с приспособлением их к полету довольно сильно облегчен, что достигается разными способами: многие кости очень тонкие, в них мало костного мозга, в большие кости входят ответвления воздушных мешков и т. д. Кости, наполненные воздухом, называются *пневматическими*.

**Мышечная система.** Она значительно дифференцированнее и массивнее, чем у рептилий. Мышцы в основном сосредоточены на туловище и проксимальных частях конечностей, что способствует усилению компактности тела, важной для полета. Мышцы, выполняющие наибольшую нагрузку, содержат белок *миоглобин* (мышечный гемоглобин, близкий по составу к гемоглобину эритроцитов), благодаря которому в их волокнах накапливается резерв кислорода. Многочисленные мышцы шеи обеспечивают разнообразие и быстрые движения головы. Наибольшего развития достигает большая грудная мышца, прикрепляющаяся к килю грудины. В функции этой мышцы входит опускание крыла, для чего необходимо преодолеть большое сопротивление воздуха. Масса ее может достигать до  $\frac{1}{5}$  —  $\frac{1}{4}$  массы тела. Подъем крыла обеспечивается малой грудной (подключичной) мышцей, которая прикреплена к вороньей кости (коракоиду) и грудины, а ее сухожилие — к головке плечевой кости. Расширение грудной клетки происходит благодаря сокращению межреберных и некоторых других мышц. Очень хорошо развиты мускулы ног, из которых самые большие прикреплены начальными концами к разным участкам таза, а более мелкие находятся на бедре и голени. Весьма совершенны разгибатели и сгибатели пальцев. У птиц развился мышечный механизм, обеспечивающий им прикрепление при помощи пальцев к веткам деревьев во время сна. Имеется подкожная мускулатура, от которой зависит изменение положения перьев на больших участках поверхности тела и отдельных перьев.

Различают два главных вида полета: *парящий* и *машущий* (*пропеллирующий*). Первый присущ многим птицам: обладая прекрасно развитой нервной системой, они хорошо ориентируются в воздушных течениях и используют восходящие токи воздуха для парения при помощи распростертых крыльев, редко взмахивая ими. Второй возможен только при непрерывной работе крыльев, число взмахов которых у самых мелких птиц — колибри доходит до 50 — 80 в секунду. Скорость полета различна: у голубей — 30—60 км/ч, у ласточек — 40—60, у стрижей — до 100 — 120 км/ч. Скорость полета возрастает при попутном ветре и замедляется при встречном. Перелетные птицы, хорошо приспособленные к длительному нахождению в воздухе, преодолевают в сутки в среднем 200—400 км. Полет происходит, как правило, на

небольшой высоте (100—300 м), но птицы могут подниматься и на несколько тысяч метров. Длина пролетных путей некоторых видов птиц достигает 12 000 км.

**Кровеносная система** (рис. 144, Д). Сердце птиц четырехкамерное и состоит из двух предсердий и двух желудочков. Правый желудочек, получающий венозную кровь из правого предсердия, полностью отделен от левого желудочка, получающего артериаль-

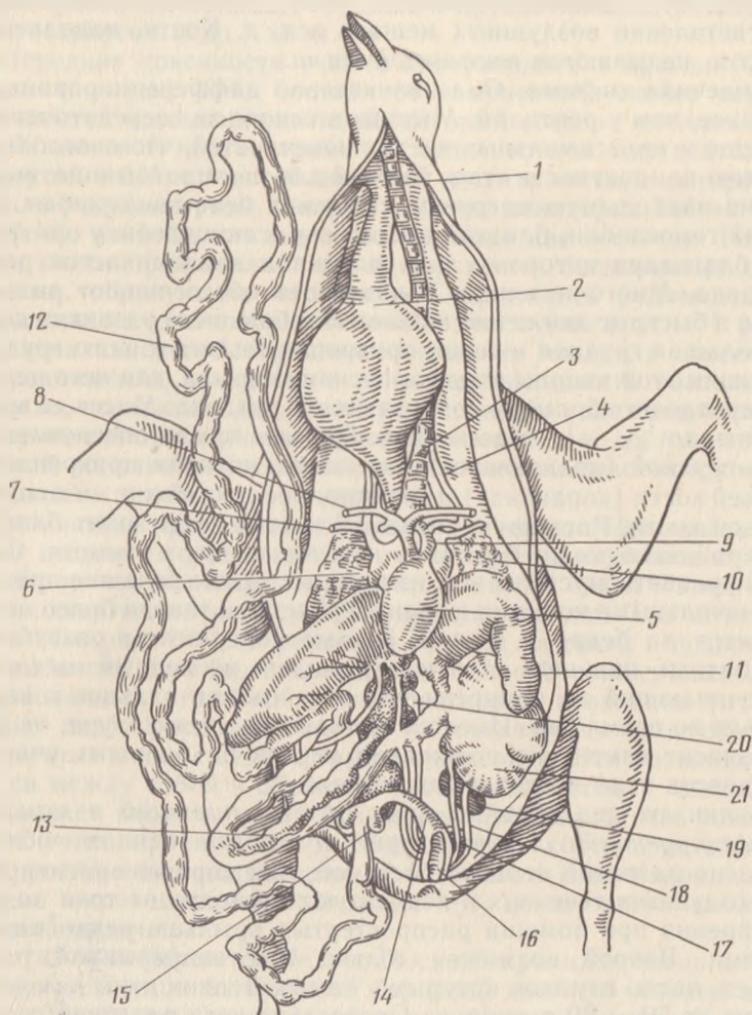


Рис. 175. Анатомия птицы (голубя):

1 — трахея, 2 — зоб, 3 — певчая (нижняя) гортань, 4 — яремная вена, 5 — желудочки сердца, 6 — правое предсердие, 7 — аорта, 8 — безымянная артерия, 9 — легочные артерии, 10 — легкие, 11 — печень, 12 — тонкая кишка, 13 — поджелудочная железа, 14 — толстая кишка, 15 — слепая кишка, 16 — клоака, 17 — фабрициева сумка, 18 — мочеточник, 19 — почка, 20 — семенник, 21 — мышечный желудок

ную кровь из левого предсердия. Левая дуга аорты атрофировалась, а правая дуга аорты, отходящая от левого желудочка, несет артериальную кровь, попадающую по разветвлениям аорты во все части тела. Следовательно, у птиц полностью отделился артериальный ток крови от венозного, и их организм снабжается только артериальной кровью. Это способствовало резкому усилению обмена веществ у птиц по сравнению с их предками.

Сердце птиц очень часто сокращается: у мелких видов в состоянии покоя — 400—600 раз в мин, в полете — до 1000; у видов средней величины — в состоянии покоя 200—300, в полете — до 600 раз в минуту; у более крупных видов частота сокращений меньше, но она превосходит аналогичные показатели рептилий и даже млекопитающих. Следовательно, кровь движется в теле птиц с очень большой скоростью, что способствует быстрому удалению продуктов диссимиляции и насыщению тела кислородом и питательными веществами. Сердце птиц (рис. 175), выполняющее такую большую работу, относительно велико: масса его достигает у мелких видов 2,4—2,85 % всей массы тела; у более крупных видов относительная масса сердца меньше, но она значительно больше, чем у рептилий (0,2—0,3 %) и даже у млекопитающих (0,2—1,0 %). Количество крови, число эритроцитов и содержание гемоглобина у птиц значительно больше, чем у рептилий. Отмеченные особенности кровеносной системы, а также ряд других, не упомянутых здесь, обеспечивают весьма энергичный образ жизни птиц.

**Дыхательная система** (рис. 176). Устроена она значительно сложнее, чем у рептилий. *Бронх*, ответвляющийся от заднего конца трахеи, входит в легкое, пронизывает его насквозь и его полость переходит за пределами легкого в полость большого воздушного мешка. От центрального бронха отходят *вторичные бронхи*, из которых несколько бронхов (чаще четыре) тоже пронизывают легкое и соединяются с другими воздушными мешками. Остальные вторичные бронхи (10—14) заканчиваются слепо, т. е. не соединены с воздушным мешком. Вторичные бронхи соединены между собой многочисленными *парабронхами*, от которых отходит множество каналов — *бронхиол*, густо оплетенных капиллярами. Поверхность бронхиол очень велика и обеспечивает интенсивный газообмен, столь необходимый птицам.

Воздушные мешки — тонкостенные образования — отходят от упомянутых выше сквозных бронхов. Имеются следующие воздушные мешки: парные — шейные, подмышечные, переднегрудные, заднегрудные и брюшные, непарный — межключичный (рис. 177).

У птицы, не находящейся в полете, при вдохе вследствие сокращения определенных мышц расширяется грудная клетка (при этом поднимается грудная кость), что влечет за собой расширение воздушных мешков и приток в них через легкие воздуха. Сами легкие малоэластичны и почти не расширяются. При выдохе, происходящем при сжатии грудной клетки и опускании грудины, воздушные мешки сжимаются и значительная часть наполняюще-

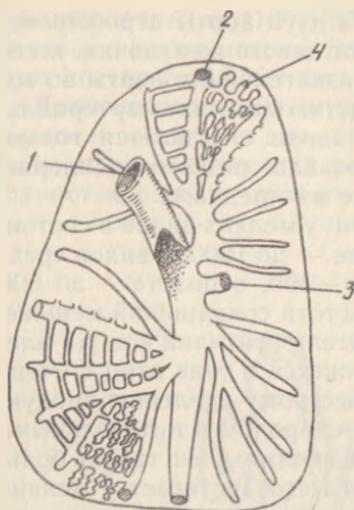


Рис. 176. Строение легкого птицы:

1 — бронх, 2 — вторичные бронхи, 3 — места соединения вторичных бронхов с воздушными мешками, 4 — бронхиолы

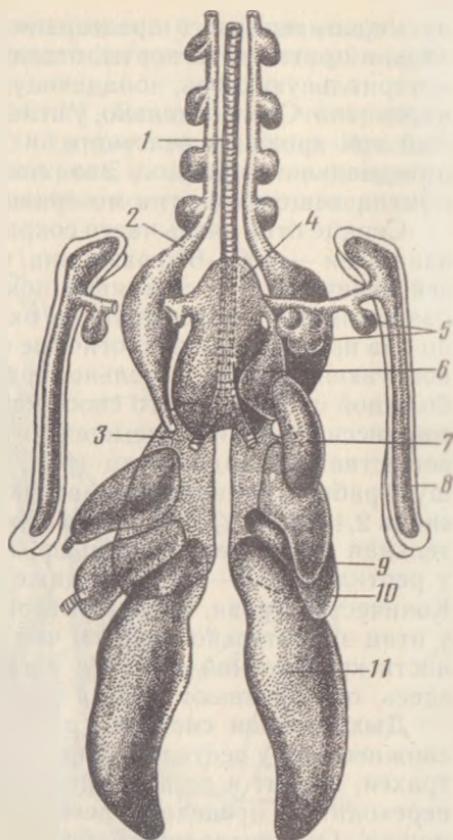


Рис. 177. Воздушные мешки птицы (вид с брюшной стороны):

1 — трахея, 2 — шейный мешок, 3 — легкое, 4 — межключичный мешок, 5—8 — выросты межключичного мешка, 9 — переднегрудной мешок, 10 — заднегрудной мешок, 11 — брюшной воздушный мешок

го их воздуха попадает в легкие. Так как в воздушных мешках кислород не потребляется, то капилляры бронхиол насыщаются кислородом не только при вдохе, но и при выдохе. Поэтому принято говорить, что у птиц *двойное дыхание*. У летящих птиц грудина остается неподвижной (ибо она является опорой для главных летательных мышц), расширения и сжатия грудной клетки не происходит и вентиляция легких в таком состоянии совершается в результате того, что при подъеме крыльев воздушные мешки расширяются, а при опускании крыльев сжимаются.

Интенсивность газообмена усиливается у птиц благодаря очень высокой частоте вдохов и выдохов (до 90—100 раз в минуту у небольших птиц, т. е. значительно больше, чем у млекопитающих). Кроме того, гемоглобин птиц быстрее отдает тканям кислород, чем гемоглобин млекопитающих.

Воздушные мешки, помимо их важнейшей роли в процессах дыхания, выполняют и другие функции: заполняя брюшную полость тела и проникая в некоторые длинные кости, они уменьшают приблизительно на 10 % массу тела, являются изолирующей прок

ладкой между органами, уменьшают теплоотдачу, облегчают процессы дефекации и откладки яиц.

У птиц очень длинная трахея. Просвет ее поддерживается хрящевыми кольцами, которые в некоторых случаях окостеневают. Гортань, от которой начинается трахея, у птиц не приспособлена к издаванию звуков, а певчей, или нижней, гортанью является орган, возникший в результате преобразования нижней части трахеи и начальных частей главных бронхов, имеющий внутри перепонки и сложнодифференцированную мускулатуру, способствующую вибрации последних. Трахея, помимо очищения воздуха от пыли и согревания его, имеет значение для усиления издаваемых нижней гортанью разнообразных звуков.

**Выделительная система.** В результате интенсивного обмена веществ у птиц выделяется большое количество продуктов диссимиляции, которые как можно скорее должны быть удалены из организма. Эту функцию выполняют тазовые почки. Последние, унаследованные птицами от рептилий, усложнились, относительная масса их сильно увеличилась, достигнув 1—2,6 % массы всего тела. Почки у большинства видов птиц внешне подразделяются на три доли. Моча удаляется через мочеточники в клоаку; она, как и у пресмыкающихся, богата мочевой кислотой и консистенция ее кашицеобразная. Мочевое пузыря у птиц нет и моча часто удаляется из клоаки. Накопление ее в мочевыносящих путях увеличивало бы массу тела птиц.

**Пищеварительная система** (см. рис. 175). Энергия, затраченная животным организмом, может быть возмещена только за счет ассимилированных им пищевых веществ. Вследствие большого расхода энергии птицы очень прожорливы; их пищеварительный аппарат быстро переваривает пищу. В строении пищеварительного аппарата птиц, помимо приспособления его к быстрому разложению органических веществ, часто труднопереваримых, отразилась в сильной степени необходимость различными способами облегчить массу тела.

Все современные птицы не имеют зубов. Края челюстей — роговые, образуют клюв, служащий для захвата пищи и у некоторых видов — для размельчения ее. Поскольку в ротовой полости птиц не происходит механической обработки пищи, как это имеет место у млекопитающих, эта обработка почти целиком совершается в других частях пищеварительной трубки. В ротовую полость открываются протоки слюнных желез, секрет которых смачивает пищу. Из ротовой полости пища попадает в глотку и далее в пищевод, где у многих птиц она задерживается в особом расширении — *зобе*. В последнем смоченная пища размягчается. Из зоба через нижний отдел пищевода пища проходит в *железистый желудок*, где она обволакивается пищеварительными соками, а затем переходит в *мышечный желудок*. У хищных птиц этот отдел выражен слабо, но он прекрасно развит у растительноядных видов. Мощная мускулатура желудка, жесткая внутренняя поверхность его, а также

находящиеся в его полости проглоченные камешки обеспечивают перемалывание различных пищевых продуктов, заключенных в крепкие оболочки. Здесь же, поскольку пища в предыдущем отделе была смешана с пищеварительными соками, продолжается ее химическое разложение, но в основном оно происходит в тонком отделе кишечника.

Тонкая кишка развита лучше, чем у пресмыкающихся, и в 2—4 раза превосходит длину тела, но она значительно короче, чем у многих млекопитающих. Очень длинная тонкая кишка и содержащаяся в ней пища чрезмерно увеличивали бы массу тела. Сравнительно небольшая длина тонкого кишечника возмещается сильным действием пищеварительных соков. Эти соки выделяются железами кишечной стенки и хорошо развитой поджелудочной железы. Важную роль в пищеварении играет *печень*, состоящая у птиц из двух долей. Желчного пузыря у некоторых птиц (например, у голубя) нет. Всасывание переваренной пищи происходит очень быстро благодаря наличию на внутренней поверхности тонкой кишки большого количества ворсинок.

Толстая кишка очень короткая, она заканчивается клоакой, в которую впадают, как и у пресмыкающихся, выводные протоки мочевых и половых органов. В короткой толстой кишке не может задерживаться и формироваться кал, и птицы испражняются очень часто. Быстрое опорожнение кишечника, возможное благодаря интенсивным процессам пищеварения у птиц, выгодно для облегчения их массы.

Состав пищи различен не только у разных видов, но и у птенцов и взрослых особей одного и того же вида. Так, например, куриные зерноядны, но их птенцы питаются насекомыми. Очевидно, для роста и развития молодых птиц большое значение имеет животный корм.

С клоакой связан особый мешковидный орган — *фабрициева сумка* (см. рис. 175), которая не имеет никакого отношения к пищеварительным органам птиц и служит для выработки лимфатических клеток.

**Постоянство температуры тела. Пойкилотермные и гомойотермные животные.** Птицы и млекопитающие имеют постоянную и притом высокую температуру тела, которая не зависит или слабо зависит от колебаний температуры внешней среды. У остальных животных температура тела меняется в зависимости от изменения температуры окружающей их среды. Животных с постоянной температурой тела называют *гомойотермными*, а животных с переменной температурой — *пойкилотермными*. У птиц температура тела очень высокая, в среднем выше, чем у млекопитающих. Даже у низших из современных птиц (бескрыла, или киви) она равна 37,8 °С. В среднем же температура тела разных видов птиц около 42 °С, а максимальная температура у ряда воробьиных достигает 45,5 °С. Столь высокая температура тела имеет огромное физиологическое значение, ибо она является одним из важнейших

условий высокой интенсивности обмена веществ и всех физиологических процессов, происходящих в организме птиц.

Большое значение имеет не только высокая температура, но и ее постоянство. Тончайшие, наиболее совершенные физиологические процессы (в особенности процессы, протекающие в головном мозге) нуждаются в постоянстве условий внутри организма. Благодаря *постоянству температуры* тела гомойотермные животные могут вести активную жизнь и при низкой температуре.

Постоянство температуры тела было достигнуто только на высших ступенях развития животного мира. Это показывает, что гомойотермия стала возможной только в результате прогресса всей организации птиц и млекопитающих, усовершенствования всех их систем органов. Температура тела поддерживается на одном уровне, более высоком, чем температура окружающей среды, благодаря тому, что в организмах гомойотермных животных может освобождаться большое количество энергии. Последнее же стало возможным в результате сильного развития и усовершенствования разных систем органов: дыхательной системы, доставляющей организму много кислорода; кровеносной системы, в которой совершилось полное отделение артериального тока крови от венозного, и поэтому ткани снабжаются только кровью, богатой кислородом; мышечной системы, в результате работы которой освобождается много тепла; пищеварительной системы, быстро перерабатывающей различные пищевые продукты, которые потом ассимилируются в организме и восполняют расход веществ и энергии, образующейся в результате диссимиляции; выделительной системы, быстро удаляющей из организма продукты диссимиляции, накопление которых тормозило бы обмен веществ; нервной системы, которая регулирует работу всех систем органов и оказывает воздействие на характер и интенсивность обмена веществ.

Гомойотермным животным угрожало бы охлаждение тела (при понижении температуры окружающей среды) или перегревание (при повышении температуры окружающей среды), если бы не было приспособлений, которые позволяют регулировать температуру. Большое значение для уменьшения теплоотдачи имеет развитие у птиц перьев, а у млекопитающих — волос. Температура тела регулируется путем изменения интенсивности обмена веществ, характера движений, перемены местообитания, совершения миграций, работы потовых желез у млекопитающих, сезонной смены перьевого покрова у птиц и шерстного покрова у млекопитающих.

**Размножение.** Мужские половые органы (рис. 178, А) сходны с теми же органами пресмыкающихся. Семенники лежат около почек. Левый семенник обычно больше развит, чем правый, но семя вырабатывается обеими железами. Семяпроводы, образовавшиеся, как и у пресмыкающихся, из вольфовых каналов, открываются в клоаку. Оплодотворение внутреннее, хотя специаль-

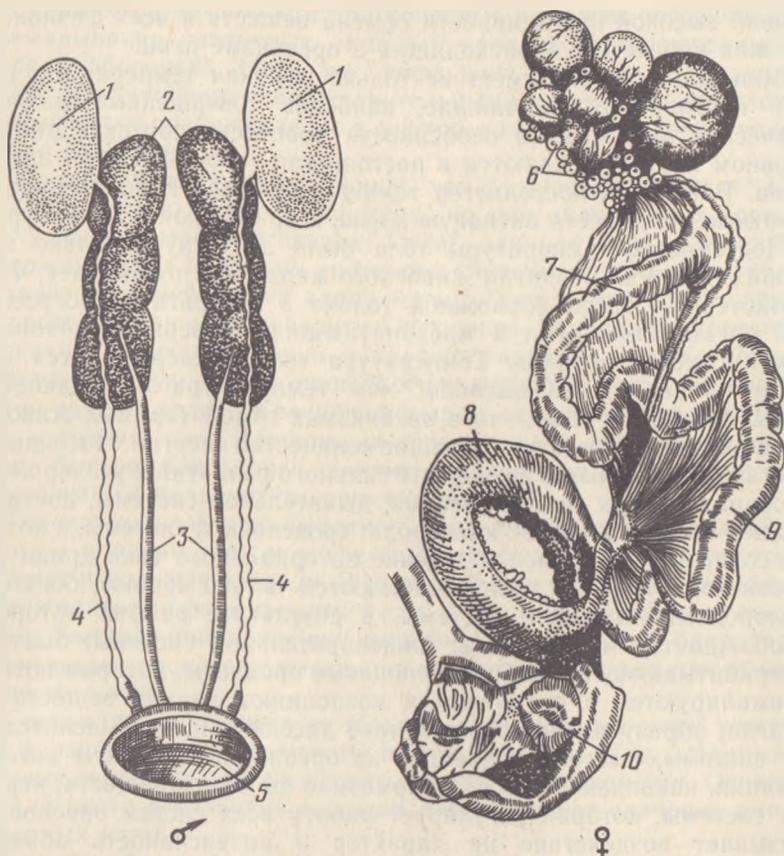


Рис. 178. Половые органы птицы:

1 — семенники, 2 — тазовые почки, 3 — мочеточники, 4 — семяпроводы (бывший вольфов канал), 5 — клоака, 6 — яичник, 7 — единственный яйцевод (бывший мюллеров канал), 8 — матка, 9 — часть яйцевода, выделяющая белок, 10 — клоака

ных совокупительных органов у большинства птиц нет и передача семени в половые пути происходит при половом акте в результате прижимания клоаки самца к клоаке самки.

Женская половая система (рис. 178, Б) почти у всех птиц состоит только из одного левого яичника и левого яйцевода (бывшего мюллерова канала). Правый яичник развивается в очень редких случаях, а производимые им яйцеклетки выходят через левый яйцевод.

Редукция на одной стороне тела женских половых органов произошла, вероятно, в связи с необходимостью облегчения массы тела, меньшее же количество откладываемых птицами по сравнению с пресмыкающимися яиц компенсируется хорошо раз-

нитой заботой о потомстве. Созревшие яйцеклетки, окруженные желтком, попадают в воронку яйцевода. Яйцевод состоит из нескольких отделов: трубки, внутренняя поверхность которой покрыта мерцательным эпителием и имеет железы невыясненного значения; широкой части, стенки которой выделяют белок и *халазы* (спиральные завитки на обоих полюсах яйца); узкой части, в которой выделяется тонкая белковая оболочка яйца; хорошо развитой, очень мускулистой матки, где яйцо окружается скорлупой; мускулистого влагалища, выталкивающего готовое яйцо в клоаку. Яйцеклетки оплодотворяются в верхней части яйцевода.

Яйца птиц разнообразны по размерам, окраске и толщине скорлупы. Обычно величина яиц пропорциональна размерам тела птиц, но отступления от этого правила нередки. Яйца, откладываемые на землю, камни и т. д., имеют более толстую скорлупу, чем яйца, откладываемые в гнезде. Яйца многих птиц имеют защитную окраску. Количество яиц в кладке у разных видов варьирует.

Половой диморфизм у ряда видов проявляется слабо (совы, голуби и др.), но у большинства птиц самцы отличаются от самок яркостью оперения, размерами, голосом, наличием хохла, воротника, различных роговых выростов. Самки же этих видов имеют неярко окраску и лишены различных придатков. Способность к пению тоже присуща, как правило, самцам. В период спаривания половое возбуждение самцов может проявляться, кроме пения, различного рода звуками, телодвижениями и т. п.

**Развитие.** Развитие оплодотворенных яиц (рис. 179) начинается еще в половом аппарате самки, однако вскоре оно приостанавливается и продолжается уже после откладки яиц. Почти все птицы насиживают яйца, т. е. обогревают их своим телом. Обычно насиживают самки, но у ряда видов эту функцию выполняют оба родителя или только самцы.

Продолжительность эмбрионального развития у разных птиц различна и характерна для каждого вида: у кур — 21 день, у самых больших из современных птиц — африканских страусов — 55—60 дней, а у самых маленьких — колибри — 10—12 дней.

Птицы относятся к амниотам, и их зародыши имеют те же оболочки, что и пресмыкающиеся, т. е. амнион, серозу и аллантоис. Когда у эмбриона развиваются легкие, аллантоис становится ненужным и ссыхается. Развившийся птенец пробивает скорлупу при помощи особого выроста на клюве — *яйцевого зуба*.

У одних птиц вылупившиеся птенцы вполне развиты и почти сразу начинают самостоятельно двигаться и добывать себе корм. Такие птицы называются *выводковыми*. К ним относятся, как правило, птицы, устраивающие свои гнезда на земле, у воды и т. д. (например, куриные, гусиные и др.). У других птенцы вылупляются недоразвитыми: слепые, голые или покрытые редким пухом, беспомощные — некоторое время их выкармливают родители. Такие птицы называются *птенцовыми*. К ним относятся, как правило,

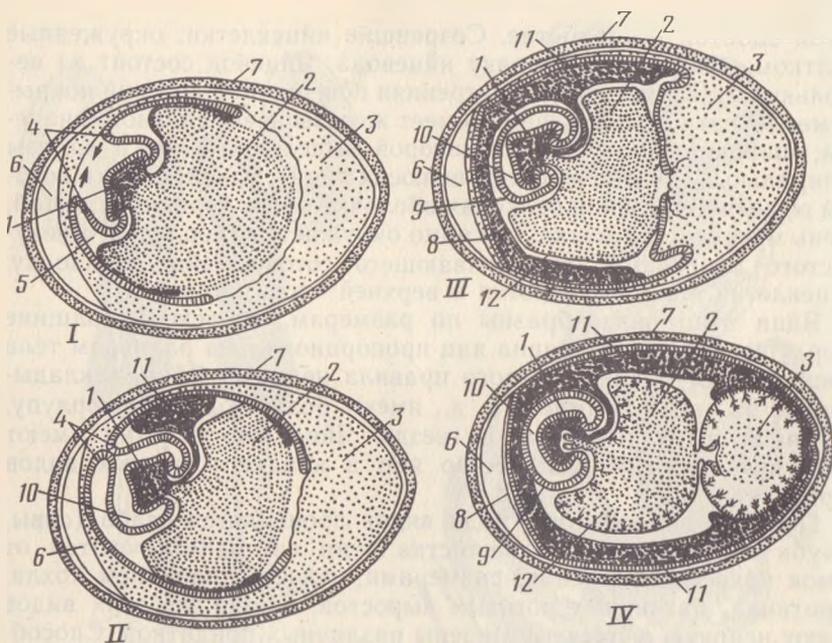


Рис. 179. Развитие оплодотворенного куриного яйца (I—IV стадии):

1 — зародыш (разрез поперек тела), 2 — желток, 3 — белок, 4 — амниотическая складка, 5 — внезародышевая полость, 6 — воздушная камера яйца, 7 — скорлупа, 8 — серозная оболочка, 9 — амнион, 10 — амниотическая полость, 11 — аллантоис, 12 — желточный мешок

птицы, устраивающие свои гнезда на деревьях, вообще высоко над землей (например, голубиные, дятлы, воробьиные и др.). Между обеими группами нет резкой границы.

**Происхождение.** Птицы, как отмечалось выше, произошли от пресмыкающихся. Наиболее убедительным доказательством этой научной гипотезы в течение долгого времени считался отпечаток животного (обнаруженных в юрских отложениях), названного *археоптериксом* (рис. 180). В организации этой древней птицы сочетались признаки рептилий (длинный хвост, пальцы с когтями на передней конечности, наличие самостоятельной малой берцовой кости, зубы на челюстях и др.) и птиц (перьевой покров, примитивные крылья, цевка, большие глазницы и др.). Археоптериксы были величиной с сороку, они вели древесный образ жизни, передвигались, цепляясь когтями за ветки, и, вероятно, планируя при помощи крыльев, усаженных большими перьями, могли перебираться с одного дерева на другое. В последнее время появились сведения о нахождении остатков еще более древнего предка птиц, у которого признаки рептилий (в особенности сильные задние ноги) были выражены сильнее, чем у археоптерикса. Этим подт-

Рис. 180. Археоптерикс (I, II, III—  
пальцы на крыльях)



верждается гипотеза о происхождении птиц от небольших пресмыкающихся — динозавров, передвигавшихся при помощи прыжков, опираясь на задние ноги. В меловом периоде мезозойской эры появились птицы, вполне похожие на современных, но у которых еще сохранились зубы. В начале третичного периода кайнозойской эры зубатых птиц уже не было. Таким образом, класс птиц подразделяется на два подкласса: древние птицы и настоящие птицы (к последним принадлежат и зубатые птицы, хотя некоторые орнитологи выделяли их в отдельный подкласс).

### Систематический обзор

Современных птиц обычно подразделяют на три надотряда: бескилевые (или ходячие), пингвины (или плавающие), килевые (или летающие). Всего в мировой фауне насчитывается около 8600 видов птиц, а в фауне СССР — около 750 видов.

#### **Надотряд бескилевые (Ratitae)**

К этому надотряду относятся крупные птицы (за исключением киви, или бескрыла, — птиц средней величины), которые быстро бегают, но не могут летать (рис. 181). Предки их, несомненно, летали, так как все эти птицы имели крылья, но недоразвитые (у киви снаружи крыльев нет, но под кожей сохранился их скелет). Потеря способности к полету у рассматриваемых птиц вызвала атрофию киля грудины, чем и объясняется название надотряда. Живут они, за исключением киви, обитающих в лесах, в открытых местах, где есть простор для быстрого передвижения по земле. В связи с приспособлением к быстрому бегу число пальцев у них сократилось до трех или двух. В настоящее время сохранилось девять видов бескилевых птиц: двухпалые страусы в Африке, трехпалые нанду в Южной Америке, трехпалые казуары в Австралии и на Новой Гвинее, эму в Австралии, киви в Новой Зеландии. В историческое время несколько видов бескилевых птиц были

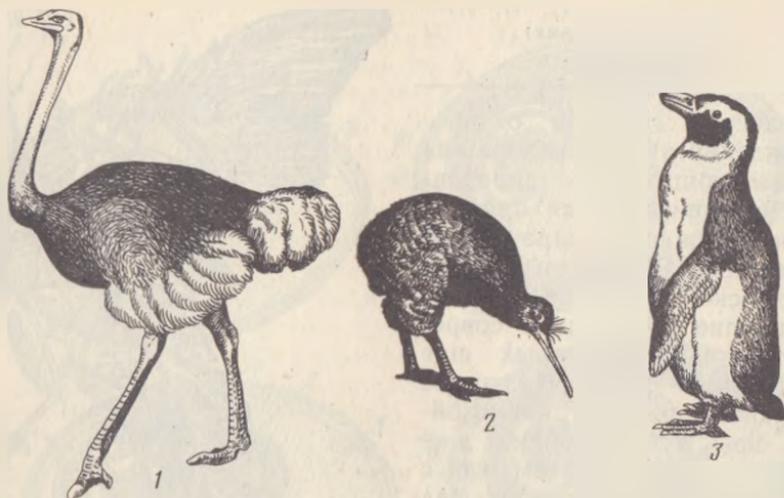


Рис. 181. Птицы. Надотряд бескилевые (1 — страус, 2 — киви), надотряд пингвины (3 — пингвин)

истреблены человеком. В СССР в «Аскании-Нова» акклиматизированы страусы-нанду, африканские страусы и австралийские эму.

### Надотряд пингвины (Impennes)

Прекрасно плавающие птицы, обитающие в Антарктиде, некоторые виды, следуя холодному течению, могут мигрировать вдоль западных берегов Южной Америки далеко в направлении к экватору. Размеры до 1 м. Плавают при помощи крыльев, превратившихся в ласты (см. рис. 181). Киль имеется. Стопа широкая, что позволяет пингвинам «ходить» в вертикальном положении по земле, снегу и льдам. Оперение сильноизмененное, напоминающее мех, несмачиваемое. Питаются рыбой. Живут колониями. Забота о потомстве чрезвычайно хорошо выражена. Шкурки идут для изготовления разных изделий. Всего известно 15 видов.

### Надотряд килевые (Carinatae)

К этому надотряду относятся, за исключением малочисленных надотрядов бескилевых и пингинов, все современные птицы, способные к полету и имеющие поэтому киль грудины. Киль грудины развит хорошо. Распространены во всех географических зонах от Арктики до Антарктики. Встречаются в различных местообитаниях. Многие виды большую часть жизни проводят на воде, хорошо плавают. Килевые разделяются на множество отрядов

(около 40), из которых здесь будут перечислены лишь некоторые (рис. 182).

**Отряд куриные.** Птицы преимущественно средней величины. Кормятся, как правило, на земле. Пища главным образом растительная, у птенцов — преимущественно животная. Добывают пищу, разгребая землю ногами. Гнездятся на земле. Выводковые. Куриные (за исключением перепела) оседлы или кочуют на недалекое расстояние. Практическое значение очень велико. Ряд видов — важные промысловые птицы. Человек вывел домашние породы кур, цесарок, индеек и др. Предком домашних кур является банкивская курица (*Gallus gallus*), до сих пор обитающая в Южной Азии. Она мала (масса самца 900—1250 г, самки 500—700 г) и несет около 4—13 яиц в год. Путем систематического отбора в разных направлениях были выведены разнообразные породы кур. Масса петухов некоторых пород достигает 4 кг, а кур — 3 кг. Куры наиболее яйценоских пород дают свыше 200 яиц в год.

Предок домашних индеек — обыкновенная индейка (*Meleagris gallopavo*). Этот вид до сих пор распространен в диком состоянии в США и является предметом охоты. Домашние цесарки происходят от обыкновенной цесарки (*Numida meleagris*). Этот вид в настоящее время встречается в Африке.

**Отряд голуби.** Небольшие птицы, обитающие преимущественно на деревьях, в скалах. Прекрасно летают. Пища главным образом растительная (семена, плоды), редко животная (беспозвоночные). Птенцовые. Оба родителя выкармливают потомство выделениями зоба — «молочком». В СССР несколько видов. У северных границ своего распространения — перелетные птицы. Многочисленные породы домашних голубей происходят, как это показал Чарлз Дарвин в «Происхождении видов» и других трудах, от сизого голубя (*Columba livia*), распространенного и в настоящее время в южных частях Европы и Азии и в Северной Африке.

**Отряд журавли.** Крупные птицы, обитающие в открытых местах, часто у воды. Ноги длинные; задний палец мал. Шея длинная, клюв прямой, средней длины. Пища растительная (ягоды и др.) и животная (черви, насекомые, лягушки, мелкие грызуны). Гнезда на земле. Выводковые. В СССР несколько видов, все перелетные.

**Отряд дрофы.** Большие птицы, живущие в степях и полупустынях. Пища преимущественно растительная, но летом состоит главным образом из насекомых и других беспозвоночных. Гнезда на земле. Выводковые. Перелетные. В СССР всего три вида, в настоящее время сильно истреблены. Приносят пользу уничтожением вредных насекомых, а также грызунов.

**Отряд кулики.** Птицы средней и небольшой величины, живущие вблизи воды или в открытых местах. Клюв и ноги длинные. Пища главным образом животная (насекомые, моллюски, черви и др.), которую кулики добывают с помощью длинного клюва. Гнез-

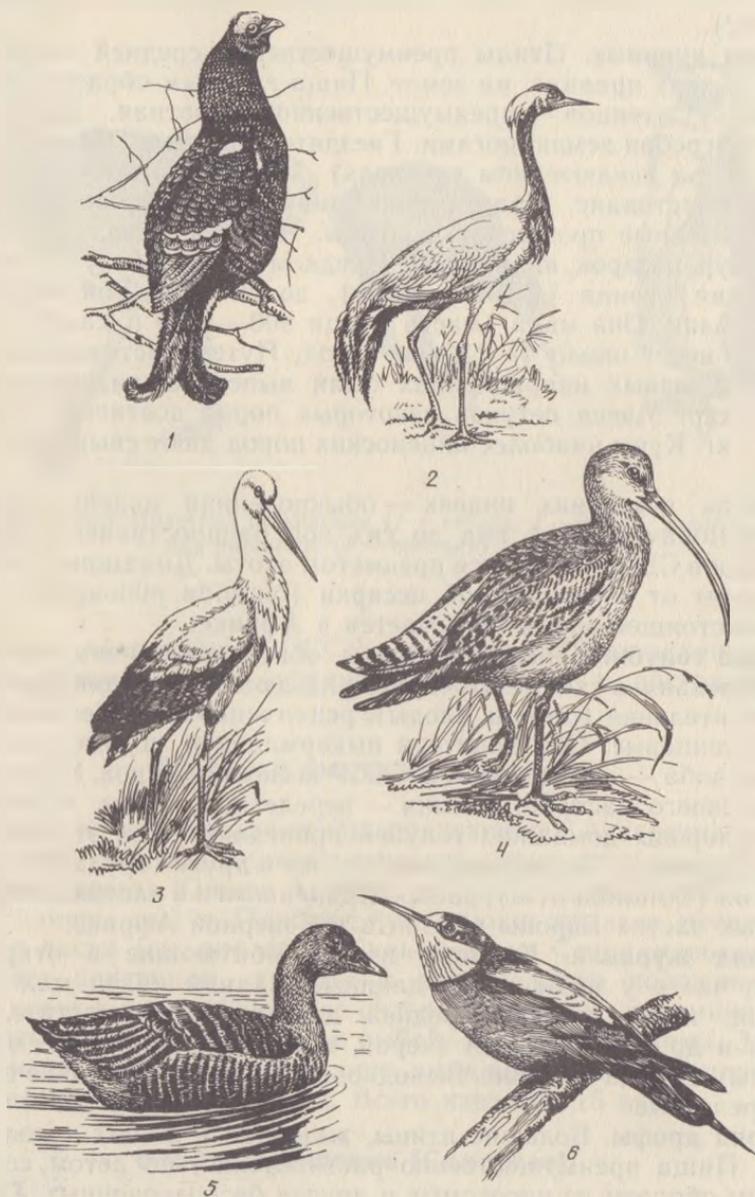


Рис. 182. Представители различных отрядов надотряда килевых птиц:

1 — тетерев (куриные), 2 — журавль (журавли), 3 — белый аист (голенастые), 4 — кроншнеп (кулики), 5 — гусь-гуменник (гусиные), 6 — шурка золотистая (сизоворонковые),

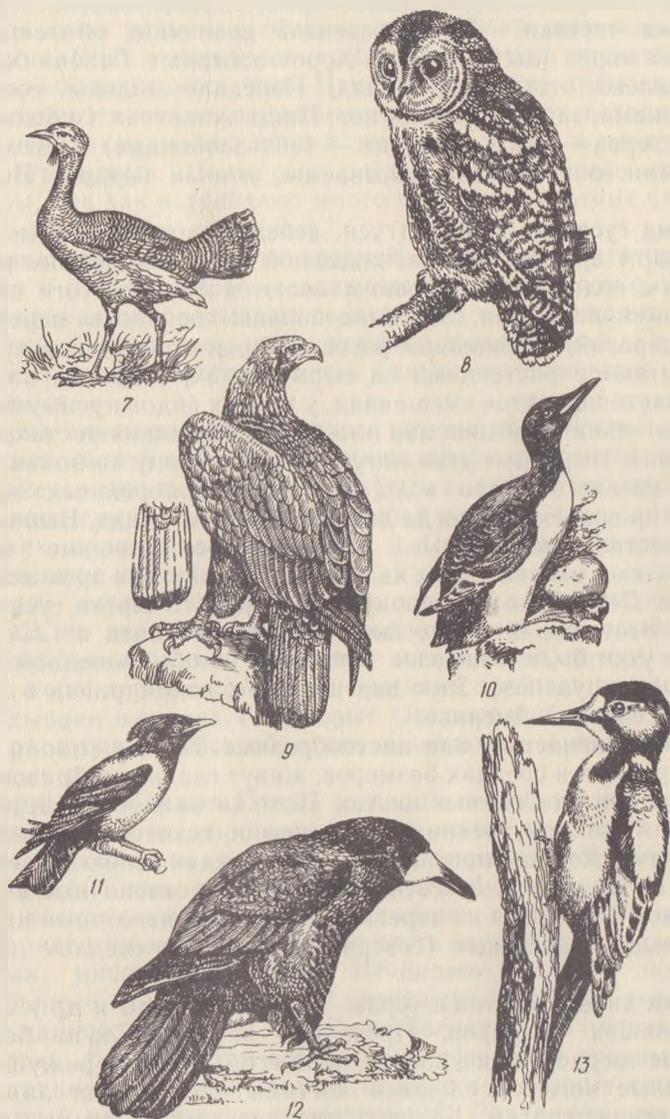


Рис. 182. (Продолжение).

7 — дрофа (дрофы), 8 — сова-неясыть (совы), 9 — орел-беркут (хищные), 10 — кайра (чистики), 11 — розовый скворец (воробьиные), 12 — грач (воробьиные), 13 — дятел (дятлы)

да на земле. Выводковые. Перелетные; зимовки очень далеки. Некоторые виды имеют большое промысловое значение.

**Отряд чистики.** Птицы средней величины, обитающие на северных морях (до 89° с. ш.). Хорошо ныряют. Голова большая, ноги далеко отставлены назад. Передние пальцы соединены перепонками, заднего пальца нет. Пища животная (у более крупных чистиков — рыба, у других — беспозвоночные). Летом живут колониями, образуя так называемые *птичьи базары*. Выводковые.

**Отряд гусиные.** Птицы (гуси, лебеди, настоящие и нырковые утки и др.) средней или значительной величины, жизнь которых связана с водоемами. Хорошо плавают и летают. Ноги короткие с четырьмя пальцами; передние пальцы соединены перепонкой. Клюв широкий, снабженный роговыми пластинками или зубцами. Гуси питаются растениями на сырых лугах, а иногда на полях. Пища настоящих уток смешанная, у многих видов преимущественно растительная, добываемая ими в воде на мелких местах, иногда и на полях. Нырковые утки могут добывать пищу на большой глубине. Гнездятся около воды (в траве, прибрежных зарослях и т. д.), на водоемах, иногда довольно далеко от них. Выводковые. Большинство — перелетные. Практическое значение гусиных очень велико, многие из них являются важнейшими промысловыми птицами. Домашние гуси произошли от дикого серого гуся (*Anser anser*). Этот вид и сейчас широко распространен в СССР. Домашние утки были выведены человеком из обыкновенной кряквы (*Anas platyrhynchos*). Этот вид широко распространен в Европе, Азии и Северной Америке.

**Отряд голенастые, или аистообразные.** Птицы (цапли, аисты и др.) крупных и средних размеров, живут главным образом около водоемов или во влажных местах. Похожи на журавлей, но отличаются от них внутренним строением и некоторыми внешними признаками. Хорошо приспособлены к передвижению по земле и к полету. Пища преимущественно животная (позвоночные и беспозвоночные). Гнездятся на деревьях, зданиях, а некоторые на земле. Птенцовые. Перелетные (северные формы) и оседлые (южные формы).

**Отряд хищные.** Птицы (орлы, ястребы, соколы и др.) средних или больших размеров. Прекрасно летают. Глаза большие. Оперение твердое. Клюв загнут, края его — острые, режущие. Четырехпалые ноги с сильными когтями служат для захвата и умерщвления жертвы. Большинство питается живыми млекопитающими или птицами, некоторые потребляют падаль, а мелкие виды также насекомых. Непереварившиеся части пищи (шерсть, кости, хитин и др.) отрыгиваются в виде комков — так называемых *погадок*. Гнезда на деревьях, скалах, земле. Птенцовые. Одни виды оседлы, другие кочуют, третьи — перелетные. Большинство хищных птиц полезно, так как они истребляют грызунов, а мелкие — соколы — и вредных насекомых.

**Отряд совы.** Ночные хищные птицы разной величины. Внешний вид очень характерен: глаза большие; мягкое оперение; когти на ногах и клюв загнутые, острые; края клюва режущие. Летают бесшумно. Едят мышевидных грызунов и мелких млекопитающих, птиц, пресмыкающихся, рыб. Некоторые мелкие виды (например, сыч) питаются также насекомыми. Отрывают погадки. Гнезд не строят; откладывают яйца в дупла, на земле, в гнезда других птиц. Птенцовые. Почти все оседлы. Большинство сов очень полезны, так как истребляют много вредных животных (в особенности мышевидных грызунов).

**Отряд кукушки.** Птицы средней величины, обитатели лесов. Крылья и рулевые перья — длинные. Питаются насекомыми. Ряд видов отряда подбрасывают свои яйца в гнезда мелких воробьиных птиц. Перелетные; места зимовки очень далеки. Птенцовые. Приносят пользу истреблением большого количества вредных насекомых.

**Отряд сизоворонковые.** Птицы (щурка золотистая, зимородок и др.) небольшой и средней величины, ярко окрашенные, с твердым оперением и сильным слегка изогнутым клювом. Питаются различными животными (насекомыми, рыбой и т. д.). Яйца откладывают в дуплах, норах, расщелинах и т. д. Птенцовые. Перелетные (за исключением зимородка).

**Отряд дятлы.** Птицы средней величины, приспособленные к лазанию по деревьям. Имеют жесткое оперение, цепкие ноги и долотообразный клюв. Питаются насекомыми, которых достают из-под коры деревьев, а также семенами хвойных деревьев. Яйца откладывают в дуплах. Птенцовые. Оседлые или кочуют на небольшие расстояния. Истреблением насекомых — вредителей леса приносят пользу.

**Отряд воробьиные.** Птицы (скворцы, воробьи, синицы, дрозды, соловьи, ласточки, вороны и др.) малой и средней величины. Ноги четырехпалые, сравнительно короткие, первый палец направлен назад. Клюв, как правило, прямой и довольно короткий. Места обитания главным образом связаны с древесной и кустарниковой растительностью. Большая часть воробьиных питается насекомыми, многие зерноядны. Птенцовые. Многие перелетные. Воробьиные — самый большой отряд птиц, включает около  $\frac{3}{5}$  всех видов данного класса. В СССР составляет около половины видов всех птиц. Большинство воробьиных, истребляя вредных насекомых, приносят большую пользу. Однако воробьиные причиняют и некоторый вред, иногда существенный. Ряд видов этого отряда вредит культурным растениям.

Воробьиные и другие птицы могут быть переносчиками блох, клопов, различных клещей (куриных, пастбищных, амбарных и др.), паразитических червей. Установлено, что некоторые птицы (в особенности воробьи) распространяют куриную холеру, оспу и дифтерит домашних птиц. Возможно участие некоторых птиц в распространении ящура и сибирской язвы. Однако следует под-

черкнуть, что польза, приносимая птицами, во много раз превосходит причиняемый ими вред и необходимо всячески способствовать размножению полезных птиц и их охране.

### КЛАСС МЛЕКОПИТАЮЩИЕ, ИЛИ ЗВЕРИ (МАММАЛИА)

Млекопитающие — высший класс позвоночных и всего царства животных. Их непосредственными предками были хищные рептилии — териодонты, от которых они возникли в триасе. Все системы их органов, в особенности нервная система, достигли наибольшего совершенства. От высших млекопитающих произошел человек. Огромное практическое значение этих животных общеизвестно, одомашненные виды их принадлежат к наиболее важным объектам деятельности работников зоотехнии и ветеринарии. Отдел зоологии, изучающий млекопитающих, называется *териологией*, иногда *маммологией*.

#### Общая характеристика

**Строение.** Внешний облик млекопитающих говорит об их способности к сложной нервной деятельности, к быстрым и совершенным движениям. Тело состоит из головы, туловища, двух пар конечностей (у китообразных и сиреновых задняя пара ног атрофируется) и хвоста (у некоторых видов он отсутствует). Характерны большая голова, подвижное, гибкое туловище и сравнительно длинные ноги (рис. 183).

Кожа хорошо развита и у многих видов достигает большой толщины и прочности, чем и объясняется широкое использование ее для изготовления различных изделий. Кожа состоит, как и у



Рис. 183. Лось

других черепных, из двух слоев: эпидермального и соединительнотканного. Верхние ряды клеток эпидермиса по мере их ороговения постоянно слущиваются.

Для наружных покровов млекопитающих характерно наличие волос, которые у ряда видов (например, у китов) вторично исчезли. Волосы, как и чешуи рептилий и перьев птиц, развиваются из ороговевших клеток эпидермиса. Однако в развитии чешуй и перьев есть много общего, и можно утверждать, что перья произошли из чешуй, волосы же по своему происхождению не имеют отно-

нения к чешуям пресмыкающихся и возникли заново, а не в результате видоизменения чешуй. Волосяной покров отличается рядом превосходных свойств: он легкий, прочный, не ограничивает свободы движения тела, плохо проводит тепло. У животных, обитающих в холодном климате, волосяной покров развит лучше зимой, чем летом. У водных млекопитающих волосы могут совсем редуцироваться, а их роль выполняет толстый слой жира, который хорошо защищает от излишней теплоотдачи и, кроме того, облегчает массу тела. Основания волос связаны с нервными окончаниями, что увеличивает чувствительность млекопитающих к прикосновениям, болевым раздражениям и т. д. У многих млекопитающих на верхней губе развиваются длинные, упругие и особенно чувствительные волосы (*вибриссы*), благодаря которым животные могут передвигаться в темноте, не натываясь на различные предметы. Волосяной покров защищает кожу от повреждений. У некоторых млекопитающих (например, ежей) волосы превратились в иглы. В этих случаях защитная функция волос выражена особенно сильно.

На конечностях млекопитающих развиваются роговые образования: когти, ногти и копыта. Они служат для защиты от механических повреждений, используются для обороны, нападения и т. д.

На голове у многих млекопитающих имеются рога. У одних видов (например, у быков) они представляют собой полые роговые придатки, сидящие на особых костных выступах черепа. Эти рога, как правило, не сбрасываются. У других видов (например, у оленей) рога — костные образования, покрытые кожей, которая впоследствии может слущиваться. Такие рога обычно развиты у самцов, но иногда бывают и у самок, и ежегодно сбрасываются.

У большинства млекопитающих кожа очень богата железами. Этим они отличаются от современных пресмыкающихся. Различают, как известно, две группы кожных желез млекопитающих: сальные и потовые. Сальные железы имеют гроздевидную форму. Выделения этих желез возникают в результате перерождения клеток и служат для смазывания волос, придания им прочности и гибкости. На губах, на конъюнктиве (внутренняя поверхность век), около анального отверстия, наружных половых органов и в других местах могут находиться видоизмененные сальные железы, выполняющие другие функции (смазка кожи в местах, подверженных трению; выделение пахучих веществ, служащих для привлечения особей другого пола и т. д.).

Потовые железы имеют вид закрученных трубочек и выделяют водянистую (иногда густую и окрашенную) жидкость, в которой растворено небольшое количество солей и других веществ. Значение потоотделения для предохранения организма от перегрева общеизвестно. У ряда млекопитающих (слоны, собаки и др.) потовые железы слабо развиты или даже совсем отсутствуют и защита от перегрева достигается у них другими способами (ночной образ

жизни, обливание тела водой, испарение слюны с языка и т. д.) Вместе с потом выделяется и некоторое количество продуктов диссимиляции. Поэтому усиленная работа потовых желез облегчает работу основных органов выделения — почек. К видоизмененным потовым железам относятся железы наружного слухового прохода, выделяющие «серу», которая препятствует проникновению насекомых и других посторонних тел.

Млечные железы, столь характерные для всех представителей рассматриваемого класса, тоже представляют собой видоизмененные потовые железы. Молоко содержит все необходимые для нормального развития и роста новорожденных (до перехода их на самостоятельное питание) вещества: белки, углеводы, жиры, витамины, соли и др. Состав молока у различных млекопитающих различен. Особенно велико содержание жира в молоке китообразных — до 45 %. Чем жирнее молоко, тем лучше оно возмещает затраты энергии, значительно возрастающие в условиях холодного климата и особенно в воде. Почти у всех млекопитающих молоко выделяется через соски, число которых различно и в известной степени связано с количеством детенышей в одном помете.

**Нервная система** достигает у млекопитающих по сравнению с другими позвоночными совершенства. Она обеспечивает тонкое приспособление к постоянно меняющимся условиям среды, точное согласование работы всех органов, очень интенсивный обмен веществ, разнообразные и очень быстрые движения, отыскание и преследование жертвы, защиту от врагов, сложные взаимоотношения между самцами и самками, совершенную заботу о потомстве.

Сложность строения и величина различных отделов центральной нервной системы, особенно головного мозга млекопитающих, сильно возросли по сравнению с тем, что наблюдалось у высших пресмыкающихся и птиц. Мозжечок в связи с усовершенствованием работы мышечной системы и необходимостью поддержания равновесия тела при быстрых и разнообразных движениях разросся; обычно он состоит из трех частей: червячка и лежащих по бокам его полушарий.

Наибольшие изменения произошли в переднем мозге. Он превосходит по величине все остальные отделы головного мозга, вместе взятые, и закрывает сверху и с боков средний мозг. У высших млекопитающих передний мозг настолько разрастается, что сверху закрывает и мозжечок. Характерным отличием переднего мозга млекопитающих является значительное развитие *коры*, в которой сосредоточены центры, воспринимающие зрительные, слуховые, осязательные и другие раздражения, двигательные и ассоциативные центры (центры самых сложных проявлений нервной деятельности). Увеличению размеров коры способствует наличие борозд, особенно сильно развитых у высших представителей класса.

Передний мозг лучше, чем у других позвоночных, связанный с

различными частями нервной системы, оказывает огромное влияние на работу всего организма. Ни у кого из животных централизация всей нервной деятельности (т. е. подчинение ее переднему мозгу) не выражена так сильно, как у млекопитающих. Именно с корой связана способность животных к приобретению условных рефлексов, установлению новых связей с окружающей средой.

Спинальный мозг сильно утолщен; количество нервных клеток и проводящих путей в нем значительно увеличилось. Эти прогрессивные изменения произошли в связи с усовершенствованием мышечной и других систем органов. Возрастает также роль спинного мозга как проводника многочисленных раздражений, идущих от кожи и других органов в головной мозг и, наоборот, от центров мозга — к мышцам и к другим органам.

Органы чувств у млекопитающих сильно развиты. Органы, воспринимающие разнообразные осязательные раздражения, находятся в коже и очень многочисленны (в коже рассеяны и органы, воспринимающие температурные и болевые раздражения). Органы вкуса расположены на языке и различных частях ротовой полости. У млекопитающих пища остается во рту значительно дольше, чем у птиц и других позвоночных, и вкусовые раздражения могут быть лучше восприняты. Специализация органов вкуса хорошо выражена: одни воспринимают сладкое, другие — горькое и т. д.

Обоняние у большинства видов очень обострено. Известно, что хищники могут напасть на след жертвы, обоняя ничтожные количества газообразных веществ, исходящих от ее следов.

Зрение млекопитающих уступает в некоторых отношениях (дальность видения, широта зрительного поля) зрению птиц, но превосходит его (в особенности у высших форм) по точности восприятия особенностей предметов (форма, окраска и т. д.).

Органы равновесия, находящиеся, как и у других позвоночных, в лабиринте, хорошо развиты. Для млекопитающих при их быстрых и сложных передвижениях восприятие любых изменений положения тела в пространстве исключительно важно.

Орган слуха (рис. 184) имеет чрезвычайно сложное строение и состоит из трех отделов: внутреннего, среднего и наружного. Во всех этих отделах произошли большие изменения. В лабиринте от нижнего мешочка отходит длинная, спирально закрученная улитка, из рептилий наметившаяся только у крокодилов. В улитке находится *кортиева орган*, напоминающий по своему строению многострунный инструмент: в нем натянуты волокна различной длины, воспринимающие звуки различной высоты. В среднем отделе уха имеются три слуховые косточки: *стремечко*, *наковальня* и *молоточек*. Следует напомнить, что у земноводных (у которых впервые возникло среднее ухо), пресмыкающихся и птиц имеется лишь одна слуховая косточка-столбик, соответствующая стремечку и образовавшаяся из подвеса (гиомандибуляре) рыб. Эмбриологические, сравнительно-анатомические и палеонтологические исследо-

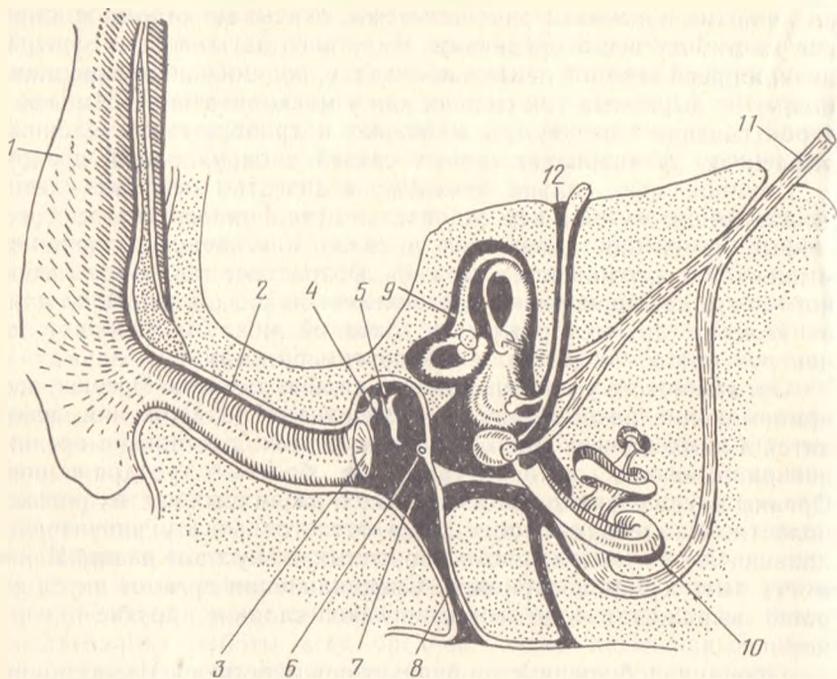


Рис. 184. Орган слуха млекопитающего:

1 — ушная раковина, 2 — наружный слуховой проход, 3 — барабанная перепонка, 4 — молоточек, 5 — наковальня, 6 — стремечко (упирающееся в овальное окно), 7 — полость среднего уха, 8 — евстахиева труба, 9 — полукружные каналы и верхний мешочек, 10 — улитка, отходящая от нижнего мешочка, 11 — слуховой нерв, 12 — эндолимфатический канал

вания показали, что наковальня происходит из квадратной кости, которая у земноводных, пресмыкающихся и птиц выполняет роль подвеска, а молоточек — из сочленовной кости. Наличие трех слуховых косточек в среднем ухе млекопитающих является характерным признаком этого класса. Эти косточки, определенным образом сочлененные, значительно улучшают передачу звуков. Для млекопитающих характерно развитие наружного отдела органа слуха, который у птиц слабо развит, у рептилий имеется только в зачаточном состоянии, а у земноводных совсем отсутствует. Этот отдел состоит из длинного наружного слухового прохода, отделенного от среднего уха барабанной перепонкой, и ушной раковины. Последняя служит своеобразным рупором и облегчает животному нахождение источника звука.

Млекопитающим, как и всем животным, имеющим нервную систему, свойственны разнообразные врожденные (безусловные) рефлексы. Эти рефлексы обеспечивают глотание, чихание, выделение пищеварительных соков, расширение и сужение кровеносных

сосудов, отдергивание частей тела при болевых раздражениях и др. В нервной деятельности млекопитающих большую роль играют сложные сочетания безусловных рефлексов — инстинкты. Одни инстинкты носят общий характер и проявляются у всех млекопитающих. Таковы, например, половой инстинкт, инстинкт заботы о потомстве и т. д. Другие инстинкты свойственны лишь определенным видам и возникли в связи с условиями существования, характерными для этих животных. Таков, например, строительный инстинкт бобров, сооружающих плотины на ручьях и реках. Строительное искусство бобров инстинктивно, животные ему не обучаются, и сознание при этом не проявляется. Если бобра содержать в клетке, то он при наличии хотя бы в какой-то степени подходящих материалов пытается построить плотину в условиях, где она совершенно бесполезна. На ход инстинктивных действий влияет способность к различным действиям, приобретенная в результате развития условных рефлексов.

Однако млекопитающим свойственны и более сложные проявления нервной деятельности, т. е. рассудочной, когда животному «приходится решать задачи» без предварительного обучения (путем приобретения условных рефлексов) на основании установления связей между различными явлениями. Так, например, в помещении, где находилась обезьяна — шимпанзе, высоко подвешивали хорошо известный ей фрукт. Обезьяна прыгала вверх, но достать его не могла. Здесь же были разбросаны ящики, на которые животное, склонное к быстрым прыжкам, раньше могло становиться. Взгромоздившись на ящик, обезьяна добраться до лакомства вновь не могла. И все же задача ею была решена: поставив один ящик на другой, она доставала фрукт. Многие другие опыты подтверждают, что способность к простой рассудочной деятельности проявляется и у других млекопитающих.

Большинству млекопитающих присуща способность издавать различные звуки. У них развился в гортани сложный голосовой аппарат. Способность издавать звуки проявляется у обоих полов и играет большую роль в жизни животных. С помощью звуков они сигнализируют друг другу об опасности, нахождении корма и т. д. Это показатели сложной нервной деятельности.

В нервной деятельности млекопитающих, как и в других физиологических процессах, огромную роль играют различные органы внутренней секреции.

**Скелет.** Он претерпел ряд изменений, которые связаны с усложнением нервной, мышечной и других систем органов. Череп млекопитающих (рис. 185) отличался прежде всего большими размерами мозгового отдела, в связи с чем основание его широкое. В черепе ярко выражена тенденция к срастанию отдельных костей. Четыре затылочные кости почти у всех млекопитающих срастаются в одну. Вокруг лабиринта несколько окостенений образуют одну каменистую кость. Последняя, в свою очередь, соединяется с барабанной костью (развившейся из угловой кости нижней челюсти

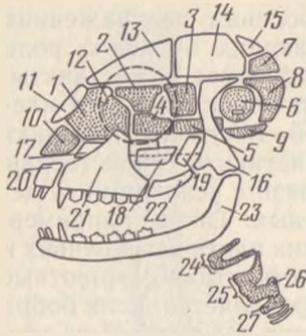


Рис. 185. Череп млекопитающего:

1 — решетчатая (обонятельная) кость, 2 — глазнично-клиновидная, 3 — крылоклиновидная, 4 — передняя клиновидная, 5 — основная клиновидная, 6 — каменная, 7 — верхняя затылочная, 8 — боковая затылочная, 9 — основная затылочная, 10 — хрящ носовой перегородки, 11 — носовая, 12 — слезная, 13 — лобная, 14 — теменная, 15 — межтеменная, 16 — чешуйчатая, 17 — сошник, 18 — нёбная, 19 — крыловидная, 20 — межчелюстная, 21 — верхнечелюстная, 22 — скуловая, 23 — зубная, 24 — подъязычный аппарат, 25 — щитовидный хрящ, 26 — черпаловидный хрящ, 27 — перстневидный хрящ

предков млекопитающих) и большой чешуйчатой костью. У человека в результате слияния этих костей возникает сложная височная кость. В основании черепа лежат две клиновидные кости: основная и передняя. У человека они сливаются в одну. В связи с усложнением органа обоняния развивается решетчатая кость. Интересно, что у зародышей есть зачаток парасфеноида — кости, развитой только у костных рыб и земноводных. Верх черепа состоит из двух теменных костей (срастающихся у копытных в одну кость) и лобных (у насекомоядных, рукокрылых, обезьян и человека срастающихся в одну). Межтеменная кость срастается обычно с теменными костями или с затылочной. Впереди лобных костей идут носовые кости. Объем черепной коробки в пределах класса сильно меняется в зависимости от величины головного мозга; у низших форм он значительно меньше, чем у высших. Соответственно меняется соотношение размеров мозгового и лицевого отделов черепа.

Рот сверху ограничен верхнечелюстными и межчелюстными костями, которые у обезьян и человека срастаются. Верхнечелюстная кость с помощью скулового отростка сочленяется со скуловой костью, а последняя соединяется со скуловым отростком чешуйчатой кости, в результате чего образуется скуловая дуга млекопитающих.

Твердое нёбо хорошо развито. Оно образовано отростками межчелюстных, верхнечелюстных и нёбных костей. Следовательно, у млекопитающих носовая полость вполне отделена от ротовой, что для этих животных имеет особенно большое значение, так как у них в ротовой полости происходит совершенная механическая обработка пищи. Крыловидные кости у обезьян и человека срастаются с клиновидной.

Нижняя челюсть состоит только из зубной кости, так как сочленовная кость превратилась в молоточек, а угловая — в барабанную. Квадратная кость, подвешивавшая у пресмыкающихся (а также у земноводных) нижнюю челюсть к мозговому отделу черепа, преобразовалась в наковальню. Нижняя челюсть соединяется у млекопитающих с мозговым отделом черепа (с чешуйчатой

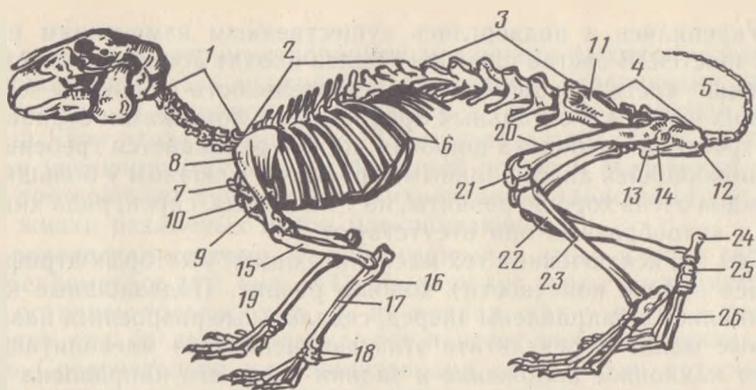


Рис. 186. Скелет млекопитающего (кролика):

1 — шейные позвонки, 2 — грудные позвонки, 3 — поясничные позвонки, 4 — крестец, 5 — хвостовые позвонки, 6 — ребра, 7 — рукоятка грудины, 8 — лопатка, 9 — акромиальный отросток лопатки, 10 — коракондальный отросток лопатки, 11 — подвздошный отдел безымянной кости, 12 — седалищный отдел той же кости, 13 — лобковый отдел той же кости, 14 — запиральное отверстие, 15 — плечевая кость, 16 — локтевая кость, 17 — лучевая кость, 18 — запястье, 19 — пясть, 20 — бедро, 21 — коленная чашечка, 22 — большая берцовая кость, 23 — малая берцовая кость, 24 — пяточная кость, 25 — таранная кость, 26 — плюсна

костью) с помощью сочленовного и венечного отростков. Все кости, ограничивающие ротовое отверстие, хорошо развиты и являются прочной опорой для достигшей большого совершенства зубной системы млекопитающих.

Череп сочленяется с атлантом с помощью двух мышцелков затылочной кости. Этим млекопитающие отличаются от современных пресмыкающихся и птиц, у которых имеется только один мышцелок. Атлант свободно вращается вокруг зубца эпистрофея. Шея у млекопитающих подвижнее, чем у пресмыкающихся. Длина ее различна: у одних (например, у мышей) она очень короткая, у других (например, у верблюдов) очень длинная. Тем не менее почти у всех млекопитающих шейных позвонков семь, что свидетельствует о единстве происхождения этих животных.

Грудная клетка хорошо развита (рис. 186). Она надежно защищает сердце и легкие, в то же время очень подвижна, что важно для обеспечения дыхательных движений. Ребра подвижно соединены с одной стороны с грудными позвонками, с другой — с помощью хрящей — с грудиной. Число ребер и грудных позвонков различно (12—18). Поясничные позвонки массивны, в особенности у крупных животных; число их у разных видов колеблется от пяти до семи. Крестцовые позвонки (их чаще всего два — четыре, но у некоторых видов число их доходит до девяти) срастаются в одну кость, к которой прирастают и некоторые хвостовые позвонки. Число хвостовых позвонков весьма различно и определяется длиной хвоста.

Укрепились и подверглись существенным изменениям пояса конечностей. В состав плечевого пояса входят лопатки и ключицы. Вороньи кости сохраняют самостоятельность только у самых низших форм, а у остальных прирастают к лопаткам и становятся их отростками. Лопатка широкая, на ней развивается гребень, заканчивающийся акромиальным отростком. Ключицы у большинства видов очень хорошо развиты, но у копытных, сирен, ряда хищников и китообразных они отсутствуют.

Таз (за исключением тех млекопитающих, у которых атрофировались задние конечности) хорошо развит. Подвздошные кости удлинились и направлены вперед, седалищные разрослись назад, а лонные малы. В результате этих изменений таз млекопитающих имеет наклонное положение и задняя часть его направлена вниз и назад. Вертлуг находится сзади крестца, что связано с переходом от ползания к хождению и бегу. У взрослых животных кости таза обычно срастаются в одну безымянную кость.

Проксимальные кости ног (плечевая, лучевая, локтевая, беренная, большая и малая берцовые), как правило, длинные. У ряда видов локтевая и малая берцовая кости могут подвергаться редукции. Очень характерно присутствие коленной чашечки. В запястье — девять костей (четвертая и пятая дистальные кости срастаются). В предплюсне хорошо развиты две проксимальные кости — пяточная и таранная. В голеностопном сочленении участвуют большая берцовая и таранная кости. Количество пальцев у большинства млекопитающих полное — по пять на каждой ноге. Однако у копытных млекопитающих число пальцев редуцируется до трех, двух и одного. Скелеты конечностей претерпевают сильные изменения в связи с особенностями образа жизни.

**Мышечная система** (рис. 187). Она более развита и дифференцирована, чем у пресмыкающихся. Особенно сильно развиты мышцы, связанные с конечностями: двуглавая, гребенчатая, лобково-бедренная, грушевидная, ягодичные, многочисленные разгибатели и сгибатели пальцев и т. д. Характерно также развитие широкой мышцы спины, трапециевидной, большой и малой грудных мышц и зубчатых, мышц шеи и т. д.

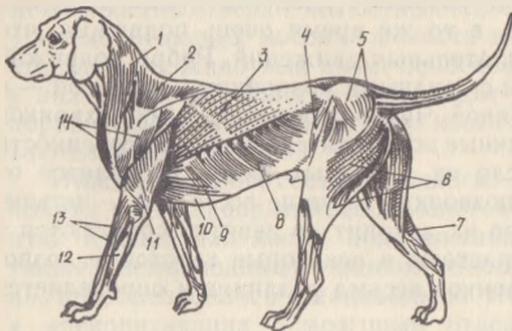


Рис. 187. Мышцы туловища и конечностей млекопитающего (собаки):

- 1 — грудиноключичнососоквая, 2 — трапециевидная, 3 — широкая мышца спины, 4 — широкая, 5 — ягодичная, 6 — двуглавая мышца бедра, 7 — икроножная, 8 — косая мышца живота, 9 — прямая мышца живота, 10 — грудная, 11 — четырехглавая, 12 — сгибатели пальцев, 13 — разгибатели пальцев, 14 — дельтовидная

В связи с усовершенствованием механизма дыхания у млекопитающих развилась мускульная диафрагма, отделяющая грудную полость от брюшной. Она вдается в грудную полость в виде купола. При вдохе уплощается, в результате чего объем грудной клетки увеличивается за счет брюшной полости. Мышечная система претерпевает существенные изменения в зависимости от образа жизни различных видов млекопитающих.

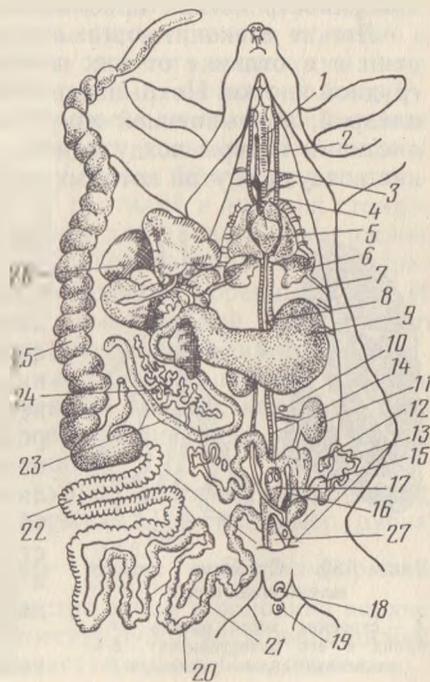
**Кровеносная система.** У представителей этого класса сердце четырехкамерное (см. рис. 144). Из двух дуг аорты у млекопитающих осталась только одна, но не правая, как у птиц, а левая. Отходит она от левого желудочка и несет чисто артериальную кровь. Следовательно, у млекопитающих, как и у птиц, артериальный ток крови полностью отделен от венозного и все части тела получают кровь, богатую кислородом. Размеры сердца по отношению к величине тела больше, чем у пресмыкающихся. Частота сокращений сердца хотя и меньше чем у птиц, но значительно больше, чем у пресмыкающихся. В связи с большой работой, выполняемой сердцем, сосуды (венечные), питающие его, сильно развиты. Нервная регуляция сердечной деятельности, как и всей кровеносной системы, очень совершенна. Сеть кровеносных сосудов, особенно капилляров, у млекопитающих более разветвленная, чем у их предков.

Очень характерно строение эритроцитов. Они, как правило, очень малы (у человека диаметр эритроцита 7 мкм), лишены ядер (хотя образуются из клеток, имеющих ядро) и имеют двояковогнутую форму. Количество их в 1 мм<sup>3</sup> крови измеряется миллионами. Благодаря этому поверхность эритроцитов велика и они поглощают огромное количество кислорода.

Кровь млекопитающих быстрее свертывается, чем кровь

Рис. 188. Анатомия млекопитающего (самки кролика):

1 — трахея, 2 — яремная вена, 3 — сонная артерия, 4 — дуга аорты, 5 — желудочек сердца, 6 — легкое, 7 — пищевод, 8 — брюшная аорта, 9 — желудок, 10 — надпочечник, 11 — почка, 12 — яичник, 13 — яйцевод, 14 — задняя полая вена, 15 — матка, 16 — мочеточник, 17 — влагалище, 18 — половое отверстие, 19 — заднепроходное отверстие, 20 — прямая кишка, 21 — селезенка, 22 — толстая кишка, 23 — тонкая кишка, 24 — поджелудочная железа, 25 — слепая кишка, 26 — печень, 27 — мочеполовой синус



пойкилотермных животных,— это имеет важное значение при различных ранениях, которым часто подвергаются млекопитающие при их активном образе жизни. Главные сосуды кровеносной системы млекопитающих изображены на рис. 188.

Кровеносная система тесно связана с хорошо развитой лимфатической. Лимфа постепенно собирается в лимфатические сосуды, а самый крупный сосуд этой системы впадает в нижнюю полую вену.

**Дыхательная система.** У млекопитающих по сравнению с их предками — пресмыкающимися — она сильно усложнилась. Воздух, проходя через носовую полость, которая имеет чрезвычайно сложное строение, нагревается и в значительной степени очищается от различных твердых примесей. Благодаря развитию твердого и мягкого нёба воздухоносные пути отделены полностью от ротовой полости и воздух все время беспрепятственно поступает в организм. Длинная трахея (см. рис. 188) разделяется на два бронха, которые входят в легкие и распадаются на множество все более тонких трубочек — бронхов и бронхиол. Последние заканчиваются тонкостенными воздушными мешочками, на стенках которых имеются многочисленные легочные пузырьки — *альвеолы* (рис. 189). Эти пузырьки густо оплетены кровеносными капиллярами. Количество альвеол велико и измеряется миллионами. Следовательно, поверхность соприкосновения их с капиллярами, через которую происходит обмен газами, весьма обширна. Дыхательная поверхность легких пресмыкающихся в несколько раз меньше.

Легкие млекопитающих по размерам превосходят те же органы птиц и в отличие от них не прирастают к внутренним стенкам грудной клетки. Покрывающая их плевра только соприкасается с плеврой, покрывающей изнутри грудную клетку. Между обоими листками плевры воздуха нет; поэтому при вдохе легкие, давление воздуха внутри которых равно атмосферному, увеличиваются в объеме. При выдохе легкие сжимаются. Изменение объема грудной клетки осуществляется быстро благодаря хорошо развитым мышцам, поднимающим ребра, и диафрагме. Кожное дыхание у млекопитающих вследствие ороговения верхнего слоя кожи существенной роли не играет; через нее поглощается около 1 % кислорода, потребляемого этими животными. Незначительное количество последнего поступает в организм млекопитающих и через слизистую оболочку верхних дыхательных путей.

**Выделительная система.** В связи с высокой интенсивностью обмена ве-

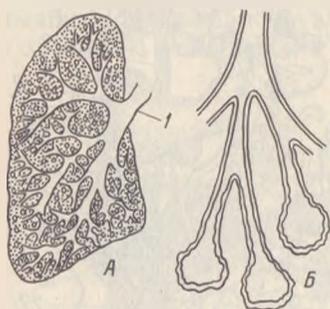


Рис. 189. Строение легкого млекопитающего:

А — строение всего органа (1 — бронх и его разветвления), Б — альвеолы (сильно увеличены)

ществ (в результате чего образуется большое количество продуктов диссимиляции) выделительная система значительно сложнее, чем у рептилий. Почки (большие тела, лежащие у позвоночного столба в его поясничной части), как и у пресмыкающихся, тазовые, но строение их отличается рядом прогрессивных особенностей (см. рис. 145, 146). Количество кровеносных клубочков увеличилось, почечные канальцы значительно удлиннились, поверхность соприкосновения их с кровеносными сосудами сильно возросла. Отмеченные особенности почек обуславливают более совершенное удаление из организма продуктов диссимиляции и в то же время сохранение в организме воды и других необходимых организму веществ.

Моча по мочеточникам стекает в мочевой пузырь, а оттуда периодически удаляется из организма через мочеиспускательный канал. У самцов последний пронизывает совокупительный орган. У самок мочеиспускательный канал короткий и открывается около отверстия влагалища. У рептилий удаление мочи происходило через заднюю часть кишечника — клоаку; у млекопитающих совершилось полное отделение мочевыводящих путей от кишки.

Часть продуктов диссимиляции выделяется с потом через кожу. Поэтому закупорка всех или значительной части выводных протоков потовых желез может привести к отравлению организма.

**Пищеварительная система.** Она претерпела также ряд изменений. Рот у всех млекопитающих, за исключением самых низших и китообразных, окружен мягкими губами, которые играют существенную роль при захвате пищи. Зубы очень прочные, строение их сложное. Они получают питание от густой сети кровеносных сосудов, связаны с нервами и крепко сидят в ячейках челюстей — альвеолах. Такие зубы заменяют большое количество примитивных зубов, свойственных рептилиям и другим позвоночным, число их характерно для каждого вида. Так, у собаки 42 зуба, у лошади — 40, у свиньи — 44, у коровы — 32. У рептилий и ниже их стоящих позвоночных зубы служат в основном для захвата и удержания добычи и строение их сходно. У млекопитающих зубы подразделяются на резцы, клыки, малые и большие коренные зубы. Их строение и форма зависят от выполняемой ими работы (функции). *Резцы*, служащие для откусывания пищи, плоские, с острым режущим верхним краем; *клыки*, служащие для разрывания добычи, конические, с заостренным концом; *коренные зубы*, служащие для размалывания и перетирания пищи, имеют широкую верхнюю поверхность с бугорками.

Для характеристики состава зубной системы каждого вида принято употреблять цифровые формулы. Так, например, зубная формула свиньи  $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$ , коровы  $\frac{0.0.3.3}{3.1.4.3}$ . В этих формулах в верхнем ряду обозначено количество зубов в половине верхней челюсти, а в нижнем ряду — количество зубов в половине нижней челюсти. Отсутствие зубов обозначается нулем. Следовательно, у

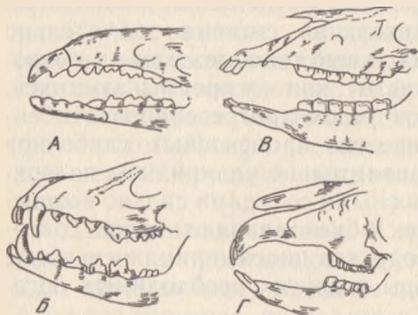


Рис. 190. Зубная система различных млекопитающих:

А — насекомоядные, Б — хищные, В — лошади, Г — грызуны

не все зубы подвергаются смене. Резцы, клыки и малые коренные появляются сначала в виде *молочных зубов* (первая генерация), которые потом заменяются *постоянными* (или *дефинитивными*) *зубами* (вторая генерация). Большие коренные зубы появляются позднее предыдущих и не сменяются, т. е. у этих зубов нет молочных предшественников.

Строение зубной системы в связи с характером питания в разных группах рассматриваемого класса различно (рис. 190): у насекомоядных, питающихся мелкими животными, зубы малы и различия между ними выражены слабее, чем у других млекопитающих; у китообразных, постоянно обитающих в воде, зубы одинаковые или совсем отсутствуют; у хищников сильно развиты клыки, а определенные коренные зубы приспособлены для дробления костей; у травоядных клыки сходны с резцами и вместе с ними служат для откусывания травы или совсем атрофируются, коренные же зубы очень велики и имеют обширную жевательную поверхность.

У млекопитающих лучше, чем у других наземных позвоночных, развиты железы ротовой полости, к которым относятся множество мелких слизистых желез, расположенных на языке и внутренней поверхности щек, нёба, губ и крупные слюнные — подъязычная, заднеязычная, подчелюстная и околоушная. Первые три развились из подъязычной железы пресмыкающихся, а последняя присуща только млекопитающим и развилась из щечных желез.

Хорошее развитие ротовой полости, полная изоляция ее от носовой, совершенная зубная система, мощные жевательные мышцы, большой мускулистый язык, слюнные и другие ротовые железы делают возможным тщательную механическую обработку пищи, а также отчасти химическую.

Пища, раздробленная, разжеванная и обильно смоченная слюной, проходит через глотку и пищевод в желудок (см. рис. 188). Последний хорошо развит у всех млекопитающих и представляет

коровы в половине верхней челюсти резцов и клыков нет, ложнокоренных 3, коренных 3, а в половине нижней челюсти резцов 3, клыков 1, ложнокоренных 3, коренных 3.

Поскольку зубы млекопитающих очень прочны, они долго не снашиваются. По этой причине и потому, что смена этих сложных органов, тесно связанных с другими частями тела, была бы очень затруднительна, у большинства млекопитающих имеются лишь две генерации зубов (*дифидонтная система*). При этой системе

собой объемистый мешок с мускулистыми стенками. В желудке завершается механическая обработка пищи и начинается (как и у других позвоночных) под влиянием сока желез слизистой оболочки (в котором содержатся фермент пепсин и соляная кислота) распад белков на более простые азотистые соединения. Особенно сложно устроен желудок жвачных, в котором происходит обработка жестких растительных кормов.

Из всех позвоночных млекопитающие имеют самый длинный кишечник, что облегчает переваривание разнообразной пищи, особенно растительной. Даже у млекопитающих, которые питаются животной пищей, длина кишечника значительно превосходит общую длину тела, а у растительноядных она огромна (например, у лошади отношение длины кишечника к длине тела 12:1, у коровы — 20:1). Печень велика. Ее многообразные функции были указаны раньше. Желчный пузырь, хорошо развитый у большинства млекопитающих, у некоторых видов (например, у мышей, крыс и др.) отсутствует. Поджелудочная железа сильно развита и играет важнейшую роль в пищеварении (как отмечалось выше, в ее соке имеются ферменты, способствующие перевариванию белков, жиров и углеводов). Тонкий кишечник очень длинный. Он начинается двенадцатиперстной кишкой и разделяется на несколько отделов. Внутренняя поверхность тонких кишок имеет многочисленные выросты — ворсинки, внутри которых проходят кровеносные и лимфатические сосуды. Благодаря ворсинкам поверхность тонкого кишечника велика, что способствует выделению большого количества пищеварительных соков и ускоряет всасывание переваренной пищи.

Толстый кишечник хотя и короче тонкого, достигает, однако, очень большой длины. В этом состоит одна из характерных особенностей пищеварительной системы млекопитающих. У их предков — рептилий этот отдел кишечника имел умеренную длину, у земноводных и рыб он короткий, а у птиц почти отсутствует. У многих видов в месте перехода тонких кишок в толстые имеется слепая кишка, которая заканчивается у ряда видов длинным червеобразным отростком (см. рис. 188). В толстом кишечнике в результате деятельности бактерий продолжается разложение растительной пищи, в связи с чем этот отдел кишечника особенно хорошо развит у растительноядных. У всех млекопитающих, за исключением самых низших (клоачных, насчитывающих всего несколько видов), клоаки нет, так как задний отдел кишечника полностью отделен от мочевых и половых путей и заканчивается самостоятельным анальным отверстием (см. рис. 188).

Совершенное строение всех отделов пищеварительного аппарата млекопитающих сделало возможным усвоение ими самых разнообразных кормов и в особенности растительных. Благодаря этому пищевые ресурсы этих животных весьма обширны.

**Температура тела.** Млекопитающие, как и птицы, — животные с постоянной температурой тела. Температура тела млекопитаю-

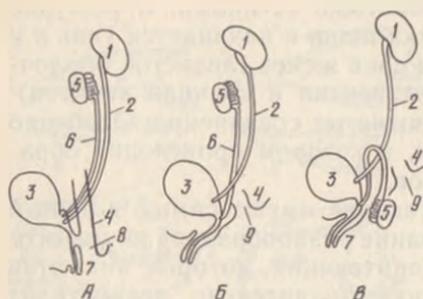


Рис. 191. Эволюция мужской половой системы млекопитающих (А — клоачные, Б и В — живородящие):

1 — почка, 2 — мочеточник, 3 — мочевой пузырь, 4 — прямая кишка, 5 — семенник, 6 — семяпровод, 7 — совокупительный орган (у клоачных млекопитающих через этот орган выходит только семя, у остальных млекопитающих — моча и семя), 8 — клоака, 9 — анальное отверстие

ших в среднем ниже, чем у птиц, но в общем высока: у лошади 38,5 °С, у коровы 38,5, у свиньи 39,1 °С.

**Размножение.** Органы размножения рядом существенных признаков отличаются от тех же органов пресмыкающихся. Для млекопитающих, за исключением самых низших (клоачных), характерно полное отделение половых путей от задней кишки.

Мужская половая система (рис. 191). Семенники у многих видов временно (в период размножения) или навсегда выходят из брюшной полости и находятся в особом мешке — мошонке. Вследствие этого семяпроводы (бывшие вольфовы каналы) петлеобразно изогнуты. Они открываются в основание совокупительного органа (мужского члена), через единственный канал которого выводятся моча и семя (у пресмыкающихся совокупительные органы, находящиеся в клоаке, служат только для выделения семени). В совокупительном органе ряда млекопитающих (например, у многих хищных) имеются косточки, форма которых даже у близких видов может быть различна. Хорошо развиты добавочные железы: семенные пузырьки, купферовы железы, предстательная железа, окружающая начало мочеиспускательного канала. Выделения этих желез имеют большое значение для поддержания нормального состояния семени и его способности к оплодотворению.

В женской половой системе (рис. 192) млекопитающих произошли большие изменения в связи с тем, что самки млекопитающих рожают вполне сформированных детенышей. Яичники лежат в брюшной полости недалеко от воронок яйцеводов (мюллеровых каналов). Средние отделы женских половых трубок превратились в матки, в которых происходит развитие зародышей. Для обеспечения питания зародышей стенки матки обильно снабжаются кровью. Конечные части женских половых путей отделены от задней кишки и мочеиспускательного канала.

У живородящих млекопитающих, за исключением сумчатых, дистальные части женских половых труб полностью сливаются и образуют влагалище. Процесс слияния постепенно распространяется и на средние отделы женских половых труб — матки (см. рис. 192). У одних млекопитающих (большинства грызунов, слонов и др.) обе матки еще вполне самостоятельны (двойная

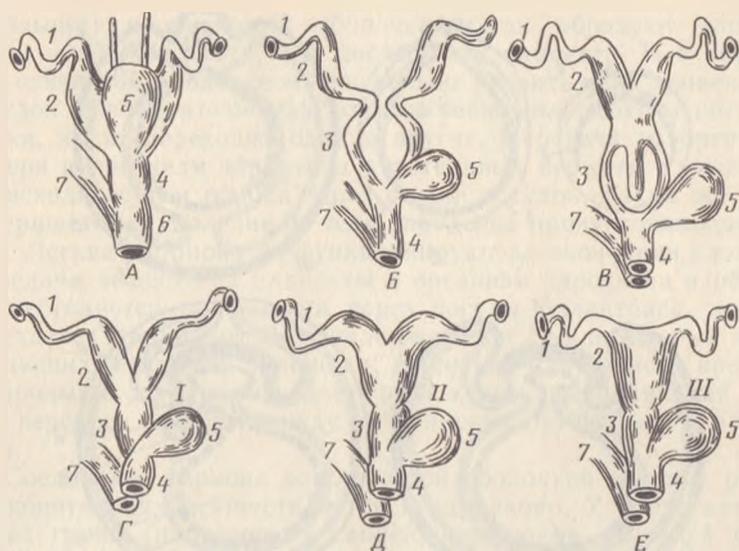


Рис. 192. Эволюция женской половой системы млекопитающих (А — клоачные, В — низшие сумчатые, В — высшие сумчатые, Г, Д, Е — плацентарные):

1 — яйцевод, 2 — матка (I — двойная, II — двурогая, III — простая), 3 — влагалище, 4 — мочеполовой синус, 5 — мочевого пузыря, 6 — клоака, 7 — прямая кишка у сумчатых и плацентарных заканчивается анальным отверстием)

матка), у других (части грызунов, свиней и др.) происходит слияние дистальных частей и образуется *двураздельная матка*, у третьих (насекомоядных, большинства хищных, китов, большинства копытных и др.) сливаются средние части и образуется *двурогая матка*. Наконец, у многих летучих мышей, обезьян и человека слияние маток происходит полностью и образуется *простая матка*. Яйцеводы (или фаллопиевы трубы) остаются самостоятельными.

Одни млекопитающие — *полигамы*: единственный самец, являющийся вожаком стада, оплодотворяет всех самок стада; другие млекопитающие — *моногамы*, они живут парами, которые существуют обычно в течение только одного сезона, а у некоторых видов — в течение большей части жизни.

**Развитие.** Млекопитающие относятся к амниотам, т. е. у них во время эмбрионального развития образуются зародышевые оболочки — амнион, сероза и аллантоис. Современные млекопитающие (за исключением клоачных — они откладывают яйца) — живородящие. Низшие представители класса млекопитающих (сумчатые) рожают слаборазвитых детенышей. Остальные же, очень многочисленные млекопитающие (плацентарные), рождаются во вполне сформированном состоянии, что обеспечивается существенными изменениями зародышевых оболочек, а также полового аппарата и всего материнского организма.

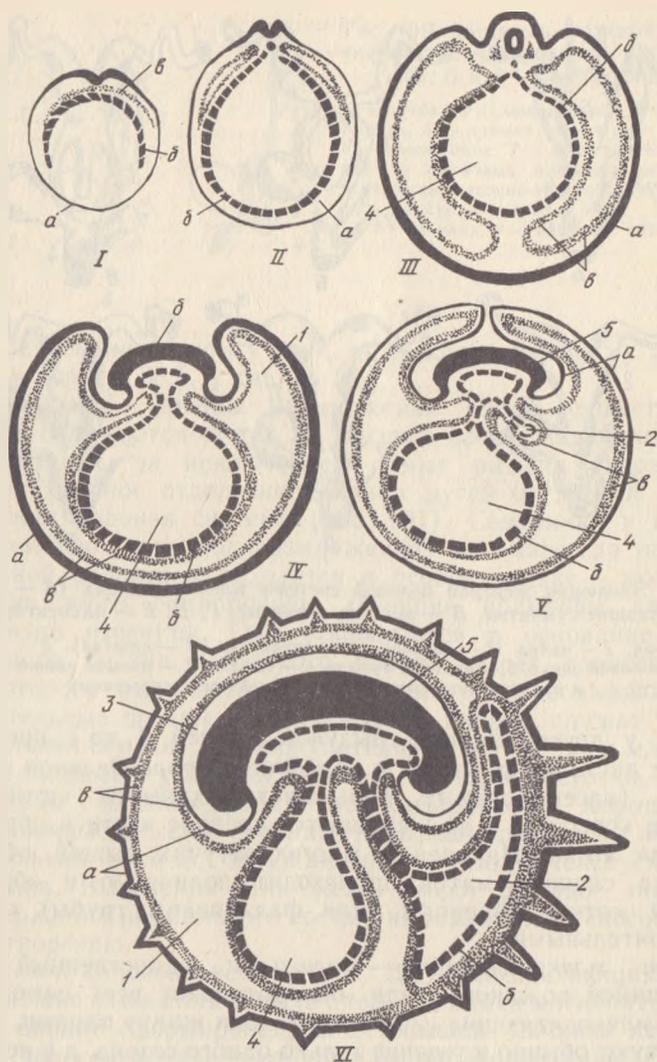


Рис. 193. Развитие зародышевых оболочек и плаценты у млекопитающих (I—VI — последовательные стадии):

1 — внезародышевая вторичная полость, 2 — аллантоис, 3 — амнион, 4 — желточный пузырь, 5 — зародыш; а — эктодерма, б — энтодерма, в — мезодерма

У плацентарных млекопитающих на поверхности серозы (рис. 193) образуются выросты (ворсинки), и она превращается в *хорион*, который с помощью упомянутых ворсинок входит в тесное соприкосновение или срастается со слизистой оболочкой матки. Соединившиеся части хориона (т. е. наружной оболочки

зародыша) и слизистой оболочки матки образуют сложный орган — *детское место*, или *послед*, или *плаценту*. И в хорионе, и в слизистой оболочке матки сильно развита сеть кровеносных сосудов. В плаценте сосуды хориона тесно сплетаются с сосудами матки, но не переходят одни в другие. Передача из организма матери в организм зародыша питательных веществ и кислорода происходит путем осмоса через стенки сосудов. Таким же путем совершается и удаление из тела зародыша продуктов диссимиляции. Легкие эмбриона не функционируют до окончания развития. Передача веществ из плаценты в организм зародыша и обратно осуществляется в основном через сосуды аллантаоиса, который срастается с хорионом. В начале развития (а у некоторых млекопитающих, например у лошади, в течение длительного времени) у зародыша сохраняется желточный мешок, выполняющий функции переноса веществ между материнским организмом и зародышем.

Соединение хориона со слизистой оболочкой матки у разных млекопитающих осуществляется неодинаково. У представителей одних групп (например, у свиней, верблюдов, лошадей и др.) соединение указанных оболочек происходит во многих рассеянных пунктах — *диффузная плацента*; у других (например, у большинства жвачных) — в менее многочисленных, но более крупных участках — *дольчатая*, или *котиледонная плацента*; у третьих (например, у хищных) оно осуществляется в форме пояса — *поясная плацента*; у четвертых (например, у летучих мышей, человека и др.) — в виде диска — *дисковидная плацента*. При родах у млекопитающих с диффузной и котиледонной плацентой части зародышевых оболочек обычно легко отделяются от слизистой оболочки матки — *неотпадающие плаценты*, у млекопитающих с поясной и дисковидной плацентой части слизистой оболочки матки так сильно сращены с зародышевыми оболочками, что обычно выходят вместе с последними, — *отпадающие плаценты*.

Плацента — очень сложный орган, ее развитие продолжается довольно долго (так, например у человека образование плаценты заканчивается только на третьем месяце беременности). В самом же начале развития зародыш соединен с маткой особым слоем клеток, образующимся при дроблении яйца и окружающим весь зародыш, — *трофобласта* (рис. 194).

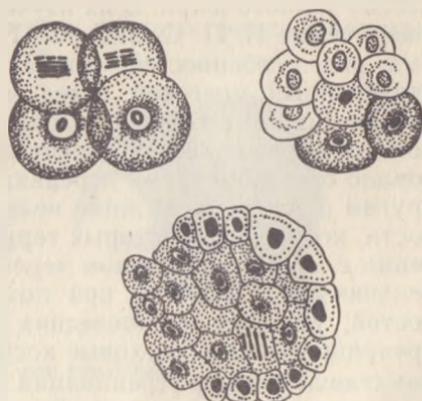


Рис. 194. Первые стадии развития зиготы млекопитающего (Светлые клетки — трофобласт, темные клетки — зародыш.)



Рис. 195. Териодонт

Зародыш окружен амнионом, который сильно разрастается и наполнен жидкостью. Благодаря этому зародыш защищен от вредных сотрясений, которые испытывает организм матери при быстром передвижении, прыжках и т. д., и развитие его происходит в водянистой среде. Развитие зародыша внутри организма матери стало возможным не только благодаря преобразованию зародышевых оболочек и возникновению плаценты, но и вследствие сложных физиологических приспособлений материнского организма к длительному состоянию беременности. В этом приспособлении большую роль играют печень, почки, железы внутренней секреции и другие органы. В течение внутриутробного развития под защитой организма матери формируются все органы зародыша.

Одни млекопитающие сразу после рождения способны к самостоятельному передвижению, другие рождаются слепыми и беспомощными, но во всех случаях детеныши выкармливаются молоком и находятся под защитой родителей. В связи с высоким развитием нервной системы забота о потомстве у млекопитающих очень совершенна. Поэтому представители этого класса дают меньше потомства, чем пресмыкающиеся, а тем более земноводные и рыбы. Крупные млекопитающие рожают по одному детенышу.

**Происхождение.** Самые примитивные млекопитающие появились в начале мезозойской эры — в триасе. Их предками были хищные пресмыкающиеся — *териодонты*, или *зверозубые* (рис. 195). Останки этих рептилий были обнаружены в разных местах земного шара. В их изучение большой вклад внесли советские ученые П. П. Сушкин, Л. П. Татаринев и др. У териодонтов был ряд особенностей, приближающих их к млекопитающим: увеличенный мозговой отдел черепа, что свидетельствовало о прогрессивном развитии головного мозга; сравнительно длинные ноги, сочленяющиеся с туловищем таким образом, что это содействовало более быстрому передвижению, чем это было свойственно другим рептилиям; нижняя челюсть состояла из большой зубной кости, которая у некоторых териодонтов сочленялась непосредственно с мозговым отделом черепа при сохранении обычного сочленения этой челюсти при помощи сочленованной и квадратной костей; уменьшение последних двух костей в связи с началом превращения их в слуховые косточки (молоточек и наковальню); наметившаяся дифференциация зубов на резцы, клыки и коренные, которые сидели в ячейках, или альвеолах, и др.

У териодонтов, вероятно, сохранились некоторые признаки земноводных (два затылочных мышелка, кожа, богатая железами, и др.), которые характерны и для млекопитающих. У некоторых териодонтов имелись вибриссы, т. е. зачатки волосяного покрова.

### Систематический обзор

Современные млекопитающие принадлежат к трем подклассам: первозвери, низшие звери, высшие звери.

#### Подкласс первозвери, или клоачные (Prototheria)

У первозверей наряду с характерными для млекопитающих признаками (наружный покров волосяной или иглы, млечные железы, нижняя челюсть, состоящая только из одной кости — зубной, два затылочных мышелка, твердое небо и др.) имеются признаки, свойственные рептилиям (клоака, куда открываются мочеточники, яйцеводы и семяпроводы, размножение путем откладки яиц, ряд особенностей скелета — отсутствие срастания вороньей и других костей с лопаткой и т. п.). Кроме того, имеющиеся у клоачных признаки млекопитающих выражены слабее, чем у двух других подклассов: более примитивный мозг; менее развитая двигательная система, низкая средняя температура тела ( $32^{\circ}\text{C}$ ) и сильные колебания ее (от  $26$  до  $35^{\circ}\text{C}$ ), что свидетельствует о недостаточном развитии всех систем, обеспечивающих высокую постоянную температуру тела; отсутствие сосков и т. д.

К клоачным относятся только четыре вида (рис. 196): один вид утконоса (Австралия, о. Тасмания), три вида ехидн (Австралия, о. Тасмания, о. Новая Гвинея). Утконос хорошо приспособлен к обитанию в воде. Его тело покрыто густой несмачиваемой шерстью, между пальцами имеются плавательные перепонки, голова заканчивается широким роговым клювом, напоминающим утиный, через который животное процеживает воду при добывании разных беспозвоночных. Зубы (схожие с зубами млекопитающих) имеются только у молодых животных и потом рассасываются



Рис. 196. Первозвери, или клоачные:

А — утконос, Б — ехидна

и заменяются роговыми пластинками. *Ехидны* ведут наземный образ жизни, тело их покрыто иглами. Они беззубы, имеют вытянутое рыло и длинный червеобразный язык. Питаются термитами и другими насекомыми, которые пристают к липкому языку, выдвигаемому ехиднами в гнездо своей жертвы.

Клоачные откладывают яйца, окруженные пергаментнообразной скорлупой. Они богаты питательными веществами и поэтому достигают большой величины (1—1,5 см) в отличие от мелких зигот живородящих млекопитающих. У ехидн яйца развиваются в особой сумке на брюхе самки; утконосы насиживают яйца в гнездах. Вылупившихся из яиц детенышей клоачные выкармливают молоком, которое выделяется через поры на брюшной стенке.

Клоачные — самые древние млекопитающие, первые представители которых появились еще в триасе и были потом вытеснены более развитыми представителями этого класса. Ехидны и утконос сохранились в Австралии и на указанных островах потому, что на этих территориях в результате давней изоляции их от главных материков никогда не было высших зверей. Кроме того, их выживанию способствовали приспособления к специальным видам питания, описанным выше.

#### **Подкласс низшие звери, или сумчатые (Metatheria)**

Эти млекопитающие (рис. 197) по своей организации стоят выше клоачных. Нервная, мышечная, кровеносная и другие системы у них развиты лучше. Температура тела более высокая (до 37 °С) и подвержена меньшим колебаниям, чем у клоачных. Половая система в связи с живорождением (хотя и примитивным) тоже усложнилась, и мочеполовые пути отделены от заднего отдела кишечника, т. е. клоака у них отсутствует. Молоко выделяется через соски.

Мужская половая система близка к таковой высших млекопитающих. Совокупительный орган служит не только для выведения семени, но и мочи. Средние части женских половых трубок превратились в матки, где совершается развитие зародышей, а задние части стали влагалищами. Следовательно, у низших зверей в отличие от высших млекопитающих два влагалища (у некоторых видов образуется даже третье). Соответственно этому совокупительный орган самцов бывает раздвоенным на конце.

У большинства сумчатых плацента не развивается, а у остальных видов она очень примитивна. Поэтому зародыши не получают в матке достаточного питания и детеныши рождаются малоразвитыми и очень маленькими. Они самостоятельно выбираются из матки и прикрепляются к соскам, но некоторое время не могут самостоятельно сосать, молоко поступает в их кишечник благодаря сокращению мышц сосков. Подросших детенышей мать носит некоторое время на спине. Однако у большинства видов самки имеют на брюхе сумку, куда новорожденные перебираются само-



Рис. 197. Низшие звери, или сумчатые:

1 — опоссум, 2 — карликовая сумчатая белка, 3 — гигантский кенгуру (с детенышем в сумке), 4 — коала (с детенышем), 5 — бандикут (сумчатый барсук), 6 — сумчатый крот, 7 — сумчатый волк

стоятельно и в которой их постепенное развитие до вполне оформленного состояния длится значительно дольше, чем в матке. Так, например, у гигантского кенгуру, высота которого около 2 м, зародыш находится в матке 39 дней, а в сумке — более 7 месяцев. Длина зародыша при выходе его из матки не более 25 мм. Число детенышей у разных видов колеблется от одного до семи-восьми и более, но количество сосков у многоплодных видов меньше, чем новорожденных, и те из них, которые не успели прикрепиться к соскам, погибают.

Примитивные живородящие млекопитающие когда-то были широко распространены на земном шаре (в частности, их останки найдены в разных местах СССР). Они были постепенно вытеснены происшедшими от них плацентарными млекопитающими и сохранились в большом количестве только в Австралии, которая отделилась от основных материков раньше, чем на них появились

высшие млекопитающие. Ряд видов подкласса живет в Южной Америке и один вид — в Северной Америке.

Многие виды сумчатых живут на деревьях, некоторые обитают в открытых местах, известны виды, приспособленные к жизни в воде, и т. д. Большинство сумчатых (кенгуру, сумчатый медведь и др.) — растительноядны, меньшинство — хищники (сумчатый волк, опоссум и др.) или питаются насекомыми (сумчатый крот и др.) и т. д. Мясо и мех некоторых видов этой группы млекопитающих используются человеком.

Сумчатых нельзя рассматривать как непосредственных предков плацентарных, но по своей организации они близко стоят к тем вымершим первичным живородящим млекопитающим, которые дали начало плацентарным.

### Подкласс плацентарные (Placentalia)

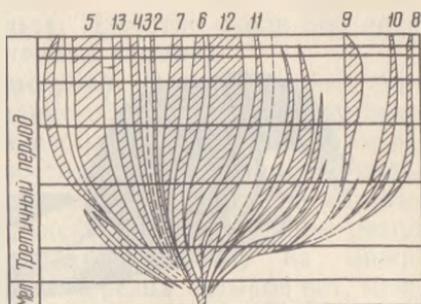
Плацентарные распространены во всех частях света, за исключением Австралии. К плацентарным относятся все домашние млекопитающие. От высшей группы плацентарных — обезьян — произошел человек.

У высших млекопитающих по сравнению с двумя ранее рассмотренными группами — клоачными и сумчатыми — усложнилась вся организация. Именно у плацентарных достигла наивысшего развития нервная система, особенно кора переднего мозга и связанные с этим высокая способность к приспособлению к меняющимся условиям внешней среды и зачатки рассудочной нервной деятельности. То же самое следует сказать о системе органов передвижения, о дыхательной, кровеносной, пищеварительной и других системах. Температура тела плацентарных значительно выше, чем у клоачных и сумчатых. Она поддерживается, как правило, на одном уровне, что говорит о высокой интенсивности обмена веществ и сложной терморегуляции. Характерная для плацентарных наиболее совершенная форма живорождения обеспечивает их эмбриональное развитие в наиболее благоприятных условиях. Забота о потомстве (выкармливание молоком, защита от врагов и т. д.) развита у высших млекопитающих лучше, чем у кого-либо из животных.

Предками плацентарных млекопитающих были так называемые *пантотерии* — мелкие животные с трехбугорчатыми зубами, существовавшие в триасе и юрском периоде. Первые плацентарные млекопитающие появились в конце или, возможно, в середине мелового периода. Это были примитивные насекомоядные животные. От них в начале третичного периода произошли различные отряды рассматриваемого подкласса (рис. 198), которые быстро эволюционировали в течение всего названного периода в разных направлениях, осваивая различные места обитания. Во время эволюции отдельные из появившихся групп млекопитающих вымирали и им на смену приходили новые. Ниже приведены

Рис. 198. Эволюция плацентарных млекопитающих (указаны лишь те отряды, которые упоминаются в книге):

1 — примитивные насекомоядные, 2 — насекомоядные, 3 — шерстокрылые, 4 — рукокрылые, 5 — грызуны, 6 — хищные (включая ластоногих), 7 — китообразные, 8 — даманы, 9 — хоботные, 10 — сиреновые, 11 — непарнокопытные, 12 — парнокопытные, 13 — приматы (включая полуобезьян)



краткие характеристики большинства современных отрядов плацентарных млекопитающих (рис. 199).

**Отряд насекомоядные (Insectivora).** К этому отряду относятся низшие из современных плацентарных млекопитающих (кроты, ежи, землеройки, выхухолы и др.). Это небольшие или мелкие животные с характерным вытянутым хоботком (рис. 199, 1). Передний мозг небольшой, с развитыми обонятельными долями, не имеет извилин, его полушария не закрывают мозжечка, а у некоторых даже виден средний мозг. Соответственно и черепная коробка мала. Зубы слабо дифференцированы. Многие питаются насекомыми, но ряд видов может нападать на мелких позвоночных. Некоторые виды имеют промысловое значение. Ряд видов приносит пользу, уничтожая вредных насекомых. Могут причинять и вред (например, крот поедает много таких полезных животных, как дождевые черви). Количество видов — около 370.

**Отряд шерстокрылые (Dermoptera).** Млекопитающие, приспособленные к планированию на небольшое расстояние с помощью покрытой шерстью перепонки, натянутой между шеей, боком туловища, конечностями и хвостом (см. рис. 199, 2). Сохранилось только два вида, распространенных во влажных лесах Юго-Восточной Азии. Шерстокрылые представляют интерес в том отношении, что, вероятно, от подобных животных произошли настоящие летающие млекопитающие — рукокрылые.

**Отряд рукокрылые, или летучие мыши (Chiroptera).** Млекопитающие, приспособленные к длительному полету (рис. 199, 3). Пальцы передних конечностей сильно удлинены и между ними (за исключением первого), боком тела, частью задних конечностей и хвостом натянута летательная перепонка. В связи с приспособлением к полету у летучих мышей, как и у птиц, весь скелет облегчен, кости черепа срослись, а на грудной кости развился киль, к которому прикрепляются сильные грудные мышцы. Ушные раковины хорошо развиты. Обонятельные доли велики, но передний мозг небольшой и не прикрывает мозжечка. Зубы мелкие, всех родов, верхние резцы иногда редуцируются. Многие питаются насекомыми. Значительное количество видов питаются плодами или всеядны. Несколько видов летучих мышей (в Южной Америке) прокалывают резцами кожу млекопитающих (главным образом

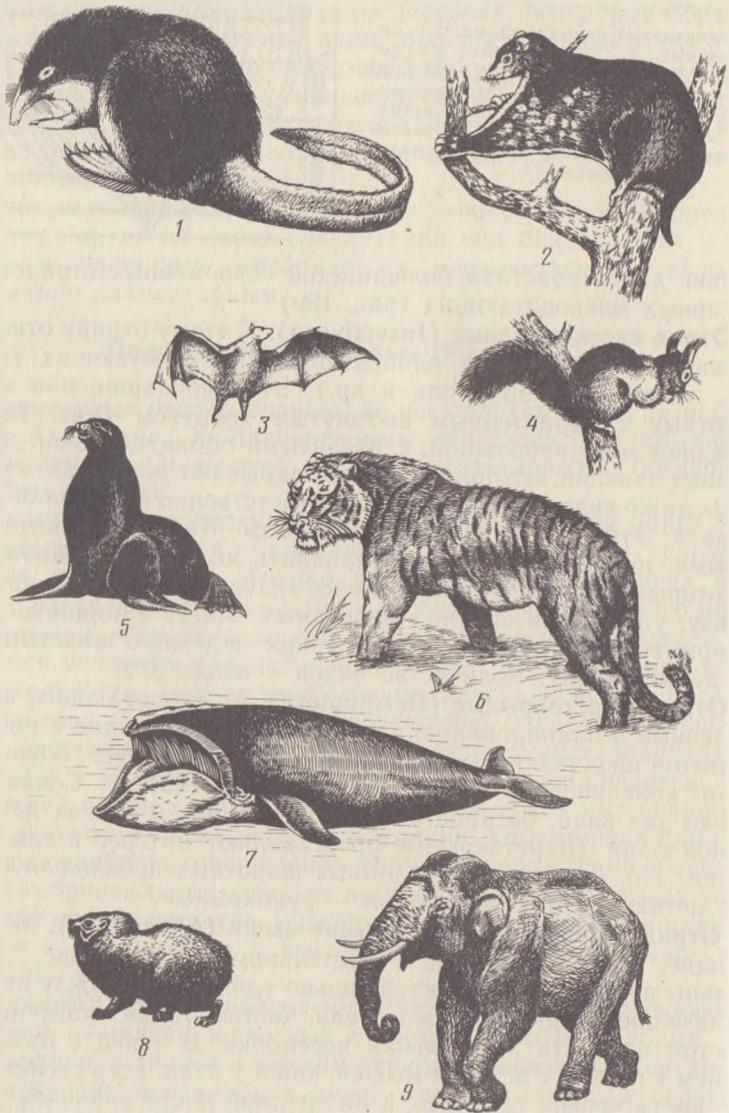


Рис. 199. Представители подкласса плацентарных млекопитающих:

1 — выхухоль (отр. насекомоядные), 2 — кагуан (отр. шерстокрылые)  
 3 — летучая мышь (отр. рукокрылые), 4 — белка (отр. грызуны), 5 — котик  
 (отр. ластоногие), 6 — тигр (отр. хищные), 7 — голубой кит (отр. кито-  
 ообразные), 8 — даман (отр. даманы), 9 — африканский слон (отр. хобот-  
 ные)

копытных) и сосут кровь. Истреблением вредных насекомых летучие мыши приносят большую пользу. Известно около 850 видов, большинство которых обитает в теплых странах.

**Отряд зайцеобразные (Lagomorpha).** Малочисленный отряд (около 60 видов), который до недавнего времени рассматривался как подотряд грызунов. Животные небольшой (зайцы, кролики) и малой величины (пищухи, или сеноставки), как правило, с сильно развитыми ушами, длинными задними ногами и очень коротким хвостом. Растительоядные. На верхней челюсти две пары резцов: средние — очень длинные, боковые — короткие; на нижней челюсти — только два длинных средних резца. Клыков нет, между резцами и коренными зубами большой промежуток — *диастема*. Резцы и остальные зубы без замкнутых корней и поэтому могут непрерывно расти, возмещая быстро стачиваемые коронки. Костное небо в виде узкого мостика между обоими рядами зубов. В передней части желудка происходит лишь брожение корма, в задней начинается его переваривание. Кишечник очень длинный, со слепой кишкой. Очень плодовиты. Зайцы и кролики широко распространены на земном шаре.

Большое значение кроликов и зайцев как мясных и шерстных объектов общеизвестно. Однако они при сильном размножении могут причинять большой вред полезным растениям, а также быть источником некоторых серьезных инфекционных заболеваний. Разнообразные породы домашних кроликов происходят от дикого кролика (*Oryctolagus cuniculus*), который распространен в Северной Африке, Западной и Средней Европе и завезен в прошлом столетии на юг Украины.

**Отряд грызуны (Glires).** Самый большой отряд (рис. 199, 4) плацентарных, насчитывающий около 2500 видов (мыши, крысы, белки, тушканчики, летяги, песчанки, хомяки, полевки, дикобразы, водосвинки, нутрии, бобры, слепыши и др.). Обитают в самых разных условиях, некоторые хорошо приспособлены к древесному образу жизни, к планирующему полету, к жизни в воде, под землей и т. д. Большинство видов — мелкие животные, но есть и довольно крупные. Очень многие живут в норах. Как правило, растительноядные, но есть и всеядные. Самый характерный признак — чрезвычайно развитые резцы (два на верхней челюсти и два на нижней), отделенные большой диастемой от коренных зубов. Клыков нет. Корни резцов, а у большинства видов и корни остальных зубов незамкнутые, благодаря чему зубы могут постоянно расти. Костное небо в виде широкой пластинки, расположенной между обоими рядами зубов в верхней челюсти. Кишечник очень длинный. Очень плодовиты. Шкурки и мясо ряда видов используются человеком, есть виды (мышовки и др.), поедающие много насекомых. Некоторые виды причиняют большой вред, поедая полезные растения и разные пищевые продукты. Ряд видов — переносчики опаснейших заболеваний (туляремии, чумы и т. д.).

**Отряд хищные (Carnivora, или Fissipedia).** Сильные животные, преимущественно средних и больших размеров (рис. 199, 6), питающиеся, как правило, позвоночными животными. К этому отряду относятся семейства: собачьи, медвежьи, енотовые, куньи, виверровые, гиеновые, кошачьи. Передний мозг сильно развит и у многих видов покрыт бороздами (см. рис. 142). Крепкие ноги вооружены острыми когтями. Почти у всех видов семейства кошачьих когти втяжные. Клыки очень велики. Последний ложнокоренной зуб на верхней челюсти и первый коренной на нижней челюсти у большинства хищников сильно выдаются и имеют высокие и острые бугры; эти зубы (см. рис. 190), называемые *хищническими*, служат для разгрызания костей, сухожилий и т. д. Жевательная мускулатура очень хорошо развита, в связи с чем на черепе образовались гребни, служащие для ее прикрепления. Питаются в основном животной пищей, но даже типичные хищники едят и растения, а некоторые виды (медведи, барсуки) живут главным образом за счет растительных продуктов. Польза, приносимая хищниками, значительна: они истребляют вредных грызунов, многие виды имеют большое промысловое значение. Некоторые ценные пушные хищники (песцы, норки и др.) сейчас успешно разводятся в СССР.

Человек приручил некоторых хищников. Первым домашним животным была собака. Собаки, по-видимому, возникли от скрещивания волков (*Canis lupus*) и шакалов (*Canis aureus*) и последнего искусственного отбора в разных направлениях. В настоящее время существует около 350 пород и породий (видоизменений пород) собак. Собаки легко скрещиваются с волками и шакалами и дают плодовитое потомство.

Домашняя кошка происходит от дикой буланой (степной) кошки (*Felis libica*), обитающей в Африке, Передней, Средней и Центральной Азии, в СССР — в Закавказье, Средней Азии и др. Впервые кошка была приручена в Египте.

Хищники причиняют и вред. Крупные хищники могут нападать на домашний скот и человека. Мелкие представители этого отряда могут истреблять домашних птиц. Некоторые хищники семейства собачьих являются хозяевами паразитических червей (ленточных, круглых и др.), которые живут в организме домашних животных и человека. Волки и другие хищники при укусах могут передать вирус бешенства человеку и животным. Однако, поскольку вредные хищники приносят и значительную пользу, то не может быть и речи о их полном истреблении, наоборот, во многих районах они нуждаются в охране.

Современные хищники произошли от древних хищных млекопитающих — *креодонтов*, впоследствии вымерших. Предками же креодонтов были примитивные насекомоядные. Количество видов — около 240.

**Отряд ластоногие (Pinnipedia).** Крупные млекопитающие (рис. 199, 5), приспособленные к длительному пребыванию в

воде (в морях и некоторых больших озерах) и плохо передвигающиеся на суше. К ним относятся моржи, ушастые тюлени (котики и др.) и настоящие тюлени. В связи с приспособлением к жизни в воде форма тела ластоногих обтекаемая, голова округлая, лишенная ушных раковин или с зачатками их, шерсть короткая, жесткая (у котиков — с мягким подшерстком), у взрослых моржей — совсем рудиментарная. Конечности превратились в ласты, пальцы соединены плавательной перепонкой. У моржей и ушастых тюленей задние конечности еще могут подгибаться, у тюленей же они постоянно обращены назад и расположены вдоль хвоста (короткого у ластоногих). Подкожный жировой слой очень толстый, защищает животное от воздействия низких температур (сохраняет тепло) и облегчает массу тела. У некоторых видов имеются воздушные мешки, ответвляющиеся от трахеи или даже от пищевода; они дают возможность иметь запас воздуха при нырянии и уменьшают массу тела. Передний мозг хорошо развит. Глаза большие, с шаровидным хрусталиком, что дает возможность видеть в воде. Зубная система в связи с тем, что в воде жевать нельзя, упростилась: зубы однородные, число их увеличилось, они служат только для захватывания добычи. У моржей верхние клыки превратились в мощные бивни, при помощи которых эти животные выкапывают со дна моллюсков. Питаются ластоногие рыбой и различными беспозвоночными (моллюсками и др.). Размножение происходит на суше. Ластоногие — большей частью животные стадные.

Ластоногих добывают из-за мяса, жира, шкур и меха. Очень ценный мех дают котики. Количество этих животных в нашей стране до Великой Октябрьской социалистической революции в результате хищнического истребления резко сократилось. Сейчас благодаря принятым мерам по охране котиков стада их значительно возросли и стала возможной планомерная добыча их. В СССР ластоногие обитают в полярных и дальневосточных морях, встречаются в Ладожском озере, Байкале, Каспийском море. Известно 30 видов. Ластоногие произошли от сухопутных хищников, с которыми их до сих пор иногда объединяют в один отряд.

**Отряд китообразные (Cetacea).** Крупные и гигантской величины млекопитающие, которые всю жизнь проводят в воде. В связи с этим они отличаются от сухопутных млекопитающих еще больше, чем ластоногие (рис. 199, 7). Форма тела — рыбообразная, шея не выражена, голова очень велика (у больших китов длина ее превышает  $\frac{1}{3}$  длины всего тела). Передние конечности превратились в огромные ласты, в скелете которых увеличилось количество фаланг пальцев. Задние конечности, бесполезные при плавании, редуцировались — сохранились только остатки таза. Тело заканчивается мощным хвостом вторичного происхождения, который не имеет позвонков, а состоит только из мышц, соединительной ткани и жира. У многих видов на спине развивается непарный плавник. Кожа лишена волосяного покрова, за исклю-

чением отдельных волос на челюстях. Подкожный жировой слой достигает 50 см в толщину и играет ту же роль, что и у ластоногих. Скелет имеет губчатое строение, в костях много жира, что сильно уменьшает массу тела. Глаза малы, слезные железы и слезный канал отсутствуют. Ушных раковин нет, орган слуха сильно редуцирован. Носовые раковины тоже редуцированы. Головной мозг по абсолютной массе велик (у гигантских форм до 7 кг), но по отношению к массе тела мал (у синего кита это отношение равно 1:14 000). Обонятельные доли отсутствуют. Носовые отверстия находятся вверху и соединяются особым каналом с гортанью, так что вода во время захвата пищи проникнуть в легкие не может.

Фонтаны, поднимающиеся из носовых отверстий у полярных китов, образуются струей выдыхаемого влажного воздуха, которая может подхватывать и брызги воды. Зубы или упрощены и однотипны у подотряда зубатых китов (кашалоты, дельфины, косатки и др.), или совсем редуцированы у подотряда беззубых, или усатых, китов (серые киты, синие киты, финвалы, сейвалы и др.). Вместо зубов у последних в гигантской ротовой полости свешиваются вниз многочисленные (300—400 шт.) роговые пластины (*китовый ус*) до 5 м в длину. Нижние края их образуют сито, задерживающее массу мелких водных беспозвоночных (моллюсков, раков и др.). Переход таких исполинских животных к питанию мелкими организмами понятен: большая добыча в океанах встречается сравнительно редко, планктонных же организмов, в особенности в полярных широтах, очень много, а китам нужно огромное количество пищи. Зубатые киты питаются преимущественно рыбой. Массовое истребление китов привело к тому, что эта интереснейшая группа оказалась на грани полного уничтожения. Поэтому в последнее время достигнуты международные соглашения о запрещении охоты на ряд видов китов и об ограничении охоты в отношении некоторых других видов.

Китообразные произошли от древних наземных хищных млекопитающих, близких к креодонтам. Насчитывается 80 видов.

### Группа копытных млекопитающих

Нижеследующие 6 отрядов (даманы, сирены, непарнокопытные, парнокопытные и мозолоногие) принято объединять в группу копытных млекопитающих. Однако не все из них имеют копыта и отличия между некоторыми из них очень значительны, что, возможно, объясняется независимым происхождением таких групп. Другими словами, нет достаточных оснований рассматривать копытных млекопитающих как естественную группу в ранге надотряда, монофилетически возникшую. В то же время нужно отметить, что хотя копытные растительноядные животные, но предками их были древние хищные млекопитающие — креодонты, в свою очередь произошедшие от насекомоядных млекопитающих.

**Отряд даманы (Hyracoidea).** Небольшие животные (рис. 199, 8) величиной с зайца, обитающие главным образом в скалистых местностях на Аравийском полуострове и в Африке. Ноги (передние — четырехпалые, задние — трехпалые) имеют на последних фалангах пальцев примитивные копыта. Зубная система имеет черты, характерные для копытных: клыков нет, верхние резцы растут непрерывно. В желудке два отдела: передний является «складом» для пищи, в заднем — железистом — происходят процессы пищеварения. Даманы — боковая ветвь копытных, но они ближе к предкам этой группы, чем другие представители. Изучая их, можно составить представление о некоторых особенностях примитивных копытных (малая величина, многопалые конечности и т. д.). Известно 10 видов.

**Отряд хоботные (Proboscidea).** Хоботные когда-то были многочисленной, широко распространенной группой животных. В настоящее время существует только два вида: индийский слон (Южная Азия) и африканский слон (см. рис. 199, 9), сохранившийся только в национальных парках, организованных в некоторых странах Африки (южнее Сахары). Это самые большие наземные млекопитающие. Индийский слон предпочитает лесистые места, африканский — саванны (открытые места с редкими группами деревьев и кустарников). Колоннообразные ноги заканчиваются пятью более или менее сращенными пальцами, одетыми небольшими копытами. Нос и верхняя губа вытянуты в хобот, мускулатура которого очень развита и сложна. Хобот может поднимать и большие тяжести, и совсем крохотные предметы; он служит также для приема воды. Череп кажется громадным вследствие больших выростов для прикрепления мощных мышц, но объем мозговой части его по сравнению с телом невелик. Масса мозга 5 кг, т. е. около  $\frac{1}{500}$  массы тела. Зубная система сильно изменена: два резца верхней челюсти превратились в мощные бивни (неправильно называемые клыками) исключительной крепости, растущие в течение всей жизни. В каждой половине челюсти имеется один огромный коренной зуб со сложной поверхностью, служащий для перетиранья веток и другой растительной пищи. Каждый такой зуб функционирует 10—15 лет, потом замещается выступающим сзади и передвигающимся вперед очередным зубом. Всего в течение жизни слона сменяется 24 зуба (по шести в каждой половине челюсти).

Индийские слоны используются как домашние животные. Обладая колоссальной силой, они выполняют очень тяжелые работы. Слоны приручаются, но в неволе, как правило, не размножаются. Поэтому настоящими домашними животными их считать нельзя.

Хоботные, так сильно отличающиеся от обычных млекопитающих, произошли от небольших представителей этого класса. Характерные признаки (большая величина тела, хобот, бивни и т. д.) развились постепенно в длинном ряду предков. Из современных

млекопитающих довольно близки к вымершим небольшим предкам хоботных дамамы.

**Отряд сирены (Sirenia).** Крупные копытные, обитающие в прибрежной зоне Атлантического и Индийского океанов, заходят в некоторые реки и озера. Животные находятся на пути к полному вымиранию. В настоящее время сохранился дюгонь (Индийский океан) и несколько видов ламантинов (Атлантический океан, реки Южной Америки). До середины XVIII в. у Командорских островов жила огромная морская корова (длина около 10 м), истребленная в результате хищнического промысла.

Тело у сиреновых обтекаемой формы, торпедообразное, заканчивается хвостом. Передние конечности превратились в ласты, задние полностью атрофировались, имеются рудименты таза. Растительная пища. Зубная система имеет некоторое сходство с той же системой слонов. Сиреновые произошли от общих предков с дамамами и хоботными.

**Отряд непарнокопытные (Perissodactyla).** Эти копытные животные (рис. 200) еще сравнительно недавно были широко распространены и многочисленны. В настоящее время остались лишь тапиры, носороги и лошади. Число пальцев различно: у тапиров передние ноги четырехпалые, задние — трехпалые, у носорогов все ноги трехпалые, у лошадей — однопалые. Характерно для всех непарнокопытных сильное развитие третьего пальца, через который проходит ось конечности, у лошадей он остался единственным. Ключиц нет. Все непарнокопытные — крупные животные.

Семейство тапиры (Tapiridae) — самые примитивные непарнокопытные. Подобно вымершим древним представителям отряда они имеют многопалые конечности, живут в лесах и питаются мягкой растительностью.

Когда-то тапиры были широко распространены в разных частях земного шара, но потом были вытеснены более совершенными непарнокопытными и теперь со-



Рис. 200. Представители отряда непарнокопытных млекопитающих:

1 — chevрачный тапир (сем. тапиры), 2 — кулан (сем. лошадиные), 3 — индийский носорог (сем. носороги)

хранились в болотистых лесных чащах Центральной и Южной Америки и Юго-Восточной Азии. Такое «разорванное» распространение характерно для многих вымирающих форм.

Семейство носороги (*Rhinocerotidae*) — огромные, сильные животные (до 5 м длины и массой более 2 т) с очень толстой кожей, лишенной волос. На носовых и лобных костях у них сидят один или два рога. Эти непарнокопытные обитают в Южной Азии и в Африке. Они были широко распространены в течение большей части третичного периода, а некоторые из них жили еще в четвертичном периоде. Сейчас внесены в Красную книгу.

Семейство лошадиные (*Equidae*) — наиболее прогрессивная группа непарнокопытных, приспособленных к жизни на открытых пространствах — в степях и полупустынях. Животные сильные, быстро бегают, их органы чувств (в особенности слух и обоняние) прекрасно развиты. Особенности строения лошадей хорошо известны из курса анатомии. Эволюция предков лошадиных и причины, ее обусловившие, вкратце описаны в начале книги.

Современные лошадиные относятся к одному роду — *Equus* (лошадь), в состав которого входят четыре вида (другие авторы выделяют их в особые подроды).

*Зебры*, или *тигровые лошади*, — *Equus hippotigris*. Эти животные с характерным полосатым рисунком обитают на открытых местах разных частей Африки. Одни зоологи всех зебр относят к одному виду, распадающемуся на несколько подвидов, другие различают три самостоятельных вида.

*Осел* — *Equus asinus*. Окраска одноцветная, уши длинные. Дикие ослы сохранились на севере Эфиопии, в Сомали и Эритрее. От них произошли домашние ослы.

*Куланы*, или *онагры*, — *Equus hemionus*. Этих животных часто называют полуослами, но, по мнению других авторов, куланов следует считать примитивными лошадьми. Окраска более светлая, уши короче, чем у ослов. Обитают в полупустынных районах Азии (Туркмения, Иран, Афганистан, Монголия, Китай, Тибет, Западная Индия и т. д.).

*Настоящие лошади* — *Equus przewalskii*. В диком состоянии сохранились, возможно, только в Центральной Азии, хотя еще недавно были распространены в степях Европы и Северной Азии. В Европе последние дикие лошади, близкие к лошади Пржевальского, — *тарпаны* (*Equus gmelini*) были истреблены в середине прошлого столетия.

*Дикая лошадь Пржевальского* (см. рис. 1, V), названная в честь великого русского путешественника Н. М. Пржевальского, открывшего ее в Центральной Азии, небольшого роста (высота в холке до 135 см). Окраска мышастая (саврасая), характерная для многих диких млекопитающих, вдоль спины идет темная полоса, называемая «ремнем», грива короткая. Дикая лошадь имеет большую голову, тяжелую шею, буйный нрав. Жеребцов домашних лошадей, попавших в стадо диких, последние убивают. От кого

именно произошли домашние лошади, точно не установлено, возможно, что от нескольких диких видов, близких друг к другу.

**Отряд мозолоногие (Tylopoda).** К этому отряду, который до последнего времени рассматривали в составе отряда парнокопытных, относятся верблюды и ламы. Крупные животные с длинной шеей, хорошо развитым шерстным покровом. Ноги двупалые (как у парнокопытных, сохранились только третий и четвертый пальцы, рудиментов остальных пальцев нет) с искривленными тупыми когтями и мозолистыми подушкообразными утолщениями. Зубная формула  $\frac{1133}{3123}$ . Желудок состоит из трех камер: рубца, сетки

и сычуга. Строение рубца и сычуга сильно отличается от строения тех же камер у парнокопытных. Слепая кишка короткая. Существенно отличаются от парнокопытных строением половых органов, плаценты и других органов.

Верблюды прекрасно приспособлены к жизни в пустынях, очень выносливы и подолгу обходятся без пищи и воды. Для них характерна склонность к образованию жировых горбов, содержимое которых потребляется во время голодовки и отсутствия воды. В настоящее время известны только два вида верблюдов: *одногорбый*, или *дромедер* (*Camelus dromedarius*), сохранившийся только в одомашненном состоянии, и *двугорбый*, или *бактриан* (*C. bactrianus*), оставшийся в небольшом количестве в западных пустынях Монголии и, возможно, Китая. Верблюды до сих пор широко используются как вьючные животные в пустынях, а также для других хозяйственных целей. В Советском Союзе их разводят на юго-востоке европейской части СССР, в Азербайджане, Казахстане и среднеазиатских республиках.

Ламы, или безгорбые верблюды, обитают только в Южной Америке, высоко в Андах. Известны два диких вида — *гуанако* и *викунья*. От гуанако человек вывел домашние формы: *альпаку* (для получения шерсти) и *ламу* (для использования как вьючное животное).

**Отряд парнокопытные (Artiodactyla).** Большой и разнообразный отряд растительноядных млекопитающих, приспособленных, как правило, к быстрому передвижению, в связи с чем у них в каждой ноге развиты только два пальца — третий и четвертый, между которыми проходит ось ноги, чем и объясняется название отряда. Второй и пятый пальцы сохранились в виде рудиментов, лучше развитых у низших парнокопытных; первый палец отсутствует. Ключиц нет. Отряд делится на два подотряда: нежвачные, или свинообразные (с двумя семействами — свиньи и бегемоты), и жвачные (с несколькими семействами, из которых здесь будут рассмотрены только три — олени, жирафы и полорогие). Количество видов — около 170.

**Подотряд нежвачные (Nonruminantia, или Suoidea).** Неуклюжие млекопитающие средней или довольно значительной величины (рис. 201). Ноги короткие (второй и пятый пальцы хотя



Рис. 201. Парнокопытные млекопитающие. Подотряд нежвачные:

1 — бегемот (сем. бегемотов), 2 — дикий кабан (сем. свиней)

и малы, но развиты лучше, чем у других парнокопытных). Кожа голая или покрыта редкой жесткой шерстью. Подкожный жировой слой хорошо развит. Рогов нет. Зубы всех родов. Желудок простой. Нежвачные более примитивны. К ним относится сравнительно небольшое количество видов и они менее широко распространены, чем жвачные.

К семейству бегемотов (*Hippopotamidae*) относится всего два вида (обитающих в Африке), из которых настоящий бегемот, или гиппопотам, достигает огромных размеров, проводит значительную часть жизни в воде, а другой — карликовый бегемот — обитает около рек в тропических лесах и похож по образу жизни на свиней. Оба растительноядны. Гиппопотам может сильно вредить полям.

К семейству свиней (*Suidae*) относится довольно значительное количество видов. Они распространены главным образом в Азии, Африке и Европе. В Южной Америке обитают наиболее примитивные представители свиней — пекари. Свиньи имеют удлиненное рыло с хрящевым «пяточком» на конце; тело их покрыто редкими волосами (щетиной). Клыки сильно развиты. Зубная формула  $\frac{3 \cdot 1 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 3}$ . Питаются преимущественно растениями, но охотно потребляют и корма животного происхождения (червей, насекомых, мелких грызунов, падаль и т. д.). Рождают много детенышей (до 12).

В СССР живет всего лишь один вид диких свиней — кабан (*Sus scropha*). Он был сильно истреблен, но в последние десятилетия численность его благодаря различным охранным и акклиматизационным мероприятиям очень выросла. В некоторых районах разрешен отстрел кабанов. Средняя масса кабанов 80—150 кг, в редких случаях — до 250 кг. Дикие кабаны подвижны, тело их более стройное, ноги длиннее, шерсть лучше развита, чем у домашних свиней. Наши домашние свиньи происходят от кабана, китайской свиньи — от полосатой свиньи *S. vittatus*, распространенной в Юго-Восточной Азии. В результате длительного и систематического отбора человек вывел породы домашних свиней, кото-

Рис. 202. Парнокопытные млекопитающие. Подотряд жвачные:

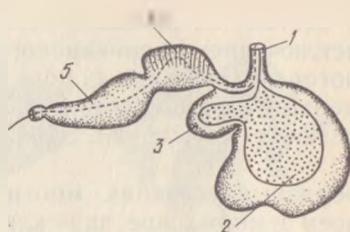
1 — северный олень (сем. оленей), 2 — жираф (сем. жирафов), 3 — сайгак, 4 — козел — тэк, 5 — баран — архар, 6 — африканский буйвол (4—6 — представители сем. полорогих)



рые отличаются от диких предков быстрым ростом, большими размерами, высокой плодовитостью, усиленной способностью откладывать жир.

*Подотряд жвачные (Ruminantia).* Стройные млекопитающие средних и больших размеров (рис. 202), как правило, приспособленные к быстрому передвижению. Ноги длинные, второй и пятый пальцы рудиментарны. Пястные и плюсневые кости сливаются в столбчатую кость, которая важна как опора при быстром передвижении. Кожа покрыта густой шерстью. Подкожный жировой слой почти не развит. Большинство видов (у оленей, как правило, самцы) вооружены рогами. Питание исключительно растительное: травы, кора и другие части деревьев (преимущественно молодых), ягоды, лишайники. На верхней челюсти отсутствуют резцы, а у большинства и клыки. Клыки нижней челюсти имеют

Рис. 203. Желудок жвачных:  
 1 — пищевод, 2 — рубец, 3 — сетка, 4 — книжка, 5 — сычуг (стрелкой показано возвращение пищи обратно в ротовую полость для пережевывания; пунктирной линией обозначено прохождение пережеванной пищи через книжку в сычуг)



такую же форму, как и резцы, и служат для откусывания травы. Коренные зубы имеют сложную складчатую поверхность и хорошо приспособлены для перетирания жесткой растительной пищи. Желудок (рис. 203) сложный и состоит из четырех отделов: рубца, сетки, книжки и сычуга. Кишечник очень длинный, хорошо развита слепая кишка. Беременность продолжается долго. Большинство жвачных рождает раз в год одного-двух детенышей.

Жвачные прекрасно приспособлены к питанию трудноперевариваемыми растительными кормами и обитают в разнообразных условиях (в степях, лесах, горах, тундре и т. д.). Отдельные виды или группы видов приспособлены к более или менее определенным условиям (например, лоси — к лесам, козы — к горам и т. д.). Благодаря указанным и другим приспособительным особенностям жвачные, несмотря на истребление ряда видов, остаются еще достаточно многочисленными.

Семейство оленей (*Cervidae*) — жвачные животные с костными ветвистыми рогами, покрыты шерстью. Рога, за исключением северного оленя, свойственные только самцам, ежегодно сбрасываются. Рудименты второго и пятого пальцев довольно значительны. Клыки на верхней челюсти сохраняются. Олени обитают в Азии, Европе и Америке. Многие из них сильно истреблены. В СССР встречаются: благородный олень, марал, близкий к нему изюбрь, бухарский олень, пятнистый олень, северный олень, лось, косуля, кабарга. Молодые рога (панты) марала, изюбря и пятнистого оленя представляют ценность, так как из них получают лекарственные вещества, стимулирующие обмен веществ. Ради пантов этих оленей приручают и разводят в полудомашнем состоянии. Северный олень (*Rangifer tarandus*) как домашнее животное широко используется в районах Крайнего Севера СССР.

Семейство жирафы (*Giraffidae*) — жвачные животные с маленькой головой на длинной шее. Живут в саваннах Африки, но заходят и в горы. Жирафы достигают огромного роста — до 5—6 м. К тому же семейству принадлежит животное средних размеров — окапи, живущее в тропических лесах Африки и близкое к предкам жирафов.

Семейство полорогие (*Cavicornia*) — одно из самых больших и разнообразных по условиям обитания семейств парнокопытных. Жвачные с неветвистыми полыми рогами, сидящими на отростках лобных костей. Рога развиваются из эпидермиса

и состоят из рогового вещества; они никогда не сменяются (за исключением американского вилорога). Самки большинства видов рогов не имеют или их рога меньшей величины, чем у самцов. Рудименты второго и пятого пальцев совсем малы. Клыки на верхней челюсти отсутствуют. Зубная формула  $\frac{0.0.3.3}{3.1.3.3}$ . Обитают в разно

образных условиях, многие живут в горах. Распространены на всем земном шаре, за исключением тропической Африки и Австралии.

Семейство подразделяется на десять подсемейств, из них семь подсемейств разнообразных антилоп и три подсемейства других форм, из которых два подсемейства представляют особый интерес: серны (к которым относятся бараны и козлы) и быки. От диких представителей этих семейств произошли различные породы мелкого и крупного рогатого скота. Из антилоп в СССР встречаются джейран, дзерен и сайгак. Промысловое значение первых двух видов невелико. Сайгак (см. рис. 202), или сайга (*Saiga tatarica*), раньше добывался из-за рогов. В XIX и XX вв. этот вид, широко распространенный в степях низовьев р. Урала, в Казахстане, Средней Азии, был почти истреблен. В настоящее время в результате принятых мер по охране сайгака численность его резко увеличилась и на него разрешена охота по лицензиям.

Бараны относятся к роду *Ovis*. Их рога покрыты поперечными бороздками, отогнуты назад и спирально закручены. Поперечное сечение рогов — трехгранное. Хвост сравнительно короткий, не достигает пяточного сустава. Шерсть очень густая, состоящая из остевых и пуховых волос. Сосков одна пара. Горные животные живут на высоте от 150 до 6000 м. Наиболее благоприятными условиями для баранов являются низкие летние температуры, обширные пастбища. Большинство этих животных избегают скалистых утесов и ущелий.

В СССР известно два вида диких баранов: горный — *Ovis ammon* (Закавказье, Средняя Азия, Казахстан, Алтай, Тува) и снежный, чубук, или толсторог — *Ovis canadensis* (Сибирь, восточнее р. Лены, северная и средняя части Дальнего Востока, Камчатка). За пределами СССР горный баран обитает на островах Корсика, Сардиния и Кипр, в Малой Азии, Иране, Афганистане, Пакистане, Северо-Западной Индии. На протяжении такого огромного ареала этот вид распадается на много географических форм, крайние из которых сильно отличаются друг от друга по величине, форме рогов, особенностям шерсти и т. д., но они связаны между собой цепью постепенных переходов и при скрещивании дают плодовитое потомство. Поэтому в последнее время специалисты считают упомянутые формы подвидами одного и того же вида. Раньше же преобладало мнение, что эти бараны относятся к нескольким видам, из которых в СССР распространены три вида (рис. 203); малоазиатский муфлон — *O. musimon* (Закавказье), аркал, или степной баран — *O. orientalis* (Туркмения, юг Узбеки-



Рис. 204. Предки домашних овец:

1 — европейский муфлон, 2 — аргали, 3 — аркал

стана), и аргали — *O. ammon* (Тянь-Шань, Алтай и др.). Различали и другие виды. Домашние овцы были выведены человеком от муфлонов (переднеазиатских и южноевропейских), но не исключено, что предками их были и другие подвиды (аркал, аргали и др.) (рис. 204). Снежный баран распространен за пределами СССР в Северной Америке, начиная с Аляски и Канады до Мексики и Калифорнии. По ряду признаков и экологии он довольно сильно отличается от горного, но легко скрещивается с домашними овцами, т. е. потомками последнего, и некоторые зоологи объединяют оба вида в один.

Козлы относятся к роду *Saraga*. Их рога часто покрыты вздутиями — бляшками, никогда не закручены спирально. С боков рога сдавлены. Рога самок значительно меньше, чем самцов. Хвост длинный и голый на внутренней стороне. Имеют «бороду», т. е. длинные волосы на подбородке. В состав шерсти входят грубая ость и пуховый волос. Окраска темная, часто черная. Выделения особых желез у основания хвоста имеют специфический неприятный запах.

Козлы еще больше, чем бараны, приспособлены к жизни в горных условиях и доходят до полосы вечных снегов. В отличие от баранов могут пастись на небольших лужайках. Для их питания необходимо большое количество минеральных веществ, поэтому они пьют соленую воду и лижут выходы солей на поверхности почвы. Кроме травы, они питаются древесными кормами, лишайниками и т. д. В СССР обитают следующие виды диких козлов: дагестанский тур (Кавказ), тур Северцова (Кавказ), сибирский козлерог, или тэк (Саяны, Алтай, Тянь-Шань и др.), безоаровый козел (Кавказ, Туркмения), винторогий козел (юг Узбекистана, Таджи-



Рис. 205. Предки домашних коз:

1 — безоаровый козел, 2 — винторогий козел

кистан). Все перечисленные виды имеют промысловое значение. Домашние козы произошли от упомянутых выше безоарового (*Capra hircus*, или *C. aegagrus*) и винторогого козла (*Capra falconeri*) (рис. 205). Безоаровый козел получил свое название потому, что в его желудке находят особую массу, которую арабы называли «безоаром» и употребляли в лечебных целях. Он крупнее домашних коз; рога в виде сабель и резко загнуты назад, у самцов они несут небольшое количество вздутий, у самок гладкие. Борода сильно развита. Винторогий козел, как показывает его название, имеет рога, винтообразно закрученные. Он отличается от других козлов тем, что в нижней части шеи и груди у него развита грива.

Быки относятся к роду буйволов (*Bubalus*) и к роду собственно быков (*Bos*). Крупные, грузные животные, с широким лбом и голой площадкой — «зеркальцем» — на конце морды. Рога в поперечном сечении у быков почти круглые, поверхность их гладкая и они слабо изогнуты. У буйволов рога в поперечном сечении трехгранные. Хвост длинный (до пяточного сустава и ниже) и заканчивается пучком волос. Сосков четыре.

К буйволам относятся несколько видов (рис. 206): индийский буйвол, или арни (Южная Азия), одомашнен; филиппинский буйвол (Филиппинские острова), одомашнен; аноа (Целебес); африканский буйвол (Африка, к югу от Сахары), не одомашнен. Африканский буйвол сильно отличается от азиатских буйволов, и

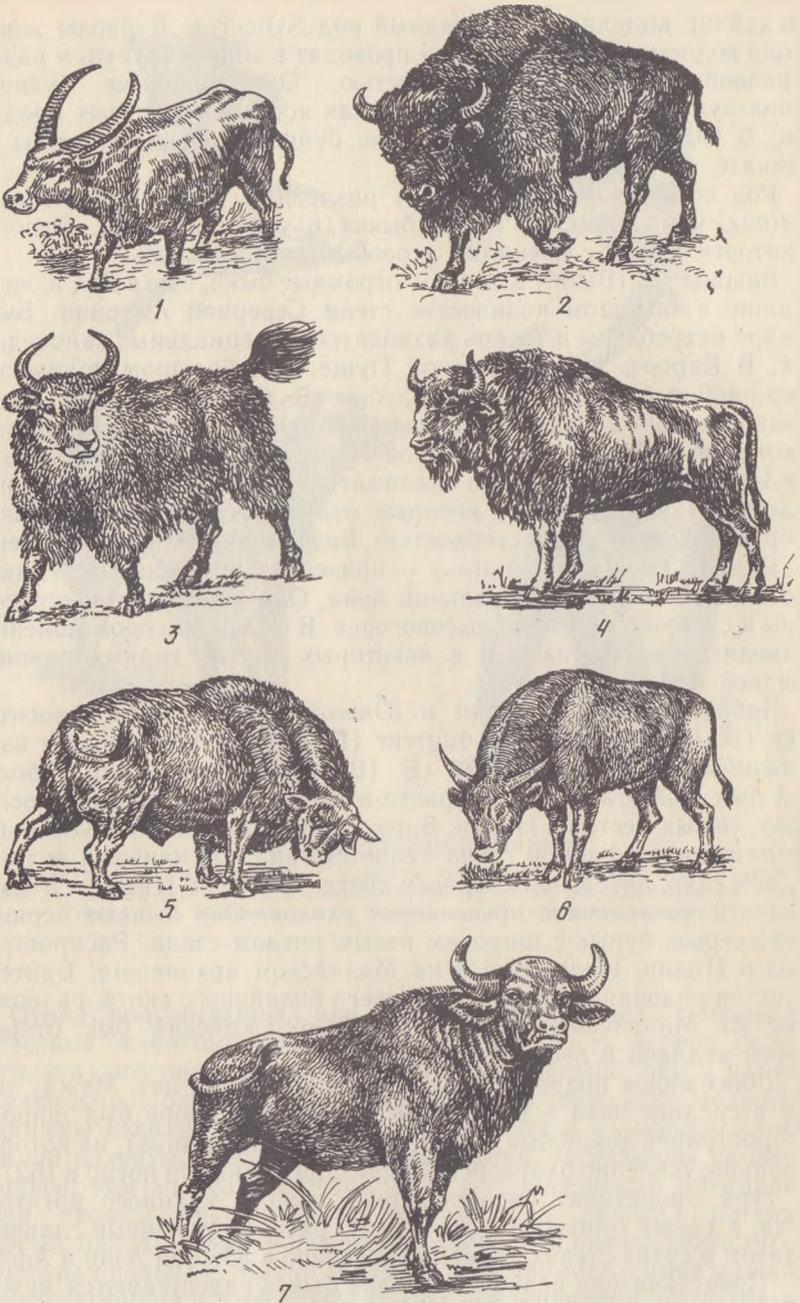


Рис. 206. Представители подсемейства быков:

1 — индийский буйвол, 2 — бизон, 3 — як, 4 — зубр, 5 — гаял, 6 — бантенг, 7 — гаур

его сейчас выделяют в отдельный род *Syncegerus*. Буйволы живут около водоемов, много времени проводят в воде и питаются разнообразной водной растительностью. Одомашненные буйволы используются как тягловая сила и как источник пищевых продуктов. В СССР домашние индийские буйволы распространены на Кавказе.

Род собственно быков (*Bos*) разделяют на четыре подрода: бизоны, яки, лобастые быки, быки (в узком смысле). Бизонов некоторые авторы выделяют в особый род.

Бизоны (*B. (Bison) bison*) — огромные быки, еще в XIX в. населявшие в большом количестве степи Северной Америки. Были быстро истреблены и теперь разводятся в специальных заповедниках. В Европе, в Беловежской Пуще, в небольшом количестве сохранились близкие к бизонам зубры (*B. (Bison) bonasus*). В настоящее время принимают различные меры, способствующие размножению зубров в Беловежской Пуще, в Крыму и на Кавказе. В «Аскании-Нова» успешно акклиматизируются гибриды зубров и бизонов (зубробизоны), которые отличаются от чистокровных зубров большой жизнестойкостью. Бизоны не были одомашнены.

Яки (*B. (Poefagus) mutus*) — приземистые, мохнатые. В диком состоянии живут в Центральной Азии. Они прекрасно приспособлены к суровым условиям высокогорья. В СССР яки одомашнены и разводятся в Киргизии и в некоторых других горных районах Средней Азии и на Алтае.

Лобастые быки обитают в Южной Азии. К ним относятся гаур (*B. (Bibos) gaugus*), бантенг (*B. (Bibos) javanicus*) и камбоджийский бык, или купрей (*B. (Bibos) sauveli*). Гаур — большой бык (высота 1,85 м) охристо-желтого цвета, живет в лесах, горах, сырых местах в Индии, Бирме и на Малакском полуострове. Одомашненной формой гаура является гаял. Он меньшей величины, чем гаур, интенсивно черного цвета, обитает в Индии и Бирме. Бантенги по величине превосходят гаялов. Они бывают черные, темно-серые, бурые с широким белым пятном сзади. Распространены в Индии, Индокитае и на Малайском архипелаге. Бантенг является родоначальником домашнего балийского скота, разводимого на Малайском архипелаге. Камбоджийский бык открыт совсем недавно в лесах Кампучии.

Диких видов подрода *Bos* в настоящее время нет. Между тем еще в средние века в Восточной и Средней Европе был широко распространен дикий бык — тур (*B. (Bos) primigenius*), на которого раньше усиленно охотились. Последний дикий тур погиб в 1627 г. От тура происходят разнообразные породы крупного рогатого скота, а также горбатый скот — зебу, распространенный главным образом в сухих степях (преимущественно в Южной Азии и Африке). Представители разных подродов быков скрещиваются между собой, хотя дают менее плодовитое потомство, чем при скрещивании форм одного и того же подрода. Быки с буйволами не дают потомства.

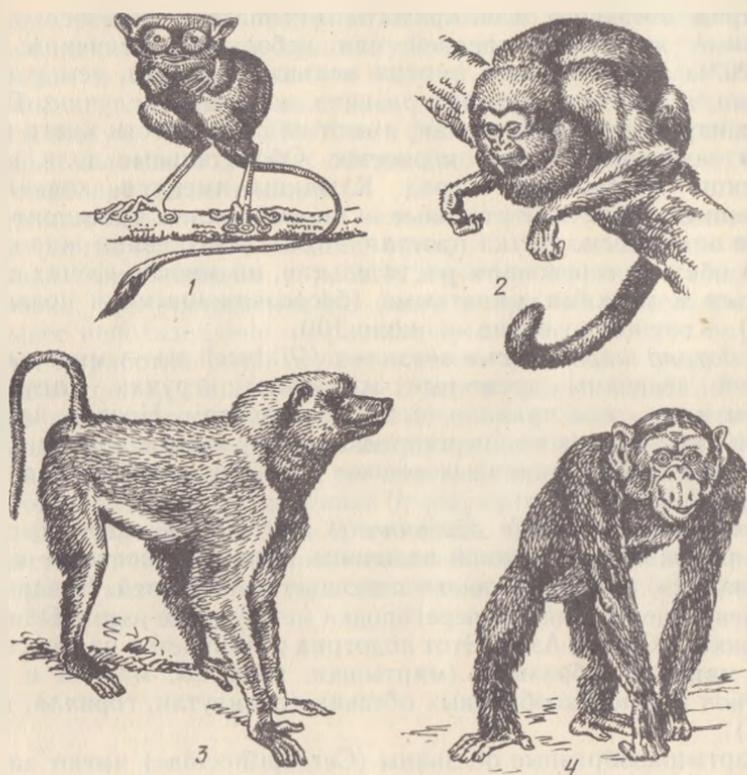


Рис. 207. Полуобезьяны и обезьяны:

1 — долгопят (отр. полуобезьяны), 2 — черный ревуn (отр. обезьяны, подотр. широконосые), 3 — павиан-бабуин (отр. обезьяны, подотр. узконосые, сем. мартышки), 4 — шимпанзе (отр. обезьяны, подотр. узконосые, сем. человекообразные)

**Отряд полуобезьяны, или лемуры (Prosimiae).** Небольшие древесные животные (рис. 207). Лицевая часть черепа сильно вытянута, мозговая коробка относительно меньше, чем у настоящих обезьян. Полушария переднего мозга не закрывают мозжечка и лишены извилин. Обонятельные доли, как и у насекомоядных, хорошо развиты. Глазницы у большинства направлены скорее в стороны, чем вперед. Ключицы имеются, конечности пятипалые. Одни пальцы заканчиваются когтями, а другие — ногтями. Первый палец задней конечности способен противопоставляться остальным пальцам. Матка двурогая. Как правило, самка рождает одного детеныша. Сумеречные или ночные животные, растительноядные, насекомоядные или всеядные. Обитают в Южной Азии и Африке (главным образом на о. Мадагаскар). Произошли от примитивных насекомоядных. Количество видов — около 90.

**Отряд обезьяны, или приматы (Primates).** Древесные или наземные животные, средней или небольшой величины (см. рис. 207). Лицевая часть черепа меньше вытянута, чем у полуобезьян, и мозговая коробка развита значительно лучше. Полушария переднего мозга велики, имеют на поверхности много извилин и закрывают сверху мозжечок. Обонятельные доли малы. Глазницы направлены вперед. Ключицы имеются, конечности пятипалые. Лапы хватательные — первый палец противопоставляется остальным. Матка простая. Почти все дневные животные. Пища обезьян в основном растительная, но многие из них могут питаться и мелкими животными (беспозвоночными и позвоночными). Количество видов — около 100.

*Подотряд широконосые обезьяны (Platyrrhini)* — маленькие и средней величины древесные животные: игрунки, капуцины, ревуны и др., как правило, с цепким хвостом. Ноздри направлены в стороны, так как перегородка между ними широкая. Седалищных мозолей и защечных мешков нет. Обитают в Центральной и Южной Америке.

*Подотряд узконосые обезьяны (Catarrhini)* — древесные или наземные животные разной величины. Цепкого хвоста не имеют и цепляются за ветки только с помощью конечностей. Ноздри направлены вперед, так как перегородка между ними узкая. Обитают в Африке и Южной Азии. Этот подотряд разбивается на три семейства: мартышкообразных (мартышки, павианы, макаки и др.), гиббонов и человекообразных обезьян (орангутан, горилла, шимпанзе).

Мартышкообразные обезьяны (Cercopithecidae) имеют защечные мешки, большей частью длинный хвост и почти все — седалищные мозоли. Большинство ведет древесный образ жизни. Гиббоны (Hylobatidae) — древесные обезьяны с чрезвычайно длинными передними конечностями. Хвоста и защечных мешков нет. Есть небольшие седалищные мозоли. По ряду признаков близки к человекообразным обезьянам. Обитают в Индокитае и на островах Суматра, Калимантан и Ява. Человекообразные обезьяны (Anthropoidea) не имеют хвоста, защечных мешков и седалищных мозолей. Они отличаются от остальных обезьян и всех млекопитающих сильно развитой корой переднего мозга и очень сложной нервной деятельностью. К человекообразным обезьянам относятся орангутан (обитает на островах Калимантан и Суматра), горилла и шимпанзе (обитают в тропических частях Африки).

Обезьяны — достаточно многочисленная и процветающая группа, что объясняется их основным преимуществом по сравнению с другими млекопитающими: сильным развитием переднего мозга, его коры, благодаря чему их поведение очень усложнено, они быстро приобретают новые навыки, несомненно, проявляя элементы рассудочной деятельности, более развитые у высших обезьян. Большую роль в их жизни играют пятипалые конечности, хорошо приспособленные к хватательным движениям. Строение

и физиология высших обезьян и человека во многом очень сходны, но все же между ними существуют очень серьезные различия, в основном в степени развития высшей нервной деятельности и в умении использовать различные предметы для воздействия на окружающую среду. Поэтому филогенетическое развитие от высших человекоподобных обезьян до человека разумного было довольно продолжительным.

Несомненными предками человека, но очень примитивными были *австралопитеки*, жившие около 3 млн лет тому назад. Их останки были найдены в разных пунктах Африки. Становление человека, т. е. усложнение его мозга и нервной деятельности, все большее использование им разных предметов, ставших орудиями труда, выработка речи, осуществлялось в длинном ряду предков (питекантропы, синантропы, неандертальцы и др.), начиная с конца третичного периода и в течение почти всего четвертичного периода (продолжительность которого около 1 млн лет). Человек разумный (*Homo sapiens*), по своим физическим и психическим возможностям не отличавшийся от современного человека, появился около 40—50 тыс. лет тому назад. С тех пор человеческое общество прошло через ряд социально-экономических формаций, изучением которых заняты не биологические науки, а науки общественного цикла.

---

## КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ К «ОБЩЕЙ ЧАСТИ»

1. Назовите общие свойства организмов, отличающие их от неорганических предметов. 2. Расскажите об обмене веществ, процессах ассимиляции и диссимиляции, автотрофных и гетеротрофных организмах. 3. Расскажите о связи организмов со средой обитания. Как идет адаптация живых существ к неорганическим и органическим условиям среды? 4. Назовите основные положения теории естественного отбора Ч. Дарвина. Каково ее значение при изучении органического мира? 5. Расскажите о происхождении жизни на Земле (теория А. И. Опарина) и постепенной эволюции первых организмов. 6. Что такое прокариоты и эукариоты? 7. Что вы знаете о разделении органического мира на царства и родственных связях между ними? 8. Какова сущность закономерностей — единство формы и функции, корреляция строения и работы разных частей организма? 9. Каково значение морфологических исследований для познания жизни и эволюции организмов? 10. Расскажите о гомологичных и аналогичных органах. 11. Каково значение физиологических и экологических исследований для познания жизни и эволюции организмов? 12. Какие зоогеографические области Земли вы знаете? 13. Назовите геологические эры и периоды в истории Земли. 14. В чем сущность биоэнергетического закона и чем она объясняется? 15. Чем объясняется необходимость изучения среды обитания животных? 16. Дайте характеристику главным средам обитания — водной и наземной. Какая из них была первичной? 17. Какие формы сожительства одних организмов с другими вы знаете? Кратко охарактеризуйте их. 18. Расскажите о паразитизме (его сущность, происхождение паразитических организмов, особенности их строения, размножения, развития). 19. Назовите систематические категории, применяемые в систематике животных. 20. Каковы причины резкого ухудшения условий существования живых организмов в разных средах Земли? Какие меры предпринимаются в СССР и за рубежом по ликвидации губительных антропогенных воздействий на окружающую среду?

## КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ К «СИСТЕМАТИЧЕСКОЙ ЧАСТИ»

1. Расскажите об одноклеточных организмах, их строении, жизнедеятельности и происхождении. 2. Перечислите классы, входящие в тип простейших. 3. Расскажите о паразитических жгутиковых. 4. Назовите представителей класса споривков, заболевания, вызываемые ими. 5. Каково строение инфузорий? 6. В чем заключается различие между одноклеточными и многоклеточными животными? 7. Расскажите о происхождении многоклеточных (гипотезы Э. Геккеля и И. И. Мечникова). 8. В чем сущность теории фагоцитоза? 9. Каковы особенности строения и жизнедеятельности губок? 10. Как происходит размножение кишечнополостных? 11. Назовите представителей классов, входящих в тип кишечнополостных. 12. Каково происхождение плоских червей? 13. Расскажите об эволюции нервной системы плоских червей. 14. Назовите классы, входящие в тип плоских червей. 15. Расскажите о происхождении турбеллярий. 16. Что вы знаете о моногенеях и трематодах? 17. Расскажите о циклах развития разных видов трематод. Каковы их особенности? 18. Дайте характеристику ленточным червям (цестодам). Каковы

особенности их строения? 19. Какие классы включает в себя тип первичнополостных червей? Назовите их отличительные черты. 20. Назовите нематод — паразитов домашних животных и человека, особенности их жизнедеятельности. 21. Перечислите нематод — паразитов растений. 22. Расскажите о нервной системе кольчатых червей. 23. Что вам известно о происхождении кольчатых червей? 24. Расскажите о строении и жизнедеятельности пиявок. 25. В чем сущность теории зародышевых листков и каково ее значение для познания эволюции многоклеточных животных? 26. Дайте характеристику типу членистоногих (прогрессивные признаки их организации, обуславливающие их распространение во всех средах обитания, происхождение). 27. Расскажите о наиболее многочисленной группе паукообразных — клещах. 28. Каковы особенности строения насекомых и их жизнедеятельности? 29. Что вы знаете о естественном и искусственном партеногенезе у насекомых? 30. Как идет развитие насекомых? 31. Каковы особенности строения и жизнедеятельности мягкотелых? 32. Что вы знаете о происхождении мягкотелых? 33. Назовите представителей типа щупальцевых. 34. Что вы знаете о погонофорах? 35. Назовите две главные ветви целомических беспозвоночных животных. Какова родственная связь между ними? 36. Назовите главные прогрессивные признаки высшего типа животных — хордовых. Какова родственная связь низших хордовых с беспозвоночными? 37. Каково происхождение позвоночных? Какие классы входят в состав подтипа? 38. Расскажите об эволюции центральной нервной, двигательной, кровеносной, дыхательной, выделительной и пищеварительной систем позвоночных. 39. Каковы особенности строения и жизнедеятельности хрящевых и костных рыб? 40. Что вы знаете о миграциях рыб? 41. Дайте характеристику классу земноводных. Каково их происхождение? 42. Расскажите о пресмыкающихся. 43. Что такое ананнии и амниоты? 44. Перечислите особенности строения и жизнедеятельности птиц. 45. Какие животные называются пойкилотермными и гомойотермными? 46. Расскажите о представителях надотрядов класса птиц. 47. Дайте характеристику классу млекопитающих. 48. Расскажите о размножении и развитии млекопитающих. 49. Что такое плацента? Какие виды плацент вы знаете? 50. Что вы знаете о копытных млекопитающих?

## УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ И ТЕРМИНОВ

- Адолескарый 94  
 Амебы 47, 49  
 Амфиды 117  
 Амфилина 102  
 Алтерии 309  
 Арахнология 163  
 Ареал 34  
 Артриты 84  
 Аскариды 109, 121  
 Атлант 297, 313  
 Балантидии 63  
 Банкивская курица 327  
 Бегемоты 365  
 Бентос 29  
 Бескилевые 325  
 Бесчелюстные 249, 250, 252  
 Бесчерепные 240, 243  
 Биотопы 30  
 Бластем 65, 67  
 Бластомер 65  
 Бластоцель 65  
 Бластула 65  
 Блефаропласт 46  
 Блохи 203, 204  
 Боконервные 224  
 Ботрии 96  
 Брюхоногие 225  
 Брюхоресничные 113  
**Велигер** 222  
 Верблюды 364  
 Вибриссы 333  
 Власоглавы 121  
 Власоеды 200  
 Воробьиные 331  
 Вторичноводные 29  
 Вши 201  
 Гаметоциты 52, 54  
 Гаметы 20  
 Гастрей 65  
 Гаструла 65  
 Геммула 70  
 Гемоглобин 132  
 Гемоспоридии 53  
 Гермафродиты 71, 75  
 Гетеротрофы 6, 12, 13, 15  
 Гидроидные 76  
 Голенастые 330  
 Головоногие 226, 227  
 Голуби 327  
 Гонады 20  
 Гормоны 17, 129  
 Гребневика 79  
 Грызуны 357  
 Губки 69  
 Гусиные 330  
 Давении 108  
 Даманы 361  
 Двоякодышащие рыбы 28  
 Двукрылые 208  
 Двусторчатые 226  
 Детрит 134  
 Дивергенция 11  
 Диктиокаулюсы 122  
 Дисселименты 126  
 Длинноусые 210  
 Дрепанидотении 108  
 Дрофы 327  
 Дятлы 331  
 Жабры 19, 151, 219  
 Жгутики 39, 45  
 Жгутиковые 45, 46  
 Жесткокрылые 203  
 Жирафы 367  
 Журавли 327  
 Зайцеобразные 357  
 Зебры 363  
 Земноводные 282  
 Змеи 306, 307  
 Зооа 160  
 Иголкожи 231—235  
 Имаго 195  
 Инстинкты 17, 311, 337  
 Инфузории 59, 60  
 Инцистирование 42  
 Кабан 365  
 Камбалообразные 280  
 Каракурт 172  
 Карпообразные 279  
 Кефалеобразные 280  
 Килевые 326, 327—332  
 Кинетосома 40, 46  
 Кинобласт 67, 143  
 Кистеперые рыбы 280  
 Китообразные 359  
 Кишечнополостные 71  
 Клеточный центр 14  
 Клещи 173, 174—177  
 Клоака 116, 291  
 Клоачные 25, 351  
 Клыки 343  
 Кокцидии 50  
 Кокцидиозы 51  
 Коловратки 114, 115  
 Кольчатые черви 125  
 Комменсализм 31  
 Комиссура 97  
 Коноид 51  
 Конъюгация 42, 61  
 Копуляция 42  
 Корацидий 103  
 Коренные зубы 343  
 Короткоусые 211  
 Костные рыбы 266, 267  
 Кошачья двуустка 95  
 Креодонты 358, 360  
 Крокодилы 306

Крылатые 198  
 Кукушки 331  
 Куланы 363  
 Кулики 327, 330  
 Куринные 327  
 Кутикла 147  
 Ламы 364  
 Ланцетовидная двуустка 94  
 Ластоногие 358, 359  
 Латимерия 281  
 Лауреров канал 91, 92  
 Легкие 19, 219  
 Лейшмания 41, 47  
 Лемуры 373  
 Лентецы 103  
 Ленточные черви 96  
 Лизосомы 13  
 Ликофора 103  
 Личиночнохордовые 245  
 Ложноножки 39, 45, 47  
 Ложноножковые 47  
 Лопастеперые рыбы 280  
 Лососеобразные 279  
 Лошадиные 363  
 Лучеперые рыбы 277  
 Макрогаметы 20, 52  
 Малакология 224  
 Малоштитковые 140  
 Мантия 214  
 Медуза 71  
 Мезоглея 69, 144  
 Мезодерма 79, 136, 143  
 Мезонефрос 256  
 Мерозонты 51, 54  
 Метагенез 76  
 Метамеры 126, 141  
 Метаморфоз 22, 136  
 Метанефридии 151, 159  
 Метастронгилиды 122  
 Мечехвосты 170  
 Микрогаметы 20, 52  
 Микронемы 51  
 Микроспоридии 59  
 Мионемы 40  
 Мирацидий 92  
 Митоз 13  
 Митохондрии 13  
 Мицеллы 5  
 Млекопитающие 332  
 Многоножки 177  
 Многоштитковые 140  
 Мозговик овечий 107  
 Мозолоногие 364  
 Мониезии 108  
 Моногамы 347  
 Моногении 88  
 Моноплакофоры 224  
 Монофаги 188  
 Монофилетизм 11  
 Мюллеровская личинка 86, 87  
 Мягкотелые 213  
 Насекомоядные 355  
 Насекомые 179  
 Науплиусы 160  
 Нектон 30  
 Нематоды 119  
 Неопилина 222, 224, 225  
 Неотения 294  
 Непарнокопытные 362, 363  
 Нефроциты 19, 152  
 Носороги 363  
 Обезьяны 374, 375  
 Оводы 211—213  
 Окунеобразные 280  
 Олени 367  
 Омматидии 157  
 Онкосфера 106  
 Онтогенез 22  
 Оокинеты 54  
 Ооциста 52, 54  
 Осетрообразные 277  
 Оскулюм 70  
 Ослы 363  
 Острица 119  
 Отоконии 253  
 Папиллы 117  
 Паразитизм 31  
 Параподия 130  
 Паренхима 82, 141  
 Паренхимеллы 143  
 Партеногенез 22  
 Парус 76, 222  
 Пауки 172  
 Паукообразные 163  
 Педипальпы 168  
 Пелликула 38  
 Первичнобескрылые 198  
 Первичноводные 29  
 Первичнополостные черви 109  
 Первоящеры 305  
 Перепончатокрылые 204—207  
 Пигидиум 126  
 Пингвины 326  
 Пироплазмиды 56  
 Пиявки 141, 142  
 Планктон 30  
 Планула 76, 77  
 Пластиды 14, 45  
 Плацента 349  
 Плацентарные 25, 354  
 Плейрит 180  
 Плероцеркоид 104  
 Плоские черви 80  
 Погонофоры 229—231  
 Поденки 199  
 Полигамы 347  
 Полипы 71, 79  
 Полифаги 188  
 Полорогие 367, 368, 370, 372  
 Полужесткокрылые 202  
 Полухордовые 235—237  
 Почкование 20, 42  
 Пресмыкающиеся 294  
 Проглоттиды 96  
 Прокариоты 13  
 Простейшие 37  
 Простогонимусы 95  
 Простомии 126  
 Протозоология 38  
 Протонефридии 83, 99, 104  
 Процеркоид 104  
 Прямокрылые 200  
 Псевдоподии 39, 45  
 Птерилии 309  
 Птицы 307  
 Пухоеды 200

- Рабдиты 85  
Рабдомы 157  
Радула 220  
Равнокрылые 201  
Раковинные корненожки 47  
Ракообразные 156  
Редия 94  
Резонаторы 293  
Резцы 343  
Ремнецы 104  
Реснички 39  
Ресничные черви 85  
Рефлексы 16, 337  
Рибосомы 13  
Роптрии 51  
Рукокрылые 355  
Свиньи 365  
Сельдеобразные 279  
Сизоворонковые 331  
Симбиоз 31  
Сирены 362  
Сифон 245  
Сколлекс 96  
Скорпионы 172  
Скребни 124  
Слоны 361  
Совы 331  
Сольпуги 172  
Сомообразные 279  
Сперматозоид 20  
Сперматофор 169  
Спонгин 70  
Споровласты 52  
Споровики 49, 58  
Спороzoиты 51, 54  
Спороzoисты 51  
Споры 58  
Статолиты 74  
Статоцисты 74  
Стегоцефал 282  
Стернит 180  
Стрекозы 199  
Стробила 96  
Стронгиляты 122  
Сумчатые 25, 352  
Сцифистома 77  
Сцифондные 77  
Тапиры 362  
Тарангул 173  
Тарпаны 363  
Тельца Мелиса 91  
Тергит 180  
Териодонты 350, 351  
Териология 332  
Тифлозоль 133  
Токсоплазма 52, 53  
Трахея 19, 151  
Трематоды 89  
Трескообразные 279  
Трилобиты 153  
Трипаносома 41, 46  
Трихинелла 122  
Трихомонады 46  
Трихомонас 41  
Трихоплаксы 68  
Трихоцисты 59  
Трофозонты 51, 54  
Трохофора 135, 138, 140  
Туника 245  
Угреобразные 279  
Утконос 351  
Фагоцитобласт 67, 143  
Фагоцитоз 69  
Фагоциты 69, 132  
Фасциола 33  
Фауна 25  
Ферменты 5, 12  
Фибриллы 40  
Филдргенез 11  
Финны 106  
Фитонематоды 123, 124  
Флора 25  
Фораминиферы 47  
Фотосинтез 6, 13, 45  
Хелицеры 168  
Хищные 330, 358  
Хоаноциты 70  
Хоботные 361  
Хордовые 240  
Хорион 348  
Хрящевые рыбы 259  
Цевка 315  
Целом 130  
Целомодукты 133  
Ценур 107  
Цепни 105, 107  
Церкарий 94  
Церкомер 104  
Циррус 92, 101  
Цистицерк 107  
Цистицеркоид 106, 108  
Цитология 39  
Черепахи 306  
Черепные 247  
Чешуекрылые 207, 208  
Чешуйчатые 306  
Чистики 330  
Членистоногие 145  
Шерстокрылые 355  
Шизогония 42  
Шизонты 51, 54  
Шистосомы 96  
Щетинки 130  
Щукообразные 279  
Щупальцевые 227—229  
Эктодерма 65, 142  
Эктопаразиты 31  
Эндопаразиты 31  
Эндоплазматическая сеть 13  
Энтодерма 65  
Энтомология 179  
Эпидермис 80  
Эпистрофей 297, 313  
Эукариоты 13  
Эфиры 77  
Эхинококк 107  
Эхиуриды 138  
Яйцеклетка 20  
Ящерицы 306

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

- Acanthamoeba 49  
 Acanthocephala 124  
 Acariformes 174  
 Acarina 173  
 Acrania 240  
 Actinopterygii 277  
 Aedes 54  
 Agnatha 249  
 Amphibia 282  
 Amphineura 224  
 Anas platyrhynchos 330  
 Animalia 3, 37  
 Annelida 125  
 Anopheles 54  
 Anoplura 201  
 Anser anser 330  
 Anthozoa 79  
 Aphaniptera 203  
 Apis mellifera 205  
 Apterygota 198  
 Arachnida 163  
 Aranei 172  
 Argulus foliaceus 161  
 Arthropoda 145  
 Artiodactyla 364  
 Ascarididae 121  
 Ascaris suum 121  
 Aves 307  
 Babesia 56  
 Babesiidae 56  
 Bivalvia 226  
 Blattoidea 200  
 Boophilus 176  
 Bos 372  
 Canis aureus 34, 358  
 — lupus 34, 358  
 Capra 369  
 Carinatae 326  
 Carnivora 358  
 Cavicornia 367  
 Cephalopoda 226  
 Cervidae 367  
 Cestoda 96  
 Cestodaria 102  
 Cetacea 359  
 Chelonia 306  
 Chiroptera 355  
 Chondrichthyes 259  
 Chordata 240  
 Chorioptes 174  
 Coccidia 50  
 Coelenterata 71  
 Coleoptera 203  
 Columbia livia 34, 327  
 Crocodilia 306  
 Crossopterygii 280  
 Crustacea 156  
 Ctenophora 79  
 Culex 54  
 Cyclophyllidea 105  
 Cycloposthiidae 62  
 Davainea 108  
 Demodex 176  
 Dermacentor 176  
 Dermoptera 355  
 Dicrocoelium lanceolatum 94  
 Diphyllbothrium latum 103  
 Dipnoi 281  
 Diptera 208  
 Dipylidium caninum 108  
 Drepanidotaenia 108  
 Echinococcus granulosus 107  
 Echinodermata 231  
 Entamoeba histolytica 49  
 Enterobius vermicularis 121  
 Entomostraca 162  
 Ephemeroptera 199  
 Equidae 363  
 Equus 363  
 Eucaryota 13  
 Fasciola hepatica 94  
 Felis libica 358  
 Gallus gallus 327  
 Ganoidomorpha 277  
 Gastropoda 225  
 Gastrotricha 113  
 Giraffidae 367  
 Haemosporidia 53  
 Hemichordata 235  
 Hemimetabola 199  
 Hemiptera 202  
 Hippopotamidae 365  
 Hirudinea 141  
 Hirudo medicinalis 34, 139  
 Homoptera 201  
 Hydrozoa 76  
 Hymenolepis nana 108  
 Hymenoptera 204

- Hyracoidea 361  
 Impennes 326  
 Infusoria 59  
 Insecta 179  
 Isectivora 355  
 Ixodes 176  
 Ixodidae 56  
 Lacertilia 306  
 Lagomorpha 357  
 Leischmania donovani 47  
 — tropica 47  
 Lepidoptera 207  
 Ligula 104  
 Limnatis nilotica 140  
 Lycosa 173  
 Malacostraca 162  
 Mallophaga 200  
 Mammalia 332  
 Meleagris gallopavo 327  
 Metatheria 352  
 Metazoa 37, 64, 65, 66, 69, 144, 145  
 Microsporidia 59  
 Mollusca 213  
 Moniezia 108  
 Monogenea 88  
 Monoplacophora 224  
 Multiceps multiceps 107  
 Myriapoda 177  
 Myxosporidia 58  
 Naegleria 49  
 Nematelminthes 109  
 Nematocera 210  
 Nematoda 116  
 Nonruminantia 364  
 Notoedres 174  
 Numida necleagris 327  
 Odonata 199  
 Oligochaeta 140  
 Ophryoscolecidae 62  
 Opistorchis felineus 95  
 Orthoptera 200  
 Oryctolagus cuniculus 357  
 Osteichthyes 266  
 Ovis 368  
 Parasitiformes 176  
 Passer domesticus 34  
 Perissodactyla 362  
 Phitomastigina 46  
 Pinnipedia 358  
 Piroplasmida 56  
 Placentalia 354  
 Plathelminthes 80  
 Pogonophora 229  
 Polychaeta 140  
 Porifera 69  
 Primates 374  
 Proboscidae 361  
 Prosauria 305  
 Prosimiae 373  
 Prototheria 351  
 Protozoa 37, 64  
 Pseudophyllidae 103  
 Psoroptes 174  
 Pterygota 198  
 Ratitae 325  
 Reptilia 294  
 Rhinocerotidae 363  
 Rotatoria 114  
 Ruminantia 366  
 Saiga tatarica 368  
 Sarcodina 47  
 Sarcopterygii 280  
 Sarcoptes 174  
 Sarcosporidia 57  
 Schistosoma 96  
 Scorpiones 172  
 Scyphozoa 77  
 Sirenia 362  
 Solifugae 172  
 Sporozoa 49  
 Squamata 306  
 Strongylata 122  
 Suidae 365  
 Sus scrofa 34  
 Syncerus 372  
 Taenia solium 107  
 Taeniarhynchus saginatus 107  
 Tapiridae 362  
 Teleostei 277  
 Tentaculata 227  
 Theileria 56  
 Theileriidae 56  
 Trematodes 89  
 Trichocephalus 121  
 Trichinella spiralis 122  
 Trichomonas foetus 46  
 Trombidium 176  
 Trypanosoma equiperdum 46  
 — kohlyakimow 46  
 Turbellaria 85  
 Urochordata 245  
 Varroa jacobsoni 177  
 Vertebrata 247  
 Zoomastigina 46

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение. Значение зоологии для зоотехнии и ветеринарии . . . . .	3
<b>ОБЩАЯ ЧАСТЬ</b> . . . . .	5
Основные свойства организмов . . . . .	5
Теория эволюции . . . . .	8
Возникновение первых организмов на Земле и их дальнейшая эволюция . . . . .	12
Отличительные черты животных . . . . .	15
Закономерности строения и жизнедеятельности организмов . . . . .	23
Значение различных биологических данных для всестороннего изучения животных . . . . .	24
Среда обитания животных . . . . .	28
Формы сожительства животных с другими организмами . . . . .	31
Система царства животных . . . . .	33
<b>СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ</b> . . . . .	37
<b>Подцарство одноклеточные животные (Protozoa)</b> . . . . .	37
Тип простейшие, или одноклеточные (Protozoa) . . . . .	37
Класс жгутиковые (Flagellata) . . . . .	45
Класс ложноножковые, или саркодовые (Sarcodina) . . . . .	47
Класс споровики (Sporozoa) . . . . .	49
Класс слизистые споровики (Mycosporidia) . . . . .	58
Класс микроспоридии (Microsporidia) . . . . .	59
Класс инфузории (Infuzoria) . . . . .	59
<b>Подцарство многоклеточные животные (Metazoa)</b> . . . . .	64
Тип губки (Porifera, или Spongia) . . . . .	69
Тип кишечнополостные (Coelenterata) . . . . .	71
Класс гидроидные (Hydrozoa) . . . . .	76
Класс сцифоидные (Scyphozoa) . . . . .	77
Класс коралловые полипы (Anthozoa) . . . . .	79
Класс гребневники (Ctenophora) . . . . .	79
Тип плоские черви (Plathelminthes) . . . . .	80
Класс ресничные черви, или турбеллярии (Turbellaria) . . . . .	85
Класс моногенеи (Monogenea) . . . . .	88
Класс трематоды (Trematodes) . . . . .	89
Класс ленточные черви, или цестоды (Cestoda) . . . . .	96
Тип первичнополостные черви (Nemathelminthes) . . . . .	109
Класс брюхоресничные (Gastrotricha) . . . . .	113
Класс колдоватки (Rotatoria) . . . . .	114
Класс круглые черви, или нематоды (Nematoda) . . . . .	116
Класс скребни (Acanthocephala) . . . . .	124
Тип кольчатые черви (Annelida) . . . . .	125
Класс многощетинковые, или полихеты (Polychaeta) . . . . .	140
Класс малощетинковые, или олигохеты (Oligochaeta) . . . . .	140
Класс пиявки (Hirudinea) . . . . .	141
Тип членистоногие (Arthropoda) . . . . .	145
Класс ракообразные (Crustacea) . . . . .	156
Класс паукообразные (Arachnida) . . . . .	163
Класс многоножки (Myriapoda) . . . . .	177
Класс насекомые (Insecta) . . . . .	179
Подкласс первичнобескрылые (Apterygota) . . . . .	198
Подкласс крылатые (Pterygota) . . . . .	198
Тип мягкотелые (Mollusca) . . . . .	213
Класс боконорные (Amphineura) . . . . .	224

Класс моноплакофоры (Monoplacophora) . . . . .	224
Класс брюхоногие (Gastropoda) . . . . .	225
Класс двустворчатые (Bivalvia), или пластинчатожаберные (Lamelli-branchiata) . . . . .	226
Класс головоногие (Cephalopoda) . . . . .	226
Тип щупальцевые (Tentaculata) . . . . .	227
Тип погонофоры (Pogonophora) . . . . .	229
Тип иглокожие (Echinodermata) . . . . .	231
Тип полухордовые (Hemichordata) . . . . .	235
Тип хордовые (Chordata) . . . . .	240
Подтип бесчерепные (Acrania) . . . . .	240
Подтип личиночдохордовые (Urochordata), или оболочники (Tunicata) . . . . .	245
Подтип черепные (Craniata), или позвоночные (Vertebrata) . . . . .	247
Класс бесчелюстные (Agnatha) . . . . .	249
Класс хрящевые рыбы (Chondrichthyes) . . . . .	259
Класс костные рыбы (Osteichthyes) . . . . .	266
Подкласс лучеперые рыбы (Actinopterygii) . . . . .	277
Подкласс лопастеперые рыбы (Sarcopterygii) . . . . .	280
Класс земноводные, или амфибии (Amphibia) . . . . .	282
Класс пресмыкающиеся, или рептилии (Reptilia) . . . . .	294
Подкласс первоящеры (Prosauria) . . . . .	305
Подкласс черепахи (Chelonia) . . . . .	306
Подкласс крокодилы (Crocodylia) . . . . .	306
Подкласс чешуйчатые (Squamata) . . . . .	306
Класс птицы (Aves) . . . . .	307
Надотряд бескилевые (Ratitae) . . . . .	325
Надотряд пингвины (Impennes) . . . . .	326
Надотряд килевые (Carinatae) . . . . .	326
Класс млекопитающие, или звери (Mammalia) . . . . .	332
Подкласс первозвери, или клоачные (Prototheria) . . . . .	351
Подкласс низшие звери, или сумчатые (Metatheria) . . . . .	352
Подкласс плацентарные (Placentalia) . . . . .	354
<i>Контрольные вопросы и задания к «Общей части» . . . . .</i>	<i>376</i>
<i>Контрольные вопросы и задания к «Систематической части» . . . . .</i>	<i>376</i>
<i>Указатель русских названий и терминов . . . . .</i>	<i>378</i>
<i>Указатель латинских названий . . . . .</i>	<i>381</i>

*Лукин Ефим Иудович*

## ЗООЛОГИЯ

Зав. редакцией *В. И. Орлов*. Художественный редактор *Е. Г. Прибегина*. Технический редактор *В. А. Боброва*. Корректор *Л. А. Котова*

ИБ № 5297

Сдано в набор 17.10.88. Подписано к печати 03.04.89. Формат 60×90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага кн.-журн. Гарнитура Литературная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 24. Усл. кр.-отт. 24. Уч.-изд. л. 25,73.

Изд. № 120. Тираж 50 000 экз. Заказ № 418. Цена 1 р. 20 к.

Ордена Трудового Красного Знамени ВО «Агропромиздат», 107807, ГСП-6, Москва, Б-78, ул. Садовая-Спасская, 18.

Диапозитивы изготовлены в Ленинградской типографии № 2 головного предприятия ордена Трудового Красного Знамени Ленинградского объединения «Техническая книга» им. Евгении Соколовой Госкомпечати СССР. 198052, г. Ленинград, Л-52, Измайловский проспект, 29.

Отпечатано в Ярославском полиграфкомбинате Госкомпечати СССР.  
150014, Ярославль, ул. Свободы, 97.