

**Министерство науки и высшего образования Российской Федерации  
Елабужский институт  
Казанский федеральный университет  
Кафедра биологии и химии**

И.А. Леонтьева, Ф.Г. Ребрина

**УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ**  
**Зоология позвоночных. Первичноводные позвоночные**

(Конспект лекций)



Елабуга – 2018

**ЕЛАБУЖСКИЙ ИНСТИТУТ  
КАФЕДРА БИОЛОГИИ И ХИМИИ**

---

*Леонтьева И.А., Ребрина Ф.Г.*

**ЗООЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ  
Первичноводные позвоночные  
(Конспект лекций)**

**Учебное пособие  
для студентов заочного отделения педагогических направлений  
высших учебных заведений**

Елабуга – 2018

**УДК 597/599**

**ББК 28.6**

**Л47**

*Печатается по решению Ученого совета*

*Елабужского института КФУ*

*Протокол № 11 от 20.12.18*

**Составители:**

Ирина Александровна Леонтьева  
Файруза Габделхамитовна Ребрина

**Рецензенты:**

Т.В. Борисовская, кандидат биологических наук, зав. гербарием кафедры ботаники, зоологии и биоэкологи Удмуртского государственного университета (г. Ижевск)

Е.А. Афонина, кандидат педагогических наук, доцент кафедры биологии и экологии Елабужского института Казанского федерального университета (г. Елабуга)

**Л47** Зоология позвоночных. Первичноводные позвоночные. Конспект лекций: учебное пособие для студентов заочного отделения педагогических направлений высших учебных заведений / Сост. И.А. Леонтьева, Ф.Г. Ребрина. – Елабуга, Центр оперативной печати "АБАК". – 108 с.

Данное учебное пособие предназначено для студентов педагогических направлений заочного отделения высших учебных заведений биологических направлений и профилей, учащимся старших классов, преподавателям колледжей, учителям общеобразовательных школ, а также для всех, кто интересуется вопросами зоологии позвоночных.

**УДК 597/599**

**ББК 28.6**

© Центр оперативной печати «АБАК»

© Леонтьева И.А., Ребрина Ф.Г., 2018

## Оглавление

Предисловие .....	4
Лекция 1. Тип Хордовые (Chordata): общая характеристика, систематика, происхождение. Характеристика подтипа Бесчерепные (Acrania) и подтипа Личиночнохордовые или Оболочники (Urochordata seu Tunicata) .....	5
Лекция 2. Позвоночные без зародышевых оболочек (Anamnia). Раздел А. Бесчелюстные (Agnatha). Класс Щитковые (Ostracodermii). Класс Круглоротые (Cyclostomata) .....	20
Лекция 3. Раздел Б. Челюстноротые (Gnathostomata). Надкласс Рыбы (Pisces). Класс Хрящевые рыбы (Chondrichthyes).....	31
Лекция 4. Класс Костные рыбы (Osteichthyes). Особенности строения на примере Костистых рыб.....	43
Лекция 5. Систематика современных Костных рыб. Многообразие Лучеперых и Мясистолопастных. Происхождение рыб. Экология рыб.....	57
Лекция 6. Надкласс Наземные или Четвероногие позвоночные (Tetrapoda). Класс Земноводные или Амфибии (Amphibia).....	71
Литература .....	108

## Предисловие

Изучение зоологии имеет большое значение в процессе профессиональной подготовки учителя биологии. Познание животного мира и его биологического разнообразия важно как для общебиологического образования, так и для формирования научного мировоззрения.

Данное учебное пособие представляет собой курс лекций по зоологии позвоночных, предназначенное для студентов второго курса заочного отделения и обучающихся по направлению 44.03.01 «Педагогическое образование (Биология)». Дисциплина «Зоология позвоночных» относится к обязательным дисциплинам основной профессиональной образовательной программы подготовки бакалавра и ее целью является формирование у студентов основных понятий и представлений о биологическом разнообразии и морфофизиологических особенностях строения позвоночных животных, а также представлений, связанных с историей происхождения и эволюцией животных типа хордовые.

В практике преподавания зоологии позвоночных на втором курсе высших заведений установилось разделение ее на два больших раздела: первичноводные (Anamnia) и первичноназемные (Amniota) позвоночные. Первый раздел включает изучение низших хордовых, круглоротых, рыб и земноводных, второй раздел – пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. В данном пособии рассматриваются первичноводные позвоночные, ведущие водный образ жизни постоянно или на ранних этапах своего индивидуального развития. Для удобства весь учебный материал разделен на отдельные лекции согласно тематическому плану дисциплины «Зоология позвоночных».

В учебном пособии представлена детальная характеристика представителей первичноводных позвоночных, описана их систематика, происхождение, образ жизни и многообразие в связи с различными условиями существования. Раскрыты морфофизиологические особенности важнейших органов и систем, показаны их адаптивные изменения и эволюционное развитие в разных группах первичноводных животных. В конце каждой лекции предлагаются вопросы для самоконтроля полученных знаний.

Для лучшего усвоения учебного материала в пособии используются иллюстрации, схемы и фотографии. Каждая лекция разделена на отдельные параграфы, которые охватывают несколько вопросов в рамках одной темы. В конце пособия прилагается список использованных литературных источников, которые также можно рекомендовать студентам для самостоятельной расширенной подготовки по данной дисциплине.

**ЛЕКЦИЯ 1. ТИП ХОРДОВЫЕ (CHORDATA).  
ПОДТИП БЕСЧЕРЕПНЫЕ (ACRANIA).  
ПОДТИП ЛИЧИНОЧНОХОРДОВЫЕ ИЛИ ОБОЛОЧНИКИ  
(UROCHORDATA SEU TUNICATA)**

1. Общая характеристика типа Хордовые (Chordata).
2. Классификация хордовых.
3. Происхождение Хордовых.
4. Низшие хордовые. Общая характеристика подтипа Бесчерепные.
5. Общая характеристика подтипа Личиночнорхордовые.

**1. Общая характеристика типа Хордовые (Chordata)**

Тип Хордовые объединяет животных разнообразных по внешнему виду, образу жизни и условиям обитания. Представители этого типа встречаются во всех основных средах жизни: в воде, на поверхности суши, в почве, в воздухе; географически распространены по всему земному шару. Всего на Земле известно около 2 млн. видов животных; среди них около 43 тыс. видов хордовых (2% от общего количества). Однако именно представители высших хордовых (П/т Позвоночные, Vertebrata) и на море и на суше являются завершающими звеньями в цепях питания.

К типу относятся как примитивно, но типично организованные, *бесчерепные* (Acrania), так и своеобразная группа морских животных – *личиночнорхордовые* (Urochordata).

Несмотря на исключительное разнообразие хордовых животных все они характеризуются рядом общих черт строения и развития. Свойственными только этой группе животных являются следующие признаки:

1. Наличие осевого скелета в виде хорды (нечленистый упругий тяж, развивающийся путем отшнуровывания от спинной стенки зародышевой кишки в процессе эмбрионального развития). В эмбриональном состоянии хорда есть у всех хордовых, во взрослом – только у низших форм. У позвоночных частично или полностью вытесняется позвонками.

2. Нервная система в виде трубки, лежащей над хордой (у позвоночных дифференцируется на головной и спинной мозг). Трубочатая нервная система характерна для всех хордовых за исключением взрослых оболочников и имеет эктодермальное происхождение. Почти у всех хордовых передний отдел нервной трубки разрастается и образует головной мозг.

3. Передний отдел пищеварительной трубки (глотка) участвует в процессе дыхания (у водных хордовых в глотке расположены сквозные жаберные отверстия, которые открываются наружу; у наземных позвоночных в глотку открывается гортанная щель), и совмещает функции проведения пищи в пищевод.

4. Центральный орган кровообращения – сердце (за исключением бесчерепных), обеспечивающий однонаправленный ток крови по замкнутой

системе сосудов (исключение – личиночнохордовые). Сердце находится вентрально под пищеварительной трубкой.

Ряд признаков, характерных для хордовых, объединяет их с другими типами животных. К ним относятся – *вторичный рот* (Иглокожие, Погонофоры), *вторичная полость тела*, или *целом* (Иглокожие, Кольчатые черви, Моллюски), *метамерия* (Черви, Насекомые), *двусторонняя (билатеральная) симметрия* (многие беспозвоночные).

Тип Хордовые подразделяется на три подтипа: П/т Бесчерепные (Acrania), П/т Личиночнохордовые, или Оболочники (Urochordata seu Tunicata) и П/т Позвоночные, или Черепные (Vertebrata, seu Craniata). Бесчерепные и Оболочники относятся к низшим хордовым, Позвоночные – к высшим хордовым животным.

Различают две группы позвоночных:

1. Первичноводные позвоночные (Anamniota) в качестве органов дыхания в течение всей жизни или в личиночном состоянии функционируют жабры; при развитии яйца на образуются зародышевые оболочки.
2. Первичноназемные позвоночные (Amniota) жаберного дыхания нет ни на одной стадии развития; при развитии яйца формируются зародышевые оболочки, или животные перешли к внутриутробному развитию, например, у млекопитающих подкласса Звери (Theria).

## **2. Классификация хордовых** (в скобках обозначено примерное количество видов)

Тип Хордовые – Chordata (~ 43000)

**Подтип** Личиночнохордовые, или Оболочники – Urochordata seu Tunicata

Класс Асцидии – Ascidae (~ 1000)

Класс Сальпы – Salpae (~ 35)

Класс Аппендикулярии – Appendiculariae (~ 60)

**Подтип** Бесчерепные – Acrania

Класс Головохордовые – Cephalochordata (~ 30-35)

**Подтип** Черепные, или Позвоночные – Craniata (Craniota) seu Vertebrata

*Группа Анамнии – Anamniota*

*Раздел А. Бесчелюстные, или Внутреннежаберные – Agnatha seu Entobranchiata*

Класс Парноноздревые – Diplophini seu Pteraspidomorphi

Класс Непарноноздревые – Monophini seu Cephalaspidomorphi

Подкласс Круглоротые, или Мешкожаберные (42 вида: 24 миног, 18 миксин)

*Раздел В. Челюстноротые, или Наружножаберные – Gnathostomata seu Ectobranchiata*

*Надкласс Рыбы – Pisces*

Класс Пластинокожие – Placodermi

Класс Акантодии, или Челюстножаберные – Acanthodii seu Aphetohyoidea

Класс Хрящевые рыбы – Chondrichthyes (~ 600 видов: ~ 250 акул, ~ 350 скатов, ~ 30 хиимер)

Класс Костные рыбы – Osteichthyes (~ 20000 – 22000).

*Надкласс Четвероногие (Наземные позвоночные) – Tetrapoda seu Quadrupeda*

Класс Земноводные – Amphibia (~ 2500).

*Группа Амниота – Amniota*

Класс Пресмыкающиеся – Reptilia (~ 6300).

Класс Птицы – Aves (~ 8600).

Класс Млекопитающие – Mammalia (~ 4500).

### 3. Происхождение Хордовых

Ископаемые остатки предков хордовых не сохранились и о начальных этапах их эволюции можно судить только по косвенным данным: на основании сравнения эмбриогенеза и строения взрослых форм.

Гипотезы происхождения:

1. Хордовые произошли от кольчатых червей, сидячих полихет типа современных Sabellidae seu Serpulidae, которые, в результате приспособления к активному образу жизни, перешли к движению на спинной стороне тела. Анальный желобок, расположенный первоначально на брюшной стороне мог замкнуться и дать начало нервной трубке. Предшественником хорды мог быть соединительнотканый тяж, имеющийся на вентральной стороне некоторых *полихет*.

2. Большинство зоологов эволюционистов считали, что хордовые произошли от целомических малоподвижных животных. Сидячий образ жизни способствовал *олигомеризации* тела (до 3 сегментов) и образованию подвижного рта (фильтраторы).

По сути, эта предковая форма дала начало 4-ем типам животных: иглокожим, погонофорам, полухордовым и хордовым. Обособление и дальнейшая эволюция хордовых связаны с увеличением подвижности.

Более вероятными и принятыми на современном этапе являются две гипотезы происхождения хордовых: гипотеза Гарстанга (1928 г.) (рис. 1) и гипотеза Северцова А.Н. (1912, 1939 г.) Ливанова Н.А. (1958 г.) (рис. 2).

Согласно гипотезе Гарстанга предки, близкие кишечнодышащим, перешли к сидячему образу жизни и выработали в связи с этим более совершенный механизм фильтрации, глотка стала местом сбора пищи; расселение в пригодных биотопах осуществлялось с помощью подвижной (форетической) личинки, которая при благоприятных условиях и увеличении габаритов взрослой стадии приобрела возможность размножения (неотения) и вытеснила взрослую форму. Этот процесс привел к формированию асцидиоподобного подвижного предка хордовых, подобного личинкам современных асцидий. Однако личинки асцидий специализированы: хорда есть только в хвостовой части; отсутствует рот, а, следовательно, и питание.





Рис. 1. Схема эволюции хордовых животных по Баррингтону

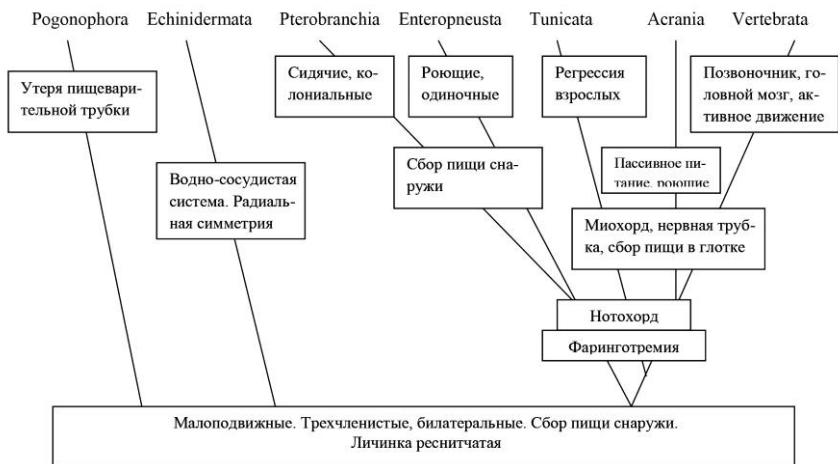


Рис. 2. Схема эволюции хордовых животных, (из книги Наумов Н.П., Карташев Н.Н. Зоология позвоночных)

По гипотезе Северцова-Ливанова хордовые произошли от червеобразных ползающих и роющих предков, у которых развивалась хорда, а в глотке возник эндостиль – орган, выделяющий слизь и обеспечивающий улавливание пищи из воды. Это превратило глотку в мощный фильтрующий аппарат подобно глотке современного ланцетника. Переход примитивных хордовых в новую среду обитания – из морей в опресненные предустьевые пространства и в реки – способствовал дальнейшему развитию двигательной системы, интенсификации метаболизма и активного сбора пищи. Повышение подвижности всегда сопровождается развитием нервной системы и органов чувств, усложнением поведения и возникновением новых форм общения. Именно эти особенности и характерны для высших хордовых – подтипа Позвоночных (Vertebrata).

#### 4. Низшие хордовые. Общая характеристика подтипа Бесчерепные

Многочисленная группа (около 30 видов) примитивных морских животных. Подтип Бесчерепные (Acrania) включает один класс Головохордовые (Cephalochordata), представленный отрядом Трубкасердечные или Ланцетники (Leptocardia seu Amphioxii), с одним семейством Ланцетниковые и тремя подсемействами: Обыкновенные ланцетники (Branchiostomidae), Эпигонихты (Epigonichtys) и Амфиоксиды (Amphioxidae). Все основные признаки хордовых у бесчерепных сохраняются пожизненно.

**Организация бесчерепных (на примере ланцетника обыкновенно-го).** Ланцетник – полупрозрачное животное с телом рыбообразной формы, сжатым с боков 5-8 см длиной (рис. 3). Тело окаймлено плавниковой складкой, которая тянется по спинной стороне тела от переднего конца к заднему (спинной плавник), в задней части тела она плавно переходит в ланцетовидный хвостовой плавник и далее продолжается как подхвостовой плавник. По бокам брюшка от предротовой воронки тянутся правая и левая метаплевральные складки, сливающиеся с подхвостовым плавником. Предротовая воронка, расположенная на переднем конце тела, окружена 10-20 парами щупалец.

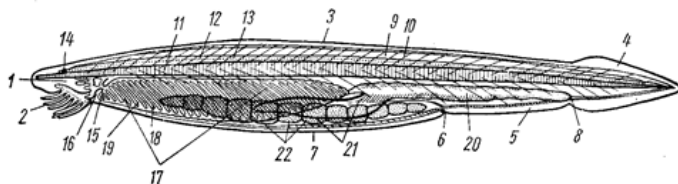


Рис. 3. Общий вид и расположение внутренних органов ланцетника:

1 – предротовая воронка, 2 – щупальца, 3 – спинной плавник, 4 – хвостовой плавник, 5 – подхвостовой плавник, 6 – атриопор, 7 – метаплевральная складка, 8 – анальное отверстие, 9 – миомер, 10 – миосепта, 11 – хорда, 12 – нервная трубка, 13 – глазки Гессе, 14 – непарный «глазок», 15 – ротовое отверстие, 16 – парус, 17 – глотка, 18 – жаберная щель, 19 – межжаберная перегородка, 20 – кишка, 21 – печеночный вырост, 22 – гонады

Кожные покровы ланцетника состоят из двух слоев: наружного – однослойного эпидермиса и внутреннего – кутиса. Эпидермис прикрыт снаружи тонким слоем кутикулы, состоящей из мукополисахаридов и предохраняющей кожу от повреждений частицами грунта. Кутис выражен слабо и представлен студенистой рыхлой соединительной тканью.

Мускулатура метамерна и слабодифференцирована; большая ее часть сосредоточена на спинной стороне тела и в хвостовой области. Мышечный слой состоит из двух продольных долей, разделенных на сегменты – *миомеры*. Последние отделены друг от друга соединительнотканными прослойками – *миосентами*, создающими опору мышечным волокнам. Миомеры правой и левой сторон расположены ассиметрично: против цельного миомера одной стороны располагаются две половинки смежных миомеров противоположной стороны. Такое строение облегчает изгибание тела при плавании. Метамерия сохраняется также в нервной, мышечной, выделительной и половой системах. У бесчерепных не обособлена голова, есть особая околожаберная, или *атриальная полость*, куда открывается большое число жаберных отверстий.

Осевой скелет представлен только хордой, позвонки, череп и скелет парных конечностей отсутствуют. Опорой для непарных плавников служат стержни плотной студенистой ткани. Сходные образования составляют скелет предротовой воронки и щупалец.

Вокруг хорды лежит толстый соединительнотканый слой, который окружает и лежащую над хордой нервную трубку (рис. 4). Нервная трубка не дифференцирована на головной и спинной мозг. Внутреннюю полость ее называют *невроцелем*. На переднем конце нервной трубки невроцель несколько расширяется. Предполагают, что это расширение соответствует третьему желудочку головного мозга позвоночных. Разрушение переднего отдела нервной трубки вызывает расстройство координации движения.

У ланцетника отсутствуют специализированные органы чувств. Вдоль нервной трубки, по краям невроцеля, располагаются светочувствительные органы – глазки Гессе, регистрирующие какая часть тела животного погружена в грунт. На всем протяжении нервной трубки имеются клетки Овсянникова-Роде, участвующие в синхронизации мышечного напряжения хорды с сокращениями туловищной мускулатуры. Тактильные ощущения воспринимаются нервными окончаниями всего эпидермиса, химические раздражения – нервными клетками, которые также находятся в коже и выстилают обонятельную ямку (ямка Келликера) на головном конце тела.

Питание и дыхание у ланцетника пассивные. На переднем конце тела расположена предротовая воронка с венчиком щупалец. В ней находится ротовое отверстие, окруженное мускулистой перегородкой (парусом) с многочисленными лентовидными выростами, препятствующими попаданию в глотку крупных пищевых частиц. Ротовое отверстие ведет в огромную глотку, стенки которой пронизаны многочисленными жаберными щелями. Они отделены друг от друга тонкими межжаберными перегородками, по-

крытыми реснитчатым эпителием. Жаберные щели ведут в атриальную полость, открывающаяся наружу атриалпором.

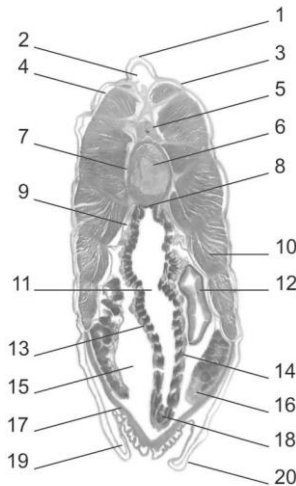


Рис. 4. Поперечный разрез ланцетника в области глотки:

1 – спинной плавник, 2 – полость спинного плавника, 3 – эпидермис, 4 – кутис, 5 – нервная трубка, 6 – хорда, 7 – студенистая оболочка хорды, 8 – наджаберная бороздка, 9 – субхордальный целом, 10 – миомер, 11 – полость глотки, 12 – печеночный вырост, 13 – жаберная щель, 14 – межжаберная перегородка, 15 – атриальная полость, 16 – яичник, 17 – брюшная поперечная мускулатура, 18 – эндостиль, 19 – метаплевральный целом, 20 – метаплевральная складка.

По брюшной стороне глотки тянется желобок, выстланный железистым и реснитчатым эпителием – эндостиль. Его железистые клетки выделяют слизь, которая обволакивает пищевые частицы. Реснички мерцательного эпителия создают ток воды, который несет слизь и пищевые частицы вперед к ротовому отверстию. У ротового отверстия пищевая масса поднимается наверх и по наджаберной борозде идет в кишечник.

Кишечник прямой, не разделен на отделы, заканчивается анальным отверстием. В передней части кишки с брюшной стороны находится полый слепой вырост – печеночный (гомолог печени позвоночных). Переваривание пищевых частиц происходит как в полости печеночного выроста, так и по всей длине кишечника.

Кровеносная система замкнутая. Сердце отсутствует. Движение крови по сосудам осуществляется за счет пульсации стенок брюшной аорты (трубкосердечные), расположенной под глоткой (рис. 5). От нее отходит более сотни – по числу межжаберных перегородок – жаберных артерий.

Ток крови создается пульсацией брюшной аорты и оснований жаберных артерий. Жаберные артерии впадают в парные корни спинной аорты, дающие вперед две короткие веточки – сонные артерии. Они снабжают кровью передний конец тела. У заднего края глотки парные корни сливаются в спинную аорту, идущую под хордой до конца тела.

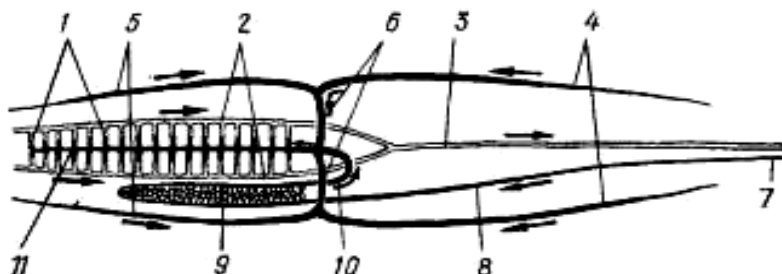


Рис. 5. Кровеносная система ланцетника:

1 – выносящие жаберные артерии, 2 – корни спинной аорты, 3 – спинная аорта, 4 – задние кардинальные вены, 5 – передние кардинальные вены, 6 – кювьеровы протоки, 7 – хвостовая вена, 8 – подкишечная вена, 9 – воротная система печеночного выроста, 10 – печеночная вена, 11 – брюшная аорта с отходящими от нее приносящими жаберными артериями

От переднего конца тела кровь собирается в парные яремные (передние кардинальные) вены, несущие кровь назад. От заднего конца тела кровь выносится парными задними кардинальными венами; по ним кровь течет вперед. Передние и задние кардинальные вены соответствующих сторон сливаются и образуют два (левый и правый) тонкостенных Кювьеровых протока. Из них кровь изливается в венозный синус, откуда берет начало брюшная аорта. От внутренних органов венозная кровь собирается в подкишечную вену, которая, достигнув печеночного выроста, распадается в нем на сеть капилляров, образуя воротную систему печеночного выроста. Далее кровь течет по печеночной вене, впадающей в венозный синус. Кровь бесцветна, не содержит форменных элементов.

Выделительная система представлена многочисленными нефридиями (до 90 пар), расположенными в области глотки. Ланцетники раздельнополые. Половые железы лежат в атриальной полости. Созревшие половые клетки через разрыв стенки гонады попадают в атриальную полость, откуда током воды выводятся наружу через атриапор. Оплодотворение наружное; развитие идет в воде, имеется личиночная стадия.

Простота организации бесчерепных связана с условиями их существования и образом жизни. Большинство современных видов обитает в прибрежных мелководных районах морей, приуроченных к Атлантическому, Индийскому и Тихому океанам. Большую часть времени они проводят,

зарывшись в песчаный грунт, выставив наружу только передний конец тела, несущий ротовую воронку (обыкновенные ланцетники и эпигонихты). Грунт защищает животных от врагов, потревоженные ланцетники выскакивают из песка, делают быстрые броски в сторону и тут же зарываются обратно. Также способны активно плавать в толще воды с помощью боковых изгибов тела. Амфиоксиды встречаются в планктоне открытых частей океанов. Ланцетники питаются пассивно, фильтруя воду с взвешенными в ней организмами (диатомовыми водорослями, детритом, зоопланктоном).

### 5. Общая характеристика подтипа Личиночнохордовые

Подтип хордовых животных Личиночнохордовые или оболочники (Urochordata, seu Tunicata), включает три класса: Асцидии (Ascidiae), Сальпы (Salpae) и Аппендикулярии (Appendiculariae), объединяющих около 1500 видов. Это широко распространенные малоподвижные морские организмы, тело которых заключено в выделяемую наружным эпителием оболочку – *тунику*. Хорда есть только у личиночных форм.

Некоторые ведут прикрепленный образ жизни и представляют собой одиночные формы или ветвящиеся колонии. Другие медленно плавают в толще воды. Наиболее заметным органом оболочников является передняя часть U-образного пищеварительного тракта – глотка, занимающая большую часть объема тела. Питание осуществляется путем фильтрации. Пищей служат органические остатки и мелкие одноклеточные животные и растения.

**Класс Асцидии (Ascidiae)** объединяет около 1000 видов оболочников, представленных сидячими как одиночными, так и колониальными формами. Некоторые колониальные асцидии ведут свободноплавающий образ жизни. Длина тела от 0,3 см до 30 м.

Одиночная асцидия внешне напоминает раздутый мешок (рис. 6), плотно прикрепленный основанием к субстрату и имеющий два отверстия – ротовой и клоакальный (атриальный) сифоны.

Тело снаружи покрыто *туникой*, содержащей клетчаткоподобное вещество – туницин и кислые мукополисахариды. Туника возникла в связи с переходом к сидячему образу жизни и имеет защитное значение. В нее проникают отдельные эпителиальные и мезенхиматозные клетки, нередко и кровеносные сосуды. У одних видов асцидий туника тонкая, гладкая, полупрозрачная, иногда студенистая или желеобразная, у других – толстая, бугристая. У части видов туника плотно прилегает к эктодерме, у других – сростается с ней лишь по краям сифонов. Толщина туники от нескольких миллиметров до 2-3 см. Твердый скелет у асцидий отсутствует, в связи с чем туника выполняет опорную функцию.

Под туникой лежит *мантия* (кожно-мышечный мешок), состоящая из однослойного кожного эпителия и сросшихся с ним двух-трех слоев продольных и поперечных мышечных пучков, лежащих в рыхлой соедини-

тельной ткани. Клоакальный и ротовой сифоны окружены кольцевыми мышцами, закрывающие и открывающие эти отверстия.

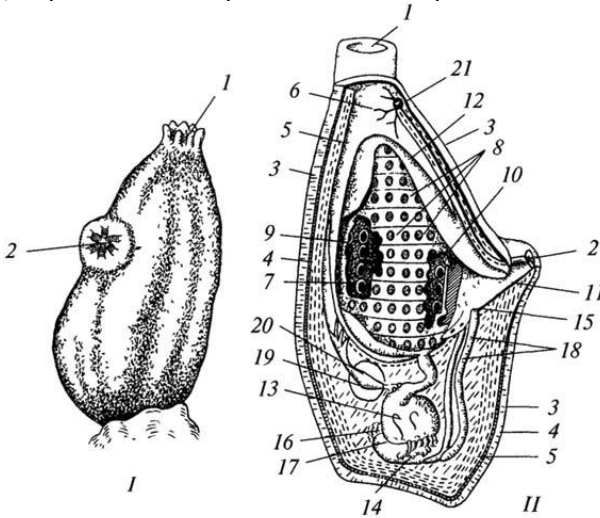


Рис. 6. Строение одиночной асцидии.

*I* – внешний вид, *II* – внутреннее строение;

1 – ротовый сифон, 2 – клоакальный сифон, 3 – туника, 4, 5 – мантия, 6 – глотка, 7 – полость глотки, 8 – жаберные отверстия, 9 – эндостиль; 10, 11 – околожаберная полость, 12 – ее стенка, 13 – желудок, 14 – печеночный вырост, 15 – анальное отверстие, 16 – семенник, 17 – яичник, 18 – протоки половых желез, 19 – околосердечная сумка, 20 – сердце, 21 – нервный узел

Ротовой сифон ведет в огромную глотку, которая пронизана жаберными щелями (стигмами), открывающиеся в атриальную полость. От дна глотки отходит короткий пищевод, переходящий в расширенный желудок, за которым идет кишка, открывающаяся анальным отверстием в атриальную полость вблизи клоакального сифона. Питание пассивное, как и у ланцетника по брюшной стороне глотки тянется эндостиль, выстланный мерцательным эпителием. Пищевые частицы, попавшие с водой в глотку, осаждаются на нем. Около ротового отверстия эндостиль раздваивается, образуя окологлоточное кольцо, и переходит в тянущуюся на противоположной стороне глотки тонкую подвижную складку – спинную борозду. Пищевые комочки перегоняются реснитчатыми клетками эндостилия вверх к окологлоточному кольцу, откуда они по спинной борозде спускаются к пищеводу. В желудке и кишечнике пища переваривается и всасывается, а непереваренные остатки через анальное отверстие выбрасываются в атриальную полость и с током воды выводятся наружу. На стенках желудка у некоторых

видов имеются бугорчатые выпячивания, представляющие собой печеночные выросты. Глотка служит и органом дыхания.

Кровеносная система оболочников незамкнутая, лакунарного типа. Сердце в виде короткой трубки, от одного конца которой отходит сосуд, ветвящийся в стенках глотки (глочный); сосуды, отходящие от другого конца сердца, направлены к внутренним органам (желудку, кишечнику, половым железам) и мантии, где и изливают кровь в небольшие полости – лакуны. Сердце последовательно сокращается то в одном, то в другом направлении. Поэтому кровь направляется то к внутренним органам и мантии, то к стенкам глотки, где она насыщается кислородом. Такое кровообращение называется маятникообразным, сосуды сердца попеременно выполняют функцию то артерий, то вен.

Нервная система представлена мозговым ганглием на спинной стороне тела и отходящим от него нервным стволом. Органов чувств нет.

Оболочники – гермафродиты; для них характерно бесполое и половое размножение. При бесполом размножении на брюшной стороне тела материнской особи появляется колбовидное выпячивание – почкородный столон. Почка вскоре обособляется и превращается в сидячую форму. У колониальных асцидий почка остается на столоне и сама начинает размножаться почкованием. В почках формируются все органы материнского организма.

Половое размножение асцидии было изучено А.О. Ковалевским (1866). Парные яичники в виде длинных мешков лежат в полости целома и прикреплены к стенкам мантии; короткие трубчатые яйцеводы открываются в атриальную полость близ клоакального сифона. Семенники в виде компактных овальных тел также расположены на стенках мантии; их короткие протоки открываются в атриальную полость. Самооплодотворение предотвращается тем, что у каждой особи половые клетки созревают одновременно, и поэтому она может функционировать как самец или как самка. Оплодотворение яиц происходит в воде вне организма или в клоакальном сифоне, куда сперматозоиды проникают с током воды через жаберные отверстия. Оплодотворенные яйца выносятся из клоакального сифона и развиваются вне организма.

В результате развития оплодотворенного яйца образуется хвостатая свободноплавающая личинка, резко отличающаяся по строению от взрослых асцидий. Она имеет небольшое овальное тело, содержащее все органы, и довольно длинный хвост (рис. 7). Маленькое ротовое отверстие ведет в глотку, еще не пронизанную жаберными отверстиями, но уже имеющую сформировавшийся эндостиль.

В хвосте кроме мускулатуры и плавниковой складки закладываются хорда и нервная трубка. Личинка не питается, живет не более суток. На переднем конце ее тела образуются эктодермальные выросты – сосочки прикрепления, выделяющие клейкую слизь. При их помощи личинка, обнаружив пригодный грунт, прикрепляется к подводному предмету (камню,



крупной раковине) и проходит регрессивный метаморфоз. Хорда исчезает; уменьшаются в размерах, а затем исчезают нервная трубка, светочувствительный глазок и мозговой пузырек. Глотка разрастается, увеличивается число жаберных щелей. Ротовое и анальное отверстия перемещаются наверх. Тело принимает типичный для взрослой особи мешковидный облик. На поверхности тела быстро формируется туника.

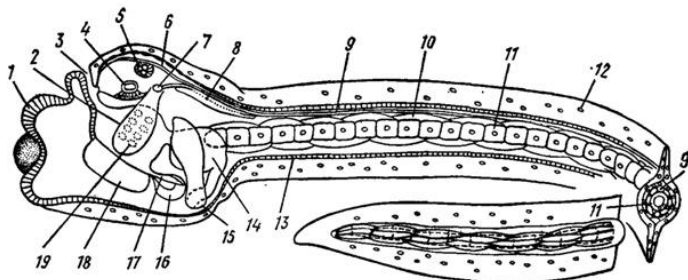


Рис. 7. Строение личинки асцидии

1 – присоска, 2 – закладка атриальной полости, 3 – рот, 4 – статоцист, 5 – глазное пятно, 6 – мозговой пузырек, 7 – атриопор, 8 – висцеральный ганглий, 9 – нервная трубка, 10 – мускульные клетки, 11 – хорда, 12 – свободные клетки в тунике, 13 – эпидермис, 14 – желудок, 15 – кишечник, 16 – сердце, 17 – эпикардium, 18 – эндостиль, 19 – жаберные отверстия

**Класс Сальпы (Salpae)** представлен пелагическими морскими животными, отличающимися способностью к реактивному движению. Включает около 25 видов из двух отрядов: Настоящие сальпы (*Desmomyaridae*) и Бочоночники (*Cyclomyaridae*).

Тело внешне напоминает бочонок (рис. 8); ротовой и клоакальный сифоны расположены на противоположных концах тела, окруженного тонкой, студенистой, полупрозрачной туникой. Мантия образована однослойным эпителием, к внутренней поверхности которого прилегают мускульные ленты в количестве 8-9, наподобие обручей охватывающие тело животного. У бочоночников они замкнутые, у настоящих сальп на брюшной стороне тела прерываются.

Почти все тело занимают глоточная и атриальная полости, разделенные перегородкой (спинным выростом), которая прободена стигмами; у настоящих сальп – две стигмы, у бочоночников – от 5 до 10.

По дну глотки проходит эндостиль, который соединяется с окологлоточным кольцом мерцательных клеток. От задней части глотки отходит короткий пищевод, переходящий в желудок; кишечник открывается в атриальную полость. На стенках желудка заметны выпячивания в виде печеночных выростов. Сердце лежит под пищеводом. В передней части тела на спинной стороне имеется нервный ганглий, к которому примыкает пигмен-

тированный глазок (орган световых восприятий). Под ганглием расположена невральная железка. На некотором расстоянии от него лежит статоцист – орган равновесия, соединенный с ганглием нервом.

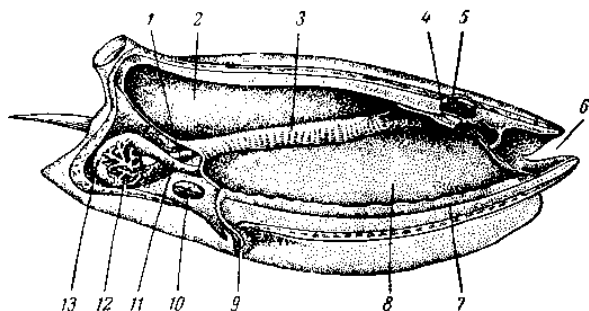


Рис. 8. Строение сальпы

1 – кишка, 2 – клоака, 3 – жабра, 4 – ганглий, 5 – глаз, 6 – рот, 7 – эндостиль, 8 – глотка, 9 – столон, 10 – сердце, 11 – пищевод, 12 – пищеварительная железа, 13 – желудок

Для сальп характерно чередование полового и бесполого поколений (метегнез), связанное с образованием сложных полиморфных колоний. Из оплодотворенного яйца развивается бесполое сальпа, на брюшной стороне которой около глотки формируется вырост – почкородный столон. По мере разрастания брюшного столона по его бокам формируются дочерние почки. Подросшие животные отрываются от столона; в отличие от материнской особи у них развиваются половые гонады: семенник и яичник (гермафродиты). В яичнике обычно формируется одно яйцо, после созревания оплодотворяемое сперматозоидом, проникшим в яичник по яйцеводу из атриальной полости. Вокруг оплодотворенного яйца образуется заполненная кровью лакуна, напоминающая плаценту млекопитающих («элеобласт»); из крови материнского организма зародыш получает питательные вещества. Сформировавшись, он разрывает окружающую оболочку и с током воды выходит из клоакального сифона. Материнский организм при этом погибает, а зародыш, продолжая расти, превращается в бесполое животное с почкородным столонем. Цикл размножения замыкается.

**Классу Аппендикулярий (Appendiculariae)** принадлежат мелкие плавающие оболочники длиной в несколько миллиметров; немногие виды достигают длины 1-2 см. По внешнему виду и строению животные похожи на личинок асцидий (рис. 9). От брюшной поверхности маленького овального тела отходит длинный, сильно сжатый с боков хвост.

Лежащее на переднем конце тела ротовое отверстие переходит в объемистую глотку, на брюшной поверхности которой есть хорошо развитый эндостиль, а на противоположной – спинная пластинка. Жаберных

отверстий только одна пара в виде коротких трубочек, открывающихся на поверхности тела. Атриальной полости нет.

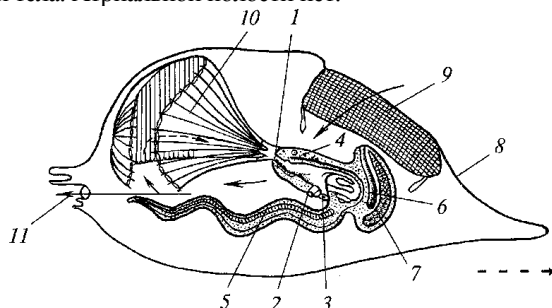


Рис. 9. Аппендикулярия (*Oicorleuca*), животное в домике  
 1 – рот, 2 – анус, 3 – жаберное отверстие-стигма, 4 – нервный спинной ствол, 5 – хорда, 6 – семенник, 7 – яичник, 8 – домик, 9 – его решетка, 10 – ловчая сеть, 11 – отверстие домика; сплошными стрелками обозначено направление тока воды; пунктирной стрелкой — направление движения домика

Настоящей туники у аппендикулярий нет. Эктодермальные клетки мантии выделяют прозрачную слизь, из которой формируется тонкий прозрачный домик, форма которого у разных видов неодинакова. В его передней части образуется отверстие, закрытое решеткой из загустевших нитей слизи. В домике размещается конусовидная «ловчая сеть» из тонких слизистых нитей, к вершине которой обращен рот животного. В задней части домика есть выходное отверстие. Постоянно работая хвостом, животное создает ток воды, которая всасывается через решетку и с силой выбрасывается из заднего отверстия домика. Мелкие одноклеточные водоросли и животные с током воды засасываются через решетку и, концентрируясь в вершине «ловчей сети», попадают в ротовое отверстие. У аппендикулярий нет чередования поколений, нет бесполого размножения и нет четко выраженной стадии личинки.

Аппендикулярии распространены по всем морям и океанам, преимущественно в теплых водах. Приурочены к поверхностным слоям, однако могут встречаться и на глубинах до 3-х км. Служат кормом для многих видов рыб.

#### Вопросы для самоконтроля:

1. Объясните принципы классификации хордовых животных.
2. Назовите типичные черты строения хордовых, присущие некоторым другим типам животных.
3. Какова взаимосвязь организации бесчерепных с их образом

жизни?

4. Чем можно объяснить отсутствие дифференцирования пищеварительной и дыхательной системы ланцетника?
5. Каково строение миохордального комплекса ланцетника?
6. Докажите принадлежность оболочников типу Хордовые.
7. Каковы функции атриальной полости низших хордовых?
8. Какие особенности размножения характерны для различных представителей личиночнохордовых?

## ЛЕКЦИЯ 2. ПОЗВОНОЧНЫЕ БЕЗ ЗАРОДЫШЕВЫХ ОБОЛОЧЕК (ANAMNIA)

### РАЗДЕЛ А. БЕСЧЕЛУСТНЫЕ (AGNATHA). КЛАСС ЩИТКОВЫЕ (OSTRACODERMII). КЛАСС КРУГЛОРОТЫЕ (CYCLOSTOMATA)

1. Особенности организации бесчелюстных в связи с первичноводным образом жизни.
2. Вымершие Бесчелюстные.
3. Черты морфофизиологической и биологической специализации круглоротых в связи с полупаразитизмом.
4. Характеристика современных отрядов Круглоротых.
5. Особенности размножения и развития круглоротых.

#### 1. Особенности организации бесчелюстных в связи с первичноводным образом жизни

Бесчелюстные (Agnatha) – самые примитивные из известных позвоночных. Хорда в течение всей жизни выполняет роль основного опорного стержня тела; у некоторых видов развиваются зачатки позвонков. Мозговой череп хрящевой, прикрывает головной мозг снизу и с боков. Висцеральный скелет состоит из жаберных дуг, образующие своеобразную околожаберную решетку, либо не связанную с мозговым черепом, либо прирастающую к нему. Челюстей нет; рот сосущего типа, расположен на дне более или менее выраженной предротовой воронки. Непарная обонятельная капсула отрывается одной ноздрей (у ископаемых разнощитковых были парные обонятельные мешки и парные ноздри). Во внутреннем ухе имеется только два полукружных канала. Хорошо развиты хвостовой и 1-2 спинных плавника; парные плавники отсутствуют. Жаберные мешки (7-20 пар) эктодермально-го происхождения; их складчатые внутренние стенки выстланы энтодермой.

В прошлом бесчелюстные – морские животные. Сегодня их представители обитают и в морских и в пресных водоемах.

Выделяют два класса в надклассе Бесчелюстных: *Щитковые* (Ostracodermii), вымершие во второй половине девона, и *Круглоротые* (Cyclostomata). Наиболее широко и многолико они были представлены в силуре – девоне. В настоящее время класс Круглоротые представлен двумя отрядами: Миксины (Muxiniformes) и Миноги (Petromyzoniformes).

#### 2. Вымершие Бесчелюстные

##### Класс Парноноздревые (Diplorhini seu Pteraspidomorphi)

Подкласс 1. Телодонты (Thelodonti)

Подкласс 2. Разнощитковые (Heterostraci)

Эти ископаемые формы известны с ордовика до верхнего девона. Размеры животных от 3 см до 1-1,5 м. Форма тела веретенообразная или уплощенная дорзо-вентрально; хвост с крупной нижней лопастью. Вели придонный образ жизни.

Парноноздревые отличались парными обонятельными капсулами, наружным скелетом из аспидиновых пластинок, покрывающих голову и переднюю часть туловища. С каждой стороны в панцире они имели по одному выводному жаберному отверстию, общему для нескольких жаберных мешков. Рыло, если имелось, было образовано передней частью эндокраниума. Представители: птераспис и телодус (рис. 10). Вымерли в конце девона. Вероятно, от примитивных птераспидоморф в конце силура обособились первые челюстноротые (Gnathostomata).

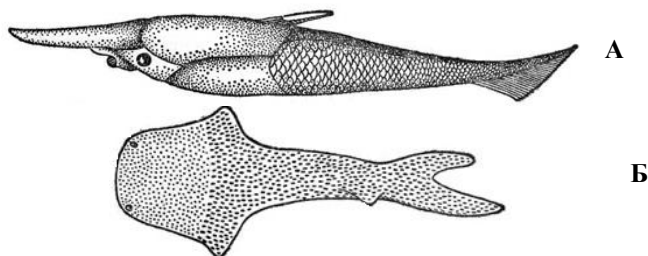


Рис. 10. Ископаемое щитковое А – Pteraspis; Б – Telodus

### **Класс Monorhini seu Cephalaspidomorphi (Непарноноздревые)**

Подкласс 1. Костнощитковые (Osteostraci)

Подкласс 2. Бесщитковые (Anaspida)

Вымершие животные (силур-девон). Размеры животных 5-60 см. Форма тела веретенообразная или сплюснутая дорзо-вентрально. У некоторых видов имелись подвижные грудные плавники. Обонятельная ноздря непарная, связанная с назогипофизарным мешком. Много жаберных мешков (7-15 пар), открывающихся наружу самостоятельными отверстиями по краю панциря. Рыло образовано разросшейся верхней губой. Наружный скелет головы у одних форм (биркения) состоит из отдельных или слившихся мелких костных пластинок (рис. 11), а у других (цефаласпис) – со спинной стороны представлен сплошным костным щитом (рис. 12). Туловище покрыто чешуями, расположенными правильными рядами.

Предполагают, что обособившиеся от бесщитковых формы, дали начало современным круглоротым еще в конце силура.

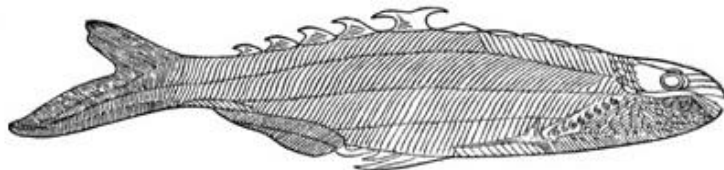


Рис. 11. Ископаемое щитковое Биркения

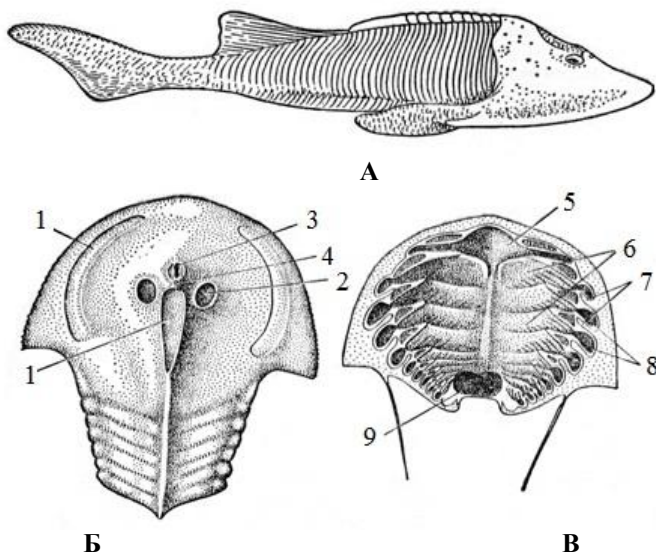


Рис. 12. Ископаемое щитковое *Cephalaspis* (А); Дорсальная (Б) и вентральная (В) поверхность головного отдела (после удаления костей, покрывающих голову снизу)

1 – сенсорные поля, 2 – отверстия для глаз, 3 – назогипофизарное отверстие, 4 – отверстие пинеального органа, 5 – ротовая полость, 6 – энтодермальные жаберные лепестки, аппарат фильтрации и газообмена, 7 – межжаберные перегородки, 8 – жаберные отверстия, 9 – пищевод

### 3. Черты морфофизиологической и биологической специализации круглоротых в связи с полупаразитизмом

Круглоротые (*Cyclostomata*) – чрезвычайно интересная группа позвоночных животных. По внешнему виду и отчасти по биологии они близки к рыбам, но ряд черт показывает их большую примитивность в сравнении с ними, обособленность и принадлежность к другой ветви позвоночных. Одновременно им свойственны весьма своеобразные черты, связанные с полупаразитическим и паразитическим образом жизни.

Круглоротые не имеют челюстей и парных конечностей, что подчеркивает примитивность их организации. Обонятельная капсула непарная, открывается наружу одной ноздрей. Внутреннее ухо имеет два полукружных канала. В качестве адаптивных к паразитическому существованию признаков имеются присасывательная воронка, роговые зубы и голая, очень богатая железамы кожа.

**Внешний вид.** Тело миноги удлинненное, угреобразное, без парных конечностей (рис. 13). Передвижение осуществляется с помощью боковых

изгибов тела (ундулирующее движение). Хвостовой плавник протоцеркальный, т.е. равнолопастный. У миног есть два (реже один) спинных плавника; у самок перед нерестом развивается небольшой анальный плавник. У миксин спинные плавники не развиты.



Рис. 13. Речная минога

1 – ротовая воронка, 2 – непарная ноздря, 3 – глаз, 4 – наружные отверстия жаберных мешков, 5 – органы боковой линии, 6 – анальное отверстие, 7 – мочеполовой сосочек, 8 – спинные плавники, 9 – хвостовой плавник, 10 – миомер, 11 – миосепта

Кожа плотная, голая, без элементов наружного скелета, богата одно-клеточными железами, выделяющими обильную слизь. Слизь имеет защитное значение; облегчает движение и помогает ускользнуть от хищников. По бокам переднего конца тела ряд округлых (а не щелевидных, как у рыб) жаберных отверстий.

Спереди на голове располагается широкая *присасывательная воронка* (рис. 14), по краям которой располагаются кожистые выросты, облегчающие присасывание к жертве; у миксин – две пары подвижных усиков.

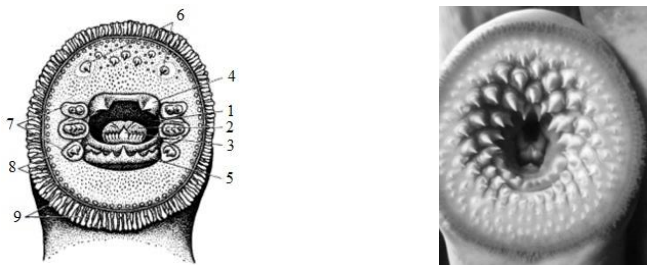


Рис. 14. Присасывательная воронка речной миноги

1 – ротовое отверстие, 2 – конец языка, 3 – роговая зубная пластинка на конце языка, 4 – верхняя роговая зубная пластинка, 5 – нижняя роговая зубная пластинка, 6 – верхние губные «зубы», 7 – боковые губные «зубы», 8 – мелкие краевые губные «зубы», 9 – кожистая бахрома краев воронки

Внутри воронки и на конце мощного языка сидят *роговые зубы (терка)*, помогающие вскрывать кровеносные сосуды жертвы. Язык работает как поршень, насыщая кровь в пищевод.

Жаберный аппарат у миног представлен 7 парами своеобразных жаберных мешков, несущими лепестки энтодермального происхождения (отсюда одно из названий круглоротых – *мешкожаберные*). Каждый жаберный



мешок открывается наружу самостоятельным отверстием. У личинок миног (пескороек) каждый мешок внутренним отверстием открывается в глотку, у взрослых миног – в дыхательную трубку (рис. 15, А).

У миксин, в связи с проникновением в жертву, жаберные отверстия открываются в единый канал, выводное отверстие которого сдвинуто к концу тела (рис. 15, Б), свисающего из жертвы.

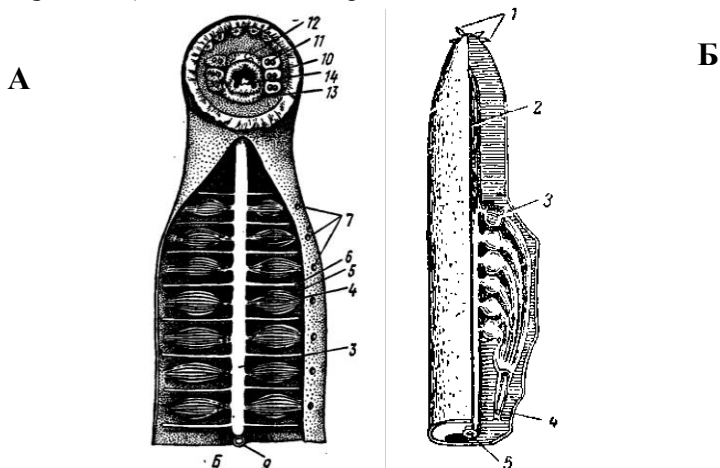


Рис. 15. Положение жаберных мешков у миноги (А) и миксины (Б)

А: 3 – дыхательная трубка; 4 – жаберный мешок; 5 – пищевод; 6 – межжаберная перегородка; 7 – наружные отверстия жаберных мешков; 9 – пищевод; 10 – кожистая бахрома; 11 – боковые зубы; 12 – верхнечелюстная зубная пластинка; 13 – нижнечелюстная зубная пластинка; 14 – зубная пластинка языка.

Б: 1 – щупальца; 2 – глотка; 3 – жаберные мешки; 4 – дыхательное отверстие;

**Скелет.** От черепа 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 палочковидные хрящи, представляющих собой *зачатки верхних дуг позвонков*. Эти хрящики примыкают к верхнему краю хорды и образуют канал, в котором расположен спинной мозг (рис. 16). У миксин хрящики не образуются.

**Мозговой череп** очень примитивен и представлен хрящевой пластинкой, подстилающей головной мозг и хрящевыми капсулами органов чувств (парные слуховые, непарная обонятельная). Сверху мозг закрыт соединительнотканной пленкой. Затылочный отдел мозговой коробки не развит.

Ниже пластины мозгового черепа имеется система хрящей, поддерживающих ротовую воронку и язык.

*Висцеральный скелет* у миног представлен хрящевой жаберной решеткой, поддерживающей жаберный аппарат. Она расположена под кожей, кнаружи от жаберных мешков и состоит из 9-ти вертикальных и 4-х продольных хрящевых балок, сливающихся в точках пересечения. Сзади к описанной системе хрящей примыкает хрящевая *околосердечная сумка*, охватывающая сердце сзади и с боков. У миксин жаберная коробка зачаточна. Хвостовой и спинные плавники поддерживаются длинными и тонкими хрящевыми лучами.

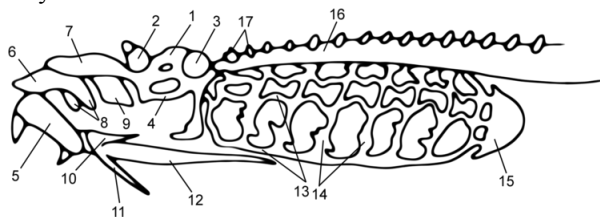


Рис. 16. Скелет миноги

1 – черепная коробка, 2 – обонятельная капсула, 3 – слуховая капсула, 4 – подглазничный хрящ, 5 – кольцевой хрящ, 6 – передневерхний хрящ, 7 – задневерхний хрящ, 8 – переднебоковой хрящ, 9 – заднебоковой хрящ, 10 – палочковидный хрящ, 11 – средненижний хрящ, 12 – подязычный хрящ, 13 – комиссуры, 14 – жаберные дуги, 15 – околосердечный хрящ, 16 – хорда, 17 – невральные дуги

**Мышечная система** состоит из мышечных сегментов – миомеров, отделенных друг от друга соединительнотканными перегородками – миосептами. В голове и жаберной области развивается висцеральная мускулатура, образующая сложную систему мышц предротовой воронки, языка и жаберных мешков.

**Пищеварительная система.** Пищеварительная трубка начинается предротовой воронкой, по краям которой расположены мелкие складки кожи, облегчающие присасывание. В глубине воронки расположено ротовое отверстие. Мощный язык несет самый крупный зуб – «терку».

У миног глотка разделена на две части: верхнюю – пищевод, и нижнюю – дыхательную, оканчивающуюся слепо и связанную с жаберными мешками (рис. 15, А). *Желудок* не развит, и тонкостенный *пищевод* переходит непосредственно в *кишку*, от которой он отделен клапаном. Кишка не делится на отделы и не образует петель. Внутри нее располагается складка, именуемая *стиральным клапаном*, которая увеличивает поверхность кишки и замедляет прохождение пищи. Этим достигается более полное перевари-

вание пищи. Кишечник на вентральной стороне тела открывается самостоятельным анальным отверстием. Круглоротым свойственно частичное внекишечное пищеварение, пищеварительные соки, содержащие ферменты, выделяются в тело жертвы, а переваренное содержимое высасывается.

Имеется крупная компактная *печень*, которая развивается как вырост переднего отдела кишки. Желчный пузырь протоком открывается в кишечник. У нерестящихся миног последние, вследствие прекращения питания, редуцируются. *Поджелудочная железа* в зачаточном состоянии.

Круглоротые способны поглощать большое количество пищи. Так, миксина за 7-10 ч потребляет пищу, превышающую ее вес в 7-8 раз. Насытившееся животное способно переносить длительное голодание (в течение нескольких недель).

***Дыхательная система.*** Узкие округлые наружные жаберные ходы ведут в обширные *жаберные мешки*, стенки которых покрыты многочисленными пластинками *жаберными лепестками* энтодермального происхождения. В них обильно ветвятся кровеносные сосуды. На противоположной стороне жаберных мешков расположены внутренние жаберные ходы, ведущие в дыхательную трубку. В связи с паразитическим типом питания путем присасывания к телу жертвы ток воды при дыхании идет через наружные жаберные отверстия в жаберные мешки и выходит обратно этим же путем (у миксин – через общий жаберный канал). Число жаберных мешков у круглоротых варьирует от 5 до 15 (у миноги обыкновенной их 7 пар). Дыхание осуществляется путем ритмичных сжатий и расслаблений мышечной стенки жаберной области.

***Кровеносная система.*** Органы кровообращения устроены по тому же плану, что и у ланцетников. Но у круглоротых имеется *сердце*, состоящее из двух камер – *предсердия* и *желудочка* (рис. 17). Есть один круг кровообращения, в сердце венозная кровь.

Сердце расположено в начале *брюшной аорты*. К предсердию прижимается тонкостенный *венозный синус* (венозная пазуха), куда впадают все венозные сосуды. От брюшной аорты отходят парные *приносящие жаберные артерии*. *Выносящие жаберные артерии* впадают в непарный *корень аорты*, от которого отходят вперед *сонные артерии*, а назад корень аорты продолжается в основной артериальный ствол – *спинную аорту*. Последняя расположена непосредственно под хордой. Кровь от спинной аорты поступает ко всем органам тела. От головы венозная кровь собирается в *парные передние кардинальные (яремные) вены*, впадающие в венозную пазуху. Сюда же поступает кровь из *задних кардинальных вен*, собирающих кровь от туловища. От кишечника кровь собирается в *подкишечную вену*, которая образует в печени воротную систему кровообращения. Из печени кровь по *печеночной вене* изливается в венозную пазуху. Воротной системы почек

нет. У миксин есть в венозной системе три *дополнительных сердца* (пульсирующие участки сосудов): в области головы, печени и хвоста, усиливающие венозное кровообращение. Селезенка у круглоротых отсутствует. Кровотворение осуществляется в стенках пищевода и кишечника.

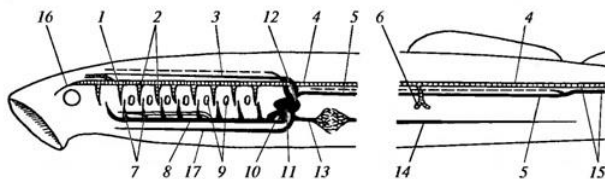


Рис. 17. Строение кровеносной системы миноги

1 – корень аорты, 2 – выносящие жаберные артерии, 3 – передняя кардинальная (яремная) вена, 4 – спинная аорта, 5 – задняя кардинальная вена, 6 – кишечная артерия, 7 – приносящие жаберные артерии, 8 – брюшная аорта, 9 – жаберные отверстия, 10 – желудок, 11 – предсердие, 12 – венозный синус, 13 – печеночная вена, 14 – подкишечная вена, 15 – хвостовые вена и артерия, 16 – сонная артерия, 17 – нижняя яремная вена (вены окрашены в черный цвет, артерии заштрихованы)

**Нервная система.** Головной мозг состоит из четырех типичных для позвоночных отделов: *передний, промежуточный, средний, продолговатый*. Мозжечок почти не развит. Размеры мозга относительно малы. Все отделы расположены в одной плоскости. Крыша мозга не имеет нервной вещества и целиком эпителиальная. *Головных нервов* – 10 пар. Спинномозговые нервы отходят двумя корешками – спинным и брюшным, которые не соединяются и не образуют общего смешанного нерва.

**Органы чувств** устроены просто. Орган слуха представлен внутренним ухом – перепончатым лабиринтом с двумя (у миног) или одним (у миксин) полукружными каналами. Глаза развиты слабо. У миног недоразвита роговица, у миксин глаза дегенерируют в связи с паразитическим образом жизни. Орган обоняния непарный. В коже с обеих сторон тела проходит боковая линия. Она представлена неглубокими ямками, на дне которых расположены окончания блуждающего нерва (X пара головных нервов).

**Органы выделения** представлены *мезонефрическими почками*, к переднему концу которых примыкают остатки *пронефроса*. Мочеточниками служат *вольфовы каналы*, впадающие в *мочеполовой синус*. **Половые железы** непарные и не имеют специальных протоков. Половые продукты через разрывы стенок гонады выпадают в полость тела, откуда попадают в мочеполовой синус и через канал мочеполового сосочка наружу.

#### 4. Характеристика современных отрядов Круглоротых

Современные круглоротые делятся на два хорошо обособленных отряда – Миноги (*Petromyzoniformes*) и Миксины (*Muxiniformes*). Некоторые систематики выводят их в ранг подклассов.

*Миксины* в наибольшей мере паразитические круглоротые. Они не только присасываются к жертве, но и внедряются в ее тело через проделанное отверстие или через жаберные щели, проникая глубоко внутрь. Таким образом, это временные внутренние паразиты. Они характеризуются рядом черт упрощенного строения. Кожа голая, с обильными слизистыми железами. Число жаберных отверстий от 1 до 15. Глаза недоразвиты. Миксины практически слепы и ориентируются с помощью органов обоняния и осязания. Во внутреннем ухе имеется только один полукружный канал. Дыхательные отверстия отнесены далеко к середине тела. Питаются рыбой, преимущественно попавшейся в рыболовные снасти, и могут причинять вред рыболовству. Распространены исключительно в морях и океанах. Найдены в Атлантическом, Тихом и Индийском океанах.



Рис. 18. Обыкновенная миксина (*Muxine glutinosa*)

*Обыкновенная миксина* (*Muxine glutinosa*) имеет длину около 50 см (рис. 18). Распространена в северной части Атлантического океана и держится обычно в шельфовой зоне на глубине от 20 до 350 м, редко до 1000 м. Более крупные размеры (около 1 м) имеют некоторые виды *бделлостом*, или *пиявкоротых миксин* (*Bdellostoma*, seu *Eptatretidae*), обитающие в Индийском и Тихом океанах, у берегов Северной и Южной Америки, Японии, Африки и Новой Зеландии. Они отличаются прожорливостью и наносят большой вред рыболовству.

*Миноги*. Паразитический образ жизни у миног выражен слабее, чем у миксин. Миноги часто присасываются к рыбам и питаются их кровью и мясом. Наряду с этим некоторые виды иногда поедают икру рыб; в кишечнике миног находили и водоросли. Как и у миксин, тело миног угреобраз-

ной формы, покрыто голой кожей. Глаза развиты относительно хорошо. Наряду с парой глаз есть зачаточный – теменной, им минога получает лишь световые ощущения. Обонятельная капсула одна. Орган слуха – внутреннее ухо с двумя полукружными каналами. Жаберных отверстий 7 пар, все они самостоятельно открываются наружу. Глотка разделена на две трубки: верхнюю, выполняющую роль пищевода, и нижнюю, слепую, куда открываются внутренние жаберные отверстия. Рот имеет присасывательную воронку, язык с роговыми зубами. Хорошо развит осевой и висцеральный скелет.

Отряд содержит одно семейство *Petromyzonidae* с семью родами, распространенными почти космополитично.

*Морская минога (Petromyzon marinus)* имеет длину 50-100 см. Распространена в морях Атлантического океана, вблизи европейского и американского побережий, обитая на различных глубинах, иногда до 500 м. Питается чаще рыбой, изредка придонными беспозвоночными. Нерестится весной в реках. Нерестовых стай не образует. Икру откладывает в ямки, которые выкапывает в грунте дна. Промысловое значение невелико.

Типично проходные также *каспийская минога (Caspiomyzon wagneri)* и *речная минога (Lampetra fluviatilis)*.

*Речная минога* имеет длину тела до 40 см, обитает в морях Европы, севера Азии и Северной Америки. Нерестится в реках. В Неву заходит стаями с мая по июнь и в конце июня нерестится. Идущие на нерест миноги перестают питаться, кишечник их атрофируется. Кроме весеннего хода бывает большой нерестовый ход осенью. Миноги, перезимовавшие в реках, мечут икру на следующее лето. Промысловое значение меньше, чем у каспийской миноги.

*Ручьевая минога (Lampetra planeri)* имеет длину тела менее 30 см. Она распространена в реках Европы и никогда в морях не бывает. Нерестится в мае, после нереста погибает. Промыслового значения не имеет.

### **5. Особенности размножения и развития круглоротых**

Круглоротые раздельнополые. Гонада непарная занимает почти всю брюшную полость. Специальных половых протоков нет: зрелые половые продукты через разрывы стенок гонады выпадают в полость тела, через половые поры попадают внутрь мочеполового синуса и через мочеполовое отверстие выводятся наружу. Оплодотворение наружное. Размножаются все миноги в пресной воде (морские виды проходные).

Нерест обычно идет на песчаных грунтах или на мелкой гальке. После икрометания взрослые миноги обычно погибают, лишь немногие (морские миноги) способны размножаться несколько раз. Все миксины полицикличны и откладывают яйца многократно в течение жизни. Мелкие представители круглоротых (ручьевые миноги) выметывают до 1,5-3 тыс. икри-

нок, более крупные проходные миноги (европейская, каспийская, дальневосточная и др.) – 20-40 – 50-125 тыс. до 240 тыс. (морская минога).

Развитие миног происходит с превращением: из яйца вылупляется личинка длиной до 1 см, известная под названием *пескоройка*. Она существенно отличается от взрослой миноги. Рот у нее в виде воронки с нависающей верхней губой. Глотка не разделена на дыхательный отдел и пищевод, на ее брюшной стороне находится железисто-ресничная бороздка, вполне гомологичная эндостиллю ланцетника: как и эндостиль, она улавливает взвешенные в воде пищевые частицы и направляет их в пищевод. Личинка значительную часть времени проводит зарывшись в грунт дна, образом жизни напоминая ланцетника. Весь период метаморфоза у миног занимает обычно от двух до пяти лет.

Развитие миксин, в отличие от миног, прямое, т.е. без личиночной стадии. Вылупившиеся из яиц молодые особи отличаются от взрослых только размерами.

#### **Вопросы для самоконтроля:**

1. Охарактеризуйте прогрессивные, по сравнению с низшими позвоночными, черты организации круглоротых.
2. Каковы особенности строения осевого скелета круглоротых?
3. Какими особенностями характеризуется кровеносная система миноги по сравнению с ланцетником?
4. Чем обусловлены морфологические различия дыхательной системы миног и миксин?
5. Почему круглоротых называют мешкожаберными?
6. Докажите взаимообусловленность питания круглоротых различных групп и строения их пищеварительной системы.
7. Каковы морфо-биологические особенности миксин в связи с паразитическим образом жизни?
8. Чем можно объяснить разницу в развитии круглоротых – прямое развитие у миксин и развитие с метаморфозом у миног?

### **ЛЕКЦИЯ 3. РАЗДЕЛ Б. ЧЕЛЮСТНОРОТЫЕ (GNATHOSTOMATA). НАДКЛАСС РЫБЫ (PISCES). КЛАСС ХРЯЩЕВЫЕ РЫБЫ (CHONDRICHTHYES)**

1. Черты организации и поведения челюстноротых. Гипотезы происхождения челюстного аппарата.
2. Надкласс Рыбы (Pisces). Черты организации как первичноводных челюстноротых. Классификация рыб.
3. Класс Хрящевые рыбы (Chondrichthyes). Общая характеристика как первичночелюстноротых. Черты морфофизиологической организации.
4. Систематика современных хрящевых рыб. Подкласс Пластинчатожаберные (Elasmobranchii). Надотряды Акулы (Selachomorpha), Скаты (Batomorpha). Их адаптации к образу жизни. Промысловое значение.
5. Подкласс Цельноголовые (Holocephali). Основные черты организации, распространение и экология.

#### **1. Черты организации и поведения челюстноротых. Гипотезы происхождения челюстного аппарата**

Челюстноротые (Gnathostomata) – гнатостомы – послужили родоначальной группой для всех рыб и наземных позвоночных.

Рыбы, как показывает геологическая летопись, – чрезвычайно многообразная группа водных позвоночных, состоящая по крайней мере из трех самостоятельных классов, ранее именуемых группами: 1) ископаемые панцирные, или челюстножаберные (Placodermi, или Aphetohyoidea); 2) хрящевые рыбы (Chondrichthyes) и 3) костные рыбы (Osteichthyes). Таким образом, подтип позвоночные (Vertebrata) делится на две основные группы, которым дается наименование надклассов: Рыбы и Четвероногие.

Надкласс Рыбы (Pisces) включает 3 или 4 класса первичноводных челюстноротых позвоночных (некоторые ихтиологи причисляют к ним и круглоротых).

Важнейшим этапом в эволюции позвоночных явилось приобретение ими челюстей. Именно челюсти и переход к хищничеству стали сильнейшим стимулом к совершенствованию опорно-двигательной системы, обменных и анализаторных систем, спинного и головного мозга. Возможные предки челюстноротых пока точно не известны и этапы формирования челюстного аппарата не установлены.

В отличие от бесчелюстных первичноводные челюстноротые (рыбы) обладают расчлененным висцеральным скелетом, представленным внутренними жаберными дугами, из которых две передние преобразованы в челюстную и подъязычную.



Зоолог А. Гетте (1901) заключил, что эпителий жаберных лепестков челюстноротых имеет эктодермальное происхождение, в то время как у бесчелюстных – энтодермальное. На основании этих выводов и собственных эмбриологических исследований А.Н. Северцов разработал теорию происхождения челюстноротых.

Наружные дуги миног он признал гомологами внутренних дуг акул и других челюстноротых. Выходит, что жаберные мешки у миног располагаются целиком внутри от жаберных дуг, а у акул – целиком снаружи. На этом основании жаберным мешкам приписывается происхождение внутри от жаберных дуг у бесчелюстных и снаружи – у челюстноротых, у которых, кроме того, произошло расчленение жаберных дуг, что предусматривает участие двух разных групп мышц в контроле их движений (у миног дуги контролируются единственной мышцей).

Челюстной дуге А.Н. Северцов присвоил третий номер среди висцеральных дуг, а остатками двух первых считал губные хрящи акул и некоторые хрящи предротовой воронки пескоройки. Формирование челюстей он связывал с необходимостью удерживать добычу, а расчлененность жаберных дуг – с необходимой активному хищнику повышенной интенсивностью дыхания.

Некоторые обстоятельства плохо согласуются с мнением А.Н. Северцова о независимом происхождении бесчелюстных и челюстноротых. Например, слишком сложны в обеих группах головной мозг, глаза, орган слуха, вестибулярный аппарат. Общий предок названных групп уже должен был обладать всеми этими структурами, следовательно, был достаточно высокоразвит.

Наиболее убедительна в настоящее время теория происхождения челюстноротых, разработанная Дж. Мэллеттом (1996). Автор вернулся к старому представлению о гомологии жаберных мешков у миног и акул, а также жаберных дуг миноги по отношению к экстрабранхиальным хрящам акул, отбросив популярное мнение об альтернативных эмбриональных источниках жаберного эпителия (энтодермы у круглоротых и эктодермы у челюстноротых). Жаберные дуги миноги и *экстрабранхиальные* хрящи акул располагаются относительно брюшной аорты, щитовидной железы, нижней яремной вены и т.д. всегда одинаково снаружи. Общий предок бесчелюстных и челюстноротых, по мнению Мэллетта, обладал нерасчлененными внутренними и внешними жаберными дугами. Остатки внутренних дуг среди современных бесчелюстных уже давно обнаружены в виде эмбриональных закладок трех передних дуг у эмбрионов миксин, а также хрящевой дужки на внутренней стороне паруса у пескоройки. Внутренние дуги у предков челюстноротых расчленились, по предположению Мэллетта, для интенсификации дыхательных движений, т.е. для активного прокачивания воды через глотку за счет ее мускулатуры. Критическим актом он считал мощный выдох (для эффективного омывания жаберных лепестков), с которым он связывал и первоначальную функцию челюстной дуги, видя ее в

предотвращении обратного тока воды через рот при выдохе. Образовавшиеся в результате челюсти стали использоваться для удержания, а позднее – и захвата добычи.

Губные хрящи акул Мэллетт считал остатком каркаса мускулистых губ, которые ныне максимально представлены у пескоройки и несколько слабее выражены у химер. Они ограничивают «старую ротовую полость» – камеру впереди от челюстной дуги. Редукция старой ротовой полости у акул (укорочение и уменьшение объема) обусловлена преобразованиями, наступившими после перехода роли хватающих челюстей к челюстной дуге, которая подверглась при этом гипертрофии и выдвинулась вперед в качестве нового рта. Получается, что челюстноротые кормятся при помощи дыхательной глотки, поскольку хватательная адаптация челюстей есть результат интенсификации дыхательной функции.

## **2. Надкласс Рыбы (Pisces). Черты организации как первичноводных челюстноротых. Классификация рыб**

К этому надклассу относятся первичноводные челюстноротые позвоночные, обитающие только в воде. Движение рыб осуществляется с помощью плавников, среди которых выделяются парные – грудные и брюшные – выполняют функцию стабилизаторов, несущих плоскостей, рулей и реже – органов движения; непарные плавники обеспечивают устойчивость тела. Пищеварительный тракт дифференцирован: у большинства видов обособляется желудок, кишечник подразделяется на тонкий и толстый отделы. Дышат жабрами: у видов, обитающих в водоемах с недостатком кислорода, формируются добавочные органы дыхания, способные усваивать атмосферный кислород. Один круг кровообращения; у двоякодышащих рыб намечается образование второго – легочного – круга кровообращения. В коже возникают защитные костные образования – чешуи, иногда имеющие сложное строение; у некоторых видов чешуи редуцируются. В коже много слизистых желез. Хорошо развиты органы боковой линии. Из гидростатических особенностей тела рыб, большое значение имеет плавучесть – способность держаться в толще воды, не затрачивая особых усилий.

Размеры рыбы, форма ее тела и соотношение частей эволюционно определялось местом обитания вида, характером движения, составом пищи и способом ее добывания.

Огромное разнообразие видов рыб может быть сгруппировано в относительно небольшое число экологических типов, отличающихся местом обитания, характером питания и образом жизни (поведением). Надкласс включает около 22000 видов, распространенных в морях и пресных водоемах. Надкласс представлен двумя классами – хрящевые и костные рыбы.

Большое число и разнообразие современных и ископаемых видов и групп рыб, их длительная и сложная эволюция, неполнота палеонтологической летописи, недостаточная изученность отдельных групп – все это приводит к тому, что система (классификация) рыб сложна и до сих пор недо-

статочно разработана. Ниже приведена наиболее общепринятая классификация рыб (значком «+» обозначены вымершие группы рыб).

Надкласс Pisces – Рыбы

+Класс Placodermi – Панцирные рыбы

+Класс Aphetohyoidi (Acanthodii) – Челюстножаберные

Класс Chondrichthyes – Хрящевые рыбы

+Подкласс Cladoselachii – Примитивные (древние) акулы

+Подкласс Xenacanthida – Ксенакантиды

Подкласс Elasmobranchii – Пластиножаберные

Подкласс Holocephali – Цельноголовые, или химеровые, рыбы

Класс Osteichthyes – Костные рыбы

Подкласс Sarcopterygii – Мясистолапастные или Лопастеперые

Подкласс Actinopterygii – Лучеперые

### 3. Класс Хрящевые рыбы (Chondrichthyes). Общая характеристика как первичночелюстноротых. Черты морфофизиологической организации

Хрящевые рыбы возникли в верхнем силуре от бесчелюстных, переходивших к более быстрому, длительному плаванию и более успешному захвату добычи вооруженным челюстями ртом. 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 насчитывается около 350 видов, скатов около 530 видов. Большинство хрящевых рыб имеют крупный размер. Длина самых больших акул достигает 15-20 м, скатов – 6-7 м. Мелких видов мало.

**Форма тела** акул торпедообразная, приспособленная для быстрого плавания (рис. 19). 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.

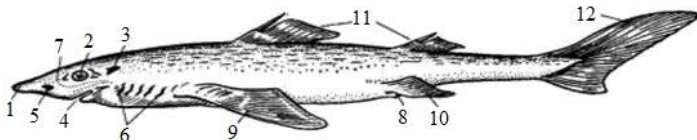


Рис. 19. Внешнее строение акулы

1 – рыло, 2 – глаз, 3 – брызгальце, 4 – рот, 5 – ноздря, 6 – жаберные щели, 7 – отверстия органа боковой линии, 8 – клоака, 9 – грудной плавник, 10 – брюшной плавник, 11 – спинные плавники, 12 – хвостовой плавник

**Покровы.** Тело хрящевых рыб покрыто мелкими костными чешуйками, каждая из которых состоит из пластинки и зуба. Эти чешуйки называются плакоидными, развиваются они из мезенхимы, а эмаль, покрывающая зуб, – из эктодермы. Зубы чешуи 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.

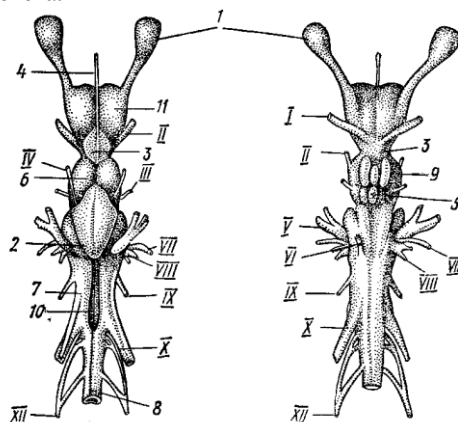


Рис. 20. Головной мозг акулы (сверху и снизу):

1 – обонятельная луковица, 2 – мозжечок, 3 – промежуточный мозг, 4 – эпифиз, 5 – гипофиз, 6 – зрительные доли среднего мозга, 7 – продолговатый мозг, 8 – спинной мозг, 9 – средний мозг, 10 – полость четвертого желудочка, 11 – передний мозг; I-X – головные нервы

**Нервная система.** Размеры головного мозга возросли, связи между отделами усилились, строение их усложнилось (рис. 20). Обонятельные доли переднего мозга очень велики, и главная их функция заключается в восприятии химических раздражений. Мозжечок в связи с приспособлением хрящевых рыб (особенно акул) к продолжительному и быстрому плаванию и необходимостью поддерживать равновесие тела сильно увеличился. Усложнилось и строение спинного мозга, форма его в поперечном сечении округлая, а не лентовидная, как у бесчелостных.

**Органы чувств.** Все органы чувств усложнились. Обонятельные камеры парные. Сейсмочувствительные органы сосредоточены в каналах, идущих от головы к заднему концу тела. Размеры глаз увеличились, хрусталик шаровидный, но дальность зрения незначительна; цвета не различают. Во внутреннем ухе три полукружных канала, что содействует более точному восприятию изменения положения тела в пространстве.

**Скелет.** У хрящевых рыб развился хрящевой скелет, часто обызвестленный, выполняющий функцию защиты для нервной системы и других органов и служащий опорой для мышц. Мозговой отдел черепа большей величины, чем у бесчелостных, закрытый со всех сторон (рис. 21).

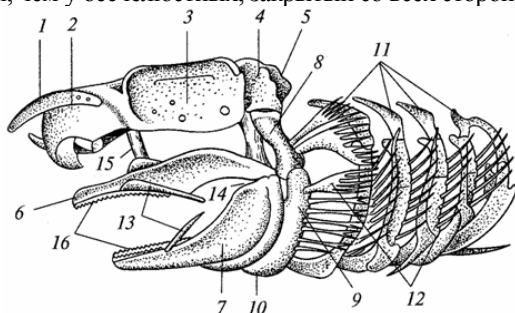


Рис. 21. Череп акулы сбоку

1 – рostrум; 2 – обонятельная капсула; 3 – глазница; 4 – слуховой отдел; 5 – затылочный отдел (1-5 – мозговой череп); 6 – небно-квадратный хрящ; 7 – меккелев хрящ; 8 – подвесок (гиомандибуляре); 9 – гиоид; 10 – копула подъязычной дуги; 11 – жаберные дуги; 12 – жаберные лучи; 13 – губные хрящи (6-13 – висцеральный скелет); 14 – челюстной сустав; 15 – связка; 16 – зубы

Висцеральный череп образован парным небно-квадратным хрящем, выполняющим роль верхних челюстей; парным меккелевым хрящем – нижняя челюсть и подъязычной дугой (8-10, рис. 21), подвешивающей челюсти к мозговому черепу в районе лабиринта. К висцеральному отделу черепа также относятся членистые жаберные дуги (число которых у большинства видов 5-7 пар).

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, 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) появились парные грудные и брюшные плавники, играющие важную роль в поддержании тела в нормальном положении (спиной вверх, брюхом вниз). Лопasti всех плавников имеют скелет из роговых лучей. Опорой для спинных и анального плавников служат хря-

щи, расположенные в мышцах, для хвостового – задний конец позвоночника, для грудных – плечевой пояс, для брюшных – тазовый пояс.

**Мышечная система** в основном состоит 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.

**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 (рис. 22).

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, число оборотов которой может достигать пятидесяти.

Печень, состоящая из трех лопастей, очень велика, у некоторых видов ее масса 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) – питаются, подобно усатым китам, планктоном, процеживая через свою пасть воду.

**Дыхательная система.** Основную часть дыхательной системы составляют большие жаберные пластины эктодермального происхождения (рис. 22), 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, у меньшего количества видов 7 жаберных щелей. Жаберных крышек у хрящевых рыб нет. Кроме упомянутых жаберных щелей у большинства видов за глазами имеются рудиментарные жаберные щели – брызгальца, открывающиеся в переднюю часть глотки, куда через них поступает вода при вдохе.

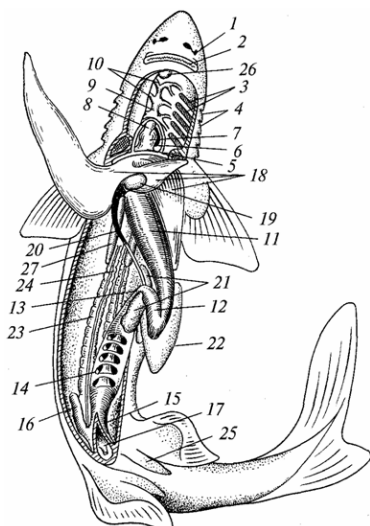


Рис. 22. Внутреннее строение акулы (самец):

1 – ноздря; 2 – ротовая щель; 3 – жабры; 4 – наружные отверстия жаберных щелей; 5 – венозная пазуха; 6 – предсердия; 7 – желудочек; 8 – артериальный конус; 9 – брюшная аорта; 10 – приносящие жаберные артерии; 11 – кардиальная часть желудка; 12 – пилорическая часть желудка; 13 – тонкая кишка; 14 – вскрытая толстая кишка со спиральным клапаном; 15 – прямая кишка; 16 – ректальная железа; 17 – клоака; 18 – печень; 19 – желчный пузырь; 20 – желчный проток; 21 – поджелудочная железа; 22 – селезенка; 23 – почка; 24 – семяпровод; 25 – копулятивный отросток брюшного плавника; 26 – щитовидная железа; 27 – семенник

У скатов жаберные щели находятся на брюшной стороне; поэтому у лежащего на дне животного вода в жаберный аппарат попадает только через брызгальца. Газообмен частично совершается и через кожу.

**Кровеносная система.** Сердце, 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, 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 в жабры, где насыщается кислородом и отдает углекислый газ. Из жабр кровь собирается в выносящие жаберные артерии, впадающие в спинную аорту, и разносится многочисленными артериальными сосудами по всему телу. После отдачи кислорода тканям дезоксигенированная 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 бесчелюстных, что способствует лучшему снабжению кислородом тканей. Имеется селезенка, играющая роль депо крови, откуда она может быстро поступать в те части тела, работа которых усилилась. В селезенке, а также в тканях почек образуются клетки крови – эритроциты, лейкоциты и тромбоциты.

**Выделительная система** представлена двумя длинными туловищными (мезонефрическими) почками, лежащими в полости тела по бокам позвоночника (рис. 23).

Строение почек по сравнению с теми же органами бесчелюстных несколько усложнилось: многие почечные канальцы лишены воронок и начинаются более крупными гломерулами (мальпигиевыми тельцами) – клубочками капилляров, окруженными боуменовыми капсулами. В результате этих изменений значительная часть продуктов азотистого обмена поступает в канальцы не из целома, а из кровеносных сосудов. Канальцы удлиннились, количество оплетающих их капилляров увеличилось. Благодаря этому в кровь возвращается больше воды и растворенных веществ, попавших в каналец нефрона из полости тела через остатки нефростом и мальпигиевы тельца. Продуктами выделения являются мочевина и аммиак. Аммиак выделяется через жабры. Мочевина по парным вольфовым каналам попадает в клоаку, откуда удаляется наружу.

**Размножение.** Пластиножаберные раздельнополы. Семенники (два вытянутых тела) лежат в брюшной полости на уровне пищевода (рис. 23). От них отходят тонкие семявыносящие каналы, впадающие в передние части почек, откуда сперматозоиды по вольфовым каналам попадают в клоаку. Таким образом, вольфовы каналы служат у самцов мочеточниками и семяпроводами. Парные яичники расположены в брюшной полости там, где у самцов находятся семенники. Созревшие яйцеклетки попадают в полость тела, а из нее – в воронки яйцеводов. Прямого соединения яичников с яйцеводами нет. Другой конец яйцевода открывается в клоаку.

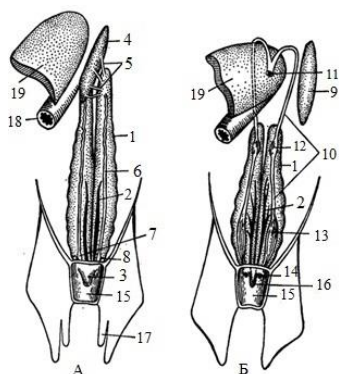


Рис. 23. Строение мочеполовой системы акулы.

А – самец, Б – самка

1 – почка, 2 – мочеточник, 3 – мочеполовой сосочек, 4 – левый семенник, 5 – семявыносящие канальцы, 6 – семяпровод, 7 – семенной пузырек, 8 – семенной мешок, 9 – левый яичник, 10 – яйцевод, 11 – общая воронка обоих яйцеводов, 12 – скорлуповая железа, 13 – матка, 14 – отверстие яйцевода, 15 – полость клоаки, 16 – мочевой сосочек, 17 – копулятивный отросток брюшного плавника, 18 – пищевод, 19 – печень



Оплодотворение внутреннее, семя вводится самцами в клоаку самок при помощи совокупительных органов, образовавшихся из передних частей брюшных плавников, расположенных около клоаки. Оплодотворение происходит в верхней части яйцеводов.

В целом хрящевые рыбы менее плодовиты по сравнению с костными. Развитие без превращения, совершается различными способами. У большинства видов яйцеклетки, содержащие много желтка, после оплодотворения спускаются по яйцеводу, в разных отделах его окружаются твердыми прочными оболочками и выводятся наружу, где происходит развитие зародыша. У других видов зиготы, достаточно богатые желтком, не окружаются твердыми оболочками и развиваются в задних отделах яйцеводов. Такой способ развития называется яйцеживорождением. Он встречается как у беспозвоночных так и позвоночных. Наконец, у некоторых видов наблюдается настоящее живорождение, когда яйцеклетки, бедные запасными веществами, после оплодотворения спускаются по яйцеводам и прикрепляются к их стенкам в расширенных маточных отделах при помощи желточного мешка, отсюда зародыш получает все нужные для развития вещества. Следовательно, у хрящевых рыб существуют разные способы защиты эмбрионов от неблагоприятных условий и от поедания их другими животными. 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 пластиножаберных к жизни в водной среде в условиях конкуренции их 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 их значение: они поедают полезных человеку рыб и в ряде районов опасны для людей.

#### **4. Систематика современных хрящевых рыб. Подкласс Пластинчатожабрные (Elasmobranchii). Надотряды Акулы (Selachomorpha), Скаты (Batomorpha). Их адаптации к образу жизни. Промысловое значение.**

Систематика:

Подкласс Elasmobranchii – Пластинкожаберные, или акуловые рыбы

Надотряд Selachomorpha – Селяхоидные, или Акулы

Отряд Chlamydoselachiformes – Плащеносцеобразные

Отряд Hexanchiformes – Многожаберникообразные

Отряд Heterodontiformes – Разнозубообразные

Отряд Lamniformes (Isuriformes) – Ламнообразные

Отряд Carcharhiniformes – Кархарринообразные, или Пилозубообраз-

ные

Отряд Squaliformes – Катранообразные  
Отряд Pristiophoriformes – Пилоносообразные  
Отряд Squatiniformes – Скватинообразные (Морские ангелы)  
Надотряд Batomorpha – Батоидные, или Скаты  
Отряд Pristiformes – Пилорылообразные  
Отряд Rhinobatiformes – Рохлеобразные  
Отряд Rajiformes – Ромбообразные (Ромботелые скаты)  
Отряд Myliobatiformes – Орлякообразные (Хвостоколообразные)  
Отряд Torpediniformes – Гнусообразные (Электрические скаты)

Огромное разнообразие видов рыб может быть сгруппировано в относительно небольшое число экологических типов, отличающихся местом обитания, характером питания и образом жизни (поведением). По местам обитания различают морских и пресноводных рыб.

Многие рыбы все или большую часть времени проводят в движении, держась в толще воды, – это нектонные (пелагические) рыбы; они обычно обладают торпедообразным телом и высокой плавучестью. Донные рыбы отличаются относительно невысокими скоростями плавания и, часто, своеобразной формой тела (морские коньки, рифовые рыбы и др.). Настоящие донники ведут одиночный образ жизни (скаты). Ряд видов рыб занимает промежуточное положение, используя разные слои водоема и питаясь как планктоном и нектоном, так и находящимися на дне кормами.

Надотряд Selachomorpha – Селяхоидные, или Акулы почти исключительно хищные рыбы, порой узкоспециализированные, о чём свидетельствует форма зубов. Пластинчатые зубы режущего и рвущего типа позволяют нектонным видам акул (сельдевые акулы, большая белая акула, тигровая, мако и др.) отрывать большие куски добычи. У придонных видов, питающихся обычно ракообразными и моллюсками, зубы похожи на зернова (куны акулы). У планктоноядных акул-фильтраторов (китовая, гигантская, большеротая) многочисленные, но мелкие зубы не приспособлены для хватания.

Надотряд Batomorpha – Батоидные, или Скаты объединяет пластиножаберных рыб с уплощенным телом, у которых жаберные щели открываются на брюшной стороне, грудной плавник сильно расширен и прикреплен передним краем к голове, а его пояс соединен с осевым скелетом. Глаза и брызгальца расположены на спинной стороне, спинные плавники невелики или отсутствуют. Ныне различают пять отрядов, 17 семейств и свыше 530 видов скатов.

## **5. Подкласс Цельноголовые (Holocerphali). Основные черты организации, распространение и экология**

Химеры напоминают акулковых рыб – как внешне, так и некоторыми анатомическими признаками (хрящевой скелет, губные хрящи, копулятивные органы у самцов, крупные яйца в роговых оболочках, остатки плакоидных чешуй у вымерших форм и т.д.). Вместе с тем химеровые обладают аутостилическим черепом (небно-квадратный хрящ слит с черепной коробкой), особыми зубными пластинками на челюстях, хордой без тел позвон-

ков, у них нет брызгальца, ребер и клоаки (отдельные анальное и мочеполовое отверстия), всего четыре жаберные дуги под кожистой жаберной крышкой. Встречаются в Атлантическом, Тихом и Индийском океанах, где обитают на глубинах до 2500 м. Питаются панцирными придонными беспозвоночными, раздавливая их зубными пластинками. Откладывают 20-50 крупных (до 40 см) яиц. Инкубация продолжается до одного года. По западному побережью Северной и Южной Америки, а также в Японии, Китае и Новой Зеландии химер употребляют в пищу.

Химерообразные (*Chimaeriformes*), единственный отряд цельноголовых, включает три семейства и 33 вида. У семейства химеровых (*Chimaeridae*) имеется короткий мягкий рострум, крупные глаза и три зубные пластинки. Шип перед первым спинным плавником покрыт ядовитой слизью. Наиболее известна европейская химера (*Chimaera monstrosa*), обитающая на глубинах 250-500 м в умеренной зоне Восточной Атлантики от Северного моря до Южной Африки. Достигает 1,5 м в длину. Откладывает несколько десятков крупных (до 18 см) удлинённых яиц.

У хоботнорылой химеры (*Callorhynchus*) из семейства *Callorhynchidae* мягкий рострум загнут вниз и заканчивается поперечным плоским выростом. Обитает в умеренных и холодных водах Южного полушария на небольших глубинах (10-50 м), иногда заходит в устья рек. Может достигать массы 10 кг при длине 1 м.

Откладывает небольшое число яиц до 40 см в длину. Промышляется в окрестностях Новой Зеландии для употребления в пищу.

#### **Вопросы для самоконтроля:**

1. Объясните суть гипотезы происхождения челюстноротых Дж. Мэллетта.
2. Перечислите черты примитивной и прогрессивной организации хрящевых рыб.
3. Какими особенностями внешнего строения обладают различные представители пластиножаберных хрящевых рыб? Чем можно объяснить отличия?
4. Приведите примеры взаимосвязи образа жизни и систем органов хрящевых рыб?
5. Какими особенностями строения нервной системы обусловлено более сложное поведение хрящевых рыб по сравнению с костными?
6. Чем можно объяснить внутреннее оплодотворение у хрящевых рыб?
7. Почему мясо большинства хрящевых рыб не пригодно для пищи человека?
8. Как аутостилия в черепе химеровых рыб связана с их питанием?
9. Чем обусловлена низкая плодовитость хрящевых рыб относительно таковой костных рыб?
10. Почему видовое многообразие хрящевых рыб уступает видовому многообразию костных рыб?

## **ЛЕКЦИЯ 4. КЛАСС КОСТНЫЕ РЫБЫ (OSTEICHTHYES) ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ НА ПРИМЕРЕ КОСТИСТЫХ РЫБ**

1. Общая характеристика костных рыб как вторичночелюстноротых. Пути образования костного скелета.
2. Особенности строения на примере костистых рыб.
3. Механизмы сигнализации и локации.
4. Многочисленность и многообразие в связи с различными условиями существования.

### **1. Общая характеристика костных рыб как вторичночелюстноротых**

Костные рыбы населяют практически все водоемы земного шара: толщу морей океанов и разнообразные пресные водоемы, даже пересыхающие пещерные. Большинство видов этого класса приспособлено к быстрому плаванию, имеют обтекаемую форму тела. Менее быстро плавающие рыбы имеют более высокое тело (многие виды карповых рыб). Виды, ведущие придонный образ жизни (камбалы), имеют уплощенное с боков тело.

В коже развиваются ганоидные, космоидные или костные чешуи (могут редуцироваться), но никогда не бывает плакоидной чешуи. Хвост гетероцеркальный, гомоцеркальный или дифицеркальный. Пять пар жаберных дуг; с каждой стороны прикрыты общей жаберной крышкой, в которой всегда имеются кожные кости. Как вырост на спинной стороне начальной части пищевода образуется плавательный пузырь (иногда вторично редуцируется); у некоторых видов имеется «легочный пузырь» в виде брюшного выпячивания пищевода. Артериальный конус в сердце сохраняется у многих (древних) групп; у большинства видов имеется расширение начальной части брюшной аорты – луковица аорты.

Скелет костный. Происхождение костей различно. Одни кости возникают в результате замещения хрящей костной тканью – хондральные или основные (кости основания черепа, первичных челюстей, осевой скелет), другие развиваются в соединительнотканном слое кожи – покровные (кости крыши черепа, вторичных челюстей).

Оплодотворение у большинства рыб наружное, у видов с внутренним оплодотворением копулятивный орган самцов образуется измененной частью анального плавника, икра мелкая, без рогообразных оболочек.

### **2. Особенности строения на примере костистых рыб**

Длина тела рыб различна – от нескольких сантиметров до нескольких метров. В отличие от хрящевых и древних костных рыб среди костистых

стых множество мелких видов, освоивших малые биотопы, недоступные для более крупных видов.

**Покровы.** Кожа подавляющего большинства костистых рыб покрыта небольшими костными, сравнительно тонкими чешуями, черепицеобразно налегающими друг на друга. Они хорошо защищают рыб от механических повреждений и обеспечивают достаточную гибкость тела. Различают циклоидную чешую с закругленным наружным краем и ктеноидную с мелкими зубчиками на наружном крае (рис. 24). Количество чешуи в продольных и поперечных рядах для каждого вида более или менее постоянно и учитывается при определении видовой принадлежности рыб.

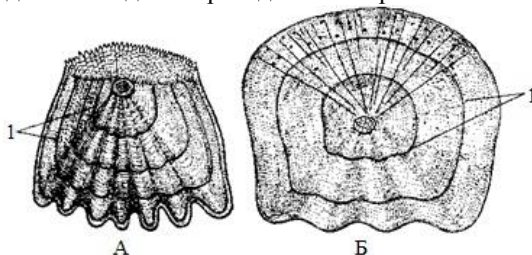


Рис. 24. Чешуя костистых рыб.

А – ктеноидная (окунь), Б – циклоидная (каarp): 1 – годовые кольца

В холодное время рост рыб и чешуи замедляется или прекращается, поэтому на чешуе образуются годовые кольца, по которым можно определить возраст рыбы. У ряда видов кожа голая, лишенная чешуи. В коже множество желез, выделяемая ими слизь уменьшает, как и у других рыбообразных, трение при плавании, защищает от бактерий и т.д. В нижних слоях эпидермиса имеются различные пигментные клетки, благодаря которым рыбы малозаметны на фоне окружающей их среды. У некоторых видов, под влиянием нервных импульсов, окраска тела может меняться в соответствии с изменениями окраски субстрата.

**Нервная система.** Размеры головного мозга по отношению к величине тела несколько больше, чем у хрящевых рыб. Передний мозг относительно мал по сравнению с другими отделами, крыша мозга эпителиальная, но полосатые тела велики и посредством связей их с другими отделами центральной нервной системы влияют на осуществление некоторых довольно сложных форм поведения (рис. 25). Промежуточный мозг с эпифизом и гипофизом хорошо развиты. Средний мозг крупнее других отделов головного мозга, в верхней его части имеются две хорошо развитые зрительные доли. Мозжечок у хорошо плавающих рыб велик. Возросли размеры и усложнилось строение продолговатого и спинного мозга.

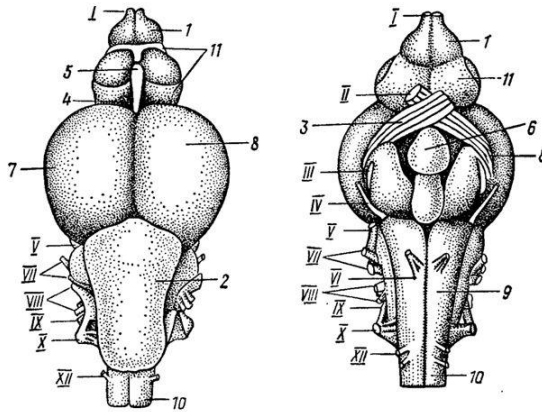


Рис. 25. Головной мозг костистой рыбы (сверху и снизу):

1 – обонятельная луковица, 2 – мозжечок, 3 – зрительный хиазм, 4 – промежуточный мозг, 5 – эпифиз, 6 – гипофиз, 7 – зрительные доли среднего мозга, 8 – средний мозг, 9 – продолговатый мозг, 10 – спинной мозг, 11 – передний мозг; I-X – головные нервы

**Органы чувств.** Произошли некоторые усложнения в органах чувств. Сейсмосенсорные органы расположены в каналах боковых стенок тела и образуют густую сеть на голове. Более развит круглый мешочек перепончатого лабиринта (внутренне ухо), многочисленными экспериментами доказано, что рыбы реагируют на разнообразные звуковые колебания и используют их для общения внутри популяции. Способность к восприятию различных химических раздражений выражена очень хорошо. Многие виды воспринимают даже незначительные изменения температуры в окружающей их воде. Зрение костистых рыб рассчитано, как и у других рыб, на близкое расстояние; хрусталик шаровидный, неспособный менять свою кривизну, резкость изображения достигается перемещением его при помощи сокращения особой мышцы – серповидного отростка.

**Скелет.** В течение эволюции костных рыб их скелет постепенно окостенел. Хорда сохранилась лишь у некоторых древних представителей класса, число которых незначительно.

Мозговой отдел черепа представляет собой коробку, защищающую головной мозг и органы чувств: обоняния, зрения, равновесия и слуха.

Крыша черепа образована парными носовыми, лобными, теменными костями (рис. 26). Последние примыкают к верхней затылочной кости, которая вместе с парными боковыми затылочными костями и основной затылочной костью образует заднюю часть черепа. Дно черепа состоит (спереди назад) из сошника, парасфеноида (широкой длинной кости) и клиновидной кости. Передняя часть черепа занята капсулой, охраняющей органы обоня-

ния; по бокам расположены кости, окружающие глаза, и ряд костей, защищающих органы слуха и равновесия.

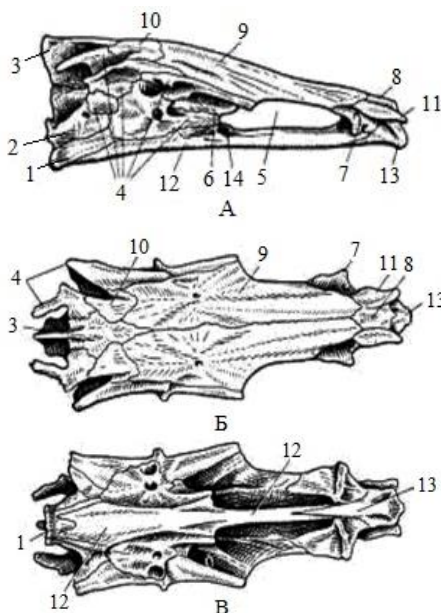


Рис. 26. Мозговой череп костистой рыбы. А – сбоку, Б – сверху, В – снизу:

1 – основная затылочная кость,

2 – боковая затылочная кость,

3 – верхняя затылочная кость,

4 – ушные кости, 5 – глазница,

6 – боковая клиновидная кость,

7 – боковая обонятельная кость,

8 – средняя обонятельная кость,

9 – лобная кость, 10 – теменная кость, 11 – носовая кость,

12 – парасфеноид, 13 – сошник,

14 – основная клиновидная кость

Висцеральный отдел черепа состоит из ряда костных жаберных дуг, являющихся опорой и защитой жаберного аппарата и передней части пищеварительной системы. Дуг, на которых сидят жабры, у большинства рыб 5 (с каждой стороны). Внизу жаберные дуги соединяются между собой, а передняя из них связана с подъязычной дугой, которая состоит из нескольких костей. Верхняя из этих косточек – подвесок или гиомандибуляре (рис. 27) прикрепляется к мозговому отделу черепа в области слухового отдела и связана через квадратную кость с костями, окружающими ротовую полость. Т.о., подъязычная дуга служит для соединения жаберных дуг с остальными частями висцерального отдела, а ее подвесок – с мозговым отделом черепа.

Края рта и вся ротовая полость укреплены рядом костей. Верхнечелюстной ряд костей представлен (с каждой стороны) межчелюстной и верхнечелюстной костями. Далее идет ряд костей: небная, три крыловидных и квадратная. Квадратная кость вверху примыкает к подвеску, а внизу – к нижней челюсти. Последняя состоит из зубной кости (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 подъязычную и челюстную дугу.

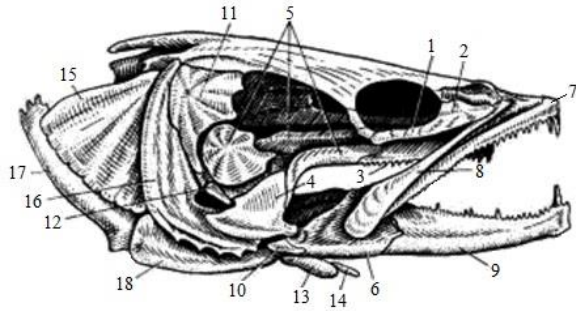


Рис. 27. Расположение костей висцерального черепа костистой рыбы  
 1 – окологлазничные кости, 2 – слезная кость, 3 – небная кость, 4 – квадратная кость, 5 – крыловидные кости, 6 – сочленовная кость, 7 – предчелюстная кость, 8 – верхнечелюстная кость, 9 – зубная кость, 10 – угловая кость, 11 – подвесок, 12 – симплектикум, 13 – гиоид, 14 – копула гиоида, 15 – крышечная кость, 16 – предкрышечная кость, 17 – подкрышечная кость, 18 – межкрышечная кость

Позвоночный столб состоит из большого количества двояковогнутых (амфицельных) позвонков, в промежутках между которыми сохраняются остатки хорды (рис. 28).

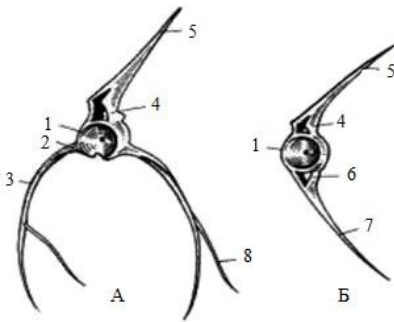


Рис. 28. Позвонки костистой рыбы. А – туловищный с ребрами, Б – хвостовой:

1 – тело позвонка, 2 – поперечный отросток, 3 – ребро, 4 – верхняя дуга, 5 – верхний остистый отросток, 6 – нижняя дуга, 7 – нижний остистый отросток, 8 – мышечная кость

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 свободно оканчиваются 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, они представлены непарными (спинные, анальный, хвостовой) и парными (грудные и брюшные) плавниками (рис. 29). 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 пояс, состоящий из нескольких костей, верхняя из которых прикрепляется к черепу, брюшные – на тазовый пояс, состоящий из пары костей.

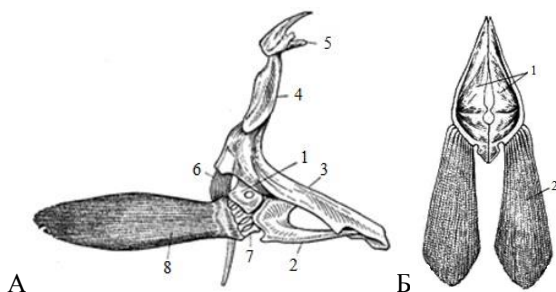


Рис. 29. Пояса конечностей костистой рыбы.

А. Плечевой пояс: 1 – лопатка, 2 – коракоид, 3 – клейтрум, 4 – надклеитрум, 5 – заднетеменная кость, 6 – заднеключичная кость, 7 – радиалии, 8 – костные кожные лучи.

Б. Тазовый пояс: 1 – тазовые кости, 2 – кожные костные лучи

Лучи хвостового плавника опираются на заднюю часть позвоночного столба. У низших костных рыб хвостовой плавник гетероцеркальный, верхняя лопасть которого значительно больше нижней лопасти. У костистых рыб хвостовой плавник – гомоцеркальный, т.е. обе лопасти его приблизительно равны.

Постепенное окостенение скелета имело большое приспособительное значение в эволюции рыб, поскольку оно способствовало развитию крепкой опоры для мышц и надежной защиты центральной нервной системы и внутренних органов. Так как в состав костного скелета может входить большое количество мелких косточек, это явилось важным условием для возникновения множества видов, имеющих малую величину тела.

Костный скелет имеет большую массу, чем хрящевой, что может затруднить плавание. Масса тела костных рыб значительно уменьшается благодаря развитию плавательного пузыря, лежащего над кишечником и заполненного смесью газов (азота, кислорода и углекислого газа). У примитивных видов костных рыб (открытопузырных) пузырь остается соединенным с кишечной трубкой в течение всей жизни. У большинства видов (за-

крытопузырных), появившихся позднее, он полностью отделяется от кишки. В стенках пузыря имеются густые сплетения капилляров, которые обеспечивают наполнение его газами. Увеличение и уменьшение объема пузыря происходит вследствие работы мышц, окружающих брюшную полость. Плавательный пузырь не только уменьшает массу тела, но и выполняет также гидростатическую роль, т.е. облегчает подъем рыбы вверх при его расширении и погружение – при его сжатии. 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 внутренних органов, как это было доказано многими наблюдениями. У некоторых рыб плавательный пузырь, соединенный рядом косточек (веберов аппарат) с внутренним ухом, способствует передаче в последний некоторых звуковых волн.

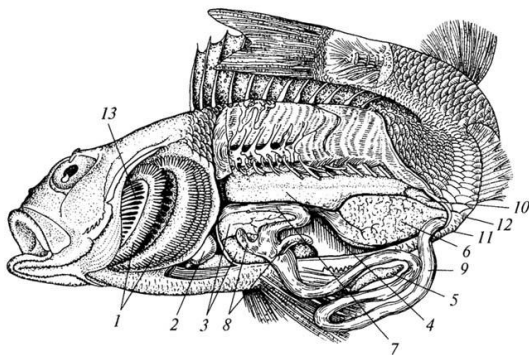


Рис. 30. Внутреннее строение костистой рыбы:

1 – жабры; 2 – сердце; 3 – печень; 4 – плавательный пузырь; 5 – селезенка; 6 – яичник; 7 – желудок; 8 – пилорические придатки; 9 – кишка; 10 – мочевой пузырь; 11 – заднепроходное отверстие; 12 – мочеполовое отверстие; 13 – тычинки жаберной дуги

**Пищеварительная система.** У большинства костных рыб имеются некоторые особенности. Увеличение поверхности кишечника происходит за счет его удлинения. Кроме того, от начальной части кишки у многих высших костистых рыб отходят *пилорические отростки* (рис. 30), тоже увеличивающие поверхность кишки. Экскременты удаляются через анальное отверстие; клоаки нет. Строение рассматриваемой системы различно в зависимости от характера питания. У хищников широкий рот, обычно усаженный большими острыми зубами; желудок большой, резко отделенный от пищевода и начала кишки, общая длина кишечника значительно короче,

чем у растительоядных видов. У последних и особенно 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 глоточные 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 стенках начальной части кишечника, но развита лучше, чем у хрящевых рыб.

**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.

**Кровеносная система.** Сердце состоит из предсердия и желудочка. Круг кровообращения один (рис 31). 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.

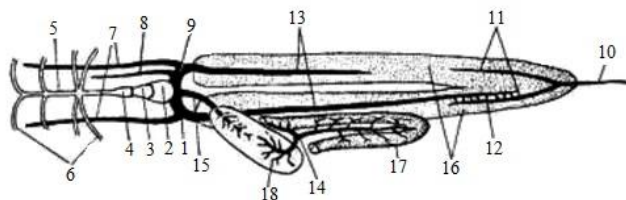


Рис. 31. Схема кровеносной системы костистой рыбы:

1 – венозная пазуха, 2 – предсердие, 3 – желудочек, 4 – луковица аорты, 5 – брюшная аорта, 6 – приносящие жаберные артерии, 7 – передние кардинальные вены, 8 – яремная вена, 9 – кювьеров проток, 10 – хвостовая вена, 11 – воротные вены почек, 12 – анастомозы между воротной веной правой почки и правой задней кардинальной веной, 13 – задние кардинальные вены, 14 – воротная вена печени, 15 – печеночная вена, 16 – почки, 17 – кишечник, 18 – печень

**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.

**Размножение.** Костистые рыбы раздельнополы, но встречается и гермафродитизм (морской окунь). Половая система представлена парными гонадами. Удлиненные семенники (молоки) 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 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 реже на другие подводные субстраты или 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.

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, замедляется в холодное время года, что можно проследить на годовых кольцах чешуи рыб.

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.).

**Практическое значение рыб.** Костные рыбы являются источниками 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 увеличении добычи рыбы значительную роль играет развитие прудового рыбоводства. В прудах рыба питается личинками насекомых (в основном

личинками хирономид), рачками, червями и т. д. Для того чтобы увеличить рыбопродуктивность прудов, рыб подкармливают жмыхом, бобовыми растениями и др. Чаще всего в прудах выращивают различные расы карпа. Совместно с карпом в прудах можно 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.

### **3. Механизмы сигнализации и локации**

Рыбы, наделены разнообразными и весьма совершенными рецепторными системами, а также достаточно развитой высшей нервной деятельностью. Способность рыб различать стимулы разных модальностей (различной физической природы), мгновенно реагировать на меняющуюся обстановку, успешно использовать как сложные последовательности инстинктивных поведенческих актов, так и накопленный индивидуальный опыт дают им возможность формировать многоступенчатые иерархические системы, регулировать межвидовые и внутривидовые отношения, использовать разнообразные механизмы индивидуальной и групповой защиты и т. д.

Экспериментальное изучение поведения трески и трехиглой колюшки показало, что у рыб существует обширный набор так называемых «релизеров» (т. е. сигналов, высвобождающих определённые ответные реакции). Эти особые стимулы, кодируемые окраской тела, позами, последовательностью движений, звуками и т. д., согласуют, например, брачное поведение партнёров, групповое поведение в стайных скоплениях и т. п.

В зависимости от происхождения стимулы делят на сигналы первого порядка и сигналы второго порядка. Сигналы первого порядка производятся специальными органами. Сюда можно отнести призывные акустические сигналы половых партнёров, электрические разряды электрических рыб или сигналы удильщиков.

У европейского удильщика конец удильца производит движения, напоминающие движения червя. Эти движения привлекают мелкую рыбу, которую удильщик поедает. У глубоководного удильщика из сем. Ceratidae удильце несет на себе световой орган, который испускает яркий свет, привлекающий мелкую рыбу. В целом сигналы первого порядка ассоциируются с половым, оборонительным и агрессивным поведением.

Сигналы второго порядка возникают в различных ситуациях. Они сопровождают пищевое поведение рыб, дыхание, миграции, питание рыб.

Это гидродинамические поля, низкочастотные импульсы, различные акустические эффекты, электрическое поле рыбы.

У ряда электрических рыб, создаваемое ими электрическое поле служит для маркировки территории, помогает при ближней ориентации и поисках пищи. У «неэлектрических» рыб в стае образуется общее электрическое поле, координирующее поведение отдельных особей.

Для коммуникаций рыбы используют большой набор сигнальных средств (табл. 1).

Табл. 1

Сигналы, используемые рыбами для коммуникаций

Тип поведения рыб	Сигналы	Рыбы
Ориентировочное и пищевое поведение	Акустические, оптические	Все виды рыб
	Оптические, акустические	Дневные пелагические рыбы
	Акустические, гидродинамические	Пелагические ночные и сумеречные рыбы
	Электрические световые	Сильно-электрические и глубоководные виды рыб
	Химические, тактильные	Донные рыбы с плохим зрением
Оборонительное поведение	Оптические, химические, акустические, гидродинамические, электрические	Все виды рыб
	Электрические	Сильно-электрические виды
Половое (нерестовое) поведение	Оптические, звуковые, гидродинамические, химические, тактильные	Большинство видов
	Электрические, световые	Сильно-электрические и глубоководные рыбы
Групповое (стадное) поведение	Оптические, гидродинамические, акустические, электрические, химические	Все рыбы, ведущие стайный образ жизни

Велико значение химических стимулов, производимых самой рыбой. Группа водорастворимых соединений из кожи карповых рыб является для них феромоном тревоги – химическим сигналом опасности. Комплекс низкомолекулярных соединений из кожи хищника кайромоны служит основным, как и у млекопитающих, источником запаха вида. Установлено, что водорастворимые соединения из кожи и слизи хищных рыб – щуки, судака,

змеоголова, угря, трески и форели – несут информацию о присутствии хищника в водоеме. Метаболиты, выделяемые при стрессе у трески, при предъявлении их интактным особям вызывают у последних биохимические изменения, аналогичные ответам при стрессе. Сигнальное значение таких метаболитов у хищника (форели) при стрессе приобретает дополнительную функцию, становясь внутривидовым сигналом тревоги – ферромоном стресса.

Метаболиты из кожи и слизи рыб могут не только вызывать стресс, но и проявлять антистрессовые свойства. Так, показано, что развитие стрессовой реакции у карпа, вызванной изоляцией, можно корректировать с помощью метаболитов (fish water) от стайных рыб. В эволюционном плане кайромоны и феромоны, скорее всего, появились как видоспецифические продукты метаболизма, выделяемые организмом в окружающую среду, а позднее приобрели сигнальную роль в биоценозах. После выделения и частичной очистки установлено, что это низкомолекулярные соединения пептидной природы. Удалось выделить, идентифицировать и определить некоторые свойства феромона тревоги карповых и изготовить на его основе антистрессорный препарат «циприн».

Опыты ученых показали, что рыбы слышат. Специалисты делят звуки, издаваемые рыбами, на две группы: произвольно и непроизвольно издаваемые. Непроизвольно издаваемые звуки – звуки при перетирании пищи и резких движениях рыбы в воде; произвольные – в результате работы специальных звуковых органов.

Наибольшее разнообразие звуков появляются у рыб во время нереста. В море в это время можно услышать настоящие концерты: барабанные трели, частое уханье и периодическое завывание, и все это, главным образом, издают самцы. Одними звуками они привлекают самок, другими – отпугивают соперников. Есть у рыб и сигнал опасности. Так, например, морские петухи при виде врага убегают от него, производя серию кудахтающих звуков. Это заставляет и других покинуть опасную зону.

Лабораторные исследования подтвердили мнение ученых, что рыбы хорошо ориентируются в значениях звуковых сигналов. В стаю сардин поместили динамик. Когда рыбы к нему привыкли, воспроизвели звуки движения хищника. И сардины, не видя хищника, образовали у динамика пустое пространство. По издаваемым звукам они узнали о грозящей им опасности. В другом опыте записанные звуки питающихся рыб воспроизводились через динамик в бассейн. Рыбы собирались вокруг динамика и принимались искать пищу.

Природа вознаградила рыб особым органом восприятия колебаний и движения воды – боковой линией. Известно, что акустическое давление в воде в 2 раза больше, чем акустическое давление в воздухе. Вода практиче-

ски не сжимаема, плотность ее в 800 раз превосходит плотность воздуха. Все это создает благоприятные условия для распространения в водной среде колебаний, вихрей, струй, вызываемых движением различных тел. Органы боковой линии рыб предназначаются для улавливания как механических смещений частиц воды, так и звуков (преимущественно низких частот). Любое существо, передвигающееся вблизи рыбы, вызывает хотя бы небольшое движение воды и тем самым обнаруживает себя. Чувствительность боковой линии рыб удивительна: в опытах рыбы улавливают движение стеклянного волоска толщиной 0,25 мм на расстоянии от 20 до 50 см.

Не только звуками рыбы передают информацию друг другу. Выяснилось, что любое их движение, любая реакция имеет строго определенное значение.

Любители аквариумных рыбок знают, что макропод при виде пищи повторяет из раза в раз одни и те же движения. Сначала он стремительно плывет к еде, затем замирает, изгибаясь вбок, плотно прижимая при этом плавники, а затем резко бросается вперед. Соседи, плавающие рядом, тоже начинают волноваться и принимаются искать пищу. Ученые выяснили, что если слегка изогнутую модель макропода водить по дну, то это вызывает поисковую реакцию и у других рыб.

Значительно более сложные и разнообразные сигналы можно наблюдать при нерестовых играх. Например, самец колюшки указывает самке вход в гнездо, ложась на дно, головой в сторону входа. А самка хемичромиса, плавая над какой-нибудь точкой головой вниз, показывает самцу место, где он должен построить гнездо.

Почти у каждого вида рыб есть своя угрожающая поза, свои способы «жесткой передачи» информации. Если какая-то рыба подплывет к судаку, охраняющему гнездо, то он растопыривает жабры и издает низкий ударный звук. Пришелец тотчас разворачивается и уплывает.

Аналогично ведет себя и бычок-кругляк при охране своего гнезда, только звуки его напоминают рычание. Если воспроизвести эти звуки другим бычком, то наиболее сильные среди них тоже растопыривают жабры и рычат, а слабые удирают или даже закапываются в песок.

#### **4. Многочисленность и многообразие в связи с различными условиями существования**

При общих чертах строения, возникших в результате приспособления к жизни и движению в воде (обтекаемая форма тела, парные и непарные плавники, слизистая кожа) рыбы отличаются большим разнообразием внешнего вида, формы и размеров. На многообразии сказываются различные морфофизиологические адаптации к специфическим условиям жизни.



Быстродвижущиеся пелагические рыбы обладают веретенообразной формой тела (акулы, тунцы), хищники-засадчики отличаются стреловидным телом (обыкновенная щука, панцирная щука). Бентосные (донные) обитатели получили уплощение тела либо в спинно-брюшном (скаты), либо в боковом направлении (камбалы). Рыбы, питающиеся в толще воды имеют конечный рот (многие сельдевые), собирающие с поверхности воды – верхний и полуверхний рот (чехонь, брызгун). Бентоседы отличаются нижним и полунижним ртом (лещи, скаты).

Особенности внешнего строения отражаются на способах перемещения рыб. Большинство рыб перемещается благодаря волнообразным (ундулирующим) движениям хвостовой части тела (большинство рыб), рыбы змеевидной формы передвигаются за счет ундулирующего движения всего тела (речной угорь), движение скатов в воде, обладающих уплощенным телом, напоминает машущий полет птиц, и совершается за счет движения боковой поверхности тела (скат манта).

#### **Вопросы для самоконтроля:**

1. Как можно определить возраст костной рыбы?
2. Какие особенности внешнего строения костных рыб отличают их от хрящевых?
3. Какими костями образованы вторичные челюсти костных рыб?
4. Каковы особенности строения парных конечностей и их поясов у костистых рыб?
5. Каково значение плавательного пузыря в жизни костных рыб?
6. Какими преимуществами обладает жаберный аппарат костных рыб по сравнению с хрящевыми?
7. Приведите примеры взаимосвязи строения пищеварительной системы костных рыб с особенностями питания и кормодобывания?
8. Чем отличается организация половой системы костистых рыб от таковой хрящевых рыб?
9. Чем вызвана высокая плодовитость костистых рыб?
10. Какие сигналы используют рыбы для различных коммуникаций?

## ЛЕКЦИЯ 5. СИСТЕМАТИКА СОВРЕМЕННЫХ КОСТНЫХ РЫБ. МНОГООБРАЗИЕ ЛУЧЕПЕРЫХ И МЯСИСТОЛОПАСТНЫХ. ПРОИСХОЖДЕНИЕ РЫБ. ЭКОЛОГИЯ РЫБ

1. Систематика костных рыб.
2. Лучеперые (Actinopterygii). Ганоидные рыбы (Ganoidomorpha). Характеристика Осетрообразных (Acipenseriformes). Хозяйственное значение, проблемы их охраны и воспроизводства.
3. Черты организации и распространение Многоперообразных (Poly-pteryiformes), Амиеобразных (Amiiformes) и Панцирничкообразных (Lepisosteiformes).
4. Черты организации, многообразие и распространение Костистых рыб (Teleostei).
5. Черты организации и специализации Мясистолопастных или Хоанодышащих (Sarcopterygii).
6. Основные представители, экология, распространение Двоякодышащих (Dipnoi) и Кистеперых рыб (Crossopterygii). Значение рипидистий для понимания происхождения наземных позвоночных.
7. Происхождение и филогения рыб.
8. Условия жизни рыб в водной среде. Особенности локомоции.
9. Механизмы ориентации и навигации рыб. Миграции и их причины.
10. Жизненный цикл рыб. Питание и особенности размножения. Популяционная организация стадных рыб.
11. Биоценотическое и хозяйственное значение рыб. Рыбохозяйственные проблемы.

### 1. Систематика костных рыб

Костные рыбы – самый большой класс позвоночных животных, насчитывающий около 20000 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.

Систематика класса:

Класс Osteichthyes – Костные рыбы

Подкласс Sarcopterygii – Мясистолопастные рыбы

Надотряд Crossopterygimorpha – Кистеперые рыбы  
 +Отряд Rhipidistiformes – Рипидистеобразные  
 Отряд Coelacanthiformes – Целакантообразные  
 Надотряд Dipneustomorpha – Двоякодышащие рыбы  
 +Отряд Dipteridiformes – Диптеридиобразные  
 Отряд Ceratodiformes – Рогозубообразные (Однолегочные)  
 Отряд Lepidosireniformes – Двулегочнообразные  
 Подкласс Actinopterygii – Лучеперые рыбы  
 Надотряд Palaeonisci – Палеониски  
 Надотряд Ganoidomorpha – Ганоидные  
 Отряд Acipenseriformes – Осетрообразные  
 Отряд Polypteriformes – Многоперообразные  
 Отряд Amiiformes – Амиеобразные  
 Отряд Lepisosteiformes – Панцирнικοобразные  
 Костистые рыбы – Teleostei (около 20 тыс. ныне живущих видов),  
 объединяющие 8-10 надотрядов, включающие 30-40 отрядов:  
 Отряд Clupeiformes – Сельдеобразные (сельдь, анчоусы)  
 Отряд Salmoniformes – Лососеобразные (форель, хариус, кета)  
 Отряд Anguilliformes – Угреобразные  
 Отряд Cypriniformes – Карпообразные (пескарь, лещ, сазан и др.)  
 Отряд Gadiformes – Трескообразные (сайка, сайда, пикша, навага)  
 Отряд Gasterosteiformes – Колюшкообразные  
 Отряд Mugiliformes – Кефалеобразные  
 Отряд Perciformes – Окунеобразные (Тунцы, ставриды, парусники,  
 меч-рыбы)  
 Отряд Pleuronectiformes – Камбалообразные и др.

## **2. Лучеперые (Actinopterygii). Ганоидные рыбы (Ganoidomorpha). Характеристика Осетрообразных (Acipenseriformes). Хозяйственное значение, проблемы их охраны и воспроизводства.**

У рыб подкласса Лучеперые парные плавники опираются на костные образования – радиалии, расположенные лучеобразно. Дыхание жаберное, хоан нет. Плавательный пузырь – непарный, лежащий над кишечником, возникший путем ответвления от него.

Надотряд Ганоидные (Ganoidomorpha)

Эти рыбы были многочисленны в мезозойскую эру. 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 нашей стране.

Отряд Осетрообразные (Acipenseriformes)

Ископаемые остатки известны с перми, в мезозойскую эру разнообразие групп и число видов резко возрастает, но уже с мела начинается массовое вымирание видов и угасание многих групп.

Большинство видов крупных размеров: длина тела белуги до 4-5 м, русского и сибирского осетров – до 2-3 м. и т. д.; но стерлядь – небольшая рыба (длина тела – 40-60 см). Хвостовой плавник – гетероцеркальный или с переходом к гомоцеркальному. Чешуя ганоидная (редко) или костная циклоидная; иногда слившиеся чешуи образуют костные пластинки (жучки), расположенные на теле в пять рядов. Череп хрящевой, но окружен покровными костями. Хорда хорошо развита. Тела позвонков зачаточные, но у некоторых групп – вполне сформированные и окостеневшие. Сохранилось брызгальце. Имеются артериальный конус в сердце и спиральная складка в кишке. Таким образом, у этих рыб, как и у других ганоидов, сохранился ряд признаков хрящевых рыб. Однако как у костных развивается плавательный пузырь (у некоторых форм вторично редуцируется), имеется кожистая жаберная крышка с покровными костями.

Крупные осетровые – хищники, поедающие других рыб; остальные 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 в России (главным образом в Каспийском и Азово-Черноморском бассейнах, в реках Сибири и Дальнего Востока).

Издавна высоко ценились мясо и икра осетровых. В связи со строительством электростанций и сокращением мест нерестилищ резко снизилась численность осетровых. В настоящее время проводятся промышленные опыты по выращиванию осетровых рыб в прудах.

### **3. Черты организации, распространение Многоперообразных (Polypteriformes), Амиеобразных (Amiiformes) и Панцирникообразных (Lepisosteiformes).**

Единственным семейством в отряде Многоперообразных являются *Многоперовые*, пресноводные хрящевые ганоиды. Известно 13 современных видов, распространённых в тропической Африке. Это довольно древняя группа, имеющая некоторые общие признаки с кистепёрыми и двоякодышащими рыбами, которые возникли конвергентно (независимо). Наиболее древние ископаемые находки многоперообразных относятся к середине юрского периода.

*Polypterus sp.* Максимальная длина тела многоперообразных достигает 1,2 м, но большинство видов не превышает 30 см. Тело покрыто ромбовидными, подвижно сочленёнными между собой ганоидными чешуями. Спинной плавник представляет собой ряд из 5-18 маленьких плавников, что и определило название этих рыб. Грудные плавники имеют в основании

мясистую лопасть, что внешне похоже на строение кистепёрых рыб (однако их скелеты абсолютно различны).

Многоперообразные имеют очень специфический плавательный пузырь. Он состоит из двух отделов (большого правого и меньшего левого). Оба отдела соединены с кишечником общим каналом и фактически служат дополнительным органом дыхания (помимо жабр). При этом (в отличие от двоякодышащих) внутренние ноздри отсутствуют.

Отряд Амиеобразные (*Amiiformes*) содержит один современный вид – амию, или ильную рыбу. Позвонки амфицельные, тело покрыто костной циклоидной чешуей. Спиральный клапан и артериальный конус рудиментарны, есть зачаточная луковица аорты. Активный хищник. При недостатке кислорода в воде амия способна заглатывать атмосферный воздух. Обитает в медленно текущих, иногда заболоченных пресных водоемах Северной Америки.

Отряд Панцирникообразные (*Lepisosteiformes*) представлен одним родом – панцирные щуки. Характерно наличие панциря из ромбической ганоидной чешуи. Позвонки опистоцельные (выпуклые спереди и вогнутые сзади). Челюсти вытянуты и несут мощные зубы. Ноздри и обонятельные мешки расположены на конце рыла. В сердце есть артериальный конус, в кишечнике – спиральный клапан. При недостатке кислорода поднимаются на поверхность и заглатывают воздух в ячеистый плавательный пузырь. Один современный вид – панцирная щука распространена в Северной и Центральной Америке. Имеют небольшое промысловое значение.

#### **4. Черты организации, многообразие и распространение Костистых рыб (Teleostei).**

Современных лучеперых рыб, не входящих в надотряд ганоидных, объединяли ранее в группу костистых. Однако теперь эту группу не считают особым таксоном. Всех входящих в нее рыб распределяют по 8-10 отрядам. К общим признакам костистых рыб относятся следующие:

– тело их покрыто костными чешуями, у некоторых видов вторично голое;

– 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 колочки), брюшные плавники переместились вперед и расположились на уровне грудных плавников или впереди их; плавательный пузырь полностью отделился от передней части кишечника, и наполнение его смесью газов происходит только через кровеносную систе-

му; совершился ряд изменений в других органах, которые способствовали более быстрому плаванию, защите от врагов и увеличили общую приспособленность рыб к обитанию в различных водоемах.

Эта огромная группа рыб разделяется на 30-40 отрядов. Здесь приводятся краткие сведения о некоторых из них в эволюционном порядке (т.е. от низших к высшим костистым рыбам).

#### Отряд Сельдеобразные (Clupeiformes)

Распространены во всех морях, чисто пресноводных мало; есть проходные виды. Многие имеют большое промысловое значение (разные виды сельдей, сардины, кильки, хамса и др.).

#### Отряд Лососеобразные (Salmoniformes)

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.). К этому отряду относится также обыкновенная щука, широко распространенная в пресных водах Северного полушария, которую добывают в некоторых районах в большом количестве. Она полезна как хищник, истребляющий малочисленных сорных рыб.

#### Отряд Угреобразные (Ajnguilliformes)

Тело удлинненное, змееобразное, брюшных плавников нет. Подавляющее большинство видов обитает в морях, известен ряд проходных видов, в том числе европейский угорь, имеющий промысловое значение.

#### Отряд Карпообразные (Cypriniformes)

Пресноводные рыбы, число видов которых составляет 15% (свыше 2900) 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 (Siluriformes)

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 сомообразные хищники. Широко известен европейский сом – хищник с широкой пастью, но мелкими зубами, длина тела которого иногда достигает 5 м, а масса – 90-300 кг.

#### Отряд Трескообразные (Gadiformes)

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 (Mugiliformes)

Брюшные плавники находятся посередине 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 (Perciformes)

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 (Pleuronectiformes)

Хищные рыбы с уплощенным телом, лежащие во взрослом состоянии на дне на одном из боков. Брюшные плавники впереди грудных. Величина тела от 30-40 см до 5 м. Мальки имеют обычное рыбообразное строение тела, приспособленное к плаванию в толще воды. Ряд видов имеет важное промысловое значение.

### **5. Черты организации и специализации Мясоголопастных или Хоанодышащих (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 в сердце, 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 их основании со скелетом из немногих подвижных удлинённых костей и появились парные плавательные пузыри, возникшие из задних жаберных мешков, лежащие на брюшной стороне. В пузыри 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 ее качества, 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.

## **6. Основные представители, экология, распространение Двоякодышащих (Dipnoi) и Кистеперых рыб (Crossopterygii)**

### **Надотряд Кистеперые рыбы (Crossopterygimorpha)**

Кистеперые рыбы появились в нижнем девоне. Обладали хорошо развитым опорным скелетом парных плавников. От них произошли в середине девона в результате длительного естественного отбора первые наземные позвоночные, примитивные земноводные – стегоцефалы, дальнейшее приспособление которых к обитанию в прибрежных районах суши совершалось в каменноугольном периоде. Стегоцефалы 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. 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 1-1,8 м; чешуя крупная, массивная; парные плавники – мощные, массивные, очень подвижные; «легочный» пузырь дегенерировал, хоаны редуцированы. Латимерии – хищные животные, питающиеся другими рыбами.

### **Надотряд Двоякодышащие рыбы (Dipneustomorpha)**

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: один австралийский, четыре африканских и один южноамериканский. За исключением одного африканского вида, это крупные животные, достигающие в длину 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 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, окруженные грязевой камерой, довольно долго переносить отсутствие воды, используя для дыхания атмосферный воздух. Древние двоякодышащие рыбы, судя по их парным плавникам, могли переползать в другие водоемы. Но, вероятно, потомки 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 отсутствие воды в покоящемся состоянии.



## **7. Происхождение и филогения рыб**

Наиболее ранние следы нахождения позвоночных относятся к силурийским и девонским слоям. Щитковые (панцирные) близки к круглоротым. На это указывает наличие непарной ноздри, отсутствие челюстей, эндотермальные жабры. Многие щитковые имели уплощенное тело, покрытое костным панцирем, вели придонный образ жизни. Щитковые дали начало 2 ветвям – бесчелюстные и челюстноротые – эта ветвь дала рыб и всех высокоорганизованных позвоночных. Одной из наиболее ранних групп являются панцирные рыбы, которые наряду с примитивными чертами организации имеют и некоторые прогрессивные особенности. Так, внутренний скелет их состоял из хряща, но они имели костные челюсти и тело было покрыто костным панцирем. Парные плавники были расчленены на отделы. Обитали панцирные рыбы в пресных и солоноватых водах.

Собственно хрящевые рыбы известны начиная с девона, и представлены несколькими подклассами.

Костные рыбы представлены были несколькими группами, наиболее древняя группа – палеонисциды. Они характеризуются наличием наружных кожных окостенений, гетероцеркальным хвостом, наличием рострума, гапонидной чешуей.

Собственно костистые рыбы возникли в начале мезозоя. Предки кистеперых и двоякодышащих рыб были близки между собой. Дифференцировка этих рыб связана с характером питания: в то время как кистеперые оставались хищниками, двоякодышащие перешли к питанию придонными беспозвоночными.

Кистеперые рыбы представляют интерес в связи с тем, что из всех рыб они ближе всего к исходной группе наземных позвоночных – панцирным амфибиям. Они обитали первоначально в пресных водоемах, в которых, вероятно, периодически наблюдался недостаток кислорода. В связи с этим развилось двойное дыхание: при недостатке кислорода рыбы поднимались на поверхность воды и заглатывали воздух. Засоренность водоемов растущей и отмершей растительностью явилось, по-видимому, предпосылкой для развития своеобразных парных конечностей, которые с наличием мускулатуры могли быть использованы для гребли, опоры о твердый субстрат. А это стало предпосылкой для превращения плавников в пятипалые конечности наземного типа.

## **8. Условия жизни рыб в водной среде. Особенности локомоции**

Вода как жизненная среда обладает рядом специфических особенностей, создающих своеобразные условия существования. Подвижность воды обеспечивает в значительной мере пассивность перемещения рыб и их кормовых объектов.

Колебания температур меньше, чем в наземно-воздушной среде. Способность воды растворять газы, в частности кислород, обратно пропорциональна ее температуре и солёности. Потребность в кислороде у рыб уве-

личивается по мере повышения температуры воды и различна у разных видов. По этому признаку рыбы могут быть разбиты на 4 группы:

1. Требующие очень много кислорода (кумжа, голянь, голец);
2. Требующие много кислорода (хариус, голавль, пескарь);
3. Потребляющие сравнительно небольшое количество кислорода (плотва, окунь, ерш);
4. Выдерживающие очень слабое насыщение воды кислородом (сазан, линь, карась).

Из гидростатических особенностей тела рыб, обеспечивающих движение в водной среде, важное значение имеет плавучесть – способность держаться в толще воды, не затрачивая особых усилий. Достигается это либо благодаря большому запасу триглицеридов в печени, достигающей до 25% от массы тела у хрящевых рыб, либо путем выравнивания плотности тела и окружающей среды, за счет работы плавательного пузыря у костных рыб. Рыбы приобрели относительную невесомость в воде, в наиболее полной мере она свойственна нектонным (пелагическим) рыбам, в массе – хорошим пловцам. Снабженное рострумом и имеющее выпуклую спинную и уплощенную брюшную поверхности тело многих акул и осетровых сходно с профилем крыла самолета и при движении создает подъемную силу.

Основной тип поступательного движения – боковые волнообразные движения всего тела или только мощного хвоста. Парные плавники – грудные и брюшные – выполняют функцию стабилизаторов, несущих плоскостей, рулей и реже – органов движения; непарные плавники обеспечивают устойчивость тела. Донные рыбы отличаются относительно невысокими скоростями плавания и, часто, своеобразной формой тела (морские коньки, рифовые рыбы и др.). Высокая активность рыб, маневренность их движений связаны не только с совершенствованием двигательной системы, но и развитием головного мозга и органов чувств.

В коже рыб много слизистых желез, секрет которых обеспечивает снижение трения при передвижении в воде. Хорошо развиты органы боковой линии, обеспечивающие ориентировку.

## **9. Механизмы ориентации и навигации рыб. Миграции и их причины.**

Рыбообразные обладают приспособлениями для передвижения в воде, добывания пищи, спасения от хищников и т.п.

Способность рыб улавливать малейшие изменения в скорости течений, давлении, температуре, солёности и рН воды, несомненно, обеспечивает им успех в выборе подходящих местообитаний. Вероятно, эти же сенсорные механизмы лежат в основе сезонных и репродуктивных миграций рыб, хоминговых реакций (помогающих возвращаться в родные места), пищедобывательного поведения и т.д.

Известно, что многие виды лососей совершают анадромные (против течения) нерестовые миграции в верховья рек после нескольких лет нагула

и созревания в море, куда молодь скатывается вскоре после выклева. Во время морской фазы роста и развития лососи преодолевают многие тысячи километров в океане, но на нерест они возвращаются в те же реки, где родились сами. При этом некоторые виды (семга, *Salmo salar*) совершают нерестовые миграции неоднократно в течение своей жизни, другие (6 видов тихоокеанских лососей) по завершении нереста погибают. Возвращаясь к месту своего рождения, лососи руководствуются специфическим запахом водной растительности и почвы, характерным для «своего» нерестилища. Молодь лососей импринтирует (запечатлевает) эти обонятельные стимулы своего «дома», а затем, скатываясь в океан, – такие же стимулы и в воде притоков, впадающих в основное русло реки. Возвращаясь же через 4-5 лет на нерест, взрослые особи руководствуются обратной последовательностью запечатлённых ориентиров, что и приводит их к месту собственного появления на свет.

Даже у оседлых видов рыб существует привязанность к определённому участку акватории, которого они могут придерживаться на протяжении нескольких лет, опознавая его по каким-то конкретным признакам. Так, наблюдения за мечеными взрослыми особями американского окуня в двух реках штата Индиана показало, что 4/5 меченых рыб оставались в пределах места их поимки на протяжении, по крайней мере, четырех лет. Более того, будучи перемещёнными в другие участки речного бассейна, меченые особи всегда возвращались на свой участок.

Рыбы хорошо запоминают внешние ориентиры своих привычных местообитаний и придерживаются их, подавляя дезориентирующее влияние значительных изменений в окружающей обстановке в ходе сезонных изменений гидрологического режима водоёмов, вегетации водных растений, скорости течения воды и т.д. Эксперименты с дрессировкой различных видов речных рыб (плотвы, пресноводных камбал, колюшек, бычков и т.п.) наглядно показали, что рыбы способны чётко распознавать размеры, форму, окраску и другие особенности окружающих их предметов, используя их как ориентиры, чтобы оставаться на месте, удерживаясь против течения. К этому надо прибавить и способность рыб тонко различать обонятельные стимулы, исходящие, как от рыб других видов, так и от различных водных растений.

Способность возвращаться на свой участок, по-видимому, имеет видоспецифические ограничения. Так, в экспериментах было показано, что взрослые особи одних видов рыб, перемещённые на расстояние в несколько сотен метров от мест обитания, неизменно возвращались обратно. Другие оставались на новых участках.

В попытках, выяснить механизмы поиска места нереста, обнаружена значительная роль в ориентировке обонятельной системы рыб.

На основе этих приспособлений у них развились закономерные передвижения, характерные для разных периодов их жизни – миграции. Самые короткие и частые из них – *суточные миграции*. Зависят они от време-

ни суток. Более длительные *сезонные миграции* зависят от сезона года. К ним, в частности, относят зимовочные миграции, когда рыбы уходят на глубину и в малоподвижном состоянии, не питаются, 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.

Широко распространены у рыб *нерестовые миграции*, обеспечивающие их размножение 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 (осетр, 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 либо возвращаются в моря, где живут до наступления следующего периода размножения (размножаются несколько раз в течение жизни), либо погибают (размножающиеся только один раз в жизни: пример, тихоокеанские лососи – кета, горбуша, чавыча и др.). В отличие от упомянутых рыб пресноводный угорь, обитающий в течение длительного времени (до 20 лет и более) 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.

Таким образом, по особенностям местообитания выделяют следующие *экологические группы* рыб:

1. *Морские рыбы*: Пелагические – обитают в толще воды. Плавают активно. (Акулы, сардины и др.); Литорально-придонные рыбы – обитают в придонных слоях воды или на дне. (Скаты, камбалы, химеровые.); Абиссальные рыбы – населяют глубоководные части морей и океанов (часто лишены глаз, или обладают телескопическими глазами, некоторые имеют органы свечения, хищники или падалееды).

2. *Пресноводные рыбы*: Рыбы стоячих вод (карась, линь); Общепресноводные рыбы (щука, окунь); Рыбы текучих вод (форель).

3. *Проходные рыбы*: анадромные – проводят период роста и созревания половых продуктов в море, а для икрометания идут в реки (лососевые,

осетровые, некоторые сельди); катадромные – растут и развиваются в реках, а размножаются в морях – речные угри).

4. *Полупроходные рыбы* обитают в опресненных частях морей, а для размножения заходят в реки.

## **10. Жизненный цикл рыб. Питание и особенности размножения**

*Размножение.* Подавляющее большинство рыб раздельнополы. Оплодотворение у костных рыб наружное, в воде; у немногих видов оно внутреннее. Высокая плодовитость. Рыбы не имеют определенного сезона размножения. По времени нереста выделяют три группы рыб: 1. Нерестующие весной и ранним летом – осетровые, карповые, сомовые, сельди, щука, окунь. 2. Нерестующие осенью и зимой – атлантический лосось, речная форель. 3. Нет определено срока размножения – кета, семга.

Плодовитость рыб в среднем много выше плодовитости наземных позвоночных, что определяется высокой смертностью (особенно гибелью икры и мальков) от хищников и других факторов (обсыхания, занесения илом и др.). Молодые самки обычно откладывают меньше икры, чем самки старшего возраста, виды более крупных размеров чаще более плодовиты, чем мелкие. При обилии пищи плодовитость выше, чем при ее недостатке.

*Забота о потомстве.* Условия, в которых находится икра после оплодотворения, различны. У большинства рыб не выражена забота о потомстве. Некоторые же помещают ее в специальные сооружения и охраняют. Некоторые рыбы носят икру на своем теле или внутри организма. Американский морской сом вынашивает икру во рту.

Высшая степень усложнения процесса размножения у рыб выражается в живорождении. В наибольшей степени оно характерно для хрящевых рыб. Среди костных рыб это явление редко.

*Рост и возраст.* Продолжительность жизни рыб различна. Есть виды, живущие более года: некоторые бычки, анчоусы. Белуга может жить до 100 лет. Некоторые камбалы до 50 лет. В условиях промысла продолжительность жизни уменьшается. Выражена сезонная периодичность роста. Определение возраста производится по чешуе и частям скелета.

*Питание.* Характер пищи у рыб чрезвычайно разнообразен. Рыбы кормятся почти всеми живыми существами, обитающими в воде: от мельчайших планктонных растительных и животных организмов до крупных позвоночных, широко распространен каннибализм. Характер пищи варьирует в зависимости от условий водоема, времени года и возраста рыбы. В связи с характером питания устройство ротового аппарата у рыб различно. Приемы добывания пищи также разнообразны.

*Структура популяций рыб.* По возрастной структуре популяции виды рыб весьма разнообразны. Стадо каждого вида рыб складывается из особей, различных по физиологическому состоянию, в частности по половой зрелости. У большинства рыб популяция состоит из: неполовозрелых особей; рыб, впервые достигших половой зрелости; повторно нерестующих, и рыб

старых, частично или полностью утративших способность воспроизводства. В пределах каждой из этих групп рыбы в свою очередь находятся на разных этапах развития. Однако соотношение этих отдельных групп особей в популяции, структура каждой из этих групп весьма различны, специфичны в определенных пределах для каждого вида и в то же время могут изменяться в связи с изменением условий жизни.

### **11. Биоценотическое и хозяйственное значение рыб. Рыбохозяйственные проблемы**

*Значение рыб в жизни* человечества велико. В белковом рационе в разных странах мира рыба составляет 17-83%. При добыче рыбы, кроме пищевых продуктов, получают витамины, кормовую муку, удобрительные туки и др. Рост мировой добычи рыбы идет быстрыми темпами. Рыба – основной биологический продукт, извлекаемый человечеством из водной среды. Основная часть добывается в морях. В мировом промысле первое место (по массе) занимают анчоусовые – 22%, сельдевые – 19%, тресковые – 16. Лососевые имеют небольшое промысловое значение. Это определяется сильным сокращением численности ранее многочисленных видов (кеты, горбуши). Известное значение имеет вылов пресноводных лососевых.

*Роль рыб в водных биоценозах.* Рыбы завершают многие цепи питания. Поэтому их роль в регуляции потоков энергии и круговороте веществ исключительно велика. Много рыб из разных групп питается донными беспозвоночными: червями, моллюсками, ракообразными, иглокожими и др. Крупные рыбы поедают более мелких рыб. В свою очередь рыбы или их молодь служат пищей для таких беспозвоночных, как медузы, паразитические черви, головоногие моллюски, крупные ракообразные, иглокожие, водные насекомые. Трупы рыб разлагаются бактериями, завершающими круговорот веществ.

Рыбы используются в пищу представителями всех классов позвоночных животных. Икру и особенно молодь поедают земноводные. Преимущественно рыбами питаются водные пресмыкающиеся: некоторые ужи, морские змеи, крокодилы. Среди птиц в той или иной степени питаются рыбами гагары, поганки, веслоногие, некоторые утки (особенно крохали), из хищных – скопа и орлан-белохвост, совы (рыбный филин), зимородки и др. Некоторые виды рыбоядных птиц гнездятся громадными колониями, приуроченными к районам, богатым рыбой. Довольно много потребителей рыбы среди млекопитающих. Мелкими стайными рыбами питаются зубатые и некоторые усатые киты, разнообразные виды ластоногих. В пресных водоемах рыбу поедает выдра, норка. Во время массового хода рыбы ее ловят медведи, волки и другие «сухопутные» хищники.

За счет рыб человечество получает до 40% животных белков. В последние десятилетия на рыбопродуктивность океана стала оказывать существенное влияние деятельность человека. Заселение водоемов новыми ценными видами рыб дает ощутимый экономический эффект. Успешно разви-

вается и прудовое хозяйство, где весь цикл – от вылупления мальков до получения товарной рыбы – проходит под контролем человека. В прудах разводят выведенные путем отбора породы карпов, форель, линя, белого амура, сома; проводятся промышленные опыты по выращиванию в прудах и осетровых рыб. Прудовые хозяйства имеют небольшие пруды, в которых идет нерест. Подросшая молодь пересаживается в большие выростные пруды. Для зимнего содержания производителей и не достигших товарного размера молодых рыб оборудуют глубокие зимовальные пруды.

Значительное развитие получили работы по искусственному обогащению фауны рыб путем акклиматизации многих ценных рыб. Успешно акклиматизированы шип, кефаль – в Каспии, судак и севанская форель, горбуша – в реках побережья Баренцева моря, сазан и сиги – во многих озерах Зауралья и других районов и т.п. В широких масштабах в южных районах Европейской части РФ и в Средней Азии акклиматизированы живущие в бассейне Амура растительноядные рыбы: белый амур и толстолобики: белый и пестрый. Эти рыбы интенсивно выедают водную растительность и тем самым предотвращают зарастание прудов, каналов, водоводов электростанций.

#### **Вопросы для самоконтроля:**

1. Перечислите основные этапы эволюции рыб.
2. Какие особенности организации кистеперых рыб могут служить доказательством происхождения от них наземных позвоночных?
3. Что такое нерестовые миграции и каковы причины их возникновения?
4. Какими особенностями ориентации и навигации обладают рыбы?
5. Дайте характеристику периодов годового жизненного цикла рыб.
6. Приведите примеры катадромных и анадромных рыб.
7. Какими морфофизиологическими адаптациями обладают абиссальные виды рыб?
8. Какова структура популяции стайных видов костных рыб?
9. Какую работу по сохранению рыбных богатств проводят в России?
10. Какие последствия можно ожидать после необдуманной интродукции видов рыб? Приведите примеры.

## **ЛЕКЦИЯ 6. НАДКЛАСС НАЗЕМНЫЕ ИЛИ ЧЕТВЕРОНОГИЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ (TETRAPODA). КЛАСС ЗЕМНОВОДНЫЕ ИЛИ АМФИБИИ (AMPHIBIA)**

1. Морфофизиологические адаптации наземных позвоночных.
2. Происхождение земноводных и разнонаправленность эволюции древних амфибий. Место земноводных в последующей эволюции четвероногих позвоночных.
3. Черты организации Земноводных (Amphibia).
4. Систематика современных амфибий. Многообразие и распространение современных систематических групп амфибий.
5. Экология амфибий.

### **1. Морфофизиологические адаптации наземных позвоночных**

К надклассу тетрапод или четвероногих позвоночных принадлежат позвоночные, ведущие в той или иной мере наземное существование: земноводные, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие. Некоторые представители данных классов вторично перешли к водному образу жизни.

В отличие от рыб наземные позвоночные имеют легочное дыхание. Обязательно формируются хоаны – внутренние ноздри. Пятипалые парные конечности схематично представляют собой многочленные рычаги, при которых как вся конечность может перемещаться относительно корпуса тела, так и отдельные части конечности относительно друг друга. Утрата хоан (безлегочные саламандры) и конечностей (змеи, некоторые ящерицы) имеет вторичный характер.

В кровеносной системе тетрапод имеются два круга кровообращения. Глаза защищены веками, появилось среднее ухо со слуховыми косточками, отделенное от внешней среды барабанной перепонкой.

У современных четвероногих найдены еще некоторые анатомические особенности, не присущие никаким другим живущим позвоночным:

- наличие слоя мертвых роговых клеток, уменьшающих потерю испаряемой воды;
- большинство четвероногих развило мускульный язык с железами, за исключением некоторых лиссамфибий, которые имеют только первичный язык, подобно рыбам. Первичный язык – просто мясистый сгиб на дне рта, который испытывает недостаток соответствующих мускулов и имеет ограниченную подвижность;
- околотитовидная железа, вовлеченная в регуляцию уровня кальция в крови;
- железа, расположенная спереди глаза и выделяющая маслянистую жидкость для смазывания глаза;
- орган Якобсона, расположенный на небе и предназначенный для обоняния пищи в ротовой полости;



- потеря внутренних жабр. Внешние жаберы, существующие у многих водных и личиночных лиссамфибий, новые структуры и не гомологичны внутренним жабрам рыб.

Надкласс включает 4 класса: *Земноводные* или *Амфибии*, *Пресмыкающиеся* или *Рептилии*, *Птицы*, *Млекопитающие* или *Звери*.

## 2. Происхождение земноводных и разнонаправленность эволюции древних амфибий. Место земноводных в последующей эволюции четвероногих позвоночных

Происхождение земноводных представляет исключительный интерес в связи с освоением позвоночными животными наземной среды обитания. Выход позвоночных из водной среды на сушу привел их к столкновению с новыми и значительно более разнообразными условиями жизни, обусловил новые, сложные пути их эволюционного развития, приведшие к появлению в последующем высших групп – рептилий, птиц и млекопитающих.

Переход позвоночных от водного к наземному образу жизни сопровождался появлением двух решающих приспособлений: приобретения легочного дыхания и пятипалых конечностей, представляющих собой многочленный рычаг, служащий для опоры тела о твердый субстрат. Параллельно изменялись и другие системы органов: покровы, кровообращение, органы чувств, нервная система.

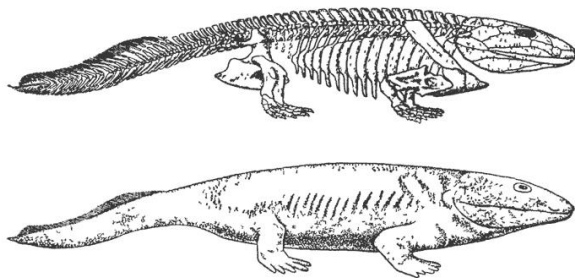


Рис. 32. Ихтиостега

Первыми амфибиями, появившимися в пресных водоемах в конце девона были *ихтиостегиды* (Ichthyostegidae), переходные формы между кистеперыми рыбами и земноводными. У ихтиостегид (рис. 32) были рудименты жаберной крышки, настоящий рыбий хвост, кожа покрыта мелкой рыбьей чешуей, в плечевом поясе сохранялся клейтрум. Наряду с этим они имели парные пятипалые конечности наземных позвоночных. Ихтиостеги, предположительно, не только размножались, но и кормились в воде, систематически выползая на сушу. Ихтиостегиды не оставили потомков, их рассматривают как слепую ветвь основной линии развития четвероногих.

Палеонтологи в настоящее время разделяют класс земноводных на два подкласса: **Дугопозвонковых** (Apsidospondyli) и **Тонкопозвонковых** (Leptospondyli). В каменноугольном периоде, возник ряд ветвей, которым придают таксономическое значение надотрядов или отрядов.

Подкласс **Дугопозвонковых** делят на два надотряда: надотряд Labyrinthodontia, объединяющий разнообразных лабиринтодонтов (4-5 отрядов) и надотряд Прыгающих (Salientia), включающий всех многообразных современных бесхвостых амфибий (отряд Anura). Ископаемый предок бесхвостых амфибий выделен в отдельный отряд (Proanura).

Надотряд *лабиринтодонтов* (Labyrinthodontia), названных так из-за наличия складок в зубной ткани, был очень разнообразен. Ранние формы имели сравнительно небольшие размеры и рыбообразное тело (рис. 33). Более поздние достигали весьма крупных размеров (1 м и более) в длину, тело их было уплощено и заканчивалось коротким толстым хвостом. Лабиринтодонты существовали до конца триаса и занимали наземные, околотовные и водные местообитания.

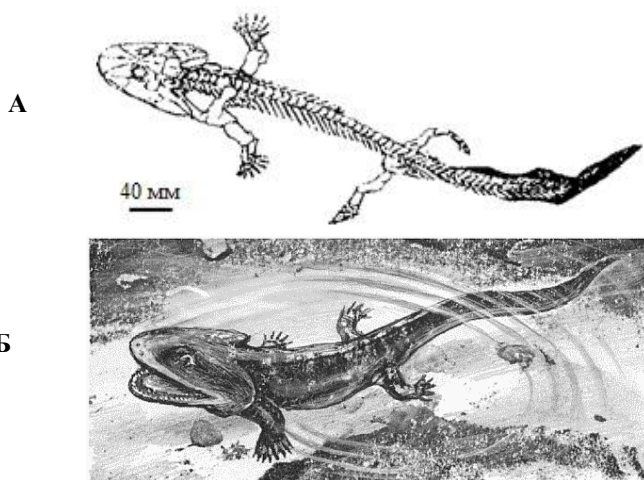


Рис. 33. Архаичный лабиринтодонт Acanthostega: скелет (А) и реконструкция в естественной обстановке (Б).

Настоящие наземные амфибии – **Тулерпетоны** (Tulerpeton), рассматриваемые в составе батрахозавров (рис. 34, А), появились в позднем девоне, что и ихтиостегиды. Происхождение их также связывают с пресноводными кистеперыми рыбами – рипидистиями. Для батрахозавров характерны тропибазальный череп, пятипалая кисть, фаланговая формула рептилийного типа; на спине у многих панцирь из костных пластинок. К низшим батрахозаврам относят отряды антракозавров, или эмболомеров

(*Anthracosauria*, или *Embolomeri*), активных водных хищников с удлинённым телом и хвостом. В отряд включают 5 семейств и до 20 родов. Батрахозавры сочетали в своем строении признаки земноводных и пресмыкающихся. При наличии всех признаков стегоцефалов, например, лабиринтные зубы, они имели позвоночник, конечности, особенности строения черепа как у рептилий. Поэтому предполагают, что именно от батрахозавров (или близких к ним животных) в карбоне произошли пресмыкающиеся.

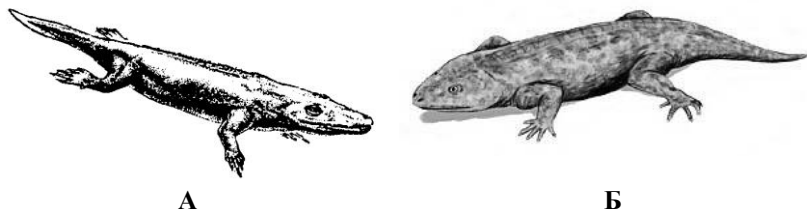


Рис. 34. Реконструкция позднедевонского батрахозавра – тулерпетона (А) и пермского батрахозавра – сеймурии (Б) (автор рисунка: Arthur Weasley)

У высших батрахозавров – отряда Сеймуриаморфов (*Seymouriamorpha*) – тело относительно укороченное, с хорошо развитыми конечностями. Занимают промежуточное положение между архаичными лабиринтодонтами и древнейшими пресмыкающимися. Насчитывают 10 семейств, около 25 родов, типичные представители – сеймурии, *Seymouria* (рис. 34, Б). Иногда сеймуриаморфов объединяют с частью котилозавров и черепахами в класс Парарептилий (*Parareptilia*). Батрахозавры – основные ископаемые континентальных отложений карбона и перми.

К некоторым лабиринтодонтам относительно близки предки бесхвостых – отряды *Proanura*, *Eoanura*, известные с конца карбона и из пермских отложений.



Рис. 35. *Diplocaulus* – причудливый представитель группы *Lepospondyli* с головой в форме бумеранга. Изображение с сайта [www.dmns.org](http://www.dmns.org).

В карбоне возникла и вторая ветвь первичных амфибий – *Лепоспондилы* (*Lepospondyli*) или Тонкопозвонковые амфибии. Они имели мелкие размеры и были хорошо приспособлены к жизни в воде (рис. 35). Некото-

рые из них вторично утратили конечности. Они просуществовали до середины пермского периода. Полагают, что они дали начало отрядам современных амфибий – хвостатых (Caudata) и безногих (Apoda). В целом все палеозойские амфибии вымерли в течение триаса.

Эту группу амфибий иногда именуют *стегоцефалами* (панцирно-головами) за сплошной панцирь из кожных костей, покрывавший черепную коробку сверху и с боков, так что оставались отверстия только для ноздрей, глаз и теменного органа. Кроме того, у многих был брюшной панцирь из налегающих друг на друга костных чешуй. Предками стегоцефалов, несомненно, были костные рыбы, сочетавшие примитивные черты организации (например, слабое окостенение первичного скелета) с наличием дополнительных органов дыхания в виде легочных мешков. Наиболее близки к стегоцефалам *кистепёрые рыбы*. Они обладали легочным дыханием, их конечности имели скелет, сходный с таковым у стегоцефалов (рис. 36).

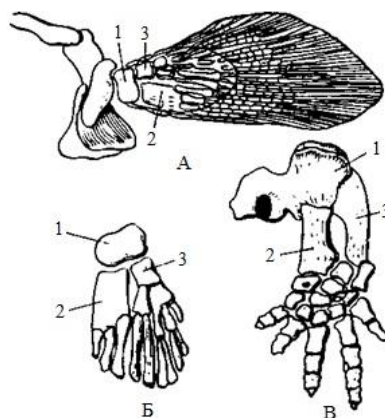


Рис. 36. Передняя конечность девонской кистеперой рыбы (*Sauripterus*) (А, Б) и пермской панцирной амфибии (В)

1 – гомолог плечевой кости, 2 – гомолог лучевой кости, 3 – гомолог локтевой кости

Их парные конечности могли служить не только для гребли, но и для опоры о твердый субстрат, и из них, следовательно, могли развиваться пятипалые конечности наземного типа.

Проксимальный отдел состоял из одной кости, соответствующей плечу или бедру, следующий сегмент состоял из двух костей, соответствующих предплечью или голени; далее располагался отдел, состоявший из нескольких рядов костей, он соответствовал кисти или стопе. Существует удивительное сходство в расположении покровных костей черепа у древних кистеперых и стегоцефалов.

Девонский период, в котором возникли стегоцефалы, видимо, характеризовался сезонными засухами, во время которых жизнь во многих пресных водоемах была для рыб затруднительна. Обеднению воды кислородом и затрудненности плавания в ней способствовала обильная растительность, произраставшая в каменноугольное время по болотам и берегам водоемов. В этих условиях могли возникнуть приспособления рыб к дополнительному дыханию легочными мешками. Само по себе обеднение воды кислородом еще не было предпосылкой для выхода на сушу. В этих условиях кистепёрые рыбы могли подниматься на поверхность и заглатывать воздух. Но при сильном усыхании водоемов жизнь для рыб становилась уже невозможной. Неспособные к передвижению по суше, они погибали. Только те из водных позвоночных, которые одновременно со способностью к легочному дыханию приобрели конечности, обеспечивающие передвижение по суше, могли переживать эти условия. Они выползали на сушу и переходили в соседние водоемы, где еще сохранялась вода.

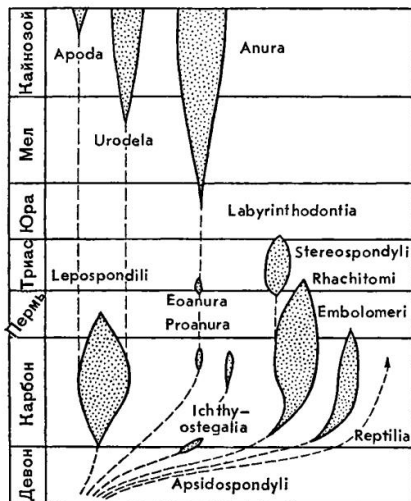


Рис. 37. Филогения земноводных

Вместе с тем передвижение по суше для животных, покрытых толстым слоем тяжелой костной чешуи, было затруднено, и костный чешуйчатый панцирь на теле не обеспечивал возможности кожного дыхания, столь характерного для всех амфибий. Указанные обстоятельства, видимо, явились предпосылкой для редукции костного панциря на большей части тела. У отдельных групп древних амфибий он сохранился (не считая панциря черепа) только на брюхе. Двигаясь по суше, они волочили тело по земле, и брюшной панцирь служил надежной защитой тела от механических повреждений.

Стегоцефалы дожили до начала мезозоя. Современные же отряды амфибий оформляются только в конце мезозоя (конец юры – начало мела). Т.о., непосредственной связи между ними установить пока не удастся. Схема на рис. 37 дает представление о предполагаемых эволюционных связях.

Адаптивная радиация, интенсивное видообразование современных земноводных начались в раннем мезозое.

### 3. Черты организации Земноводных (Amphibia)

Земноводные – наиболее примитивные эктотермные четвероногие позвоночные без зародышевых оболочек. Группа в целом демонстрирует черты переходности от водного образа жизни к наземному (что отражено в их названии). Подавляющее большинство амфибий обитают, в зависимости от стадий жизненного цикла, то в воде, то на суше. В течение жизни они, как правило, претерпевают метаморфоз, превращаясь из чисто водных личинок во взрослые формы, обитающие большей частью вне воды. В связи с этим в дыхательной системе происходит смена жаберного дыхания на легочное, и соответственно изменяется кровеносная система. В опорно-двигательной системе формируются пятипалые конечности, существенно видоизменяется система органов чувств. Однако степень приспособления к жизни на суше у взрослых форм в общем невелика.

Общее число видов современных амфибий примерно 4500. Они объединяются в три отряда: *Хвостатые* (Caudata, или Urodela), *Безногие* (Apoda) и *Бесхвостые* (Anura, или Ecaudata).

**Внешнее строение.** Тело взрослых земноводных состоит из головы, туловища и двух пар конечностей. Хвост был у древних амфибий – стегоцефалов, почти постоянно обитавших в воде, и сохранился у сравнительно небольшого числа видов, выделенных в отряд хвостатых (тритоны, саламандры), тоже проводящих в водоемах большую часть своей жизни во взрослом состоянии. 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 прыжками с помощью задних ног. У немногих видов, ведущих полуподземный образ жизни (отряд безногие, или червяги), редуцировались ноги и хвост (рис 38).

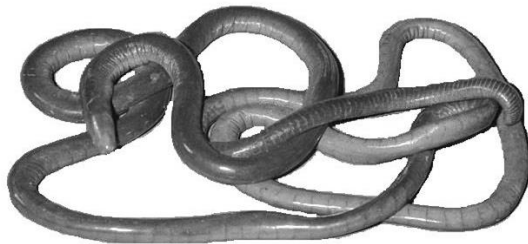


Рис. 38. Червяга Томпсона

Тело у амфибий, 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). Обычная длина тела амфибий несколько сантиметров, некоторые виды значительно крупнее, но в среднем представители этого класса имеют меньшую величину тела, чем остальные наземные позвоночные.

**Кожные покровы.** Кожа у современных земноводных голая, лишена чешуи (рис. 39). Как известно, масса тела при переходе 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.

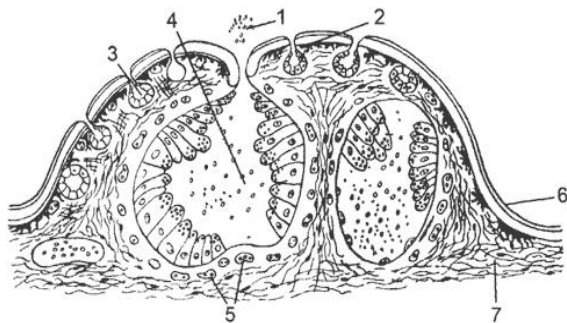


Рис. 39. Разрез через кожу саламандры (по Шмальгаузену): 1 – выступающий наружу секрет железы; 2 – пигментный слой; 3 – слизистые кожные железы; 4 – ядовитая кожная железа; 5 – перерезанные кровеносные сосуды; 6 – эпидермис; 7 – волокнистый слой кожи

У большинства амфибий слабое ороговение эпидермиса не препятствует проникновению через кожу воды, и, находясь в водоеме, амфибии постоянно «пьют воду кожей». Эпидермис богат многоклеточными железами. Железы выполняют следующие функции:

- обеспечивают увлажнение кожи, что необходимо при каждом дыхании, слизистая пленка в некоторой мере предохраняет тело от иссушения;
- слизь помогает коагуляции инородных частиц на поверхности тела;
- выделения некоторых кожных желез обладают бактерицидными свойствами и защищают тело от проникновения через кожу патогенных микробов;

- ядовитые кожные железы в значительной степени защищают амфибий от хищников.

Окраска тела разнообразна и для каждого вида специфична. Часто ядовитые формы имеют яркую окраску, предупреждающую хищников об опасности при схватывании добычи. В большинстве случаев она имеет маскирующее значение, благодаря ей животные малозаметны в местах их обитания.

Кожа земноводных отделена от лежащей под ней мускулатуры обширными полостями с водянистой жидкостью. Эти полости, во-первых, уменьшают опасность высыхания тела, во-вторых, выполняют роль амортизаторов механических воздействий на поверхность тела, в-третьих, облегчают кожный газообмен, играющий у земноводных важную роль.

**Опорно-двигательный аппарат. Позвоночник** земноводных в связи с полуназемным образом жизни более расчленен, чем у рыб. Он включает шейный, туловищный, крестцовый и хвостовой отделы (рис. 40).

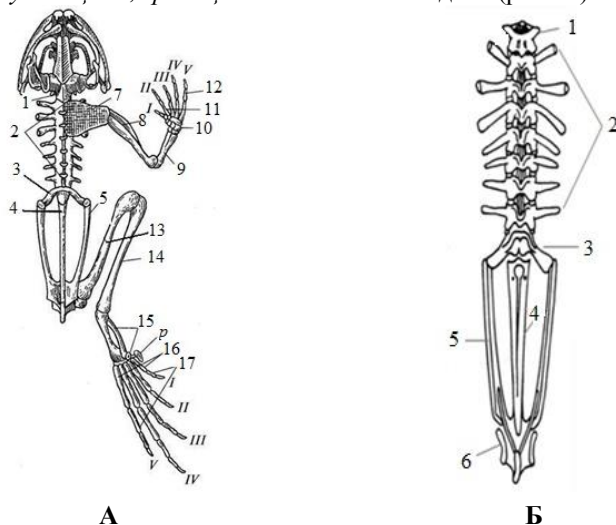


Рис. 40 Скелет лягушки (А) и отдельно осевой скелет с тазовым поясом (Б) (вид сверху):

1 – шейный позвонок, 2 – туловищные позвонки, 3 – крестцовый позвонок, 4 – уростиль (слившиеся хвостовые позвонки), 5 – подвздошная кость, 6 – вертлужная впадина; 7 – лопатка; 8 – плечо; 9 – сросшиеся лучевая и локтевая кости; 10 – запястье; 11 – пясть; 12 – фаланги пальцев; 13 – бедро; 14 – сросшиеся кости голени; 15 – предплюсна; 16 – плюсна; 17 – фаланги пальцев; I—V-нумерация пальцев, р – рудимент предпальца

Шейный отдел представлен одним позвонком, его тело невелико и несет две сочленовные ямки, при помощи которых позвонок сочленяется с



черепом. Число туловищных позвонков различно. Наименьшее число их у бесхвостых (обычно 7), наибольшее – у безногих (более 100). Единственный крестцовый позвонок (у безногих отсутствует) несет длинные поперечные отростки, к которым причленяются подвздошные кости таза. Хвостовой отдел наиболее типично выражен у хвостатых, у безногих он очень мал, а у бесхвостых представлен косточкой – *уростилем*: во время эмбрионального развития он закладывается в виде ряда отдельных позвонков, впоследствии срастающихся.

Форма позвонков чрезвычайно вариабельна. У низших амфибий (безногие, низшие хвостатые) она бывает *амфицельной* в этом случае между позвонками пожизненно сохраняется хорда. У бесхвостых позвонки *процельные*, т.е. передневогнутые и выгнутые сзади; у высших хвостатых – *опистоцельные*, т.е. задневогнутые и выгнутые спереди. Настоящие ребра у бесхвостых не развиваются, у безногих амфибий очень короткие; у хвостатых короткие «верхние» ребра.

*Мозговой череп* (мозговая коробка) в связи со слабым развитием хондральных и накладных окостенений, в значительной части пожизненно остается хрящевой. В первичном мозговом черепе развиваются следующие хондральные кости. В затылочной части только две *боковые затылочные кости*, основная и верхняя затылочная область остаются хрящевыми. Большая часть слуховой капсулы остается хрящевой, формируется одна небольшая *ушная кость*. В передней части глазницы у бесхвостых развивается одна *клинообонятельная кость*, у хвостатых эта кость парная. Обонятельная капсула хрящевая (рис. 41).

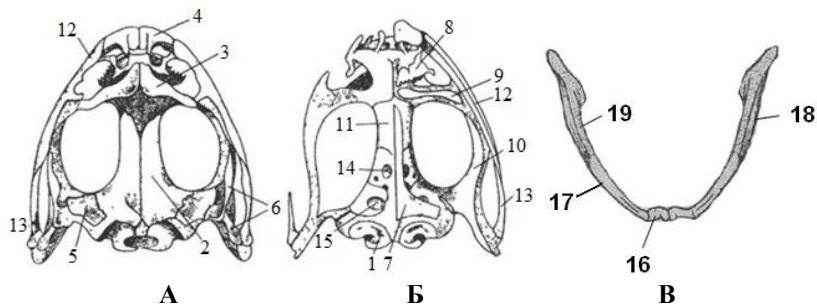


Рис. 41. Череп лягушки. А – вид сверху; Б – вид снизу (накладные кости с одной стороны удалены), В – нижняя челюсть. Кости: 1 – боковая затылочная, 2 – лобно-теменная; 3 – носовая; 4 – межчелюстная, 5 – переднеушная; 6 – чешуйчатая; 7 – парасфеноид (левая его половина); 8 – сошник; 9 – небная; 10 – крыловидная; 11 – клинообонятельная; 12 – верхнечелюстная; 13 – квадратночелюстная; 16 – подбородочно-челюстная, 17 – зубная, 18 – угловая. Отверстия: 14 – для зрительного нерва, 15 – для тройничного нерва. 19 – Меккелев хрящ.

Покровных костей немного. Крышу черепа образуют теменные и лобные кости, у бесхвостых срастаются в *лобно-теменные кости*. Впереди от них находятся *носовые* кости, у безногих они срастаются с предчелюстными костями. По бокам задней части черепа расположены *чешуйчатые кости*, особенно сильно развитые у безногих. Дно черепа выстилает большой *парасфеноид*, а впереди от него лежат парные *сошниковые* кости.

В формировании дна черепа также принимают участие висцеральные кости – *нёбные* и *крыловидные*. Первые прилегают к сошникам, вторые – к чешуйчатым костям. Они развиваются на нижней поверхности нёбно-квадратного хряща. Функции верхних челюстей выполняют, как у костных рыб, *предчелюстные* (или *межчелюстные*) и *верхнечелюстные* кости.

Нижняя челюсть представлена меккелевым хрящом, который прикрыт снаружи *зубной* и *угловой* костями.

Череп амфибий *аутостилический*, т.е. нёбно-квадратный хрящ непосредственно прирастает к мозговому черепу, а подъязычная дуга не принимает участия в прикреплении челюстного аппарата к черепу. Верхний элемент этой дуги – *подвесок* (гиомандибуляре) – превращен в маленькую кость – *стремя*, которая выполняет роль слуховой косточки.

Нижние элементы подъязычной дуги и жаберных дуг видоизменяются в *подъязычную пластинку* и ее рожки, расположенные между ветвями нижней челюсти. Эти изменения сопровождаются утратой жаберных крышек.

Т.о., череп амфибий отличается от черепа большинства костных рыб: слабым развитием хондральных и кожных окостенений; аутостилией; видоизменением подъязычной и жаберных дуг, превращенных частью в слуховой, частью в подъязычный аппарат; редукцией жаберной крышки.



Рис. 42. Пояса конечностей лягушки:

А – плечевой пояс (вид спереди): 1 – грудина; 2 – хрящевые передняя и задняя части грудины; 3 – коракоид; 4 – ключица лежит на прокоракоиде; 5 – предгрудина; 6 – лопатка; 7 – сочленовная впадина на лопатке для плеча. Б – тазовый пояс (вид сбоку): 1 – подвздошная кость; 2 – седалищная кость; 3 – лобковый хрящ; 4 – вертлужная впадина.

*Плечевой пояс* передних конечностей имеет вид дуги, обращенной вершиной к брюшной поверхности животного (рис. 42.). Каждая половина дуги (левая и правая) состоит из следующих основных элементов. Верхняя (спинная) часть представлена *лопаткой* с широким *надлопаточным хрящом*. Нижняя (брюшная) часть включает *коракоид* и лежащий впереди него *прокоракоид*. У бесхвостых между предгрудной и лопаткой расположена тонкая палочковидная *ключица*. Перечисленные элементы пояса сходятся в точке прикрепления плечевой кости и формируют сочленовную ямку. Впереди от места соединения левого и правого коракоидов находится *предгрудина*, а сзади – *грудина*. Обе эти кости заканчиваются хрящами. Плечевой пояс в отличие от костных рыб лежит свободно в толще мускулатуры и не связан с черепом. В связи с отсутствием или неполным развитием ребер грудной клетки у амфибий нет.

*Тазовый пояс* задних конечностей образован тремя парными элементами, сходящимися в области вертлужной впадины, которую они и образуют. Длинные *подвздошные* кости своими передними концами прикреплены к поперечным отросткам единственного крестцового позвонка. Направленный вперед и вниз *лобковый* элемент пояса у лягушек остается хрящевым. Сзади него расположена *седалищная* кость. Такое расположение элементов тазового пояса характерно для всех наземных позвоночных.

*Скелет свободных конечностей* типичен для наземных позвоночных и существенно отличается от скелета конечностей рыб (рис. 43). Конечности рыб представляют в схеме простые одночленные рычаги, перемещающиеся только относительно корпуса тела и не несущие мускулатуры, а конечности наземных позвоночных представляют собой многочленные рычаги с достаточно мощными мышцами. В этом случае не только вся конечность перемещается относительно тела, но и отдельные элементы конечности перемещаются друг относительно друга.

В схеме пятипалая конечность состоит из трех основных отделов:

I – *плечо* в передней конечности, *бедро* в задней; этот отдел всегда состоит из одной кости, которая передним концом причленена к поясу;

II – *предплечье* в передней конечности, *голень* в задней. В типичном случае отдел состоит из двух параллельно расположенных костей: предплечье из *локтевой* и *лучевой*, голень из *большой берцовой* и *малой берцовой*;

III – *кисть* в передней конечности и стопа в задней; отдел состоит из трех подотделов:

1) *запястье* – в передней конечности, *предплюсна* – в задней; этот подотдел представлен в типичном случае 9-10 мелкими косточками, расположенными в два-три ряда;

2) *пясть* – в передней конечности, *плюсна* – в задней; в типичном случае подотдел состоит из 5 удлинненных костей, расположенных в один ряд, как бы веером, от запястья или предплюсны;

3) *фаланги четырех-пясти пальцев* представляют как бы продолжение пясти или плюсны и включают три-пять рядов косточек в каждом.

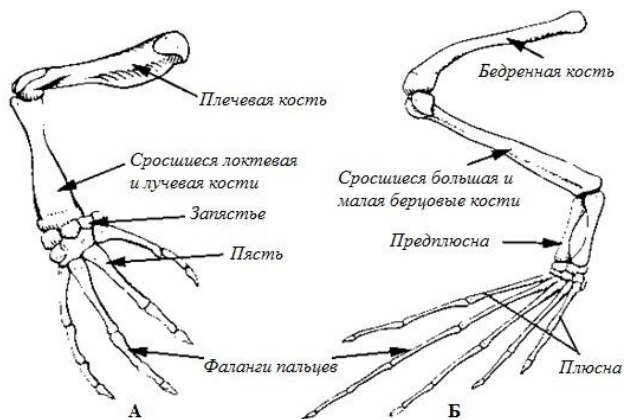


Рис. 43. Скелет передней (А) и задней (Б) конечности лягушки

Скелет конечностей хвостатых амфибий почти полностью соответствует приведенной схеме. У лягушек наблюдаются некоторые отклонения. Основные из них следующие: оба элемента предплечья и голени срастаются в одну кость, срастается между собой и большая часть костей запястья и предплюсны, перед первым пальцем задней конечности имеется рудимент добавочного пальца. Эти особенности имеют вторичный характер и связаны, видимо, с приспособлением лягушек к передвижению прыжками.

**Мышечная система.** В связи с развитием у амфибий конечностей наземного типа, усложнением поясов конечностей, возникновением подвижного соединения головы с туловищем, разделением на отделы позвоночного столба, изменением способа дыхания, захвата пищи и другими приспособлениями к жизни на суше мышечная система подверглась значительной перестройке. У земноводных появились разные группы мышц: мышцы конечностей (бедренные, икроножная, сгибатели и разгибатели и др.), мышцы, соединяющие конечности с их поясами (грудная, дельтовидная, ягодичная и др.), мышцы, изменяющие объем ротовой полости (подчелюстная, подъязычная и др.), а также многие другие.

Т.о., у земноводных были заложены основы той мышечной системы, которая потом развивалась, усложнялась и подвергалась дальнейшей дифференциации у вышестоящих позвоночных. Однако у земноводных как низших наземных позвоночных сохранились следы метамерной мускулатуры, в частности на брюшной стороне тела. Метамерия мышечной системы выражена более четко у хвостатых и безногих.

**Органы пищеварения.** Ротовая щель ведет в обширную *ротоглоточную полость*, которая, сужаясь, переходит в пищевод (рис. 44).



Рис. 44. Схема пищеварительной системы лягушки

В ротоглоточную полость открываются *хоаны*, *евстахиевы отверстия* (полости среднего уха) и *гортанная щель*. Сюда же открываются отсутствующие у рыб протоки *слюнных желез*. Их секрет служит для смачивания пищевого комка и не содержит пищеварительных ферментов. Слюнные железы значительно лучше развиты у наземных групп. На дне полости расположен *настоящий язык*, имеющий собственную мускулатуру. У лягушек язык прикреплен к нижней челюсти передним концом и может далеко выбрасываться задним концом вперед. У амфибий язык выделяет клейкое вещество и служит для ловли мелких животных. У видов, постоянно живущих в воде, язык обычно редуцируется. Захват добычи в таком случае осуществляется челюстями.

У ряда видов (главным образом хвостатые амфибии) 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 (в основном у бесхвостых амфибий) зубы частично или полностью редуцируются, зато у них сильно развивается язык. При глотании проталкиванию пищевого комка в пищевод помогают глазные яблоки, которые с помощью специальных мышц могут несколько втягиваться внутрь ротоглотки.

Пищеварительная трубка сравнительно короткая и состоит из *пищевода*, *желудка*, *тонкой кишки* и небольшой *прямой* (толстой) *кишки* (рис. 45). Задняя часть прямой кишки представляет собой *клоаку*; через нее выводятся кроме экскрементов моча и половые продукты. Крупная *печень* имеет *желчный пузырь*, ее проток впадает в переднюю часть тонкой кишки (в двенадцатиперстную кишку), в петле которой лежит *поджелудочная железа*. В желчный проток впадают и протоки поджелудочной железы, которая самостоятельного сообщения с кишечником не имеет.

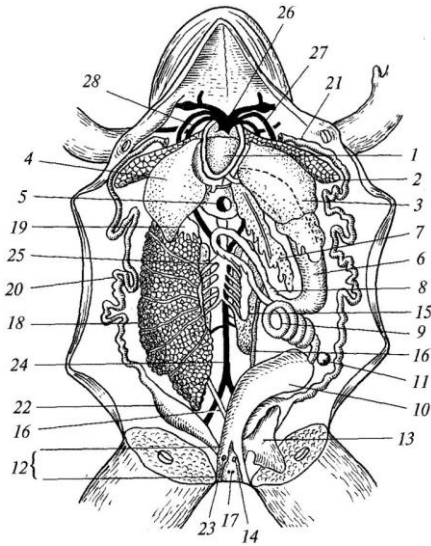


Рис. 45. Вскрытая самка лягушки.

1-сердце; 2-легкое; 3-4 левая и правая лопасти печени; 5-желчный пузырь в центральной лопасти печени; 6-желудок; 7-поджелудочная железа; 8-двенадцатиперстная кишка; 9-тонкая кишка; 10-прямая кишка; 11-селезенка; 12-клоака (вскрыта); 13-мочевой пузырь; 14-отверстие мочевого пузыря; 15-почка; 16-мочеточник; 17-парные отверстия мочеточников в клоаке; 18-правый яичник (левый удален); 19-жировое тело; 20-правый яйцевод; 21-левый яйцевод; 22-маточный отдел яйцевода; 23-отверстие яйцевода в клоаке; 24-спинная аорта; 25-задняя полая вена; 26-общая сонная артерия; 27-левая дуга аорты; 28-кожно-легочная артерия.

Пища взрослых земноводных в основном животная (насекомые, мелкие позвоночные и др.). Головастики же бесхвостых амфибий большей частью растительноядные.

**Органы дыхания** амфибий разнообразны. Во взрослом состоянии большинство видов дышат легкими и через кожу. *Легкие* представляют собой парные мешки с тонкими ячеистыми стенками (2, рис. 45). Отношение поверхности легких к поверхности кожи у амфибий равно 2:3. При относительно малой поверхности легких очень велико значение *кожного дыхания*. Важна роль кожи в выделении из организма углекислоты ( $\text{CO}_2$ ): через кожу выделяется 86%  $\text{CO}_2$ , через легкие – 14%.

Кожное дыхание имеет большое функциональное значение при длительном нахождении животного в воде, например во время спячки или затаивания в водоеме при преследовании наземными хищниками. В этих случа-

ях осуществляется только кожное дыхание, и правое предсердие (куда через полую вену вливается окисленная кровь кожной вены) становится артериальным, а левое – венозным.

Способность кожи и легких поглощать кислород и выделять  $\text{CO}_2$  зависит у амфибий от температуры среды. При повышении температуры окружающей среды, роль легочного окисления крови увеличивается. При любых температурах роль кожи для удаления  $\text{CO}_2$  заметно больше, чем легких.

Трахея почти неразвита, и легкие связаны непосредственно с гортанью. В связи с отсутствием грудной клетки у земноводных сформировался ротоглоточный механизм дыхания. Роль насоса выполняет ротоглоточная полость, дно которой, то опускается (воздух при открытых ноздрях засасывается), то поднимается (воздух при закрытых ноздрях проталкивается в легкие) (рис. 46). Выдох происходит в результате сокращения брюшной мускулатуры.

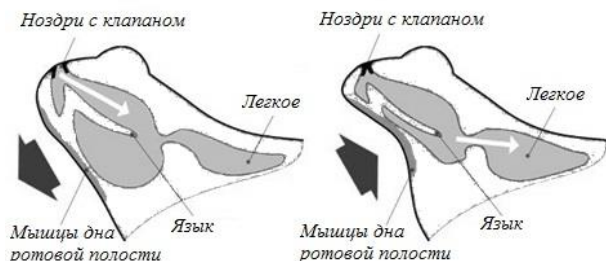


Рис. 46. Схема ротоглоточного механизма дыхания земноводных

Личинки, живущие в воде, дышат жабрами (сначала – наружными, потом – внутренними) и кожей. У некоторых хвостатых земноводных (у протеев и сирен), постоянно живущих в воде, жабры сохраняются всю жизнь.

У американских безлегочных саламандр и у дальневосточного тритона легкие полностью атрофированы, и газообмен у них целиком происходит через кожу и слизистую ротовой полости. Амфиумы во взрослом состоянии наряду с легкими имеют и внутренние жабры.

**Кровеносная система.** Кровеносная система у амфибий сильно изменилась в связи с их приспособлением к наземному образу жизни. *Сердце* у всех амфибий трехкамерное, состоит из двух *предсердий* и одного *желудочка* (рис. 47). Оба предсердия сообщаются с желудочком одним общим отверстием. В сердце имеется *венозная пазуха*. Она принимает венозную кровь и сообщается с правым предсердием. К желудочку примыкает *артериальный конус*. Артериальный конус имеет *спиральный клапан*, участвующий

щий в распределении крови в выходящие из него сосуды. Масса сердца варьирует и зависит от двигательной активности животного. Так, у сравнительно мало перемещающихся травяной и зеленой лягушек сердце составляет 0,35-0,55% от массы тела, а у активной зеленой жабы – 0,99%.

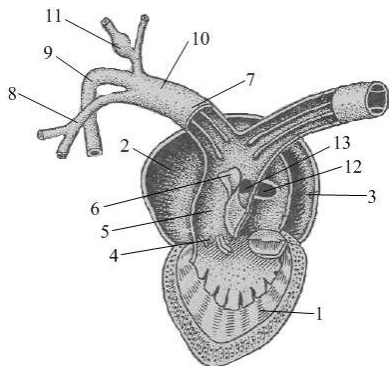


Рис. 47. Схема вскрытого сердца лягушки

1 – желудочек; 2– правое предсердие; 3– левое предсердие; 4 – створчатые клапаны; 5 – артериальный конус; 6 – спиральный клапан артериального конуса; 7 – общий артериальный ствол; 8 – кожно-легочные артерии; 9– дуги аорты; 10 – общая сонная артерия; 11– сонная железа; 12 – отверстие легочной вены; 13 – отверстие венозного синуса

У высших – бесхвостых – амфибий от артериального конуса берут начало *три пары артериальных дуг*. Первая пара несет кровь к голове, это – *сонные артерии* (рис. 48). Вторая пара, также отходящая от брюшной стороны артериального конуса, носит название *системных дуг аорты*. От них отходят *подключичные артерии*, несущие кровь к плечевому поясу и передним конечностям. Правая и левая системные дуги, описав полукруг, соединяются вместе и образуют *спинную аорту*, расположенную под позвоночником и дающую начало артериям, идущим к внутренним органам.

Последняя, третья пара *кожно-легочные артерии*, отходит от спинной стороны артериального конуса. Эти артерии потом разделяются на самостоятельные *легочные артерии*, несущие кровь в легкие, и *кожные артерии*, несущие кровь в кожу.

У хвостатых амфибий, у которых пожизненно сохраняются жабры, схема кровообращения очень близка к таковой у рыб и личинок высших амфибий.



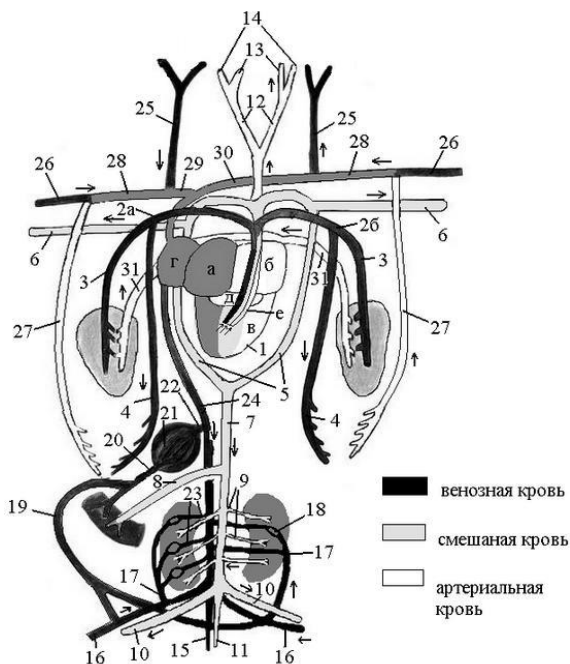


Рис. 48. Схема кровеносной системы лягушки

1— сердце (а — правое и б — левое предсердие, в — желудочек, г — венозный синус, д — атрио-ventрикулярное отверстие, е — артериальный конус); 2 — кожно-легочные артерии; 3 — легочные артерии; 4 — кожные артерии; 5 — системные дуги аорты; 6 — подключичные артерии; 7 — спинная аорта; 8 — копчиково-брыжеечная артерия; 9 — почечные артерии; 10 — общие подвздошные артерии; 11 — хвостовая артерия; 12 — сонные артерии; 13 — внутренние сонные артерии; 14 — наружные сонные артерии; 15 — хвостовая вена; 16 — бедренные вены; 17 — воротные вены почек; 18 — воротные системы почек; 19 — брюшная вена; 20 — воротная вена печени; 21 — воротная система печени; 22 — печеночная вена; 23 — выносящие (почечные) вены; 24 — задняя полая вена; 25 — яремные вены; 26 — плечевые вены; 27 — кожные вены; 28 — подключичные вены; 29 — правая передняя полая вена; 30 — левая передняя полая вена; 31 — легочные вены (правая и левая); 32 — сонная «железа».

Венозная система низших амфибий похожа на венозную систему двоякодышащих рыб. *Хвостовая вена* делится на две *воротные вены* почек. Из них кровь поступает в непарную *заднюю полую вену* и в парные *задние кардинальные вены*. Последние на уровне сердца сливаются с парными *яремными, подключичными* и *кожными венами* и образуют *кьюверовы протоки*, изливающие кровь в венозную пазуху. От кишечника кровь собирает-

ся по *подкишечной* и *брюшной* венам, которые, сливаясь, образуют *воротную вену печени*. Из печени кровь поступает в заднюю полую вену по *печеночной* вене.

У бесхвостых амфибий кардинальные вены не сохраняются, и вся кровь из туловищной области собирается в конечном счете в *заднюю полую вену*, впадающую в венозную пазуху. В связи с отсутствием кардинальных вен у бесхвостых не образуются и кювьеровы протоки. *Яремные вены*, сливаясь с подключичными, образуют парные *передние полые вены*, впадающие в *венозный синус* или пазуху. В верхние полые вены впадают и *кожные вены* соответствующей стороны, которые несут артериальную кровь.

*Легочные вены* несут кровь в левое предсердие. Венозная кровь (со значительной примесью окисленной крови, поступающей от кожных вен) изливается в венозную пазуху, а оттуда в правое предсердие. При сокращении предсердий венозная и артериальная кровь через общее для предсердий отверстие попадает в желудочек. К его правой части примыкает артериальный конус, в который поступает сначала более венозная кровь, направляющаяся далее в открытое отверстие кожно-легочных артерий. Отверстия остальных артериальных дуг в это время прикрыты *спиральным клапаном*. При дальнейшем сокращении желудочка давление в артериальном конусе возрастает, спиральный клапан сдвигается и поочередно открывает отверстия системных дуг аорты, через которые поступает смешанная кровь из центральной части желудочка и устья сонных артерий, куда проходит наиболее окисленная кровь левой части желудочка. При этом полного разделения потоков артериальной и венозной крови нет.

У земноводных появляется новый орган кроветворения – красный костный мозг трубчатых костей. Общее количество крови составляет 1,2-7,2% от массы тела, кислородная емкость крови составляет 2,5-13 объемных процента – выше по сравнению с рыбами. Эритроциты земноводных крупные, а их число относительно невелико: от 20 тыс. до 730 тыс. в 1 мм<sup>3</sup> крови.

Скорость движения крови у амфибий невелика. Частота пульса у травяной лягушки с массой тела 50 г составляет 40-50 ударов в минуту. Уровень артериального давления низок (22/12-30/25 мм рт. ст.).

***Нервная система.*** *Головной мозг* (рис. 49) характеризуется рядом прогрессивных черт. Это выражается в относительно более крупных, чем у рыб, размерах переднего мозга, в полном разделении его полушарий и в том, что не только дно боковых желудочков, но и их бока и крыша содержат нервные клетки. Таким образом, у земноводных имеется настоящий мозговой свод – *архикаллиум*, который среди костных рыб свойствен только двоякодышащим. *Средний мозг* сравнительно небольших размеров. *Мозжечок* очень мал, а у некоторых хвостатых (у протеев) он практически незаметен. Это связано с крайне однообразными, несложными движениями амфибий. Завершает все *продолговатый мозг*. От головного мозга отходят десять пар *головных нервов*.

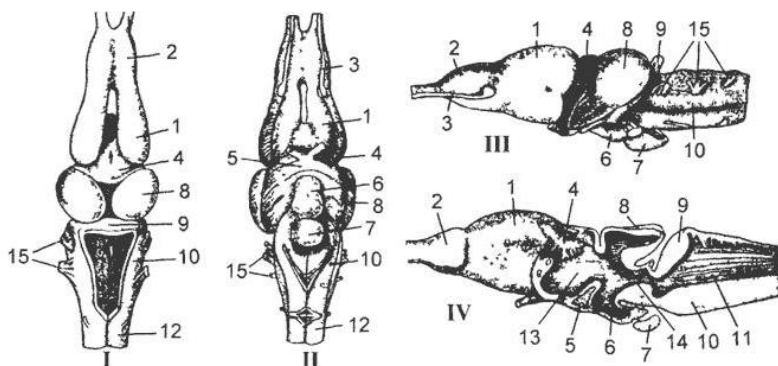


Рис. 49. Головной мозг лягушки: I. сверху, II. снизу; III. сбоку; IV. продольный разрез

1 – полушария переднего мозга; 2 – обонятельная доля, 3 – обонятельный нерв; 4 – промежуточный мозг; 5 – зрительная хиазма; 6 – воронка, 7 – гипофиз, 8 – средний мозг; 9 – мозжечок; 10 – продолговатый мозг; 11 – четвертый желудочек, 12 – спинной мозг 13 – третий желудочек; 14 – силвиев водопровод; 15 – головные нервы

*Спинномозговые нервы* у хвостатых и бесхвостых образуют хорошо выраженные плечевое и поясничное сплетения. Хорошо развита *симпатическая нервная система*, представленная в основном двумя нервными стволами, расположенными по бокам позвоночника.

**Органы чувств.** *Органы обоняния* амфибий представляют парные *обонятельные капсулы*, внутренняя поверхность которых выстлана *обонятельным эпителием*. Они сообщаются с наружной средой парными наружными ноздрями; изнутри обонятельные капсулы посредством *хоан (внутренних ноздрей)*, сообщаются с ротоглоточной полостью. У амфибий, как и у всех наземных позвоночных, указанная система служит для восприятия запахов и для дыхания.

*Органы боковой линии* свойственны личинкам всех амфибий. Во взрослом состоянии они сохраняются только у водных форм хвостатых амфибий и немногих, водных бесхвостых. В отличие от рыб, рецепторы этого органа расположены не в углубленном канале, а лежат поверхностно в коже.

*Органы вкуса* расположены в ротовой полости. Предполагается, что лягушка воспринимает только горькое и соленое.

*Органы зрения.* Глаза амфибий имеют ряд особенностей, связанных с полуназемным образом жизни: *подвижные веки* защищают глаза от высыхания и загрязнения; имеется еще третье веко, или *мигательная перепонка*, расположенная в переднем углу глаза; есть *слезная железа*, секрет которой

омывает глазное яблоко; выпуклая *роговица* и линзовидный *хрусталик*; обе последние особенности определяют более дальнзоркое зрение амфибий (интересно, что в воде роговица у амфибий становится плоской); *аккомодация зрения* достигается, как у акул, смещением хрусталика под действием ресничного мускула. О цветовом зрении амфибий информации нет.

*Орган слуха* устроен значительно более сложно, чем у рыб, и приспособлен к восприятию звуковых раздражений в воздушной среде. Кроме *внутреннего уха (перепончатый лабиринт)*, у земноводных имеется еще *среднее ухо (гомолог брызгальца рыб)*. Верхняя часть полости от барабанной перепонки до перепончатого лабиринта носит название *барабанной полости*. В ней расположена палочковидная косточка – *стремя*, которая одним концом упирается в *овальное окно* внутреннего уха, другим – в барабанную перепонку. Нижняя часть полости среднего уха, открывающаяся в ротоглотку, именуется *евстахиевой трубой*.

У безногих и хвостатых барабанная перепонка и барабанная полость отсутствуют, но слуховая косточка хорошо развита. Редукция среднего уха у этих групп, видимо, явление вторичное.

*Органы выделения* устроены по типу их организации у хрящевых рыб (рис. 50). В зародышевом состоянии органом выделения служит *пронефрос*, у взрослых – *мезонефрос* с его типичным выводным путем – *вольфовым каналом*. Мочеточники открываются в клоаку. Сюда же у высших наземных амфибий открывается *мочевой пузырь*. После его наполнения моча через то же отверстие выводится в клоаку и затем изгоняется наружу.

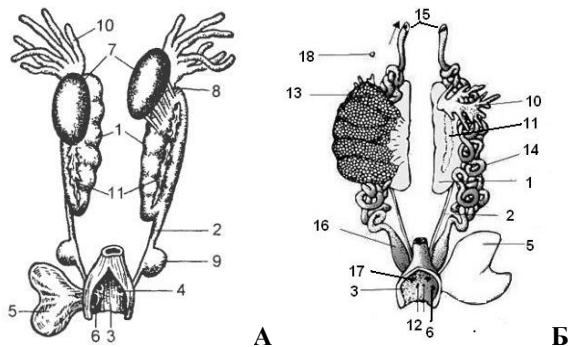


Рис. 50. Мочеполовой аппарат самца (А) и самки (Б) лягушки:

1 – почка; 2 – мочеточник (вольфов канал); 3 – полость клоаки; 4 – мочеполовое отверстие; 5 – мочевой пузырь; 6 – отверстие мочевого пузыря; 7 – семенник; 8 – семявыносящие каналы, 9 – семенной пузырек; 10 – жировое тело; 11 – надпочечник; 12- мочевое отверстие самки; 13 – яичник; 14 – яйцевод (мюллеров канал); 15 – воронка яйцевода; 16 – маточный отдел яйцевода; 17 – половое отверстие; 18 – созревшая яйцеклетка

Число нефронов у низших (хвостатых) амфибий около 500, у высших (бесхвостых) – около 2000. Такая заметная разница, видимо, определяется тем, что у хвостатых, которые теснее связаны с водоемами, имеет место и внепочечный (через кожу и жабры) путь выделения продуктов азотистого обмена. У хвостатых, в отличие от бесхвостых, часть нефронов имеют нефростомы, т.е. воронки, сообщающие их с полостью тела (примитивный признак). Сосудистые клубки в боуменовых капсулах развиты хорошо и основным механизмом образования мочи является фильтрация. Амфибии выделяют много жидкой мочи. К примеру, у лягушек рода *Rana* скорость фильтрации крови составляет около 35 мл/(кг\*ч).

Основным продуктом белкового обмена служит мочевины, которая не очень токсична, но для выведения из организма требует большого количества воды, в которой она растворяется. Физиологически это вполне оправдано, так как поглощение воды организмом большинства амфибий не встречает затруднений.

Связь типа белкового обмена с условиями внешней среды доказываются следующими примерами. У тритона осенью на суше доля аммиака в общих продуктах азотистого обмена равна 13%, а при летнем водном существовании она возрастает до 26%. У головастика доля аммиака равна 75%, а у лягушонка, утеравшего хвост, с развитыми ногами – всего 16%.

**Органы размножения.** У самцов парные семенники не имеют самостоятельных выводных путей. Семявыносящие каналы проходят через передний отдел почки и впадают в вольфов канал, который, таким образом, служит не только мочеточником, но и семявыносящим каналом. Каждый вольфов канал у самцов перед впадением в клоаку образует расширение – *семенной пузырек*, в котором временно резервируется семя (рис. 50, А).

Над семенниками лежат *жировые тела*. Они служат для питания семенников и развивающихся в них сперматозоидов. Величина жировых тел меняется по сезонам. Осенью они велики; весной же, во время интенсивного сперматогенеза, вещество их энергично расходуется и размеры жировых тел резко сокращаются. Копулятивных органов у подавляющего большинства амфибий нет.

У самок развиваются парные *яичники*, над ними также лежат жировые тела (рис. 50, Б). Созревшие яйца попадают в полость тела, откуда они поступают в воронкообразные расширения парных *яйцеводов* – *миллеровых каналов*. Яйцеводы – длинные, сильно извитые трубки, задний отдел которых открывается в клоаку.

#### **4. Систематика современных амфибий. Многообразие и распространение современных систематических групп амфибий**

Система класса Земноводных (включая и ископаемые группы, помеченные +) относительно проста.

Класс Земноводные, или Амфибии, – Amphibia

Подкласс Дугопозвонковые – Apsidospondyli

- + Надотряд Лабиринтодонты – Labyrinthodontia
- + Отряд Ихтиостегалии – Ichthyostegalia
- + Отряд Рахитомовые – Rhachitomi
- + Отряд Стереоспондилные – Stereospondyli
- + Отряд Антракозавры – Anthracosauria
- Надотряд Прыгающие – Salientia
- + Отряд Примитивные бесхвостые – Proanura
- Отряд Бесхвостые – Anura (Ecaudata)**
- Подотряд Амфицельных – Amphicoela
- Подотряд Опистоцельных – Opisthocoela
- Подотряд Аномоцельных – Anomocoela
- Подотряд Процельных – Procoela
- Подотряд Дипласицельных – Diplasiocoela
- Подкласс Тонкопозвонковые – Lepospondyli
- + Отряд Нектридна – Nectridia
- + Отряд Аистопода – Aistopoda
- + Отряд Микрозауриа – Microsauria
- Отряд Хвостатые – Urodela (Caudata)**
- Подотряд Скрытожаберников – Cryptobranchoidea
- Подотряд Амбистомовых – Ambistomatoidea
- Подотряд Сиреновых – Meantes
- Подотряд Протеевых – Proteidea
- Подотряд Саламандровых – Salamandroidea
- Отряд Безногие – Apoda**

Земноводные – самый малочисленный класс современных позвоночных: в трех отрядах по данным разных источников имеется от 4100 до 6700 видов.

**Многообразие и распространение современных Бесхвостых (Ecaudata или Anura).** Отряд объединяет около 3500 видов. Общий облик и строение однотипны: широкая голова незаметно переходит в короткое, слегка уплощенное туловище; хвоста нет; задние конечности в 2-3 раза длиннее передних. Такое строение обеспечивает движение прыжками. Отряд разделяют на 5 подотрядов, объединяющих 10 семейств.

Наиболее примитивные бесхвостые (подотряд *Amphicoela*) обладают амфицельными позвонками рыбьего типа, имеют короткие ребра, сохраняют рудименты хвостовых мышц. Единственное семейство гладконогие – *Liopelmidae* включает всего 2 вида мелких лягушек, живущих в горных ручьях Северной Америки и Новой Зеландии.

Представители подотряда *Opisthocoela* имеют опистоцельные позвонки (задневогнутые), короткие ребра, небольшой язык. Сюда включают 2 семейства. Круглоязычные (*Discoglossidae*) – 8 видов, распространены в Европе и Азии. Четыре вида жерлянок (*Bombina*) живут в мелких, хорошо прогреваемых водоемах. Слизь, выделяемая кожными железами, содержит ядовитый секрет фринолецин, вызывающий при попадании на слизистую

рта острое жжение. Лягушки имеют темную покровительственную окраску сверху и предохраняющую ярко оранжевую или желтую с темными пятнами на нижней стороне. При крайней опасности жерлянка сильно прогибает спину и выворачивает лапы, демонстрируя окраску, так что хищники обычно жерлянок не трогают. Жабы повитухи (*Alytes*) из Западной Европы отличаются своеобразной заботой о потомстве. Самка откладывает икру на суше в виде слизистых шнуров с 18-50 икринками, а спаривающийся самец наматывает этот жгут себе на бедра и носит с собой. Плотные оболочки икринок и слизь предохраняют зародышей от высыхания. К моменту вылупления головастика самец уходит в водоем, личинки разрывают оболочки икринок и выходят в воду, а самец сбрасывает пустые шнуры.

Семейство Пиповые (Pipidae) включает 12 видов. Африканские шпорцевые лягушки – *Xenopus* ведут водный образ жизни. Длинные пальцы задних лап соединены плавательной перепонкой и три из них заканчиваются острыми роговыми коготками. Водный образ жизни ведут и пипы, населяющие тропические районы Южной Америки. Самая крупная из них – суринамская пипа – *Pipa pipa* – достигает 20 см длины (рис. 51). К началу размножения кожа на спинке самки набухает; при помощи сильно выпячивающейся клоаки самка откладывает себе на спину 40-100 икринок, которые самец брюшком вдавликает ей в кожу. Вокруг каждой икринки образуется кожистая ячейка, сверху прикрытая крышечкой загустевшей слизи. Примерно через 80 дней уже прошедшие метаморфоз лягушата выскакивают из этих ячеек и начинают вести самостоятельную жизнь.



Рис. 51. Суринамская пипа (*Pipa pipa*); африканская шпорцевая лягушка (*Xenopus laevis*)

Подотряд *Anomocoela* включает одно семейство чесночницы (Pleurobatidae). Ребра отсутствуют; позвонки чаще процельные (передневогнутые). Распространены в Азии, Европе и Северной Америке. Ведут наземный сумеречный и ночной образ жизни, днем скрываясь в норках, которые роют в мягкой почве. На большей части России и юге Западной Сибири встречается чесночница – *Peiobates fuscus*; пяточный бугор в виде мощной роговой пластинки облегчает рытье (рис. 52). В мягкий грунт чесночница зарывается за 3-5 мин.



Рис. 52. Чесночница обыкновенная (*Peiobates fuscus*)

Для видов подотряда *Procoela* характерны процельные позвонки и полная редукция ребер; сюда входят 3 семейства. Семейство жабы (*Bufo*) распространено по всему свету, кроме приполярных областей, и объединяет около 650 видов. Около 50 видов австралийских жаб населяют разнообразные, в том числе и пустынные районы Австралии. Пустынные виды активны лишь во влажное время года; некоторые откладывают икру в укрытиях на берегах водоемов: дождевые потоки сносят икринки в воду, где из них вылупляются головастики.

Среди настоящих жаб около 250 видов относят к роду *Bufo*; распространенных по всем континентам, кроме Австралии. В России более обычны два вида. Достигающая длины 20 см серая жаба – *Bufo bufo* живет в лесных и стенных районах. Зеленая жаба – *Bufo viridis* встречается в широколиственных лесах и степях, проникает в горы на высоту до 4,5 км и даже в пустыни, где живет преимущественно в норах грызунов. Для размножения использует временные водоемы, способна впадать в летнюю спячку. У всех жаб за глазами на спинной стороне головы имеются крупные околоушные ядовитые железы – паротиды, а по всей спине – много мелких железок. Секрет этих желез, раздражая слизистую оболочку, вынуждает хищника, схватившего жабу, ее выплюнуть. У достигающей 25 см длины южноамериканской жабы ага – *Bufo marinus* сила яда так велика, что собака, схватившая жабу, быстро умирает. В Америке широко распространенные листовые лягушки (р. *Eleutherodactylus*, около 200 видов), ведущие водный и древесный образ жизни. В Южной Америке они занимают экологические ниши почти отсутствующих там настоящих лягушек. Свыше 400 видов древесных лягушек, встречающихся в теплых районах всех континентов, объединяет семейство квакш (*Hylidae*). У всех видов концы пальцев расширены в диски – своеобразные присоски, облегчающие передвижение по ветвям и листьям деревьев.

Преимущественно древесный образ жизни ведут и лягушки семейства короткоголовые – *Brachycephalidae* (Южная Америка). У древолазов (*Dendrobates*) очень ядовита слизь; отложенную икру охраняет самец. Ма-



ленькая, длиной около 3 см, ринодерма Дарвина ведет водный образ жизни; самцы этого вида вынашивают икру в специальных горловых мешках.

Подотряд *Diplasiocoela* объединяет 3 семейства. Первые 7 туловищных позвонков прочельные, последний – амфицельный, реже – тоже прочельный; ребер нет. Семейство настоящих лягушек (*Ranidae*) включает около 400 видов, не проникших лишь в Австралию, Новую Зеландию и на большую часть Южной Америки. Самая крупная современная лягушка голиаф – *Rana goliaph*, длиной до 25 см и массой более 3 кг. Примерно 200 видов включает р. *Rana*. Часть видов обитает в сырых местах и с водой связаны только в период размножения. В фауне РФ к ним относятся бурые лягушки: остромордая – *R. terrestris* и травяная – *R. temporaria*. Другие ведут преимущественно водный образ жизни (наиболее обычны «зеленые» лягушки рис. 53, озерная – *R. ridibunda*, до 17 см длины, и более мелкая прудовая – *R. esculenta*). Питаются главным образом летающими насекомыми; крупные особи хватают и мелких позвоночных: молодь рыб, небольших лягушек и головастиков, птенцов околородных птиц и мелких мышевидных грызунов.



Рис. 53. Лягушка остромордая (*Rana terrestris*); лягушка прудовая (*R. esculenta*)

Около 400 видов семейства веслоногие лягушки (*Rhacophoridae*) распространены в тропиках Азии и Африки. Большинство видов ведут древесный образ жизни, между пальцами передних и задних конечностей хорошо развиты перепонки. Прыгая с ветки на ветку, эта лягушка максимально растопыривает пальцы и уплощая тело планирует на 10-12 м. У части видов на пальцах развиваются присоски, как у квакш. Ряд видов откладывают икру в норки или прикрепляют икру в пенистых комках к нависающим над водой листьям. Самка *Hylambates brevirostris* вынашивает икру во рту.

Семейство узкоротые (*Brevicipitidae*) объединяет около 175 видов, ведущих наземный, роющий или древесный образ жизни и встречающихся в тропиках. Приспособление к засушливому климату привело у некоторых видов к выпадению стадии головастика (яйца откладываются в сырую почву, где и происходит превращение), это ведет к сокращению сроков разви-

тия, проходящему при более высоких температурах, чем у других видов. Многие виды семейства специализировались на питании муравьями и термитами. У самцов африканской волосатой лягушки – *Astylosternus rabustus* в период размножения на бедрах и боках тела развиваются волосовидные выросты кожи, вероятно, служащие добавочными органами дыхания.

**Многообразие и распространение современных Хвостатых (Caudata или Urodela).** Отряд объединяет около 350 ныне живущих видов. Голова незаметно переходит в удлиненное туловище; всегда есть хвост. Передние и задние конечности примерно одинаковой величины; у части видов конечности развиты слабо, а у сирен задняя пара редуцируется. Ползают или плавают, змееобразно изгибая тело и хвост. Многие перешли к водному образу жизни. Распространены преимущественно в северном полушарии. В Австралии отсутствуют, в Африке встречается всего 4 вида, лишь несколько видов населяют север Южной Америки. Более обычны в горных районах, где мало бесхвостых земноводных. В отряде различают 5 подотрядов, 8 семейств.

Наиболее примитивные виды составляют подотряд Cryptobranchioidea; для них характерны амфицельные позвонки, наружное оплодотворение и ряд других особенностей. Включают 2 семейства. Семейство скрытожаберники (Cryptobranchidae) имеет только 2 вида: достигающая 160 см длины исполинская саламандра – *Megalobatrachus japonicus* живет в горных ручьях Восточного Китая и Японии, а скрытожаберник – *Cryptobranchus alleganiensis* длиной до 70 см – в горных реках юго-востока Северной Америки. Семейство углозубы (Hynobiidae) включает 25-28 похожих на тритонов видов длиной в 8-15 см, распространенных в Восточной Азии. От республики Коми и Северного Урала до Камчатки, Сахалина и Северо-Восточного Китая по лесистым берегам водоемов живет сибирский углозуб – *Hynobius keyserlingi*. По горным ручьям Джунгарского Алатау (Тянь-Шань) встречается семиреченский лягушкозуб – *Ranodon sibiricus*. Другие виды углозубов также живут в горах.

Подотряд Ambystomatoidea включает одно семейство Ambystomatidae с 28-30 видами, распространенными в Северной и Центральной Америке. Широко распространена и наиболее известна тигровая амбистома – *Ambystoma tigrinum*. Как и другие виды, взрослые особи живут по берегам водоемов, днем скрываясь в убежищах. Водные личинки многих амбистом – аксолотли – способны к неотении, достигая размеров взрослых особей и, не проходя метаморфоза, размножаться половым путем.

Подотряд Meantes имеет одно семейство сиреновые (Sirenidae) и 3 вида сирен. Распространены на юго-востоке Северной Америки, возможно представляют собой неотенических личинок каких-то амбистом. У них есть только передние конечности, очень маленькие и слабые; всю жизнь сохраняются перистые наружные жабры и жаберные щели. Дышат жабрами и хорошо развитыми легкими; живут в болотах, питаются беспозвоночными и мелкими земноводными.

Подотряд Proteidea включает одно семейство протеевые (Proteidae) с двумя видами неотенических личинок вероятно каких-то вымерших саламандр. Европейский протей – *Proteus anguinus* живет в подземных водоемах Югославии (рис. 54, А). Его угревидное красноватое тело длиной в 25-30 см несет маленькие слабые конечности с тремя пальцами на передних и двумя пальцами на задних лапах.

По бокам головы расположены три пары перистых наружных жабр. Короткий хвост сжат с боков. Глаза маленькие или скрыты под кожей. Оплодотворение внутреннее; у самки образуется до 80 яиц, но все они, кроме двух, в нижних частях яйцеводов лизируются; продукты лизиса используются двумя развивающимися личинками. При длине около 1 см личинки выходят наружу и начинают вести самостоятельную жизнь. Американский протей – *Necturus maculosus* живет в озерах востока Северной Америки, предпочитает холодные водоемы. Проявляет отрицательный фототропизм даже после обезглавливания (светочувствительна вся поверхность тела). Активны круглый год. При низких температурах вмерзают в лед, но оживают при оттаивании.

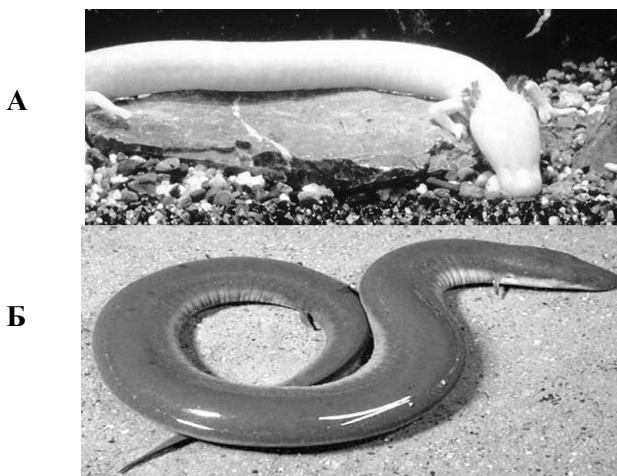


Рис. 54. Хвостатые земноводные: А – Европейский протей (*Proteus anguinus*);  
Б – Амфиума (*Amphiuma mean*)

Подотряд Salamandroidea объединяет три семейства. Семейство амфиумовые (Amphiumidae) имеет лишь один вид – амфиуму – *Amphiuma means*, живущую в озерах и болотах юго-востока Северной Америки (рис. 54, Б). Угреобразное тело достигает 80-100 см. Парные конечности очень слабы и заканчиваются лишь 2-3 пальцами. Глаза прикрыты кожей. У взрослых наружные жабры редуцируются, но сохраняется одна пара жабер-

ных щелей; легкие развиты. Позвонки амфицельные. По многим особенностям близки к настоящим саламандрам, но всю жизнь сохраняют личиночные черты.

Семейство безлегочные саламандры – Plethodontidae – самое большое в отряде, объединяет около 175 видов. Для них характерна редукция легких и утрата малого круга кровообращения, сопровождающаяся недоразвитием перегородки между предсердиями. Позвонки опистоцельные, у немногих – амфицельные. Часть видов ведет водный образ жизни, населяя горные ручьи. Другие живут в пещерах и влажных лесах. Большинство видов свойственно Северной Америке, немногие проникают в Южную Америку. Только два вида пещерных саламандр встречаются в горных районах Южной Европы; у этих видов выдвигающийся язык с расширением на конце, приспособленный для ловли насекомых.

Семейство настоящие саламандры (Salamandridae) объединяет около 40 видов. Хорошо развиты веки; позвонки опистоцельные; у взрослых функционируют легкие, наружные жабры редуцируются, жаберные щели зарастают; оплодотворение внутреннее. Распространены в Европе, Азии, Северной Африке и Северной Америке. Длина 10-25 см. Многие саламандры (огненная – *Salamandra salamandra*, черная – *S. atra* и др.) живут по берегам горных ручьев и влажным горным лесам; многие виды яйцеживородящие или живородящие.

Тритоны (обыкновенный – *Triturus vulgaris*, гребенчатый – *T. cristatus* и др. большую часть периода активности проводят в водоемах, а зимуют на суше (рис. 55).



Рис. 55. Тритон обыкновенный (*Triturus vulgaris*); тритон гребенчатый (*T. cristatus*)

**Многообразие и распространение современных Безногих (Apoda).** Отряд Безногие включает единственное семейство червяги (Caeciliidae), объединяющее около 170 видов, внешне напоминающих крупных червей или змей (длина 30-120 см). Поверхностные поперечные перетяжки как бы делят червеобразное тело на отдельные «сегменты» (рис. 56). Конечности и их пояса отсутствуют; хвоста нет и клоака открывается наружу на конце тела. Кожные железы выделяют обильную едкую слизь; в коже есть мелкие костные чешуйки. Хорошо развиты покровные кости черепа; позвонки амфицельные. Перегородка между предсердиями неполная. Распространены во влажных тропиках Африки, Азии, Америки. Большинство видов ведет подземный образ жизни: медленно передвигаются, минируя рыхлую почву и лесную подстилку и поедая ее обитателей – почвенных насекомых и их личинок, червей, моллюсков.

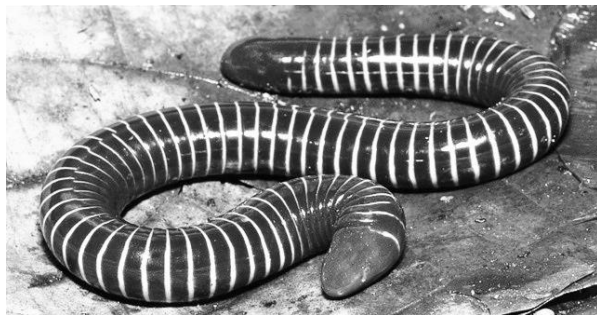


Рис. 56. Кольчатая червяга (*Siphonops annulatus*)

Некоторые виды поселяются в термитниках и муравейниках, питаются их обитателями. Оплодотворение внутреннее; яйца откладывают во влажную почву или вырытые по берегам норки. У многих видов самки охраняют кладку, обвивая ее телом. Несколько видов червяг ведет водный образ жизни; эти виды живородящи.

## 5. Экология амфибий

Голая проницаемая кожа позволяет земноводным обитать только в пресных водоемах. Экологическое разнообразие их достаточно велико. Можно выделить следующие жизненные формы:

- **водные** амфибии, никогда не выходящие на сушу. Большинство их принадлежит к хвостатым амфибиям (*протей*, *сирены*, некоторые *амфиумы*). Немногие бесхвостые также живут исключительно в воде – например, *африканские шпорцевые лягушки*, *волосатая лягушка*.

- **полуводные** амфибии. Они живут в водоемах в период размножения. Многие зимуют также в воде. В остальное время эти виды живут на суше и часто уходят от водоемов на большие расстояния. Таковы *жабы*,

*бурые лягушки, огненная и кавказская саламандры.* Много времени *зеленые лягушки* проводят вне воды, но от водоемов далеко не уходят и при опасности одним прыжком скрываются в воду.

- **древесные** амфибии. В большинстве это обитатели тропических лесов. Степень связанности с деревьями и приспособленности к древесному образу жизни у них различна. Одни лазают по деревьям при помощи больших округлых присосок на концах пальцев (*квакши*), другие обхватывая ветви (*филломедузы, африканская хватаящая лягушка*), третьи планируют с дерева на дерево (*яванская летающая веслоногая лягушка*).

- **роющие** амфибии. К ним относятся почти все *безногие*, обычные обитатели почвы, редко выходящие днем на поверхность (*чесночница*).

Хотя амфибии и живут в разнообразных средах, их общее географическое распространение ограничено экологическими факторами. Основные из них следующие: тепло, наличие водоемов, значительная влажность воздуха, определенный химизм воды и почвы.

*Тепло* – обязательное условие успешного существования земноводных. При температуре +7...+8°C большинство видов уже впадают в оцепенение, а при температуре -2°C погибают. Низкая температура воды не обеспечивает развития яиц и личинок. Поэтому амфибии наиболее многочисленны в тропических областях. По мере движения к полюсам их становится все меньше. За Северный полярный круг немного заходят только *травяная и остромордая лягушки, сибирский четырехпалый тритон и сибирский углозуб*.

Неблагоприятен для амфибий и засушливый жаркий климат. Верхний температурный предел жизнедеятельности для большинства видов лягушек равен примерно +40 °С. При быстром высыхании лягушки умирают при потере 15% первоначальной массы, но при медленном – выдерживают почти вдвое большую потерю массы. У *австралийской циклораны* в мочевом пузыре содержится запас воды, который составляет до 50% массы тела.

Лучше других засушливые условия переносят жабы, что связано с ороговением эпидермиса кожи. Жабы обитают даже в пустынных областях Средней Азии, где встречаются, однако, только в оазисах.

Сухость воздуха имеет значение не только для эффективности дыхания, но и для поддержания температуры тела.

Важное значение для амфибий имеет *химизм среды*. Амфибии не могут жить в соленой воде или на сильно засоленных почвах. Установлено, что раствор хлорида натрия концентрацией менее 1% губителен для личинок и для многих взрослых форм. Это обусловливается гипотоничностью тканевых растворов и крови амфибий по отношению к морской воде и большой проницаемостью их кожи.

### **Особенности питания, размножения. Годовой цикл жизни амфибий**

**Питание** амфибий довольно однообразно. Пищей служат почти исключительно животные организмы, и только личинки кормятся и растениями. Они заглатывают плавающие водоросли, скоблят роговыми «хоботка-

ми» стебли подводных растений, одновременно захватывая и планктонных беспозвоночных. Бесхвостые и большинство хвостатых ловят главным образом беспозвоночных: земляных червей, пиявок, моллюсков и различных насекомых. Зеленые лягушки нападают иногда на птенцов, мелких грызунов и рыб. Гигантская саламандра питается в значительной мере рыбой и икрой. Безногие поедают земляных червей и муравьев, в гнездах которых они нередко селятся.

Техника добывания пищи различна у разных групп. Бесхвостые ловят только двигающуюся добычу, которую они захватывают, выбрасывая клейкий язык. Реже они хватают добычу челюстями и лапами. Распознают добычу они, видимо, только зрением, если объекты питания находятся в движении. Безногие и хвостатые отыскивают добычу при помощи обоняния, ловят и неподвижные объекты, захватывая их челюстями или языком.

**Размножение.** Внешние различия между самцами и самками у амфибий выражены сравнительно слабо. У некоторых (бесхвостые) самцы несколько мельче самок. Самцы *бурых лягушек* весной приобретают фиолетовый оттенок на спине и на горле. Яркая пятнистая окраска характерна для брачного наряда *тритонов*. Есть отличия и морфологического характера. Так, у самцов *гребенчатого тритона* кожистая фестончатая оторочка на спине и на хвосте разрастается весной особенно сильно, и в ней развивается густая сеть кровеносных сосудов. У самцов бесхвостых на внутренних пальцах передних ног имеются мозолистые утолщения, увеличивающиеся в брачный период, когда они помогают самцу плотнее обхватить самку и крепче ее удерживать. У некоторых видов брачные мозоли имеются и на других частях конечностей.

Стиль размножения большинства амфибий – «рыбий». Икра мелкая, многочисленная (рис. 57). Общей особенностью размножения амфибий является их привязанность в этот период к воде, в которую они откладывают яйца, где происходит развитие личинок. Приспособления, позволившие им размножаться и вне водоемов имеют явно вторичный характер и свойственны лишь немногим земноводным.

Оплодотворение у *бесхвостых*, за немногими исключениями, наружное. У большинства *хвостатых* и всех *безногих* оплодотворение внутреннее, но только у последних самцы имеют копулятивные органы. У *тритонов* самец выпускает в воду семя, заключенное в продолговатые пакетики – сперматофоры. Они приклеиваются к подводным растениям, и самка, подплывая, захватывает их клоакой. У более наземных хвостатых (саламандр) спаривание бывает на суше.

Как правило, оплодотворенные яйца земноводных развиваются в водоемах, где родители оставляют их на произвол судьбы. Однако некоторые проявляют заботу о потомстве. Так, *безногие* в большинстве случаев откладывают около 20 яиц в земляной норе, под корнями или камнями, самка обвивается вокруг них и остается в таком положении до выхода личинок. Личинки переселяются в воду, где очень быстро заканчивают метаморфоз.

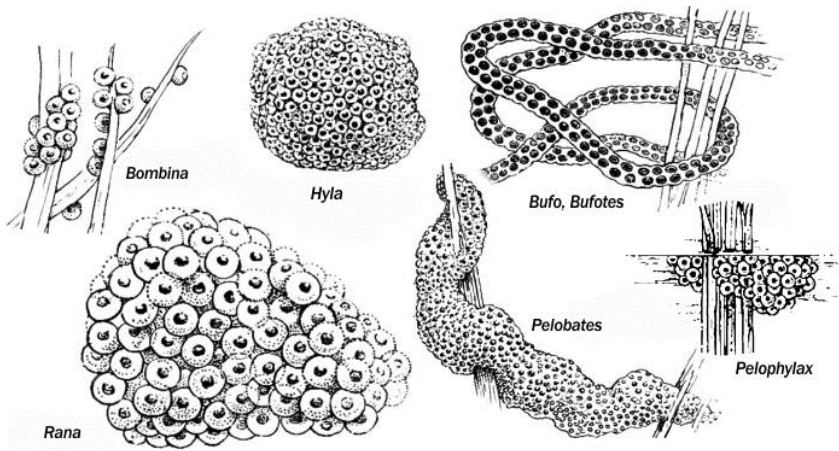


Рис. 57. Кладки икры разных видов бесхвостых земноводных

Некоторые, подобно южноамериканской квакше кузнецу (*Hyla faber*), на мелководье строят кольцевой вал из ила, внутрь которого откладывают икру. Южноамериканские филломедузы (*Phyllomedusa*) откладывают икру в листья на деревьях над водоемами. У самок сумчатых квакш (*Gastrotheca*) и некоторых других видов складки кожи на спине образуют выводковую сумку, в которой вынашивается икра. У сумчатых квакш оплодотворенные яйца помещаются в глубокую складку кожи на спине и весь метаморфоз может проходить в сумке, откуда выходят уже лягушата. Самки *суринамской тины* вынашивают яйца у себя на спине в ячейках кожи. Все стадии развития проходят в ячейках, и наружу выходят или лягушата, уже закончившие превращение, или личинки.

Самец *ринодермы Дарвина* заглатывает оплодотворенные яйца и проталкивает их в длинный голосовой мешок, расположенный под кожей на груди и брюхе. Одновременно в мешке помещаются 20-30 яиц. Их развитие первоначально идет за счет желтка, затем личинки срастаются поверхностью спины и хвоста со стенками голосового мешка и через богатую кровеносную сеть происходит обмен веществ. Наружу выходят лягушата.

Немногим из амфибий свойственно живорождение, и чаще оно встречается у хвостатых (*пещерная саламандра*, р. *Nudromantes*), реже — у безногих и немногих видов пустынных жаб.

Все случаи отклонения от типичного для амфибий стиля размножения представляют приспособления, обеспечивающие успех воспроизведения видов, заселивших новую, вторичную для земноводных, среду, т.е. обитающих в специфической жизненной обстановке: под землей, в быстрых горных ручьях, в тропических областях с резким чередованием засушливых и дождливых периодов, с древесным образом жизни. Наряду с этим многие



виды ведут преимущественно наземный образ жизни, и внутреннее оплодотворение, является приспособительной особенностью в этих условиях.

Существует зависимость между совершенствованием приспособлений к размножению и плодовитостью. Наибольшее число яиц откладывают виды, мечущие их в воду и оставляющие на произвол судьбы. *Травяная лягушка* откладывает 1,5-3 тыс. яиц, *зеленая лягушка* – 3-8 тыс. икринок, *жаба* – около 10 тыс. Виды же с выраженной заботой о потомстве имеют меньшую плодовитость. Так, *черная саламандра* рождает одновременно только двух детенышей, а *пятнистая саламандра* – одного. Несколько большее число яиц имеют виды, вынашивающие их на теле или обвивающиеся вокруг яиц. Так, *цейлонский рыбозмей* откладывает 10-15 яиц, *кольчатая червяга* – 5-10 яиц, у *типы* число яиц равно 50-100, у *ринодермы Дарвина* – 20-30.

**Развитие.** Желток в яйцах амфибии распределен неравномерно и сконцентрирован на нижней, более светлой, части яйца. Пигментированная шапочка на верхней (анимальной) части яйца, видимо, является приспособлением для защиты от вредного действия ультрафиолетовых лучей. Дробится яйцо полностью, но неравномерно. Через 8-10 суток после оплодотворения зародыш (у лягушек) прорывает яйцевые оболочки и в виде личинки – головастика – выходит наружу. Первоначально у головастика нет парных конечностей и органом движения служит хвост, окаймленный хорошо развитой перепонкой. Передние и задние конечности закладываются почти одновременно, но снаружи они долго незаметны и сначала становятся видны задние конечности. Вслед за этим у бесхвостых начинает укорачиваться, а затем и вовсе пропадает хвост.

Все личинки имеют в той или иной мере развитую боковую линию, которая у безногих и бесхвостых (за немногими исключениями) затем исчезает. Органами дыхания первоначально служат две-три пары наружных ветвистых жабр. Далее наружные жабры атрофируются и взамен развиваются жаберные щели с лепестками. Только у некоторых хвостатых наружные жабры сохраняются пожизненно. Поначалу головастик имеет двухкамерное сердце, так как в предсердии еще нет перегородки. Существует только один круг кровообращения, принципиально не отличимый от такового у рыб. В последующем из переднего (глоточного) отдела пищеварительной трубки путем парных выпячиваний формируются легкие. По мере развития легких внутренние жабры исчезают и видоизменяется кровеносная система.

Происходят изменения и в других системах органов. Пронефрические почки головастика исчезают и заменяются мезонефрическими. Кишечник укорачивается. Головастик становится лягушонком.

**Неотения.** Различают неполную и полную неотению. При *неполной неотении* головастика некоторых бесхвостых (лягушек, жаб, чесночниц, жерлянок) не заканчивают в обычный срок метаморфоз и остаются личинками до следующего года жизни. Рост их при этом не прекращается, и ли-

чинки достигают необычно больших размеров. Однако размножаться они не способны.

*Полная неотения*, свойственна некоторым видам тритонов и особенно американским амбистомам, неотенические формы которых широко известны под названием *аксолотлей*. При благоприятных условиях обитания в воде у аксолотлей созревают половые продукты. Животные начинают размножаться, сохранив все внешние личиночные признаки. В природной обстановке превращение аксолотля в амбистому происходит в тех случаях, когда условия жизни стимулируют повышенную гормональную активность щитовидной железы.

**Годовой цикл.** Сравнительно низкая адаптация амфибий к обитанию в наземной среде обуславливает резкие изменения их образа жизни в связи с сезонными изменениями условий существования. В густых тропических лесах относительно ровная температура и высокая влажность в течение всего года обеспечивают круглогодичное активное существование амфибий. Однако в некоторых областях тропической зоны чередование дождливых и засушливых сезонов приводит к резким изменениям условий жизни. В периоды засух амфибии исчезают. Они зарываются в ил, прячутся в норы, под корни, под камни. На Яве такая летняя спячка длится около пяти месяцев.

В умеренных и северных широтах амфибии впадают в зимнюю спячку, условия которой различны. Наши лягушки собираются на места зимовок уже в сентябре, когда температура воздуха становится в среднем +8...+12°C, а минимальная падает до +3...+5°C.

Осенью наблюдается миграция амфибий к местам зимовок. Травяные лягушки в это время собираются в довольно значительные группы. Меняется их суточная активность. Из ночных они становятся дневными, что связано с понижением температуры ночью и с прекращением активности насекомых и червей, служащих лягушкам кормом.

*Бурые травяные лягушки* зимой держатся на дне водоемов под камнями, в зарослях водорослей. Для зимовки выбирают ручейки с быстрым течением и глубокими бочагами. В глубоких канавах и ямах с торфяным дном лягушки зимуют реже, и здесь они зарываются в ил довольно глубоко.

*Жабы* и *квакши* зимуют на суше в нежилых норах грызунов, под корнями деревьев, под камнями, в подвалах под домами.

*Тритоны* и *саламандры* зимуют также на суше. Они зарываются в мох, залезают в норы, под корни деревьев или под камни, где нередко собирается по несколько десятков экземпляров. Установлено, что тритоны переносят более низкие температуры, чем лягушки.

Весной ранее всех пробуждаются *бурые травяные лягушки*, в первых числах апреля, иногда уже в конце марта. *Зеленые лягушки* выходят позднее – в первой половине мая. *Тритоны* пробуждаются довольно рано – в середине апреля, когда местами в центральной России еще лежит снег.

После весеннего пробуждения амфибии ведут очень активный образ жизни, что связано с периодом размножения. Подавляющее большинство

их переселяется в воду, где происходит спаривание и откладывание икры. После размножения поведение амфибий существенно меняется. Жабы и травяные лягушки покидают водоемы. Жабы становятся активными только ночью, травяные лягушки также активны преимущественно в сумерках и ночью. Тритоны остаются в воде около 2-3 месяцев, в это время они активны круглые сутки. В середине лета тритоны покидают водоемы и становятся сухопутными животными. В этот период они активны только ночью.

Таким образом, сезонные изменения условий жизни вызывают резкие изменения биологии амфибий.

**Особенности поведения и структура популяций у амфибий.** Поведение земноводных несложно, что соответствует организации центральной нервной системы. Основа поведения земноводных – сравнительно простые системы безусловных и натуральных рефлексов, проявляющиеся комплексно (инстинкты). Они определяют особенности поведения земноводных: выбор мест обитания и размножения, добывание пищи, избегание опасности, поиск партнера для размножения и т.п. Индивидуальный опыт в жизни земноводных играет ничтожную роль, хотя они и способны вырабатывать несложные условные рефлексы. Однако последние вырабатываются медленно и быстро угасают.

**Биоценотическое и практическое значение земноводных, их охрана.** Земноводные занимают заметное место в биоценозах, в цепях питания. Лягушки и жабы уничтожают много беспозвоночных животных, в том числе вредителей сельского и лесного хозяйства, членистоногих, моллюсков. Водные виды поедают личинок комаров, в том числе и тех видов, которые передают малярию. Польза амфибий, особенно жаб, усиливается тем, что они часто активны ночью, когда спит большинство насекомых и птиц. Известны случаи преднамеренного завоза и выпуска амфибий (главным образом жаб) для биологической борьбы с вредителями сельского хозяйства.

Сравнительно с другими позвоночными земноводные не имеют большого практического значения. Некоторые амфибии служат пищей для ценных пушных хищников, например для черного хоря и енотовидной собаки. Пища последней часто состоит более чем наполовину (до 65%) из лягушек и головастиков. Лягушками и головастиками кормятся и многие птицы, например утки, цапли, журавли и др. Наконец, в некоторых странах население употребляет в пищу мясо лягушек и крупных саламандр.

Лягушек в громадном количестве используют для научных и учебных целей. Однако в ряде стран добыча амфибий без специальных разрешений запрещена.

**Охрана земноводных.** Состояние природных популяций многих видов амфибий на сильно измененных человеком территориях вызывает опасения из-за быстрого сокращения численности этих животных. Наибольшую опасность представляет разрушение естественных мест обитания. При хозяйственном освоении естественных природных территорий наибольшую угрозу для амфибий представляют вырубка лесов, осушение и загрязнение

водоемов, использование удобрений и ядохимикатов. Сильно подорваны природные популяции видов, используемых человеком в гастрономических целях, для научных экспериментов и в учебной практике при подготовке медиков и биологов. Предпринимаются попытки разводить в неволе 30 видов амфибий.

В Красную книгу Международного Союза охраны природы (МСОП) включено немного видов амфибий из-за недостатка сведений о современном состоянии их природных популяций. В Западной Европе численность одной трети видов амфибий находится в угрожающем состоянии.

Несомненно, что одним из наиболее редких эндемичных видов является *европейский протей* (*Proteus anguinus*), обитающий в водоемах карстовых пещер Югославии. Раньше его ловили в больших количествах, когда животных выносили из подземных водоемов во время паводков. Сейчас ловить его запрещено, он включен в Красную книгу МСОП.

Вызывает опасение состояние природных популяций *техасской слепой саламандры* (*Typhlomolge rathbuni*), также включенной в Красную книгу МСОП. Теперь она встречается очень редко в водоемах пещер и глубоких колодцах Техаса (США).

В Красную книгу РФ (1983) и МСОП включены следующие эндемичные виды: *Уссурийский когтистый тритон* (*Onychodactylus fischeri*) – редкий, сокращающий свою численность вид юга Хабаровского и Приморского краев. *Малоазиатский тритон* (*Triturus vittatus*), обитающий в горных лесах у водоемов на юге Краснодарского края. Кавказская крестовка (*Pelodytes caucasicus*), sporadически распространена в Краснодарском крае и Северной Осетии. Камышовая жаба (*Bufo calamita*) обладает широким ареалом: обитает в Прибалтике, Белоруссии, Западной Европе, но на территории России встречается только в Калининградской области, где численность ее сокращается.

### **Вопросы для самоконтроля:**

1. Какие прогрессивные черты появляются во внешнем строении земноводных?
2. Как устроено сердце лягушки?
3. Как меняются органы дыхания лягушки в процессе жизненного цикла?
4. Какие особенности внешнего и внутреннего строения земноводных указывают на приспособление их наземному образу жизни?
5. Что такое метаморфоз и как он происходит у земноводных?
6. Дайте морфофункциональную характеристику конечностей у земноводных.
7. Приведите примеры заботы о потомстве у земноводных различных отрядов.
8. Каковы условия обитания и распространения земноводных?
9. Какие меры по охране земноводных предприняты в РФ?

## ЛИТЕРАТУРА

Дзержинский Ф.Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных. – М.: Аспект-Пресс, 2005. – 320 с. – [http://chembaby.com/wp-content/uploads/2016/01/Sravnitel'naya\\_Anatomia\\_Pozvonochnykh\\_Zhivotnykh.pdf](http://chembaby.com/wp-content/uploads/2016/01/Sravnitel'naya_Anatomia_Pozvonochnykh_Zhivotnykh.pdf)

Дзержинский Ф.Я. Зоология позвоночных / Ф.Я. Дзержинский, Б.Д. Васильев, В.В. Малахов. – М.: «Академия», 2013. – 465 с.

Ердаков Л.Н. Зоология с основами экологии: учебное пособие / Л.Н. Ердаков. – М.: НИЦ ИНФРА-М, 2014. – 223 с. – URL: <http://znanium.com/bookread2.php?book=368474>

Константинов В.М. Зоология позвоночных: учебник для студ. биол. фак. пед. вузов / В.М. Константинов. – М.: Академия, 2004. – 464 с.

Константинов В.М. Зоология позвоночных: учебник для студ. учреждений высш. пед. проф. образования / В.М. Константинов, С.П. Наумов, С.П. Шаталова. – 6-е изд., перераб. – М.: Издательский центр «Академия», 2011. – 448 с.

Константинов В.М. Зоология позвоночных: учебник для студ. учреждений высш. пед. проф. образования / В.М. Константинов, С.П. Наумов, С.П. Шаталова. – 7-е изд., перераб. – М.: Издательский центр «Академия», 2012. – 448 с. (Сер. Бакалавриат).

Лабораторный практикум по зоологии позвоночных: Учеб. пособие для студ. высш. пед. учеб. заведений / В.М. Константинов, С.П. Шаталова, В.Г. Бабенко и др.; Под ред. В.М. Константинова. – М.: Издательский центр «Академия», 2001. – 272 с. – [http://www.studmed.ru/konstantinov-vm-shatalova-sp-laboratornyy-praktikum-po-zoologii-pozvonochnyh\\_da486e59255.html](http://www.studmed.ru/konstantinov-vm-shatalova-sp-laboratornyy-praktikum-po-zoologii-pozvonochnyh_da486e59255.html)

Панов В.П. Учебно-методическое пособие по курсу «Сравнительная анатомия позвоночных». Аппарат движения / В.П. Панов, М.В. Сидорова, А.Э. Семак, С.В. Петровнин. – М.: МСХА, 2005. – 112 с. – URL: <http://znanium.com/catalog.php?bookinfo=475392>

Петровнин С.В. Биология зверей и птиц. Методическое пособие / С.В. Петровнин. – М.: МСХА, 2009. – 230 с. – URL: <http://znanium.com/bookread2.php?book=466564>

Погодина Н.В. Зоология позвоночных: теория и практика / Н.В. Погодина, В.А. Коровин, О.С. Загайнова, О.А. Госькова. – М.: Флинта, 2017. – 104 с. – URL: <http://znanium.com/bookread2.php?book=959817>

*Леонтьева И.А., Ребрина Ф.Г.*

ЗООЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ  
Первичноводные позвоночные  
(Конспект лекций)

Учебное пособие для студентов заочного отделения педагогических  
направлений высших учебных заведений

Отпечатано: Центр оперативной печати «АБАК»,  
г. Елабуга, ул. Пролетарская, 34  
Бумага ВХИ. Печать ризографическая. Формат 60×84 1/16.  
Гарнитура «Times». 7 усл.-п.л.  
Заказ 11355, Тираж 300 экз.