

**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. Первичноназемные позвоночные
(Конспект лекций)



Елабуга – 2020

**ЕЛАБУЖСКИЙ ИНСТИТУТ
КАФЕДРА БИОЛОГИИ И ХИМИИ**

Леонтьева И.А., Ребрина Ф.Г.

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

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

Елабуга – 2020

УДК 597/599
ББК 28.6
Л47

*Рекомендовано к печати по решению Ученого совета
Елабужского института (филиала)
Казанского (Приволжского) федерального университета
Протокол № 3з от 25.03.2020 г.*

Авторы-составители:
Ирина Александровна Леонтьева
Файруза Габделхамитовна Ребрина

Рецензенты:

Ф.А. Чернышова, кандидат биологических наук, доцент Набережночелнинского филиала ЧОУ ВО «Казанский инновационный университет им. В.Г. Тимирязова» (г. Набережные Челны)
Н.Н. Масленникова, кандидат педагогических наук, доцент кафедры биологии и химии Елабужского института Казанского федерального университета (г. Елабуга)

Л47 Зоология позвоночных. Первичноназемные 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», 2020. – 84 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, кого интересуют вопросы зоологии позвоночных.

УДК 597/599
ББК 28.6

© Центр оперативной печати «АБАК»
© Леонтьева И.А., Ребрина Ф.Г., 2020

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|--|----|
| Предисловие | 5 |
| Лекция 7. Позвоночные с зародышевыми оболочками (Amniota). Класс Пресмыкающиеся (Reptilia) | 6 |
| Лекция 8. Класс Птицы (Aves) | 30 |
| Лекция 9. Класс Млекопитающие (Mammalia) | 57 |
| Литература | 84 |

ПРЕДИСЛОВИЕ

Вторая часть учебного пособия «Зоология позвоночных. Первично-наземные позвоночные» отражает материал лекционного курса по дисциплине «Зоология позвоночных» и предназначено для студентов второго курса заочного отделения, обучающихся по направлению 44.03.01 «Педагогическое образование (Биология)».

Как и в первой части учебного пособия «Зоология позвоночных. Первичноводные позвоночные» во второй части детально раскрываются вопросы, связанные с многообразием позвоночных животных, относящихся к группе амниот (Amniota) – пресмыкающихся (Reptilia), птиц (Aves) и млекопитающих (Mammalia). Основной целью второй части данного пособия является ознакомление студентов с общими закономерностями эволюционного развития первичноназемных позвоночных в связи с особенностями их строения и жизнедеятельности в различных условиях среды обитания, показать прогрессивные черты организации по сравнению с первичноводными позвоночными, а также их биологическое разнообразие на Земле.

При подготовке учебного пособия авторы опирались на свой многолетний опыт чтения лекций по дисциплине «Зоология позвоночных», преподаваемой на кафедре биологии и химии Елабужского института КФУ. В учебном пособии представлена детальная характеристика представителей первичноназемных позвоночных, описано их систематическое положение, происхождение, морфофизиологические особенности отдельных органов и систем, образ жизни и многообразие в связи с различными условиями существования. 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. Пособие также служит источником информации для подготовки студентов к лабораторным занятиям, контрольным работам и итоговому экзамену.

В конце пособия прилагается список использованной литературы, которую можно рекомендовать студентам для самостоятельной расширенной подготовки по данной дисциплине.

И.А. Леонтьева, Ф.Г. Ребрина

ЛЕКЦИЯ 7. ПОЗВОНОЧНЫЕ С ЗАРОДЫШЕВЫМИ ОБОЛОЧКАМИ (AMNIOTA). КЛАСС ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ (REPTILIA)

1. Особенности организации и размножения амниот в связи с наземным образом жизни.
2. Характеристика рептилий как низших амниот. Морфофизиологические адаптации к наземному существованию.
3. Происхождение рептилий.
4. Черты организации рептилий (Reptilia).
5. Систематика современных пресмыкающихся. Многообразие и распространение современных систематических групп амфибий.
6. Экология рептилий.

1. Особенности организации и размножения амниот в связи с наземным образом жизни

Особенности строения взрослых амниот, отличающие их от анамний, связаны с приспособлениями к жизни на суше и в той или иной степени затрагивают все системы органов. Кожа анамний проницаема для воды и газов, покрыта слизью, выделяемой многочисленными кожными железами. Она участвует в газовом и водном обмене и удалении продуктов распада. Защитные кожные образования – чешуи, покровные кости – развиваются в соединительнотканном слое кожи.

У амниот резко сокращается количество кожных желез (кроме млечных), а поверхностные слои эпидермиса ороговевают (в клетках накапливается кератоглицин), что делает кожу мало проницаемой для воды и газов. Это исключает ее участие в дыхании и выделении, но вместе с тем предохраняет организм от иссушения. Поэтому амниоты смогли заселить и самые сухие местообитания. Защитные роговые образования кожи амниот – чешуи, когти, перья, волосы – производные эпидермиса. Роговые чешуи защищают тело от механических и химических повреждений, а у птиц и млечных перьевой и волосистой покров выполняет и теплоизолирующую функцию, обеспечивая теплокровность,

Совершенствование опорно-мышечной системы значительно увеличивает подвижность амниот по сравнению с анамниями (земноводными). Это выражается в полном окостенении скелета, в большей дифференцировке позвоночника, усилении поясов конечностей и укреплении их связи с осевым скелетом, в большем развитии и дифференцировке мускулатуры.

Усиление челюстей, развитие жевательной мускулатуры и дальнейшая дифференцировка пищеварительного тракта позволили расширить спектр используемых кормов и повысить степень их усвоения. Возрастание потребности кислорода обеспечивается увеличением поверхности легких и интенсификацией дыхания благодаря образованию грудной клетки.

У пресмыкающихся, по сравнению с земноводными, усиливается разобщенность большого и малого кругов кровообращения, а у птиц и млечных

питающих они полностью разделены. Число эритроцитов в единице объема крови увеличивается, а их размеры уменьшаются; поэтому возрастает общая поверхность эритроцитов и увеличивается кислородная емкость крови. Параллельно растет масса красного костного мозга – основного органа кроветворения у амниот.

Характерные для анамний мезонефрические почки функционируют только у зародышей амниот. Во второй половине эмбрионального развития формируются метанефрические (тазовые) почки, одновременно развиваются их протоки – мочеточники. У самок амниот редуцируются мезонефрические почки и вольфовы каналы; сохраняются выполняющие функцию яйцеводов мюллеровы каналы. У самцов сохраняется лишь часть мезонефрической почки, становящейся придатком семенника; вольфовы каналы выполняют функцию семяпроводов. В метанефрической почке, по сравнению с мезонефрической, почечные канальцы (нефроны) заметно усложняются. Выделение продуктов распада идет не только путем фильтрации плазмы из капилляров клубочков в просвет боуменовых капсул, но и секрецией железистыми клетками стенок почечных канальцев. Этот фильтрат – первичная моча, проходя по почечному канальцу, существенно изменяется, т. к. через его стенки идет обратное всасывание воды и абсорбция ряда нужных организму веществ – солей, органических молекул и т. п. Благодаря этому метанефрическая почка амниот не только служит практически единственным органом выделения, но активно участвует в водном и солевом обмене, обеспечивая экономию воды.

У амниот возрастают относительные размеры головного мозга, особенно переднего (где резко возрастает число нервных клеток в дне мозга – в полосатых телах), и мозжечка. У пресмыкающихся и птиц в крыше переднего мозга увеличиваются скопления нервных клеток (зачатки этих скоплений обнаруживаются у земноводных), а у млекопитающих они разрастаются в кору больших полушарий – неопаллиум, где образуются новые высшие мозговые центры. Изменения в деталях строения рецепторов повышают их эффективность. Органы боковой линии у амниот не развиваются.

Все эти преобразования обеспечивают амниотам, по сравнению с анамниями, более высокий уровень жизнедеятельности, большую устойчивость по отношению к неблагоприятным факторам внешней среды. Усложнение высшей нервной деятельности находит свое выражение в возрастании роли индивидуального опыта, в усложнении внутривидовой организации и межвидовых взаимоотношений. Более высокий уровень жизнедеятельности сделал возможным более активные отношения с абиотическими и биотическими факторами окружающей среды и позволил амниотам заселить практически все биотопы суши. Некоторые группы пресмыкающихся, млекопитающих и птиц вторично освоили водные биотопы, успешно конкурируя в них с первичноводными позвоночными – анамниями.

2. Характеристика рептилий как низших амниот. Морфофизиологические адаптации к наземному существованию

Пресмыкающиеся – первые наземные позвоночные, которым свойственны все основные черты амниот. Их предками считают атракозавров, вышедших на сушу в начале карбона. Приспособления пресмыкающихся к наземному образу жизни:

- ороговение кожного покрова и отсутствие желез, которые бы увлажняли кожу, что связано с экономией воды и защитой от испарения;
- легочное дыхание, обеспечивает получение кислорода из атмосферы;
- окостенение и развитие скелета (особенно шейного и грудного отделов позвоночника, свободных конечностей и их поясов) и мышечной системы, что позволяет активно передвигаться в менее плотной, чем вода, наземно-воздушной среде;
- внутреннее оплодотворение, откладывание оплодотворенных яиц с большим запасом питательных веществ, покрытых защитными оболочками, что дает полную независимость от водной среды при размножении.

Важнейшим приспособлением к размножению на суше является наличие зародышевых и прочных яичевых оболочек. Кожа у пресмыкающихся сухая, покрыта роговыми чешуями и щитками. Их конечности более мощные и прочные, чем у земноводных. В головном мозге появляется зачаток коры больших полушарий. Трехкамерное сердце имеет в желудочке неполную перегородку. Из желудочка выходят три самостоятельных артериальных ствола. Дыхание только легочное, имеется грудная клетка, обеспечивающая более совершенный механизм дыхания. У пресмыкающихся появляются тазовые почки (метанефрос). Температура тела непостоянная, зависящая от температуры внешней среды.

Известно свыше 8000 видов современных пресмыкающихся. Большая часть этих животных обитают в широтах с тропическим и субтропическим климатом. Некоторые из них освоили и северные широты. Пресмыкающиеся ведут в основном наземный образ жизни.

3. Происхождение рептилий

Наземные позвоночные возникли в девоне. Это были панцирничеголовые амфибии – стегоцефалы. Обитали вблизи водоемов и размножались только в воде. Освоение отдаленных от водоемов пространств требовало существенной перестройки организации: приспособлений к защите тела от иссушения, совершенствования дыхания кислородом воздуха, хождения по твердому субстрату, способности размножаться вне воды и, конечно, усложнения форм поведения. Все эти черты в процессе эволюции оформлялись у рептилий.

Также следует отметить, что в конце карбона на планете параллельно происходило изменение климата. Он стал более разнообразным, что привело к развитию разнообразной растительности, распространяющейся далеко

от водоемов. В связи с этим распространялись трахейнодышащие членистоногие, являющиеся кормом для рептилий.

Эволюция рептилий шла достаточно быстро. Уже в конце пермского периода палеозоя они вытеснили большинство стегоцефалов. Получив возможность существовать на суше и при отсутствии как таковой конкуренции, рептилии получили полного расцвета в последующее время. Рептилии мезозоя – это, прежде всего, наземные животные. Многие из них вторично перешли к водному образу жизни, некоторые освоили воздушную среду. Мезозойскую эру считают веком рептилий. Древнейшие рептилии известны из верхних пермских отложений Северной Америки, Западной Европы, России и Китая. Их называют котилозаврами (рис. 1).

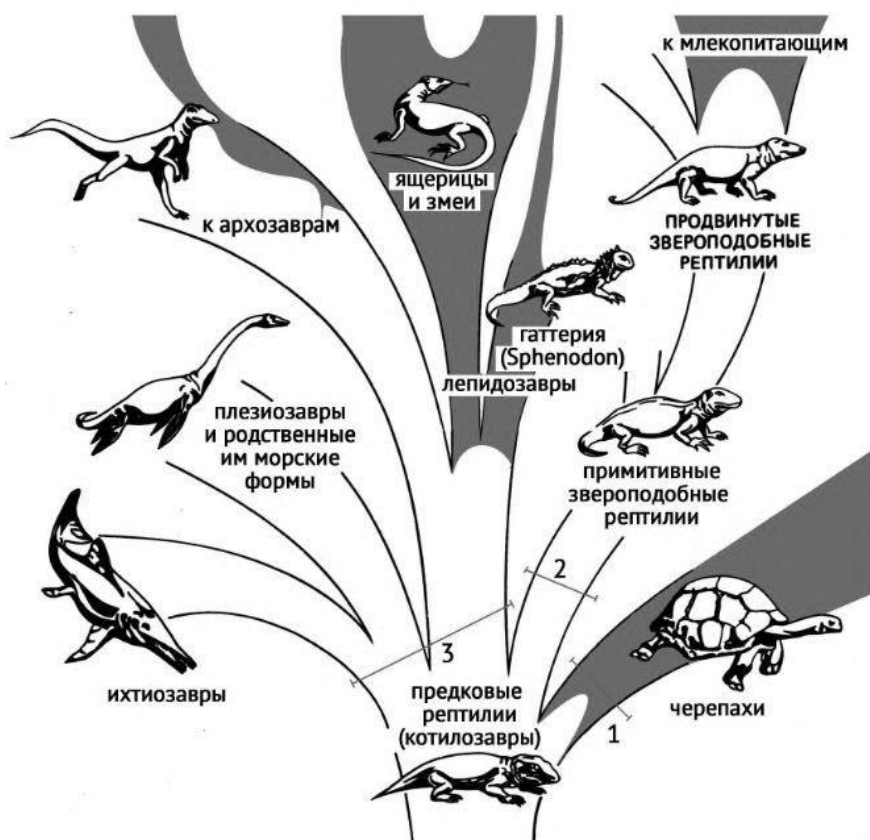


Рис. 1. Происхождение рептилий.
1 – Анапсиды. 2 – Синапсиды. 3 – Диапсиды

По отдельным признакам они были близки к стегоцефалам: череп в виде сплошного костного панциря, с отверстиями для глаз, ноздрей и теменного органа, шейного отдела позвоночника как такового еще не было, крестец состоял из одного позвонка, в плечевом поясе сохранялся клейтрум – кость, свойственная рыбам. Возможно, что котилозавры были потомками каменноугольных стегоцефалов – эмболомеров.

В средней перми котилозавры достигли полного расцвета. Однако, до конца перми сохранились немногие, а в триасе эта группа полностью исчезла, уступив место более высокоорганизованным и специализированным группам рептилий, развивавшимся из различных отрядов котилозавров.

Дальнейшая эволюция рептилий шла по пути освоения новых мест обитания. Большинство из них приобрели подвижность; скелет стал легче и прочнее. Рептилии питались разнообразной пищей, по сравнению с земноводными. Техника добывания пищи изменилась. В связи с этим произошли некоторые изменения в строение тела: конечности стали длиннее, таз приобрел более устойчивое положение за счет прикрепления его к двум крестцовым позвонкам; в плечевом поясе исчез клейтрум; сплошной панцирь черепа частично редуцировался.

Рептилии того времени достаточно разнообразны, и эволюция шла таким образом, что происходило становление различных групп рептилий, отличающиеся, прежде всего, строением черепа. Как известно, стегоцефалы характеризовались сплошным панцирем. В нем отсутствовали какие-либо впадины, кроме глазных и обонятельных. Эта особенность отразилась в названии Anapsida. Височная область была закрыта костями. Вероятными потомками этого направления стали черепахи, у которых позади глазниц сохранялся сплошной костный панцирь. Мезозойские черепахи первоначально были сухопутными, вели роющий образ жизни. Некоторые группы впоследствии перешли к водному образу жизни, и в связи с этим многие частично утратили костный панцирь. С триаса и до наших дней черепахи сохранили основные черты организации.

Все другие рептилии приобрели в структуре черепа одну или две височные впадины. Одна верхняя височная впадина была отмечена в двух группах: Парапсидные и Эвриапсидные. Две впадины имели Диапсидные рептилии. Одну височную впадину имели Синапсидные рептилии.

Первыми от предкового ствола отошли **Синапсиды** – рептилии с нижними височными впадинами, ограниченными скуловой, чешуйчатой и заглазничной костями. Уже в позднем карбоне эта группа стала самой многочисленной. Из синапсид того времени известны представители таких отрядов, как Пеликозавры и Терапсиды (или Звероподобные). Период своего развития терапсиды пережили задолго до появления первых динозавров.

Их непосредственными родичами были котилозавры, а именно пеликозавры. Они отличались двояковогнутыми позвонками и хорошо развитыми брюшными ребрами. Зубы сидели в альвеолах; у некоторых уже намечалась их дифференцировка. В средней перми пеликозавров сменили более высокоорганизованные Зверозубые. Зубы были у них уже дифференцированы, появилось вторичное костное небо, затылочных мышечков – два, нижняя челюсть представлена зубной костью. Положение конечностей изменилось: они приняли положение под туловищем, а не по бокам, как у других рептилий.

Пермские зверозубые рептилии были разнообразны по облику и образу жизни. Многие были хищниками, другие питались растительной или смешанной пищей. Зверозубые интересны тем, что впоследствии дали начало млекопитающим. Зверозубые были многочисленны еще в раннем триасе, но при появлении хищных динозавров они исчезли.

Диапсидные рептилии, отделившиеся от котилозавров, отличались наличием двух височных впадин. Диапсидные рептилии в конце палеозоя (перми) проявили очень широкую адаптацию к условиям существования и впоследствии дали начало двум группам (инфраклассам): Лепидозавры и Архозавры. Лепидозавры объединяют ныне живущих гаттерию, ящериц, змей, хамелеонов и вымерших предков. Архозавры были представлены крокодилами, птерозаврами и динозаврами.

Крокодилы – единственные архозавры, дожившие до наших дней. Они появились в конце триаса и отличались отсутствием настоящего костного неба, их внутренние ноздри открывались между небными костями; позвонки амфицельные. Современные крокодилы известны с мела (около 200 млн лет назад).

Птерозавры, или крылатые ящерицы представляют собой специализированную ветвь. Их крылья в виде кожистых складок, натянутых между боками тела и очень длинным четвертым пальцем передних конечностей. Грудина имела киль, как у птиц, многие кости были пневматические. Вытянутые в клюв челюсти несли зубы. Длина хвоста и крыльев варьировали. Например, у рамфоринхов – крылья узкие и длинный хвост, у птеродактилей – хвост короткий и широкие крылья. Обитали они около побережий и питались рыбой. Размеры – от нескольких сантиметров до метра и более.

Динозавры известны с середины триаса. Это многочисленная и разнообразная группа рептилий, жившая на суше. Размеры от 30 до менее метра. Одни ходили только на задних лапах, другие – на всех четырех. У всех динозавров голова по сравнению с туловищем была относительно мала, а спинной мозг в крестцовой области имел местное расширение, объем которого превышал объем головного мозга.

В самом начале своего развития динозавры разделились на две ветви, развитие которых шло параллельно: ящеротазовые и птицетазовые. **Ящеротазовые** – мелкие хищники, которые передвигались на задних конечностях прыжками, передние служили для схватывания пищи. В последующем появились крупные растительноядные формы, ходившие на четырех ногах (бронтозавр (около 20 м), диплодок (до 26 м)).

Птицетазовые имели удлинённый таз, похожий на таз птиц. Первоначально они передвигались на задних конечностях, но затем в процессе эволюции перешли к хождению на 4-х ногах. Птицетазовые были исключительно растительноядными (игуанодон высотой до 9 м; трицератопс, внешне похожий на носорога, до 8 м длиной; стегозавр длиной до 5 м с двумя рядами высоких костных пластинок на спине).

Динозавры населяли разнообразные местообитания (пустыни, леса, болота). Некоторые вели полуводный образ жизни. В мезозое эта группа рептилий имела невероятное господство, наибольшего расцвета они достигли в меловом периоде, а к концу этого периода вымерли.

Парапсидные и эвриапсидные рептилии имели в черепе одну височную впадину. Было высказано предположение, что они произошли от диапсид-

ных путем редукции нижней впадины. Парапсидные и эвриапсидные рептилии были представлены двумя группами: ихтиозавры и плезиозавры. В течение всего мезозоя, с раннего триаса до мела, они господствовали в морских биоценозах. Ихтиозавры имели веретенообразное тело, вытянутое рыло и большой двухлопастной плавник; задние конечности и таз недоразвиты. Размеры от 1 до 14 м; питались рыбой и б/п. Плезиозавры обитали в морях, имели широкое и плоское тело со слабо развитым хвостом. Хорошо развита шея, несущая небольшую голову, конечности в виде ласт. Размеры тела от 50 см до 15 м. Питались рыбой и моллюсками.

Таким образом, большинство рептилий вымерли до начала кайнозойской эры и современные рептилии представляют собой остатки богатейшей мезозойской фауны рептилий. Установлено, что хотя вымирание отдельных групп рептилий происходило в течение всего мезозоя, наиболее резко это проявилось в конце мелового периода.

Также следует обратить внимание, что в меловой период произошли значительные изменения климата и ландшафтов. Это совпало с существенными движениями земной коры, приведшими к горообразовательным явлениям. И считают, что в это время вблизи Земли проходило крупное космическое тело, которое и изменило физическое состояние планеты.

В середине мелового периода произошла смена мезозойской флоры хвойных, саговниковых и других растений представителями флоры нового типа, а именно покрытосеменными. И наконец, стоит учесть, что к концу мезозоя все большее развитие получали более высокоорганизованные птицы и млекопитающие, сыгравшие важную роль в борьбе за существование между группами наземных животных.

4. Черты организации рептилий (Reptilia)

Форма тела рептилий разнообразнее, чем у амфибий, что связано с многообразием способов передвижения. Ящероподобные рептилии (ящерицы, хамелеоны, крокодилы) внешне схожи с хвостатыми амфибиями и представляют близкий к исходному, наиболее примитивный тип. Другие формы (змеи, безногие ящерицы) утратили конечности и передвигаются «пресмыканием» не только в подстилке и травянистых зарослях, но и в кронах деревьев или по сыпучим грунтам; в то же время они хорошо плавают.

Кожные покровы. Верхние слои многослойного эпидермиса ороговевают и постоянно слущиваются. Под мертвым слоем расположен нижний мальпигиев слой, состоящий из живых постоянно размножающихся эпидермальных клеток. В нем формируются роговые щитки, или чешуи, предохраняющие тело животных от иссушения. Под роговыми чешуями у некоторых видов в кориуме залегают костные пластинки. У черепаха они сливаются в общий костный панцирь, прирастающий к позвоночнику. В кориуме расположены пигментные клетки, обеспечивающие окраску животного.

Кожа защищает от потери воды испарением, от механических повреждений и проникновения микробов. Одновременно она утратила способ-

ность к газообмену, выделению продуктов метаболизма. Кожа почти лишена желез. Одиночные железы, выделяющие пахучие секреты, сохраняются у ящериц на бедрах и в области клоаки, у крокодилов, змей, черепах – на морде. Кожа плотно прилегает к телу. Смена рогового покрова происходит путем линьки: полного или частичного сбрасывания старого рогового чехла и формированием нового.

Опорно-двигательный аппарат. Позвоночник рептилий разделяется на пять отделов: *шейный, грудной, поясничный, крестцовый* и *хвостовой*. Подвижность головы обеспечивается дифференцировкой первых двух шейных позвонков – атласа (атланта) и эпистрофея (рис. 2). Атлас имеет вид кольца, разделенного плотной связкой на верхнюю и нижнюю половины; через верхнее отверстие головной мозг соединяется со спинным; а в нижнее отверстие входит зубовидный отросток второго шейного позвонка – эпистрофея. Это обеспечивает сложные движения головы. Изучение эмбрионального развития показало, что зубовидный отросток образуется путем прирастания к эпистрофею тела атласа.

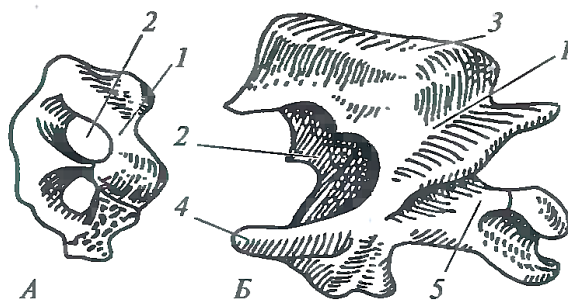


Рис. 2. Два первых шейных позвонка рептилий: А – атлас (атлант); Б – эпистрофей;
1 – верхняя дуга, 2 – спинно-мозговой канал, 3 – верхний остистый отросток,
4 – зубовидный отросток эпистрофея, тело позвонка

Шейный отдел позвоночника ящерицы состоит из 8 позвонков. Строение шейных позвонков у разных групп рептилий различно. У гаттерии позвонки *амфицельные* (как у рыб – двояковогнутые). У крокодилов и большинства чешуйчатых позвонки *процельные* (спереди вогнутые, сзади выпуклые). Часть шейных позвонков несет короткие ребра. У скрытошейных черепах, изгибающих шею в вертикальной плоскости, шейные позвонки сохраняют зачатки поперечных отростков. У бокошейных черепах, изгибающих шею в сторону, поперечные отростки и связанная с ними мускулатура сильно развиты. Сложные движения шеи черепах обеспечиваются и разнообразием позвонков: задние позвонки *процельные*, передние *опистоцельные* (спереди выпуклые, сзади вогнутые), а средний – *амфицельный*.

Грудо-поясничный отдел у ящерицы – 22 позвонка. Грудные позвонки несут длинные ребра, концы которых соединяются с грудиной, образуя замкнутого грудную клетку (у змей грудной клетки нет). К груди причленяется и плечевой пояс. Ребра поясничного отдела не соединяются с груди-

ной. Грудина хрящевая и эмбрионально возникает в результате срастания грудных концов ребер.

Крестцовый отдел представлен двумя позвонками, к поперечным отросткам которых причленяются подвздошные кости таза. *Хвостовой отдел* состоит из нескольких десятков позвонков. Передние несут остистые и поперечные отростки и даже зачаточные ребра. К концу хвоста позвонки утрачивают отростки и приобретают вид палочковидных косточек. Тела хвостовых позвонков посередине имеют тонкие хрящевые прослойки, делящие тело позвонка на две части. При отбрасывании хвоста (автотомия) разрыв происходит посередине какого-либо позвонка, в области этой прослойки.

Общее число позвонков различно у разных видов и достигает 50-80 (7-10 шейных, 16-25 груднопоясничных, 2 крестцовых, 15-40 хвостовых). У змей и безногих ящериц число позвонков увеличивается до 140-435, а позвоночник делится на 2 отдела: туловищный и хвостовой. Туловищные позвонки несут подвижные ребра, упирающиеся в брюшные щитки.

Череп. Череп пресмыкающихся видоизменяется главным образом в зависимости от характера питания и способов добывания пищи.

Первые амфибии – стегоцефалы – имели тяжелый череп в виде сплошного панциря, состоящего из покровных костей. При выходе на сушу происходит облечение скелета черепа за счет редукции некоторых костей. У амниот эволюция черепа шла несколькими путями. Облегчение черепа было достигнуто путем формирования двух височных ям, ограниченных височными дугами. Верхняя височная дуга, разделяющая верхнюю и нижнюю височные ямы, составлена заднелобной и чешуйчатой костями (рис. 3).

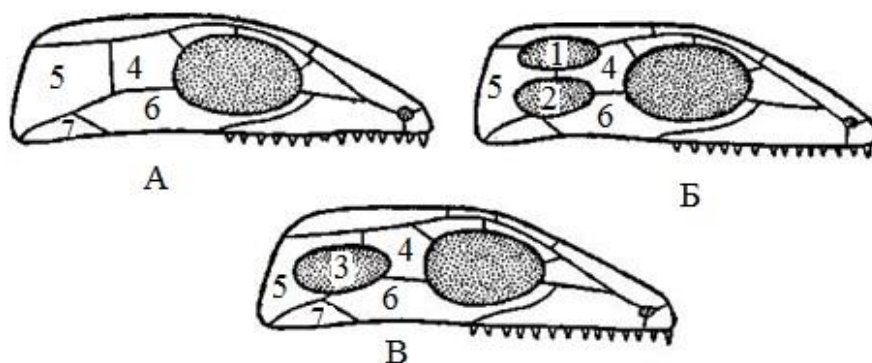


Рис.3. Схема эволюционных преобразований черепа пресмыкающихся:

А – анапсидный тип строения черепа; Б – диапсидный тип черепа; В – синапсидный тип черепа. 1 – верхняя височная дуга, 2 – нижняя височная дуга, 3 – единственная боковая височная яма; 4 – заднелобная кость; 5 – чешуйчатая кость, 6 – скуловая кость, 7 – квадратно-скуловая кость

В состав нижней височной дуги, ограничивающей нижнюю височную яму, входят скуловая и квадратно-скуловая кости. Такой тип черепа называется *диапсидным*. В эволюции рептилий такой череп свойствен подклассам архозавров и лепидозавров; среди современных рептилий – для крокодилов и клювоголовых (гаттерия). У чешуйчатых рептилий редукция костей диап-

сидного черепа пошла дальше; у ящериц в составе нижней височной дуги сохранилась лишь скуловая кость, а у змей редуцированы обе дуги, что определяет большую свободу движения челюстей.

Древняя линия эволюции рептилий, давшая начало млекопитающим, характеризовалась образованием единственной боковой височной ямы, ограниченной снизу скуловой и чешуйчатой костями. Такая дуга называется смешанной, а тип черепа – *синапсидный*. От свойствен подклассу тероморфных рептилий (звероящеров), а из ныне живущих – млекопитающим. Для птиц характерен диапсидный тип строения черепа с редуцированной верхней дугой (сохранилась лишь чешуйчатая кость).

Наконец, в подклассе Anapsida (Бездушные) вообще не формировались височные ямы и дуги. У современных черепах облегчение головы шло путем образования вырезки, идущей от заднего края черепа и соответственно не образующей замкнутого височного окна.

Особенностью черепа рептилий является почти полное окостенение первичного хрящевого черепа и развитие большого числа кожных костей, формирующих его крышу, бока и дно (рис.4).

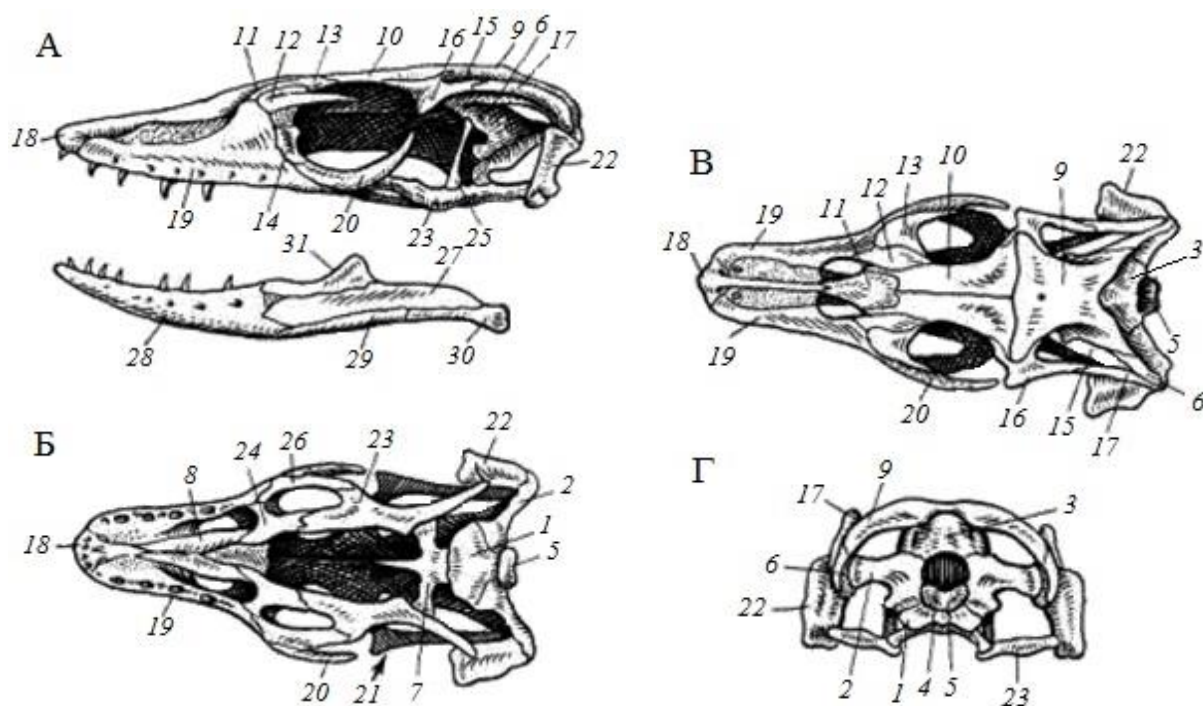


Рис.4. Череп ящерицы. А – сбоку; Б – снизу; В – сверху; Г – сзади:

1 – основная затылочная кость, 2 – боковая затылочная кость, 3 – верхняя затылочная кость, 4 – большое затылочное отверстие, 5 – затылочный мыщелок, 6 – переднеушная кость, 7 – основная клиновидная кость, 8 – сошник, 9 – теменная кость, 10 – лобная кость, 11 – носовая кость, 12 – предлобная кость, 13 – предглазничная кость, 14 – слезная кость, 15 – верхняя височная яма, 16 – заднелобная кость, 17 – чешуйчатая кость, 18 – предчелюстная кость, 19 – верхнечелюстная кость, 20 – скуловая кость, 21 – разрыв нижней височной дуги благодаря редукции квадратно-скуловой кости, 22 – квадратная кость, 23 – крыловидная кость, 24 – небная кость, 25 – верхнекрыловидная кость, 26 – поперечная кость, 27 – надугловая кость, 28 – зубная кость, 29 – угловая кость, 30 – сочленовная кость, 31 – венечная кость

В затылочной области, сформированной четырьмя затылочными костями, характерно развитие только одного (а не двух, как у амфибий) затылочного мышелка. Область слуховых капсул сложена тремя парами ушных костей. В височной области типично наличие чешуйчатых костей, с помощью которых задняя часть верхней челюсти прикрепляется к мозговому черепу. Крыша черепа составлена парными покровными костями: носовыми, предлобными, лобными, предтеменными, теменными и непарной межтеменной костью. Последняя имеет отверстие для теменного органа.

Бока черепа образуют покровные кости: парные межчелюстные, верхнечелюстные, надглазничные, скуловые, квадратно-скуловые и чешуйчатые. Дно мозгового черепа формируют парные небные, крыловидные и квадратные кости. Последняя пара сверху прикрепляется к чешуйчатым костям, а снизу с ней сочленяется нижняя челюсть, состоящая из пяти парных костей: зубных, угловых, сочленовных, надугловых и венечных.

Отличия в строении черепа у представителей разных отрядов. У змей подвижны не только квадратные кости (как у всех), но и соединенные с ними чешуйчатые, а также крыловидные и небные кости. Две последние несут острые зубы. Подвижно сочлененные кости способствуют широкому раскрыванию рта и обеспечивают независимые движения правой и левой половин челюстного аппарата при проталкивании добычи в глотку. Это позволяет змеям заглатывать крупную добычу. У ядовитых змей на верхнечелюстных костях расположены ядовитые зубы.

У черепах и крокодилов разрастанием небных отростков межчелюстных и верхнечелюстных костей, а также небных костей образуется вторичное костное небо, разделяющее ротовую полость на верхний отдел – носоглоточный и нижний – собственно ротовую полость. Поэтому хоаны сдвигаются назад, к гортани, что позволяет дышать, когда из воды выставлен лишь конец головы с ноздрями. Зубы крокодилов текодонтные – сидят в специальных углублениях (альвеолах) зубной, предчелюстной и верхнечелюстной костей, а не прирастают к их краю, как у других рептилий.

Парные конечности и их пояса. Плечевой и тазовый пояса не имеют принципиальных отличий от таковых у амфибий. Коракоид вместе с лопаткой образует суставную впадину для причленения головки плечевой кости (рис. 5 А). Сверху к лопатке прирастает уплощенный надлопаточный хрящ, а спереди к коракоиду – хрящевой прокаракоид.

У черепах надгрудинник и ключицы входят в брюшной щит панциря, у крокодилов хорошо развиты лишь коракоиды и лопатки. У змей плечевой пояс редуцирован.

Тазовый пояс состоит из двух безымянных костей, каждая из которых образуется слиянием трех костей – подвздошной, седалищной и лобковой, совместно образующих вертлужную впадину для причленения головки бедренной кости (рис. 5 Б). Подвздошные кости сочленяются с поперечными отростками крестцовых позвонков. У всех современных пресмыкающихся

таз закрытого типа: правые и левые лобковые и седалищные кости соединяются друг с другом по средней линии симфизом – хрящевой перемычкой.

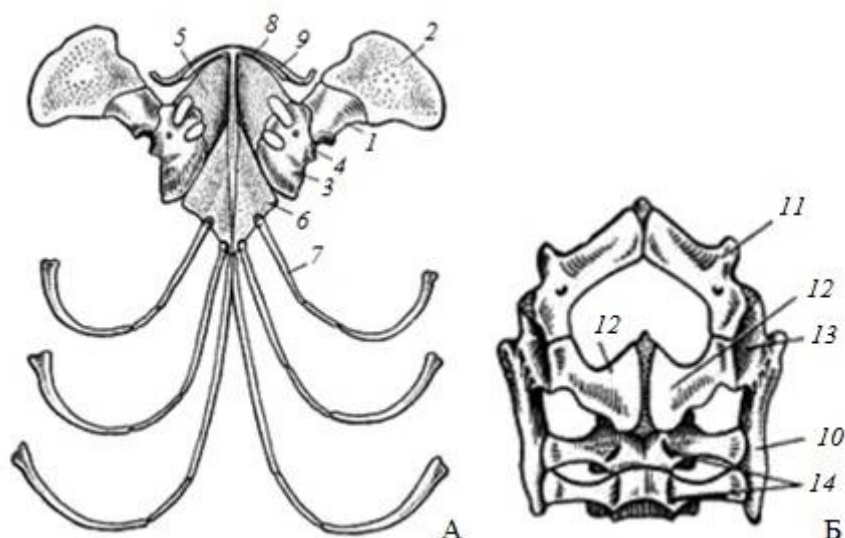


Рис. 5. Пояса конечностей ящерицы, А – плечевой пояс, Б – тазовый пояс:

1 – лопатка, 2 – надлопаточный хрящ, 3 – коракоид, 4 – суставная впадина для головки плеча, 5 – прокоракоидный хрящ, 6 – грудина, 7 – ребра, 8 – надгрудинник, 9 – ключица; 10 – подвздошная кость, 11 – лобковая кость, 12 – седалищная кость, 13 – вертлужная впадина для головки бедра, 14 – крестцовые позвонки

Конечности у разных видов рептилий отличаются в зависимости от способов передвижения. Но обычно они сохраняют общую схему строения парных конечностей наземных позвоночных: передняя – плечо, предплечье (локтевая и лучевая кости), запястье, пясть, фаланги пальцев; задняя – бедро, голень (большая и малая берцовые кости), предплюсна, плюсна, фаланги пальцев (рис. 6).

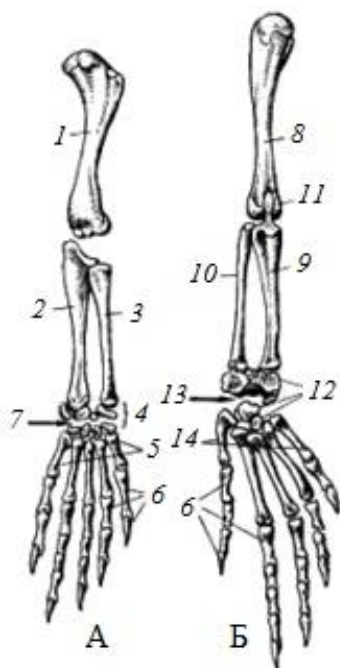


Рис. 6. Конечности ящерицы: А – передняя; Б – задняя.

1 – плечевая кость, 2 – локтевая кость, 3 – лучевая кость, 4 – запястье, 5 – пясть, 6 – фаланги пальцев, 7 – интеркарпальный сустав, 8 – бедренная кость, 9 – большая берцовая кость, 10 – малая берцовая кость, 11 – коленная чашечка, 12 – предплюсна, 13 – интертарзальный сустав, 14 – плюсна

В отличие от земноводных у рептилий в передней конечности подвижный сустав расположен между двумя рядами косточек запястья (*интеркарпальный сустав*), а в задней конечности – между двумя рядами косточек предплюсны (*интертарзальный сустав*).

Мускулатура. Рептилии утратили свойственное низшим позвоночным метамерное расположение мускулатуры. Усилие пятипалых конечностей, появление шейного отдела и большая расчлененность скелета – все это приводит к сложной дифференцировке мышечной системы. Важно появление межреберной мускулатуры, играющей важную роль в механизме дыхания у всех высших позвоночных.

Органы пищеварения (рис. 7) устроены несколько сложнее, чем у амфибий. Это выражается в большей расчлененности пищеварительного тракта и в появлении некоторых новых образований. *Ротовая полость* заметно ограничена от глотки. У черепах и крокодилов носоглоточные ходы отделены от ротовой полости *вторичным костным нёбом*. На дне ротовой полости располагается подвижный мускулистый язык, способный далеко выбрасываться за пределы ротовой полости. Различна и форма языка. У змей и многих ящериц он тонкий и раздвоенный конце. У хамелеонов конец языка расширен. Форма языка связана с характером пищи и способами ее добывания.

Спектр кормов рептилий включает как животные, так и растительные корма на суше и в водоемах. Большинство видов питается мелкими наземными и водными животными, преимущественно б/п, поедают и мелких позвоночных – рыб, земноводных, мышевидных грызунов. Виды с узкоспециализированным питанием малочисленны, например, змеи-яйцееды.

Зубы, свойственные многим рептилиям, сидят на верхних челюстных, межчелюстных, крыловидных и нижнечелюстных костях. На сошнике они есть только у гаттерии. Зубы прирастают к краям соответствующих костей, и только у крокодилов они сидят в альвеолах. У черепах челюсти покрыты роговыми пластинами. Зубы используются для захвата и удержания добычи. В ротовой полости располагаются слюнные железы, секрет которых смачивает пищу. У ядовитых змей и ящериц некоторые слюнные железы превратились в ядовитые.

Хорошо выражен *пищевод*; у змей он снабжен мощной мускулатурой, проталкивающей крупную добычу в желудок. *Желудок* хорошо выражен, снабжен сильной мускулатурой. Кишечник длинный, особенно у растительноядных. На границе между *тонкой* и *толстой* кишкой находится зачаток *слепой* кишки, развитой лучше у растительноядных сухопутных черепах. Кишечник заканчивается клоакой. *Поджелудочная железа* располагается в первой петле кишечника. *Печень* имеет *желчный пузырь*, проток которого впадает в кишечник вблизи протока поджелудочной железы.

Органы дыхания. Взрослые рептилии дышат легкими, в связи с развитием рогового покрова кожное дыхание у них отсутствует. Дыхательная система в целом претерпевает ряд изменений.

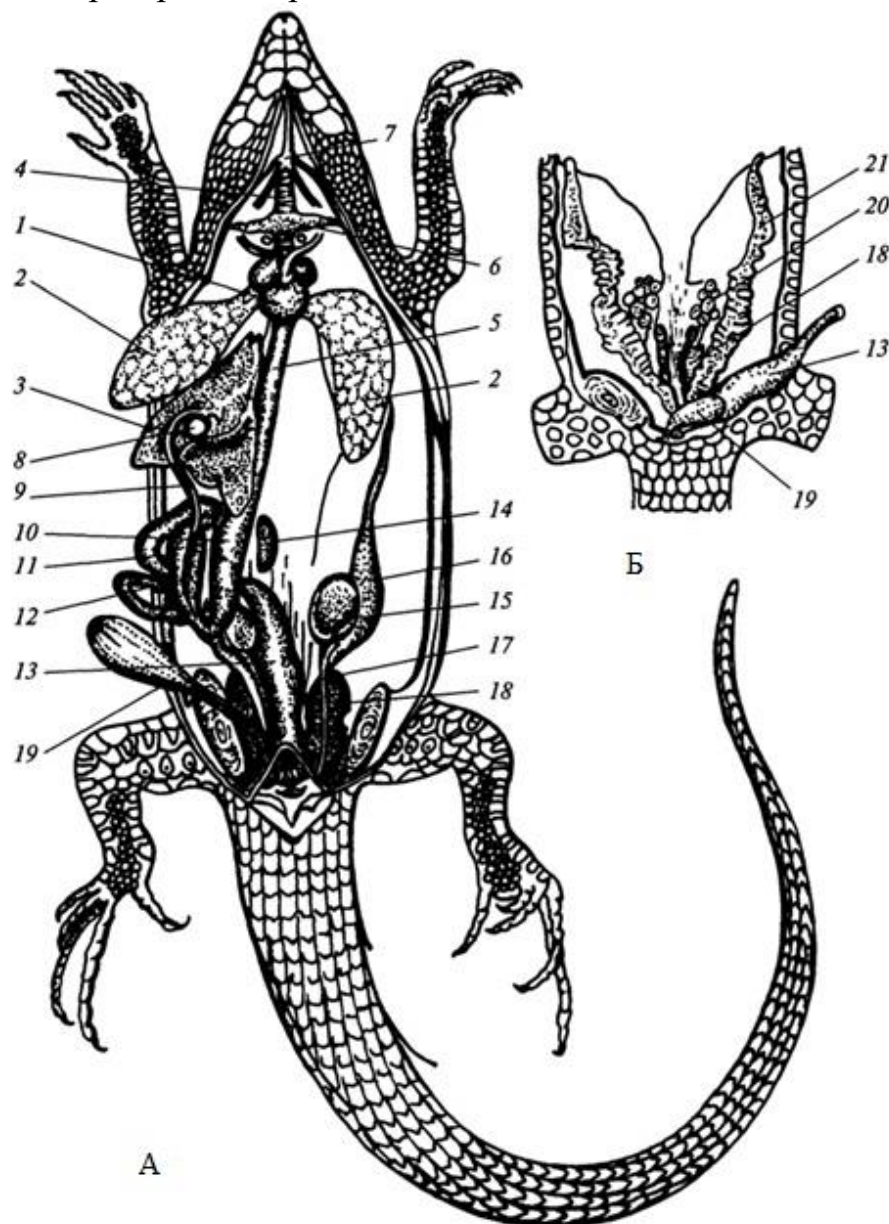


Рис. 7. Внутренне строение ящерицы: А – самец; Б – самка;

1 – сердце; 2 – легкое; 3 – печень; 4 – трахея; 5 – пищевод; 6 – щитовидная железа; 7 – подъязычная кость; 8 – желчный пузырь; 9 – желчный проток; 10 – желудок; 11 – двенадцатиперстная кишка; 12 – поджелудочная железа; 13 – толстая кишка; 14 – селезенка; 15 – семенник; 16 – придаток семенника; 17 – семяпровод; 18 – почка; 19 – мочевой пузырь; 20 – яичник; 21 – яйцевод

Как у амфибий, общая форма *легких* мешковидная, однако внутренняя полость значительно уменьшена, т. к. от стенок легких внутрь отходит сложная сеть перегородок, делящих внутреннюю полость на множество мелких ячеек (ячеистое строение). У черепах и крокодилов сложная система перегородок вдается во внутреннюю полость легких настолько глубоко, что легкие приобретают губчатое строение, напоминающие легкие птиц и мле-

копитающих. У наиболее примитивной современной рептилии – гаттерии – внутренняя полость легких еще велика.

У многих видов ящериц и особенно у хамелеонов задняя часть легких не имеет ячеек и перегородок и часто вытянута в виде тонкостенных пальцеобразных выростов – *легочных мешков*. Окисления крови в них не происходит. У водных черепах дополнительными органами дыхания служат богатые капиллярами выросты глотки и клоаки (анальные пузыри).

Выделение шейного отдела сопровождается дифференцировкой дыхательных путей. Оформляется *гортань*, поддерживаемая непарным *перстневидным* и парным *черпаловидным* хрящами. От гортани отходит длинная *трахея*, которая делится на два *bronха*, идущих в легкие.

Механизм дыхания иной, чем у амфибий. Воздух не заглатывается ртом, а втягивается в легкие и выталкивается обратно путем расширения и сужения грудной клетки, обусловленных движением ребер и межреберной мускулатуры. Такой тип дыхания свойствен высшим позвоночным. Более сложная структура легких обеспечивают и более совершенный газообмен.

Ритм дыхания зависит от температуры окружающей среды. Так, у некоторых ящериц при температуре воздуха 15°C частота дыхательных движений в минуту 26, при 25°C – 31, а при 35°C – 37. В эмбриональном состоянии газообмен у рептилий осуществляется с помощью аллантаоиса.

Органы кровообращения рептилий в большей степени, чем амфибий, соответствуют наземному образу жизни и связанному с ним легочному дыханию. Это выражается в первую очередь в более полном разделении артериального и венозного потоков крови.

Сердце у большинства рептилий, как и у амфибий, трехкамерное. Перегородка между предсердиями полная. В желудочке имеется неполная перегородка. В состоянии систолы, когда сердце сокращается, перегородка на короткий момент разделяет желудочек на левую и правую части. У крокодилов эта перегородка почти полная, и сердце можно считать четырехкамерным. Возрастает частота пульса: у прыткой ящерицы она равна 65 ударам в минуту. Следовательно, кровоток у рептилий быстрый, чем у амфибий, что является важной предпосылкой интенсификации обмена веществ.

Артериальная система имеет ряд существенных отличий. Артериальный ствол разделен на три сосуда, самостоятельно отходящих от различных частей желудочка (артериальный конус редуцирован). От правой части желудочка (содержащей венозную кровь) отходит общий *легочный сосуд*, который вскоре делится на *левую* и *правую легочные артерии*. От левой части желудочка (содержащей артериальную кровь) отходит *правая дуга аорты*, от нее, в свою очередь, – *сонные* и *подключичные артерии*. Наконец, от середины желудочка отходит левая дуга аорты. Обогнув сердце, она соединяется с правой дугой аорты и образует *спинную аорту*. В связи с такой дифференцировкой артериальных сосудов в легочные артерии поступает только венозная кровь; в правую дугу аорты, а, следовательно, и в сонные и подключичные артерии – чистая артериальная кровь. Только в левую дугу аор-

ты поступает смешанная кровь, и, следовательно, в спинной аорте кровь также смешанная, но с явным преобладанием артериальной. Спинная аорта тянется под позвоночником и отсылает ветви к внутренним органам и мускулатуре. В области таза от спинной аорты отходят крупные подвздошные артерии, несущие кровь к задним конечностям и к хвосту.

Венозная система рептилий не имеет существенных отличий, как артериальная. Из хвостового отдела тела кровь собирается в *хвостовую вену*, которая делится на две *тазовые вены*. Последние принимают в себя сосуды от задних конечностей, после чего, отделив две *воротные вены почек*, они объединяются в *брюшную вену*. Последняя, приняв ряд вен от внутренних органов, впадает в печень, где образует *воротную* систему кровообращения.

Вены, выносящие кровь из почек, образуют основной венозный сосуд туловищной области – *нижнюю полую вену*. Она тянется под; позвоночником и изливает кровь в правое предсердие. В нее впадает *печеночная вена*, прошедшая через воротную систему сосудов печени.

От головы кровь собирается в парные *яремные вены*, которые, соединившись с парными *подключичными венами*, образуют две (левую и правую) *передние полые вены*. Они впадают в правое предсердие. В левое предсердие изливают кровь *легочные вены*. У некоторых видов перед впадением в сердце они объединяются в один сосуд.

Органы выделения взрослых рептилий представлены *тазовыми почками (метанефрос)*, расположенные в тазовой области. Они развиваются позади зачатков туловищных почек. Туловищные почки формируются как зародышевые органы выделения, функционирующие до вылупления молодых животных из яйца и некоторое время после вылупления. При развитии тазовой почки от вольфова канала отделяется канал, соединяющийся с выделительными трубочками новой почки. Таким образом, формируется *мочеточник*. Левый и правый мочеточники впадают со спинной стороны в клоаку. С брюшной стороны в клоаку открывается *мочевой пузырь*. У крокодилов, змей и некоторых ящериц мочевой пузырь недоразвит.

После образования тазовых почек туловищные почки у самок практически редуцируются. Однако у самцов передние их части сохраняются и представляют собой *придатки семенников*, через которые проходят семявыносящие каналы.

Изменяется структура тазовой почки. Возрастает число нефронов: в среднем у рептилий их около 5 тыс. Существенно меняется их строение: достаточно развитые сосудистые клубочки есть только у черепах и крокодилов, т.е. у форм, ведущих в той или иной мере полуводный образ жизни. У чешуйчатых сосудистые клубочки развиты слабо. Мочеотделение в этом случае осуществляется преимущественно за счет секреции извитыми канальцами нефронов. В соответствии со сказанным скорость фильтрации мочи у рептилий значительно медленнее, чем у амфибий.

Основным продуктом азотистого обмена служит *мочевая кислота* – вещество, плохо растворимое в воде, для ее выведения требуется ничтожно малое количество воды.

Нервная система более совершенна, чем у амфибий. Полушария переднего мозга относительно крупнее. Большая часть переднего мозга состоит из полосатых тел, кора представлена архипаллиумом (первичным сводом). В связи со значительным развитием полушарий переднего мозга *промежуточный мозг* сверху почти не виден. Хорошо развиты *теменной орган* и *эпифиз* (эндокринная железа). Основная его функция – восприятие световых раздражений. Теменной орган своим строением напоминает глаз. Уплотненный прозрачный передний отдел теменного органа напоминает хрусталик глаза, а его бокаловидная задняя часть снабжена пигментными и чувствующими клетками. Дно промежуточного мозга участвует в работе эндокринной системы в качестве нейросекреторной доли гипофиза, связанной с гипоталамической областью промежуточного мозга. Этим путем гипофиз получает информацию о состоянии внешней среды, собранную органами чувств и обработанную мозговыми центрами.

В *среднем мозге* более развита зрительная кора (основной центр обработки зрительной информации). *Мозжечок* крупный. *Продолговатый мозг* образует изгиб в вертикальной плоскости, характерный для всех амниот. Он отвечает за автоматическую двигательную активность и основные вегетативные функции (дыхания, кровообращения, пищеварения) и находится под контролем переднего мозга. От головного мозга отходит 11 пар головных нервов.

В спинном мозге разделяются белое (проводящие пути) и серое (нервные клетки) вещества. В нем также есть нервные сплетения в области плечевого и тазового поясов.

Органы чувств у пресмыкающихся приспособлены к воздушной среде. Механические раздражения воспринимаются *осязательными* «волосками», расположенными на чешуйках и связанными с осязательными пятнами – скоплениями чувствующих клеток, лежащими под эпидермисом.

Высока чувствительность *органов обоняния*. Средняя часть носового хода делится на нижний, дыхательный и верхний, собственно обонятельный, отделы. В начале носового хода обособляется преддверие, а его задний отдел, открывающийся в глотку внутренними ноздрями – хоанами, представляет собой носоглоточный ход.

Есть специализированный *якобсонов орган* – извитая и слепо заканчивающаяся полость, отходящая вверх от крыши ротовой полости. Считают, что это образование служит для восприятия запахов пищи, уже находящейся во рту. К тому же многие рептилии (ящерицы) ощупывают различные предметы при помощи далеко выдвигаемого языка. Втягивая язык в ротовую полость, они переносят мельчайшие частицы предметов в рот, где их запах воспринимается якобсоновым органом.

Орган зрения – глаза снабжены *подвижными веками*. Нижнее развито сильнее и более подвижно. Имеется третье веко – *мигательная перепонка*, закрывающая глаз из его переднего угла. У змей и гекконов верхнее и нижнее веки сращены и прозрачны. Аккомодация более совершенная, чем у амфибий. *Ресничная мышца* имеет поперечнополосатую мускулатуру и не только перемещает хрусталик, но и несколько меняет его форму, что в условиях наземной среды улучшает рассматривание предметов, находящихся на разном расстоянии.

Орган слуха, как и у амфибий, включает *внутреннее и среднее ухо*. Среднее ухо содержит одну косточку – *стремя*. Перепончатый лабиринт более дифференцирован; в нем обособлен мешкообразный выступ – зачаток *улитки*. У ящериц намечается *наружный слуховой проход*. Рептилии воспринимают звуки в диапазоне 20-6000 герц.

У некоторых змей (удадов, гремучих) на щитках верхних и нижних челюстей имеются ямки, иннервируемые ветвями тройничного нерва. Они способны воспринимать *тепловые* излучения, исходящие от теплокровных животных (потенциальной добычи), на расстоянии 1-2 м. Полагают, что эти органы могут различать разницу температуры в 0,001 °С.

Органы размножения. Половые железы самцов (*семенники*) лежат в полости тела по бокам позвоночника. К семенникам примыкают *придатки*, представляющие собой остатки *мезонефроса*. *Канальцы придатка* впадают в *вольфов канал*, служащий у самцов рептилий (как и у остальных высших позвоночных) только *семяпроводом*. Все рептилии, кроме гаттерии, имеют *совокупительные органы*. У ящериц и змей – парные выросты задней стенки клоака, которые при совокуплении выворачиваются наружу. У крокодилов и черепах копулятивный орган непарный.

У самок формируются парные *яичники*. В качестве *яйцеводов* функционируют *мюллеровы каналы*, представляющие собой тонкостенные трубки, открывающиеся воронками в полость тела, а другим концом – в клоаку. Оплодотворение происходит в верхнем отделе яйцевода. В среднем (белковом) отделе яйцевода вокруг яйцеклетки (желтка) образуется белковая оболочка, слабо развитая у змей и ящериц, и мощная – у черепах и крокодилов. В нижней части яйцевода находятся железы, формирующие пергаментобразную, а у черепах и крокодилов – известковую оболочки яйца. Вольфовы каналы у самок не сохраняются.

Рептилии имеют ряд приспособлений к размножению в воздушной среде. Оплодотворение всегда внутреннее. Развитие проходит без превращения, личиночной стадии нет. Приспособление к размножению на суше заключается в особом строении яйца. Яйца крупные, содержат большое количество желтка (запас питательных веществ). У крокодилов и черепах в яйце содержится белок (запас воды). В связи с откладыванием яиц на суше возникли приспособления, защищающие их от иссушения и механических повреждений. Приспособления эти выражаются в образовании оболочек, покрывающих яйцо. Развиваются два типа оболочек: яйцевые и зародыше-

вые. Яйцевые оболочки формируются при прохождении оплодотворенного яйца по яйцеводу (рис. 8).

Яйца всех рептилий имеют волокнистую оболочку, которая защищает зародыш от высыхания, механических повреждений и проникновения в яйцо бактерий. Скорлупа возникает в результате пропитывания волокнистой оболочки солями кальция. У черепах и крокодилов в белковом отделе яйцевода формируется белковая оболочка, являющаяся основным местом накопления в яйце воды.

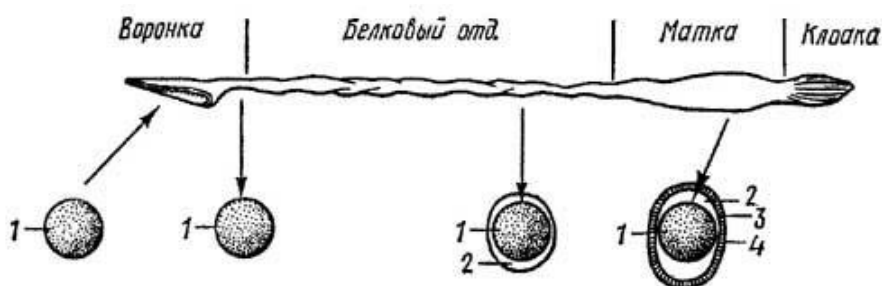


Рис. 8. Схема развития яйцевых оболочек в различных отделах яйцевода.
1 – яйцеклетка, 2 – белковая оболочка, 3 – волокнистая оболочка, 4 – скорлуповая оболочка

У других рептилий белка нет и вода в яйце образуется за счет окисления жиров желтка (метаболическая вода). В яйце рептилий, как и у других амниот, в процессе закладывания зародышевых листков развиваются зародышевые оболочки, имеющие приспособительное значение: амнион и сероза (рис. 9).

Обе оболочки, окружая зародыш, предохраняют его от соприкосновения с твердыми яйцевыми оболочками. Кроме этого, оболочки создают так называемую водную среду внутри яйца, в которой плавает зародыш. Как мешковидный вырост брюшной стенки задней кишки развивается аллантоис. По мере разрастания он занимает положение между желточным мешком и серозой. Аллантоис выполняет две функции: является органом дыхания и зародышевым мочевым пузырем.

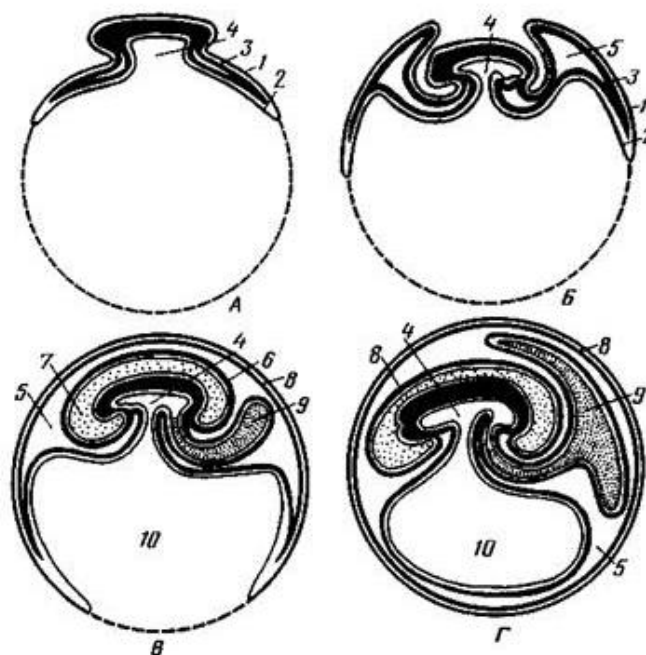


Рис. 9. Стадии развития зародышевых оболочек у амниот

1 – эктодерма, 2 – энтодерма, 3 – мезодерма, 4 – полость кишечника, 5 – внезародышевая полость тела, 6 – амнион, 7 – амниотическая полость, заполненная амниотической жидкостью, 8 – сероза, 9 – аллантаис, 10 – желточный мешок

Особенности развития. Основной способ размножения рептилий – откладка яиц. Минимальная влажность грунта для нормального развития яиц с волокнистой оболочкой (ящерицы, змеи) около 2,5 %, для яиц со скорлупой (крокодилы, черепахи) – до 1%. Крокодилы роют ямы и засыпают яйца растительными остатками; самки держатся у гнезда, охраняя кладку. Самки питонов обвивают кладку своим телом, защищая и обогревая ее. Температура в таком гнезде на 6-12°C выше температуры окружающей среды.

У некоторых современных чешуйчатых развито яйцеживорождение и реже живорождение (обыкновенная гадюка, живородящая ящерица, веретеница). У них яйца задерживаются в половых путях самок, проходя там все стадии развития; зародыши вылупляются немедленно после откладки яиц.

Настоящее живорождение известно у сцинков. У них отсутствует наружная оболочка яиц, эмбриональные оболочки развивающегося зародыша примыкают к стенкам маточного отдела яйцевода; путем осмоса и диффузии кислород и питательные вещества из кровотока матери поступают в кровеносную систему эмбриона. У некоторых змей и ящериц образуется настоящая плацента: выросты серозы и аллантаиса зародыша внедряются в слизистую оболочку маточного отдела яйцевода. Живорождение развито у некоторых хамелеонов и морских змей.

Половозрелость у крокодилов и многих черепах наступает в 6-10-тилетнем возрасте, у змей на 3-5 году жизни; у крупных ящериц на 2-3 году жизни, у мелких – на 9-10 месяце. Плодовитость ниже, чем у амфибий. Это связано с сокращением эмбриональной смертности за счет укрытого размещения кладок, их охраны и яйцеживорождения. Величина кладки редко

превышает 100 яиц (крокодилы, крупные черепахи, змеи), чаще 20-30. Мелкие ящерицы откладывают 1-2 яйца, но несколько раз за сезон. У некоторых ящериц (кавказские скальные ящерицы, у части агам и гекконов) установлено партеногенетическое размножение (развитие отложенных неоплодотворенных яиц). Популяции таких видов состоят только из самок.

5. Систематика современных пресмыкающихся. Многообразие и распространение современных систематических групп рептилий

Современные рептилии представляют остатки когда-то многочисленного и разнообразного класса, господствовавшего в мезозойскую эру. На современном этапе из семи подклассов сохранилось только три, а из 17 отрядов – четыре. Общее число видов современных рептилий около 7000 видов. Систематика класса:

Подкласс Анапсида – Anapsida (3 отряда)

Отряд Черепахи – Chelonia

Подотряд Скрытошейные черепахи (Gryptodira)

Подотряд Морские черепахи (Chelonioidea)

Подотряд Мягкотелые черепахи (Trionychoidea)

Подотряд Бокошейные черепахи (Pleurodira)

Подотряд Безщитковые черепахи (Athecea)

+ Подкласс Проганозавры – Proganosauria (1 отряд)

+ Подкласс Ихтиоптеригии – Ichthyopterygia (1 отряд)

+ Подкласс Синаптозавры – Protosauria (2 отряда)

Подкласс Лепидозавры – Lepidosauria (3 отряда)

Отряд Клювоголовые – Rhynchocephalia

Отряд Чешуйчатые – Squamata

Подотряд Амфисбены, или двуходки (Amphisbaenia)

Подотряд: Ящерицы (Sauria)

Инфраотряд: Гекконообразные (Gekkota)

Инфраотряд: Игуанообразные (Iguania)

Инфраотряд: Сцинкообразные (Scincomorpha)

Инфраотряд: Веретеницевообразные (Anguimorpha)

Инфраотряд: Варанообразные (Varanomorpha)

Подотряд: Амфисбены или двуходки (Amphisbaenia)

Подотряд: Змеи (Serpentes)

Инфраотряд: Червеобразные змеи (Scolophidia)

Инфраотряд: Низшие змеи (Henophidia)

Инфраотряд: Высшие змеи (Cenophidia)

Подкласс Архозавры – Archosauria (5 отрядов)

Отряд Крокодилы – Crocodylia

+ Подкласс Синапсиды (Звероподобные) – Synapsida (Theromorpha)

Черепахи – специализированная группа рептилий. Основная особенность черепах – наличие костного панциря, в который заключено практически все тело животного за исключением головы, шеи, конечностей и хвоста. Панцирь состоит из верхней половины – карапакса и нижней – пластрона. С карапаксом сливаются ребра и большая часть позвоночника, с пластроном сливаются грудина и ключицы. Сверху костный панцирь у большинства ви-

дов прикрыт роговыми щитками. Шейный и хвостовой отделы позвоночника остаются подвижными, лопатка и коракоид подвижны.

В черепе характерно развитие вторичного костного неба, отсутствие зубов, которые функционально заменены роговыми чехлами, одевающими челюстные кости. Мускулатура туловища развита незначительно, тогда как мускулатура шеи, конечностей и хвоста очень мощная. В мировой фауне известно около 210 видов черепах (степная черепаха, болотная черепаха, каретта, слоновая черепаха, зеленая черепаха и др.).

Клювоголовые – наиболее примитивные древние рептилии. До наших дней сохранился вид – гаттерия (*Sphenodon punctatus*), внешне похожая на крупную ящерицу длиной до 50 см. Туловище и голова покрыты мелкой роговой чешуей. По спине тянется киль из треугольных роговых пластинок.

Позвонки у гаттерии амфицельные (как у рыб и низших амфибий), между телами позвонков сохраняется хорда. Барабанной полости и барабанной перепонки нет. Копулятивные органы отсутствуют. У молодых гаттерий зубы сидят на челюстных и небных костях, на сошнике; у взрослых зубы стираются. Малоподвижное животное, ведущее ночной образ жизни. Живет в норах морских птиц. Питается червями, насекомыми, моллюсками.

Чешуйчатые включают около 6000 видов, распространенных по всем материкам. К ним относятся ящерицы, хамелеоны, змеи. Тело у всех представителей покрыто чешуей различной формы и размеров. Позвонки обычно процельные, у низших форм амфицельные. Зубы приращены к челюстным костям. Копулятивные органы в виде парных выростов стенок клоаки.

Ящерицы обладают вытянутым телом с длинным хвостом и хорошо выраженной шеей. У большинства видов хорошо выражены передние и задние конечности, однако есть виды с редуцированными конечностями (веретеница). Кости верхней челюсти неподвижно прикреплены к черепу. Левая и правая половины нижней челюсти сращены. Имеются подвижные веки и заметная снаружи барабанная перепонка. Многим видам свойственна автотомия (отбрасывание хвоста). Общее число видов ящериц достигает 2500. К ним относятся гекконы, агамы, ядозубы, вараны, настоящие ящерицы, сцинки, веретеницы и др.

Хамелеоны – высокоспециализированные, но близкие к ящерицам рептилии, приспособленные к древесному образу жизни. Размеры тела от 5 до 35 см. Тело сжато с боков, по спине проходит острый киль. Конечности приспособлены к лазанию по деревьям: пальцы срастаются в виде «клешней», которые могут плотно обхватывать ветви дерева. Хвост длинный, используется при лазании. Глаза двигаются не согласованно друг с другом, что имеет важное значение: увеличивается ширина поля зрения при ловле насекомых. Хамелеоны способны менять окраску кожных покровов под влиянием ряда факторов (света, температуры, испуга).

Змеи – безногие рептилии, приспособленные к ползанию среди густой растительности, по ветвям деревьев и кустарников. Питаются крупной добычей, которую заглатывают целиком. Для этого у них левая и правая по-

ловины челюстного аппарата соединены подвижно. Подвижные веки отсутствуют, барабанной перепонки нет. Тело покрыто роговой чешуей и щитками разной формы и величины. Кожных желез нет, кроме некоторых видов ужей.

Позвоночник состоит из двух отделов – туловищного и хвостового. Позвонки туловищного отдела несут ребра, свободно упирающиеся в брюшные щитки. У ядовитых змей (гадюка, кобра) передние зубы крупные, имеют каналы, по которым стекает яд. У змей развито только правое легкое, левое рудиментарно. Мочевого пузыря нет, почки и половые органы сильно вытянуты. Размножаются откладыванием яиц, яйцеживорождением или живорождением (морские змеи). Общее число видов змей насчитывается около 2300-2500 (удава, ужи, полозы, медянки, кобра, гадюки и др.

Крокодилы – наиболее организованная группа рептилий, приспособленная к полуводному образу жизни. Тело вытянуто, сплющено сверху вниз. Хвост сжат с боков и служит орудием при плавании. Тело покрыто роговыми щитками, под которыми развиваются костные пластинки. Развиты немногочисленные кожные железы, расположенные на спине, под нижней челюстью и в области клоаки. Зубы текодонтные (сидят в альвеолах) на межчелюстных, верхнечелюстных и зубных костях. Развито вторичное костное небо.

Легкие велики, имеют сложное строение. В кровеносной системе происходит разделение желудочка сердца на две изолированные половины. Следовательно, сердце у крокодилов четырехкамерное (как у птиц и млекопитающих). Однако наряду с правой дугой аорты, отходящей от левого (артериального) желудочка, имеется и левая дуга аорты, выходящая из правого (венозного) желудочка. Так как левая дуга связана со спинной аортой, то кровь в ней не чистая артериальная, а смешанная. Крокодилы – хищники; питаются разнообразными животными – от моллюсков до крупных млекопитающих. В настоящее время насчитывается примерно 25 видов крокодилов (аллигаторы, гавиал, нильский крокодил и др.).

6. Экология рептилий

Рептилии живут в более разнообразных условиях, чем амфибии. Это напрямую связано с более высоким уровнем организации рептилий, что дало им возможность широко расселиться в различных средах жизни, и в первую очередь в наземно-воздушной среде. Одна из важных особенностей рептилий состоит в способности переносить сухость наземной среды, как во взрослом состоянии, так и на стадии эмбрионального развития.

Пресмыкающиеся обитают практически во всех климатических зонах, за исключением арктической и антарктической областей. Однако с развитием у рептилий пойкилотермии, они существуют только при относительно высоких температурах среды. Так, например, змеи наиболее активны при температуре +25-27°C, становятся малоактивными 6-8°C, а при температуре +2-3°C впадают в оцепенение. Соответственно рептилии наиболее много-

численны в тропиках, и по направлению к полюсам их разнообразие уменьшается. Также заметно сокращается обилие рептилий в горных районах по мере поднятия вверх над уровнем моря. Верхний предел их распространения в горах лежит на высоте около 5000 м над уровнем моря.

Вместе с тем чрезмерно высокая температура также действует на рептилий губительно. При температуре +48-55°C животные умирают от перегрева уже через 1-4 мин. Спасаясь от перегрева, например, многие ящерицы в жаркую погоду залегают в норы или поднимаются на ветки кустарников. Так, температура воздуха уже на высоте 2 м над почвой становится на 10°C ниже температуры почвы в тени и на 28°C ниже температуры почвы на солнце.

Высокая температура оказывает и косвенное отрицательное воздействие на рептилий. Многие степные виды (черепахи) впадают в летнюю спячку при выгорании растительности; в тропиках высокая температура способствует высыханию водоемов, что вызывает спячку у крокодилов, черепах и змей. Многие виды рептилий обитают на сильно засоленных почвах, а также в соленой воде морей и океанов.

В зависимости от места обитания различают следующие экологические группы рептилий: наземные, водные, полуводные, подземные, живущие на деревьях. Наибольшее число видов принадлежит к наземным рептилиям. Они встречаются во всех экологических нишах: в песчаных и глинистых пустынях, в зарослях густой травы, в лесу, на болотах; но большинство из рептилий предпочитают открытые пространства.

Характер передвижения у разных видов рептилий различен. Крокодилы, вараны и ящерицы бегают на ногах, высоко приподняв тело. Сухопутные черепахи также приподнимают тело высоко от земли. Есть виды, которые бегают только на задних лапах (австралийская плащеносная ящерица). Такое передвижение имеет приспособительное значение, поскольку при таком положении тело не испытывает губительного воздействия раскаленного солнцем грунта. Пустынные рептилии обладают приспособлениями для передвижения по сыпучему песку. У некоторых видов (гекконы, ящерицы, игуаны) по краям пальцев располагаются оторочки из роговых зубчиков.

Виды, обитающие в густой траве, как правило, имеют «змеевидное» тело с частично или полностью редуцированными конечностями. Рудименты тазового пояса и задних конечностей имеются у удавов, слепунов. Среди ящериц тоже есть безногие (веретеница).

Многие пресмыкающиеся большую часть времени проводят под землей (в норах, трещинах). Сухопутные черепахи и некоторые ящерицы роют норы обеими парами ног. Большинство видов закапываются с помощью головы. Для этого у роющих змей (песчаный удавчик) на голове есть межчелюстной щиток, с помощью которого змеи раздвигают частицы грунта.

Есть виды, которые хорошо приспособлены к лазанию по деревьям и для этого у них есть ряд приспособлений. Так, некоторые ящерицы (агамы) обладают пальцами с длинными изогнутыми когтями, длинным необламы-

вающимся хвостом, который может служить в качестве опоры, закручиваясь вокруг ветки. У хамелеонов пальцы ног срастаются так, чтобы животные обхватывали ими ветки, наподобие клешней. Есть виды, которые способны к планирующему полету среди крон деревьев. У таких видов по бокам головы тела, хвосте и между пальцам развиваются кожистые перепонки, служащие парашютом (лопатохвостый геккон, летающий дракон).

Значительное число рептилий ведут водный образ жизни. Крокодилы плавают при помощи сжатого с боков хвоста, лишь отчасти помогая лапами. Морская игуана плавает при помощи хвоста, а лапы плотно прижимает к телу. Змеи при плавании изгибают хвостовую часть тела, а морские черепахи имеют ластообразные конечности.

Вопросы для самоконтроля:

1. Какие признаки отличают пресмыкающихся от других видов животных?
2. Каковы особенности кожных покровов рептилий?
3. Опишите строение и функции сердца различных групп рептилий.
4. На какие отделы подразделяется позвоночный столб рептилий?
5. Как осуществляется процесс дыхания у рептилий?
6. Чем отличается яйцо пресмыкающегося от икринки земноводного?
7. Как можно объяснить существование рептилий независимо от водной среды?
8. Каковы особенности развития зародышевых оболочек у рептилий?
9. В какой геологический период пресмыкающиеся были наиболее многочисленны?

ЛЕКЦИЯ 8. КЛАСС ПТИЦЫ (AVES)

1. Общая характеристика класса.
2. Происхождение и эволюция птиц.
3. Черты внешней и внутренней организации птиц.
4. Особенности размножения птиц.
5. Экология и поведение птиц.
6. Обзор систематических групп.

1. Общая характеристика класса

Птицы – прогрессивная специализированная ветвь позвоночных, приспособившихся к полету. Это покрытые перьями гомойотермные амниоты, передние конечности которых видоизменены в крылья. В мировой фауне известно около 8600 видов. Птицы ведут свое происхождение от рептилий. К важнейшим признакам, отличающим птиц от рептилий, относятся:

1. Совершенствование нервной системы, сложность высшей нервной деятельности и органов чувств, особенно зрения и слуха.

2. Высокая и постоянная температура тела, связанная со значительно возросшей интенсивностью обмена веществ и с более совершенной терморегуляцией.

3. Совершенный способ передвижения по воздуху посредством полета, что не влечет потери способности к передвижению по земле и лазанию.

4. Размножение сопровождается сложными биологическими явлениями, такими как гнездование, насиживание яиц, выкармливание и охрана птенцов, которые обеспечивают повышенное выживание потомства.

Указанные способности позволили птицам распространиться по всему земному шару и заселить разнообразные места обитания.

При рассмотрении морфологической организации птиц важно отметить, черты, демонстрирующие их родство с пресмыкающимися:

1. Тонкая кожа, бедная железами.
2. Сильное развитие роговых образований.
3. Один затылочный мышцелок.
4. Интертарзальный сустав в задней конечности.
5. Наличие клоаки и др.

Следует отметить черты организации, связанные с полетом:

1. Превращение передних конечностей в крылья, редукция пальцев, образование пряжки и интеркарпального сустава.

2. Перьевой покров, создающий несущую поверхность крыльев и придающий телу обтекаемую форму.

3. Уменьшение плотности тела за счет пневматичности костей и замены тяжелых челюстей легким роговым беззубым клювом.

4. Киль грудины как место прикрепления сильно развитых грудных мышц, двигающих крыло.

5. Воздушные мешки, выполняющие многообразные функции, особенно важные для дыхания при полете.

6. Особенности скелета: срастание костей, редукция хвостового отдела, развитие пигостиля.

7. Отсутствие мочевого пузыря и асимметрия половой системы самки: почти у всех птиц нет правого яичника и правого яйцевода.

+ Подкласс 1. Ящерохвостые (древние птицы) – Archaeornithes

Подкласс 2. Веерохвостые (настоящие птицы) – Neornithes

+ Надотряд Зубастые птицы – Odontognathae (ископаемые нелетающие зубастые птицы мелового периода – гесперорнисы)

+ Надотряд Ихтиорнисы – Ichthyornithes (ископаемые зубастые летающие птицы мелового периода)

Надотряд Плавающие – Impennes

Отряд Пингвинообразные – Sphenisciformes

Надотряд Типичные новонебные птицы – Neognathae (29 отрядов, из которых 3 отряда вымершие).

2. Происхождение и эволюция птиц

Гипотеза о происхождении птиц от пресмыкающихся была выдвинута во второй половине XIX века. Обособление ветви рептилий, приведшей в конечном счете к птицам, относят к началу мезозойской эры (триасу). Птицы обособились от архозавров (Archosauria) как одной из многочисленных групп диапсидных пресмыкающихся.

Непосредственными предками птиц из архозавров считают псевдозухий, или текодонтов (Pseudosuchia, seu Thecodontia), давших начало и другим группам архозавров (крокодилам, динозаврам и др.). Псевдозухии вели наземный образ жизни и по внешнему виду напоминали ящериц. Среди них выделялись орнитозухи (Ornithosuchus), в строении которых обнаруживалось некоторое морфологическое сходство с птицами. Они передвигались на задних конечностях, тогда как передние служили для схватывания пищи. Хвост был длинный. Черты сходства прослеживались и в строении костей таза. Тело было покрыто вытянутыми чешуями с продольной осью, от которой по бокам ответвлялись короткие бороздки, так что чешуя по внешнему виду напоминала перо. Дальнейшая эволюция этой группы шла по пути приспособления первоначально к лазанию по деревьям, в связи с чем задние конечности оставались орудием опоры тела о твердый субстрат. Передние конечности служили для обхвата пальцами ветвей. В последующем развивалась способность перепрыгивать с ветки на ветку. Чешуи, покрывающие верхнюю часть передней конечности, удлинились, образовав зачатки плоскости крыла (рис. 10). Дальнейшее лазание по деревьям вызвало развитие приспособления в виде противопоставления первого пальца задних конечностей остальным пальцам.

Следующим этапом эволюции было расширение краев чешуй и превращение их в перья, которые развивались, в первую очередь, на крыльях и

хвосте, а в последующем распространились по всему телу. Оперение тела, возможно, развивалось сначала как приспособление к термоизоляции, а уже потом приобрело и добавочную функцию обеспечения обтекаемости тела.

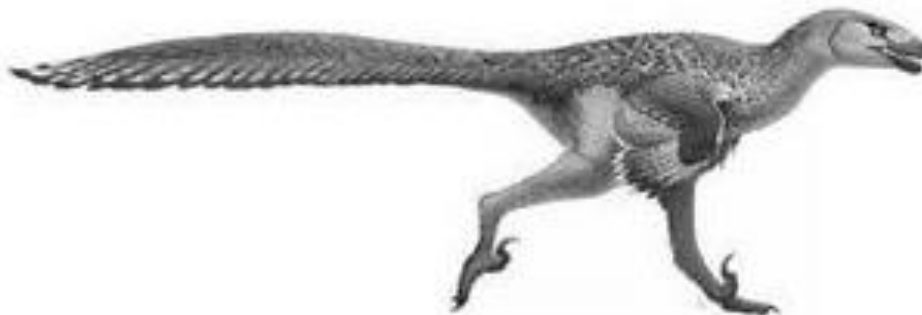


Рис. 10. Гипотетический предок птиц

Обособление птиц от рептилий произошло в конце триаса – начале юры, но ископаемых остатков древнейших птиц этого периода не найдено. В юрских отложениях (более 150 млн. лет назад) были найдены отпечатки перьев и отдельных частей скелета наиболее древней птицы – археоптерикса, по внешнему виду напоминавшего современную сороку. Его относят к отдельному подклассу ящерохвостых птиц (*Archaeornithes*), так как в отличие от современных он имел длинный хвост с 20 позвонками (рис. 11).



Рис. 11. Предок птиц – отпечаток скелета археоптерикса

К боковым поверхностям каждого позвонка крепились парные рулевые перья. Тело также было оперено. Плечо было похоже на птичье, пряжка в задней конечности еще не образовалась, а три хорошо развитых свободных пальца оканчивались острыми когтями. Как у всех пресмыкающихся, у археоптерикса имелись брюшные ребра, череп рептильного типа, но уже с некоторым подобием клюва, с тонкими костями и увеличенными глазницами. На верхних и нижних челюстях развивались альвеолярные зубы. Несмотря на то, что археоптериксы были древесными лазающими животными, спо-

собными к перепархиванию и планированию, никаких звеньев, связывающих первоптиц с настоящими летающими современными птицами, пока не обнаружено. По мнению ученых, археоптерикс представлял собой боковую ветвь в эволюции птиц.

За последнее время в меловых, юрских и триасовых отложениях были обнаружены останки многих примитивных птиц. Некоторые специалисты наиболее возможным предком птиц считают протоависа (первоптицу) из триасовых отложений, обнаруженных на территории США (рис. 12). Он имел больше признаков сходства с современными птицами, чем археоптерикс. Длина тела протоависа составляла около 35 см. Из-за наличия зубов в клюве в нем предполагали хищника, размещение глаз на передней части черепа свидетельствовало о ночном образе жизни. На груди имелся киль. По данным ученых, протоавис имел способность к полету, о чем свидетельствуют особые бугорки на костях – точки прикрепления перьев. Именно протоависа считают переходной формой между рептилиями и птицами.



Рис. 12. Протоавис (Protoavis)

Протоависа в большей степени сближают с веерохвостыми птицами, о чем говорит ряд общих признаков: гетероцельность шейных позвонков, большая мозговая полость черепа, бинокулярное зрение, длинный коракоид и лопатка с заостренным концом, крупные глазницы. Однако многие палеонтологи отвергают какую-либо связь протоависа с настоящими птицами.

Для окончательного решения вопроса о происхождении птиц требуются специальные исследования. Из отложений мелового периода известны две своеобразные группы птиц: ихтиорнисы (Ichthyornis) и гесперорнисы (Hesperornis). Гесперорнисы были водными птицами, не способными к полету. Киль у них не было, передние конечности в виде рудиментов плеча, а гребли они при плавании хорошо развитыми задними ногами. Внешне они были похожи на гагар. Ихтиорнисы хорошо летали, у них был развит скелет крыла и крупная грудина с высоким килем. У обеих групп на верхних и нижних челюстях развивались мелкие зубы.

В конце мела – в третичном периоде кайнозойской эры появились вполне типичные птицы, очень близкие к современным. В Миоцене состав орнитофауны был разнообразным. Появились представители большинства

современных отрядов. К сожалению, палеонтологические остатки этого времени малочисленны и не дают представления о характере и темпах эволюции птиц. Резкое увеличение числа видов птиц и формирование современных отрядов по времени совпадают с бурной эволюцией покрытосеменных растений и насекомых: возрастание потенциальных пищевых ресурсов способствовало выработке новых пищевых связей и тем самым обеспечивало интенсивное видообразование птиц.

3. Черты внешней и внутренней организации птиц

Птицы – высшие позвоночные, освоившие воздушную среду. Их внешнее и внутреннее строение во многом подчинено способности к полету. Кроме того, птицы являются теплокровными животными, у них высоко развита нервная система и выражена забота о потомстве.

Внешнее строение. Птицы имеют обтекаемое тело, относительно маленькую подвижную голову. На челюстях имеется роговой клюв, зубы отсутствуют. Передние конечности изменены в крылья и в передвижении по твердому субстрату не участвуют. Тело при передвижении опирается только на задние конечности. Пальцы нижних конечностей снабжены когтями различной длины у разных видов. Хвост сильно редуцирован, но это не бросается в глаза из-за хорошо развитого хвостового оперения. Все тело, кроме клюва и части нижних конечностей, покрыто перьями.

Кожные покровы и их производные. Кожа птиц тонкая, не имеет костных образований и почти лишена желез. Исключение составляет *копчиковая железа*, расположенная над корнем хвоста; ее секрет служит для смазывания перьев и для придания перьевому покрову водонепроницаемости. Копчиковая железа развита у водоплавающих птиц, у некоторых наземных видов (страусов, дроф), обитающих в засушливом климате, она отсутствует.

На концах пальцев имеются когти, а на нижней части ног (на пальцах, цевке, а у некоторых на голени) – роговые щитки. Тело покрыто перьями, которые у большинства видов располагаются не повсеместно, а лишь на некоторых участках – *птерилиях*. На других участках – *аптериях* – перьев практически нет (рис. 13).

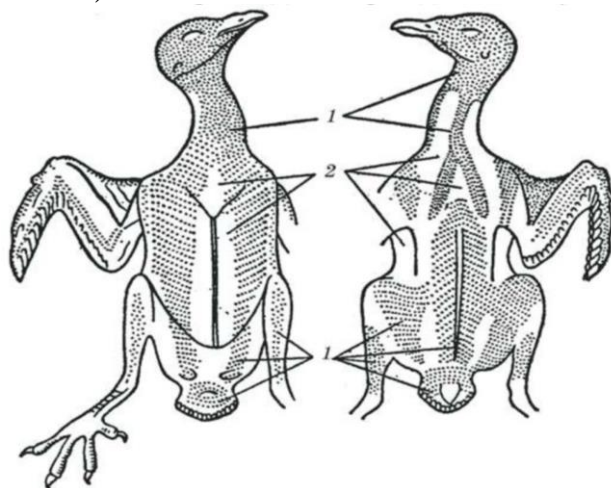


Рис. 13. Расположение птерилий (1) и аптерий (2) на теле птицы

Такое расположение перьев, свойственное летающим птицам, имеет приспособительное значение, т. к. облегчает сокращение мышц, подвижность кожи и перемещение перьев на туловище.

Перья птиц различны по строению и функции. Снаружи тело покрыто контурными перьями, состоящими из полого *стержня*, к которому прикреплены две боковые пластинки – *опахала*. Нижняя часть стержня погружена в кожу и носит название *очина*; большую верхнюю часть стержня, к которой прикреплены опахала, называют *стволом*. Опахало состоит из многочисленных длинных *бородок первого порядка*, на которых сидят *бородки второго порядка*. Последние снабжены очень мелкими *крючками*, сцепляющими бородки второго порядка между собой (рис. 14).

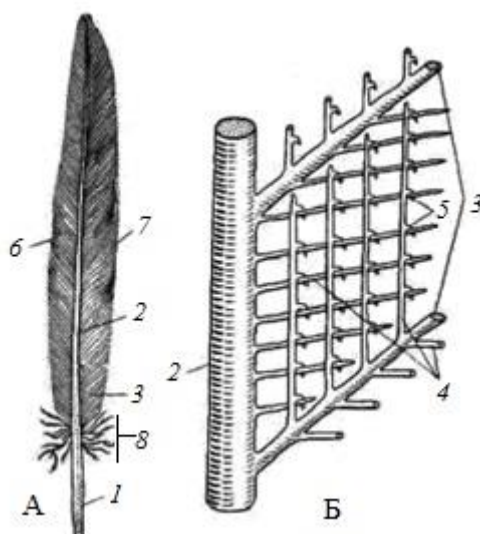


Рис. 14. Строение контурного пера.

А – общий вид; Б – схема строения опахала. 1 – очин, 2 – стержень, 3 – бородки, 4 – бородочки, 5 – крючочки, 6 – наружное опахало, 7 – внутреннее опахало, 8 – пуховая часть опахала

В итоге опахало представляет собой упругую эластичную пластинку. Контурные перья являются основой оперения. Они предохраняют тело птиц от потери тепла и механических воздействий, образуют гребную лопасть крыла и рулевую плоскость хвоста. В зависимости от расположения на теле контурные перья разделяются на группы. Так, длинные перья, формирующие лопасть крыла, называют *маховыми*. Различают первостепенные маховые, прикрепляющиеся к заднему краю скелета кисти, второстепенные – к задневерхней стороне локтевой кости и третьестепенные маховые, расположенные на плечевой кости (рис. 15). Длинные перья хвоста называются *рулевыми*; перья, покрывающие крылья сверху и снизу, – *кроющими крыла*, верхнюю часть хвоста – *надхвостьем* и т.д.

Под контурными перьями находятся мелкие *пуховые* перья. Стержень их тонкий, бородок второго порядка нет, поэтому опахала не образуют сомкнутых пластинок. Часто стержень пухового пера настолько укорочен, что бородки отходят от вершины одним пучком. Такое перо называют собственно *пухом*. Пуховые перья и пух особенно сильно развиты у водопла-

вающих и видов, обитающих в холодных странах. Основная их роль в уменьшении теплоотдачи. Среди пуха находятся чувствующие *нитевидные* перья, функция которых осязательная.

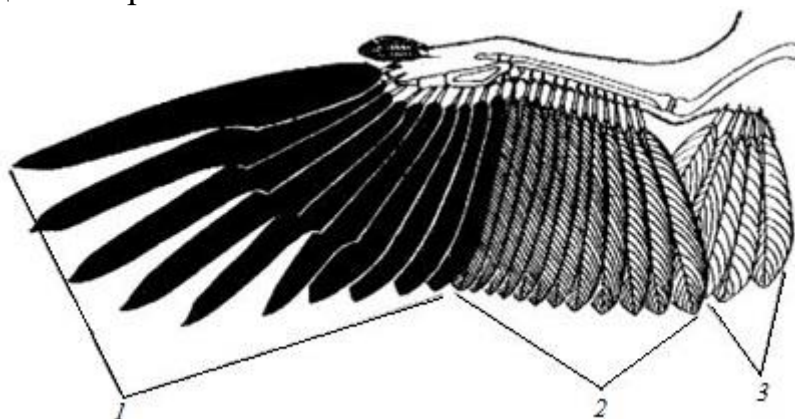


Рис. 15. Расположение маховых перьев на передней конечности.
1 – первостепенные маховые, 2 – второстепенные маховые, 3 – третьестепенные маховые

Развитие перьев имеет сходство по их закладке с чешуями рептилий. Зачаток пера, как и зачаток роговой чешуи, представляет собой бугорок соединительнотканного слоя кожи, покрытый снаружи эпидермисом. По мере роста бугорок отклоняется назад, а основание его опускается вглубь кожи, образуя влагалище будущего пера и его сосочек, богатый кровью, через который происходит питание растущего пера. Эктодермальная часть зачатка, разрастаясь, дифференцируется на продольное утолщение – будущий стержень и два продольных кия этого утолщения, которые в последующем распадаются на бородки опахала. Вначале зачаток пера покрыт снаружи тонким роговым чехликом, разрушающимся в последующем по мере формирования пера. После этого опахала освобождаются, и левая и правая их половинки раздвигаются в стороны.

Перья регулярно сменяются. У многих птиц в году бывает не одна, а две или три *линьки*. В последнем случае меняется обычно не все оперение, а только определенные его участки. Характер линьки у птиц различен. Хищные и насекомоядные, ловящие добычу в воздухе, линяют постепенно и не теряют способности к полету. Куриные, обитатели лесов, кустарниковых и травянистых зарослей линяют более быстро. В это время они с трудом могут подняться в воздух и держатся в укромных местах среди густой травы. Тетерева и глухари на короткий период вовсе не летают. Очень своеобразно линяют утки, гуси, лебеди, чистики, поганки, гагары и большинство пастушковых. Маховые перья у них выпадают почти одновременно, и птицы на долгое время утрачивают возможность летать. Гуси, некоторые утки, лебеди в это время собираются в глухих, труднодоступных местах по берегам рек, озер и морей, концентрируясь здесь в огромном количестве.

Мускулатура птиц обладает рядом особенностей, связанных с основными чертами их жизнедеятельности. Во-первых, мышечная система более дифференцирована, чем у рептилий, что обусловлено сложными движения-

ми при полете, хождении, лазании, добыче пищи. Во-вторых, наиболее крупные мышцы, приводящие в движение крылья, располагаются на туловище, а к самим конечностям идут сухожилия. Наконец, в-третьих, в связи с огромной работой, выполняемой крыльями, основная масса мускулатуры располагается не на спинной стороне тела, а на груди, где лежат мышцы, приводящие в движение крылья. Огромные *грудные* мышцы, прикрепляющиеся к килю грудины и достигающие 20% общей массы тела птицы, служат для опускания крыла. Лежащие под ними *подключичные* мышцы имеют несколько меньшие размеры и служат для поднятия крыльев.

Особого внимания заслуживают мышцы конечностей. Очень сложную мускулатуру имеют задние конечности (до 35 мышц).

Опорно-двигательный аппарат. Скелет птиц имеет ряд специфических особенностей, связанных с приспособлениями к полету и хождению по суше на задних конечностях. Особенности строения скелета заключаются, во-первых, в своеобразных видоизменениях конечностей и их поясов, во-вторых, в легкости и прочности всего скелета. Легкость его обеспечивается пневматичностью костей, прочность – срастанием многих костей еще на ранних стадиях онтогенеза (рис. 16).

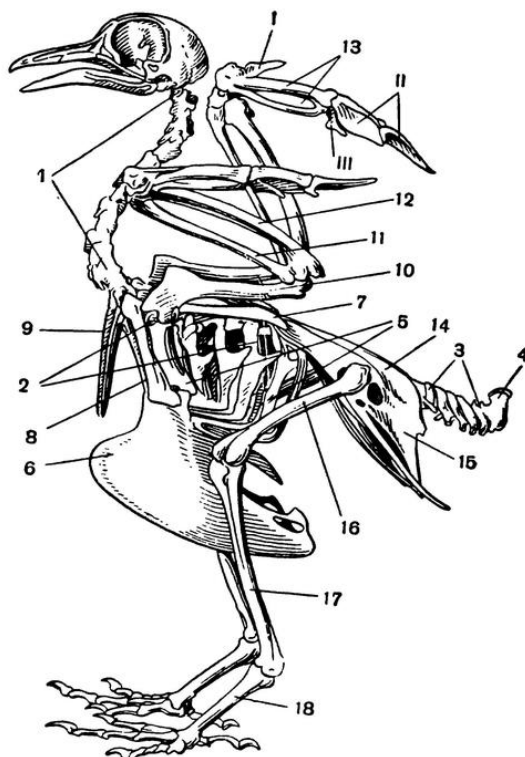


Рис. 16. Скелет птицы

1 – шейные позвонки; 2 – грудные позвонки; 3 – хвостовые позвонки; 4 – копчиковая кость; 5 – рёбра; 6 – киль грудины; 7 – лопатка; 8 – коракоид; 9 – ключицы; 10 – плечевая кость; 11 – лучевая кость; 12 – локтевая кость; 13 – палец (I, II, III – пальцы); 14 – сложный крестец; 15 – седалищная кость; 16 – бедро; 17 – кости голени; 18 – цевка.

Позвоночник включает *шейный, грудной, поясничный, крестцовый* и *хвостовой* отделы. Шейный отдел в связи со сложными движениями головы

обладает большой длиной и прекрасной подвижностью. Подвижность обусловливается своеобразной формой позвонков, которые имеют седлообразные сочленовные поверхности. Такие позвонки называют *гетероцельными*. Угол поворота головы достигает обычно 180° , а у сов даже 270° . Число шейных позвонков у разных видов птиц неодинаково и варьирует от 11 до 25. Два первых шейных позвонка имеют типичное для амниот строение, т.е. представлены атлантом и эпистрофеем.

Грудные позвонки (3-10) сращены между собой и с крестцом. Они несут ребра, подвижно сочлененные с грудиной. Ребро состоит из двух отделов, спинного и грудного, подвижно соединенных друг с другом и образующих угол, направленный вершиной назад. В связи с таким строением ребер грудина при сокращении соответствующих мышц может то отодвигаться, то приближаться к позвоночнику. Это изменяет объем грудной клетки и играет важную роль при дыхании.

Грудина представлена широкой костной пластиной, к которой причленяются грудные ребра. У летающих птиц грудина несет *киль*, к которому прикрепляются мышцы, приводящие в движение крылья. Только страусовые птицы, вторично утратившие способность летать, не имеют килля, их грудина слегка выпуклая. У пингвинов киль развит сильно, так как передние конечности у них выполняют большую работу при плавании.

Поясничные позвонки срастаются между собой, с подвздошными костями и с крестцовыми позвонками. С крестцовыми позвонками срастается часть хвостовых позвонков. В итоге образуется характерный для птиц *сложный крестец*, состоящий из большого числа позвонков (от 10 до 22). Однако истинных крестцовых позвонков у птиц, как и у рептилий, только 2. Сложный крестец имеет важное приспособительное значение в связи с опорой тела птиц только на задние конечности при движении по земле. Свободных хвостовых позвонков у птиц 6-9; хвостовой отдел заканчивается вертикальной костной пластинкой – *копчиковой* костью, или *пигостилем*, представляющим несколько сросшихся позвонков. Копчиковая кость служит опорой для прикрепления рулевых перьев.

Череп птиц по строению близок к черепу рептилий. По типу – он *диансидный* с редуцированной верхней дугой и *тропибазальный* (глазницы расположены впереди головного мозга); образован тонкими губчатыми костями. Череп легкий, резко увеличен объем мозговой коробки, глазницы большие, челюсти сильно вытянуты, лишены зубов и формируют клюв. Смещение большого затылочного отверстия на дно черепа увеличивает подвижность головы относительно шеи и туловища (рис. 17).

Затылочный отдел составлен четырьмя *затылочными* костями (*основной*, двумя *боковыми* и *верхней*). *Затылочный мышцелок*, как и у рептилий, один. Слуховая капсула формируется тремя *ушными* костями, которые у взрослых птиц сливаются в одну ушную кость.

Дно черепа образовано *основной клиновидной* и *переднеклиновидной* костями, а также *нёбными* и *крыловидными*.

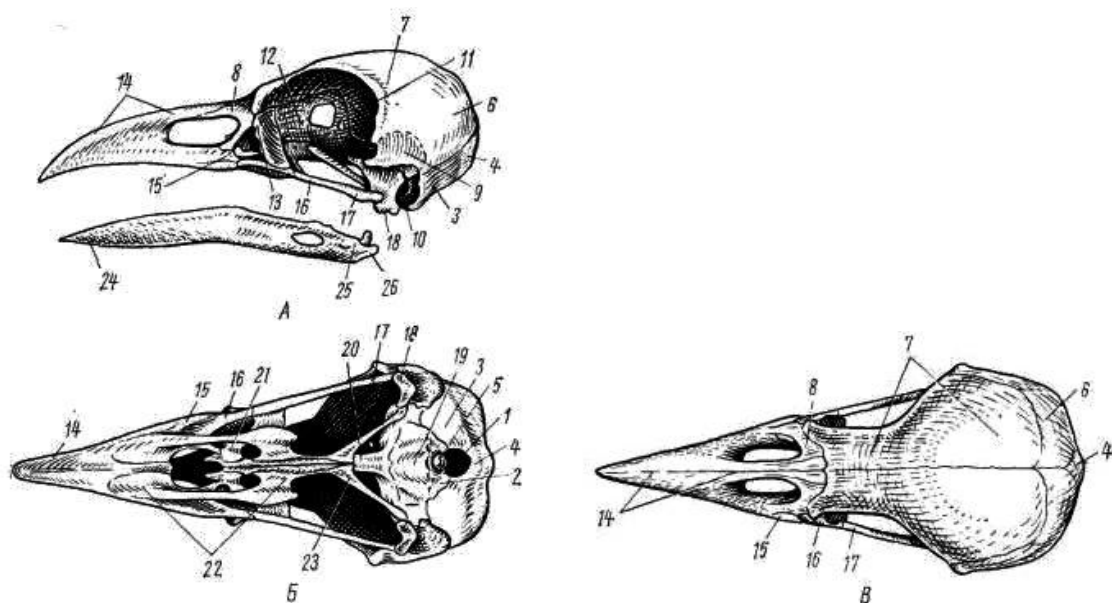


Рис. 17. Череп птицы.

1 – большое затылочное отверстие; 2 – основная затылочная кость; 3 – боковая затылочная кость; 4 – верхняя затылочная кость; 5 – затылочный мыщелок; 6 – теменная кость; 7 – лобная кость; 8 – носовая кость; 9 – чешуйчатая кость; 10 – наружный слуховой проход; 11 – боковая клиновидная кость; 12 – средняя обонятельная кость; 13 – предлобная кость; 14 – предчелюстная кость; 15 – верхнечелюстная кость; 16 – скуловая кость; 17 – квадратно-скуловая кость; 18 – квадратная кость; 19 – основная височная кость; 20 – клювовидный отросток парасфеноида; 21 – сошник; 22 – небная кость; 23 – крыловидная кость; 24 – зубная кость; 25 – сочленовная кость; 26 – угловая кость

Крышу черепа формируют парные *носовые, лобные, теменные и чешуйчатые* кости. Верхняя челюсть представлена *межчелюстными* и *верхнечелюстными* костями. К последним сзади причленяются палочковидные *скуловые* и *квадратно-скуловые* кости, которые, в свою очередь, соединяются с *квадратными* костями. В итоге образуется весьма характерная для птиц *нижняя височная дуга*, отграничивающая глазницу и височную яму. Нижняя челюсть состоит из гомологичной меккелеву хрящу *сочленовной* кости и из кожного происхождения *зубной, пластинчатой, угловой* и *венечной* (надугловой) костей.

Подъязычный аппарат костный, в виде удлинённой пластинки и очень длинных рожков, гомологичных первой паре жаберных дуг, лежит в области гортани. Слуховая косточка, как и у рептилий, одна (стремечко).

Передние конечности и их пояс в связи с приспособлениями к полету имеют ряд особенностей. Пояс состоит из *лопатки, коракоида* и *ключицы*, которые своими проксимальными концами формируют площадку для причленения плечевой кости. Лопатки длинные, саблевидно изогнутые, лежат на ребрах, по которым они могут свободно скользить. Крупный коракоид одним концом упирается в грудину, другой конец дает опору для причленения плеча. Левая и правая ключицы срастаются между собой, образуя характерную для птиц *вилочку*, придающую поясу особую упругость.

Скелет самого крыла состоит из всех типичных для пятипалой конечности отделов (рис. 18). При этом *плечо* и *предплечье* существенно не

изменены, *кисть*, наоборот, имеет ряд особенностей. *Запястье* сильно редуцировано. Его проксимальные части срастаются в две косточки, а дистальные – с пястью. *Пясть* состоит из двух удлинённых костей, сращённых как в проксимальном, так и в дистальном отделе и образующих в итоге сложную *пястно-запястную* кость, *пряжку*. Основной сустав – *межзапястный*, или *интеркарпальный*. Из пальцев сохраняются только три – второй, третий и четвёртый, при этом только третий палец имеет две фаланги, а второй и четвёртый – по одной.

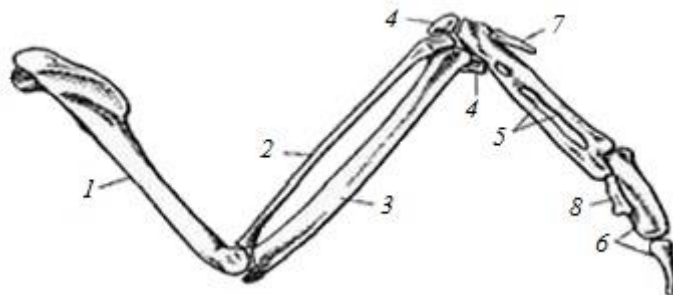


Рис. 18. Скелет крыла птицы.

1 – плечевая кость; 2 – лучевая кость; 3 – локтевая кость; 4 – косточки запястья; 5 – пряжка; 6 – фаланги II пальца; 7 – фаланга I пальца; 8 – фаланга III пальца

Задние конечности и их пояс также имеют ряд особенностей, связанных с тем, что при хождении вся тяжесть тела переносится на задние конечности. Прочность таза определяется сращением больших *подвздошных* костей со сложным крестцом. С подвздошными костями срастаются крупные *седалищные* кости. *Лобковые* кости малы; в виде тонких палочек они присоединены к наружной краю седалищных. Все три кости таза принимают участие в образовании вертлужной впадины. Таз открытого типа: лобковые и седалищные кости правой и левой сторон не срастаются друг с другом по средней линии тела. Это дает возможность откладывать крупные яйца.

Бедро – длинная трубчатая кость. *Голень* состоит из двух костей, однако полностью развивается только *большая берцовая* кость, *малая берцовая* кость рудиментарна и прирастает к первой. Ее редукция связана с тем, что у большинства птиц все элементы конечности двигаются в одной плоскости. К большой берцовой кости прирастает верхний (проксимальный) ряд косточек предплюсны. Дистальный (нижний) ряд косточек предплюсны и все кости плюсны сливаются в единую кость – *цевку*, или *плюсно-предплюсну*. Сустав, проходящий между косточками предплюсны – *интертарзальный*. К дистальному концу цевки прикрепляются фаланги пальцев. Пальцев у птиц чаще всего бывает 4, реже 3 и только в одном случае (африканский страус) – 2.

Органы пищеварения. Теплокровность и высокая подвижность птиц обеспечивается потреблением значительного количества пищи. Общий спектр кормов значительно разнообразен, чем у рептилий.

Большинство птиц животоядны. Размер добычи определяется величиной птицы и способами ее охоты. Многие виды питаются б/п (фламинго),

попутно используя растительные корма (ягоды, семена, вегетативные части растений). Растительноядными птицами являются гуси, некоторые куриные и пастушковые. Все они используют и животные корма. Много и всеядных видов. Основным органом захвата пищи – клюв. Хищные птицы и совы схватывают добычу лапами, а клювом ее умерщвляют и разрывают. Разнообразие форм клюва отражает характер пищевой специализации. Хищники, совы, бакланы имеют на конце клюва острый крючок, цапли и журавли – острые режущие края. Это помогает удерживать крупную подвижную добычу. Насекомоядные воробьиные имеют тонкий пинцетообразный клюв для вытаскивания мелких б/п из их убежищ. У воробьиных птиц, питающихся семенами, клюв крепкий, с режущими краями.

У большинства птиц конический язык занимает почти все дно ротовой полости; в его основной части развиты ороговевшие шипики, помогающие удерживать добычу. У птиц, питающихся цветочным соком (колибри), язык сворачивается в трубку, через которую засасывается нектар. У дятлов язык сильно выдвигается и на конце снабжен крючковидными шипиками, облегчающие вытаскивание насекомых из узких ходов. У видов, глотающих добычу целиком или большими кусками, язык мал.

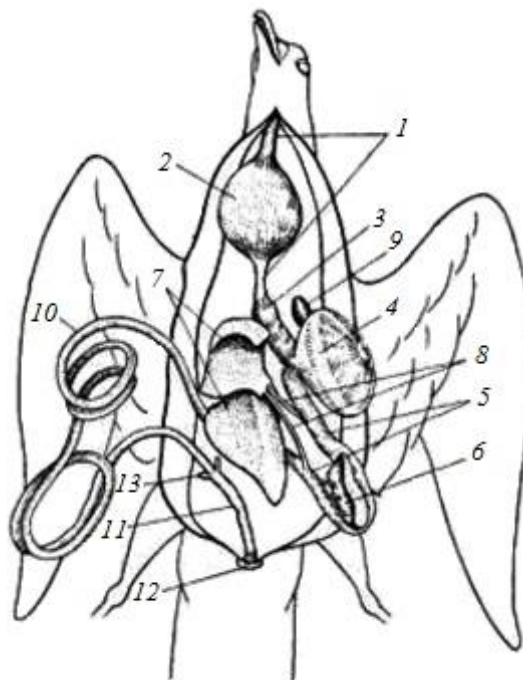


Рис. 19. Пищеварительная система птицы

1 – пищевод, 2 – зоб, 3 – железистый желудок, 4 – мускульный желудок, 5 – двенадцатиперстная кишка, 6 – поджелудочная железа, 7 – печень, 8 – желчные протоки, 9 – селезенка, 10 – петли тонкой кишки, 11 – прямая кишка, 12 – клоака, 13 – слепые кишки, 14 – кутикула мускульного желудка, 15 – вход в двенадцатиперстную кишку

Под языком у некоторых птиц есть углубление (сильно растягивающееся), которое служит местом временного хранения пищи (вороновые, вьюрки, пеликаны). Слюнные железы облегчают проглатывание пищи. У ласточек, стрижей-саланганов слюна липкая, густеющая на воздухе – использу-

ется для постройки гнезд. У некоторых птиц в слюне присутствует фермент амилаза, функция которой переваривание углеводов.

Позади языка лежит гортанная щель (ведет в трахею), за которой ротовая полость незаметно переходит в пищевод, лежащий под кожей шеи (рис. 19). У куриных, голубей, хищников, попугаев в нижней части пищевода есть расширение – зоб, служащий временнымместилищем пищи. У голубей в период размножения эпителиальные клетки зоба усиленно делятся, затем отторгаются и попадают в его полость. Они вместе с лимфой образуют «маточное молочко», которым вскармливаются птенцы.

Желудок имеет 2 отдела: железистый и мускульный. Железистый желудок отличается обилием желез, выделяющих пищеварительные ферменты. Мускульный желудок имеет толстые мускульные стенки, а его эпителиальные железы выделяют секрет, образующий прочную рогоподобную выстилку – кутикулу. У растительноядных видов на толстой кутикуле образуются бугры. В этом отделе пища перетирается благодаря камешкам (гастролитам), которые птица специально заглатывает. Их запас регулярно возобновляется. Таким образом, мускульный желудок птиц выполняет ту же функцию, что и зубы млекопитающих при пережевывании пищи. Мелко перетертая пища поступает в кишечник, а непереваренные и не измельченные остатки (волосы, перья, кости, хитин) у многих птиц сбиваются в плотный комок – погадку – и через пищевод и рот выбрасываются наружу.

Кишечник подразделяется на 12-типерстную кишку, узкой петлей охватывающая поджелудочную железу. Двулопастная печень имеет желчный пузырь (нет у ряда видов, например, голубей). Желчные протоки и протоки поджелудочной железы впадают в 12-типерстную кишку, которая незаметно переходит в тонкую. Тонкая кишка образует несколько петель и переходит в короткую прямую кишку, впадающую в клоаку. На границе тонкой и прямой кишок расположены парные выросты – слепые кишки. У птенцов развит толстостенный слепой вырост спинной стороны клоаки – фабрициева сумка, в которой формируются белые кровяные элементы; у взрослых птиц она редуцируется.

Кишечник длиннее у растительноядных и превышает длину тела в 10 и более раз; у части видов хорошо развиты слепые кишки, в которых пища подвергается перевариванию под воздействием собственных ферментов и при участии специфической микрофлоры. У насекомоядных кишечник короткий и превышает длину тела в 4-6 раз. Интенсивность пищеварения у птиц очень высока. Например, переваривание гусеницы воробьями происходит за 15-20 мин, жуков – около 1 ч, зерна – 3-4 ч.

Органы дыхания. Дыхательная система обеспечивает у птиц высокий уровень потребления кислорода. Через парные ноздри воздух засасывается в носовую полость и через хоаны переходит в рот. Сюда же открывается гортань, которая поддерживается тремя гортанными хрящами. В отличие от млекопитающих верхняя гортань птиц не имеет голосовых складок и не служит источником звуков. За гортанью идет трахея – гибкая трубка, про-

свет которой поддерживают хрящевые трахейные кольца. Трахея распадается на два бронха, каждый из которых входит в соответствующее легкое и там ветвится. Нижняя часть трахеи и начальные участки бронхов формируют характерную для птиц нижнюю гортань – голосовой аппарат. Источником звуков служат вибрирующие при прохождении воздуха перепонки, расположенные между последними кольцами трахеи и полукольцами бронхов. Специальная мускулатура меняет натяжение перепонки, изменяя характер издаваемых звуков.

Легкие невелики, плотные и мало растяжимы. Они прирастают к ребрам по бокам позвоночника. В легких бронхи распадаются на 15-20 вторичных бронхов, большинство которых заканчиваются слепо, а часть сообщаются с воздушными мешками. Вторичные бронхи сообщаются друг с другом многочисленными мелкими парабронхами, от которых отходит множество бронхиол – ячеистых выростов, густо оплетенных легочными кровеносными капиллярами. Именно здесь происходит насыщение крови кислородом. С легкими связаны воздушные мешки – прозрачные тонкостенные выросты слизистой оболочки вторичных бронхов. Их объем в 10 раз превышает объем легких. Один из воздушных мешков – межключичный – непарный, четыре парных – шейные, передне- и заднегрудные, брюшные. Воздушные мешки расположены между внутренними органами, а их отростки проникают под кожу и в полости крупных костей (плечо, бедро).

Акт дыхания осуществляется благодаря расширению и сужению грудной полости. При вдохе увеличивается объем полости тела и воздушные мешки расширяются, засасывая воздух. При этом воздух из легких направляется в передние воздушные мешки, а воздух из внешней среды по трахее, бронхам и их разветвлениям идет в легкие и в задние воздушные мешки – заднегрудные и брюшные. При выдохе объем полости тела уменьшается и под давлением внутренних органов воздух выходит из воздушных мешков. Содержащий много кислорода воздух из задних мешков нагнетается в легкие, а воздух из передних мешков (межключичного, шейных и переднегрудных), содержащий мало кислорода, но много углекислого газа, проталкивается в трахею и выводится наружу. Таким образом, насыщенный кислородом воздух практически непрерывно (при вдохе и при выдохе), проходит через легкие, обогащая кровь кислородом («двойное дыхание»).

Помимо интенсификации дыхания воздушные мешки предотвращают перегрев организма при интенсивном движении, т.к. избыток тепла удаляется постоянно сменяющимся воздухом.

Кровеносная система. Полностью разобщены большой и малый круги кровообращения; правая (венозная) половина сердца полностью отделена от левой (артериальной). Сердце четырехкамерное, из двух предсердий и двух желудочков (рис. 20). Венозная кровь по крупным венам собирается в правое предсердие и переходит в правый желудочек. От него отходит *легочная артерия*, разделяющаяся на правую и левую ветви, которые направляются в легкие с венозной кровью. Окислившаяся в легких артериальная кровь по

легочным венам поступает в левое предсердие. Это малый круг кровообращения.

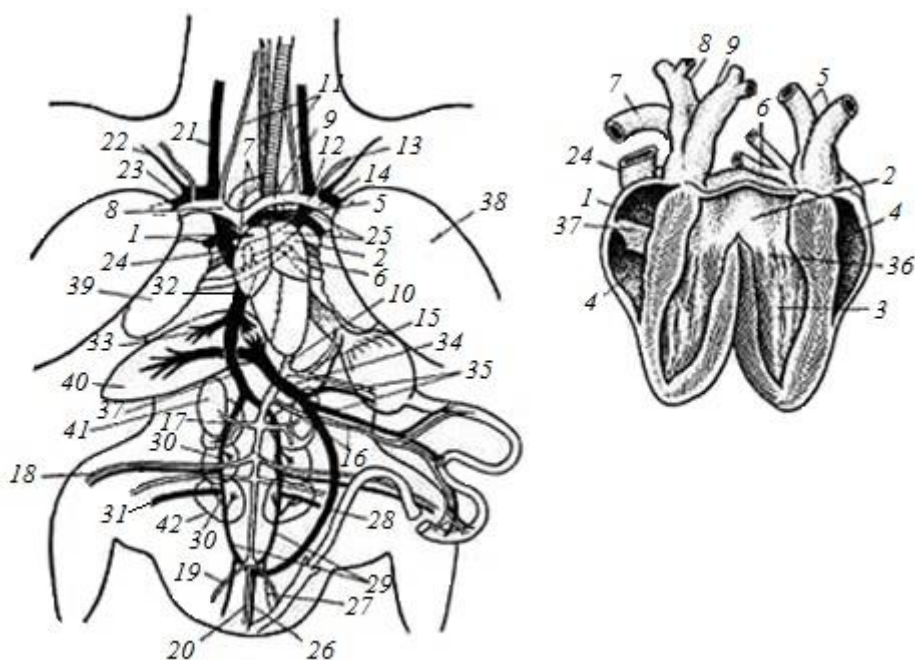


Рис. 20. Схема кровеносной системы птицы:

А – общий вид (белым цветом показаны кровеносные сосуды с артериальной кровью, черным – венозной); Б – вскрытое сердце:

1 – правое предсердие, 2 – левое предсердие, 3 – левый желудочек, 4 – правый желудочек, 5 – легочная артерия, 6 – легочная вена, 7 – правая дуга аорты, 8 – правая безымянная артерия, 9 – левая безымянная артерия, 10 – спинная аорта, 11 – общая сонная артерия, 12 – подключичная артерия, 13 – плечевая артерия, 14 – грудная артерия, 15 – внутренностная артерия, 16 – брыжеечная артерия, 17 – почечная артерия, 18 – бедренная артерия, 18 – седалищная артерия, 19 – подвздошная артерия, 20 – хвостовая артерия, 21 – яремная вена, 22 – плечевая вена, 23 – грудная вена, 24 – правая передняя полая вена, 25 – левая передняя полая вена, 26 – хвостовая вена, 27 – внутренняя подвздошная вена, 28 – копчиково-брыжеечная вена, 29 – воротная вена почек, 30 – общая подвздошная вена, 31 – бедренная вена, 31 – седалищная вена, 32 – задняя полая вена, 33 – печеночные вены, 34 – воротная вена печени, 35 – вены пищеварительного тракта, 36 – клапан между левым предсердием и левым желудочком, 37 – клапан между правым предсердием и правым желудочком, 38 – грудные мышцы, 39 – легкое, 40 – печень, 41 – семенник, 42 – почка

Большой круг кровообращения начинается левым желудочком, от которого отходит *правая дуга аорты* (левая дуга редуцирована). От нее отходят два сосуда – *правая и левая безымянные артерии*, которые разделяются на идущие в голову *сонные артерии* и *подключичные артерии*. Подключичные артерии разделяются на идущие в мышцы крыла *плечевые артерии* и в мышцы грудины крупные *грудные артерии*. Правая дуга аорты переходит в *спинную аорту*, от которой к органам идут (самые крупные) непарные *внутриностная* и *брыжеечная артерии* (снабжают кровью желудок и кишечник), парные *бедренные* и *седалищные артерии* (снабжают кровью задние конечности, мышцы брюшной стенки и органы тазовой области).

Венозная система птиц похожа на таковую у рептилий. Отличается частичной редуциацией воротной системы почек и редуциацией брюшной вены, функционально замещенной *копчиково-брыжеечной веной*. Из головы

кровь собирается в парные *яремные вены*, из крыла – в *плечевую вену*, из грудных мышц – в *грудную вену*. Эти три вены вместе с несколькими мелкими сосудами сливаются в короткие левую и правую *передние полые вены*, впадающие в правое предсердие. Несколько мелких вен, собирающих кровь из клоакальной области, сливаются вместе и образуют три вены: *непарную копчиково-брыжеечную вену*, которая впадает в *воротную вену печени*, и парные *воротные вены почек*, каждая из которых входит в соответствующую почку.

В отличие от рептилий у птиц только часть крови расходуется по почечным капиллярам, а остальная кровь движется по крупным сосудам – продолжениям воротных вен почек – общим *подвздошным венам*, в которые впадают *седалищные и бедренные вены*. Приняв *почечные вены*, общие подвздошные вены выходят из почек и сливаются в *заднюю полую вену*, которая проходит через печень, принимая *печеночные вены*, и впадает в правое предсердие.

Сердце у птиц относительно крупное: его масса составляет около 1% от массы тела, а у видов с быстрым полетом до 1,5-2%. У мелких видов относительные размеры сердца больше, чем у крупных. Сердцебиение активное: у птиц средней величины (с массой около 0,5 кг) в покое пульс 200-300 ударов в мин, а в полете возрастает до 400-500 ударов в мин; у мелких птиц в покое пульс равен 400-600 ударов в мин, в полете до 1000. Общее количество крови, число эритроцитов и содержание гемоглобина у птиц выше, чем у рептилий.

Нервная система. Нервная система птиц подразделяется на центральную и периферическую. Центральная нервная система представлена головным и спинным мозгом. Периферическая система – это все те нервы, которые идут от центральной нервной системы ко всем частям тела.

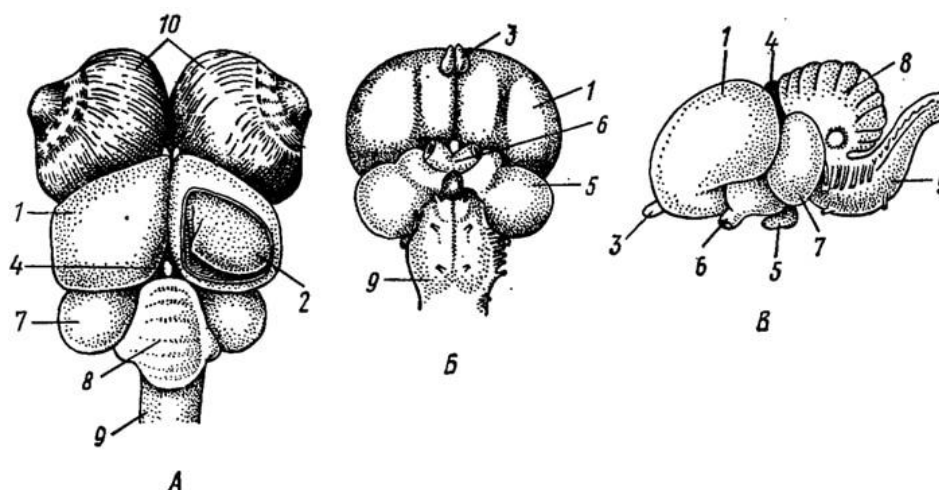


Рис. 21. Строение головного мозга птицы: А – сверху с глазными яблоками (вскрыта крышка правого полушария), Б – снизу, В – сбоку.

1 – большие полушария; 2 – полосатое тело правого полушария; 3 – обонятельные доли; 4 – эпифиз; 5 – гипофиз; 6 – хиазма и зрительные нервы; 7 – зрительные доли среднего мозга; 8 – мозжечок; 9 – продолговатый мозг; 10 – глаза.

Головной мозг (рис. 21) имеет большие размеры и превышает массу спинного мозга в два раза. Укрупнение головного мозга обусловлено развитием полушарий переднего мозга, значительную часть которых составляют полосатые тела – разрастания дна и стенок боковых желудочков переднего мозга. Крыша полушарий развита относительно слабо и представлена тонким слоем нервных клеток (архипаллиумом) и хорошо развитым межклеточным веществом. Обонятельные доли малы, что связано с недоразвитием органов обоняния. На спинной поверхности промежуточного мозга, прикрытого сверху полушариями, располагается эпифиз, а на дне – крупный гипофиз, состоящий из трех долей (передней, средней и задней).

В среднем мозге выделяются очень крупные зрительные доли, сильно отодвинутые в боковых направлениях от средней линии ствола мозга расположенным сзади массивным мозжечком. Зрение для птиц играет очень большое значение (особенно у дневных). В зрительных долях происходит высший анализ сигналов, полученных от периферических органов зрения.

Крупный мозжечок примыкает к большим полушариям. Он имеет сложное складчатое строение и является центром координации движений и равновесия. Продолговатый мозг плавно переходит в спинной.

Спинной мозг имеет типичное сегментарное строение – в области отхождения нервов, формирующих сплетения, образуются местные утолщения спинного мозга. Его длина у взрослых птиц короче позвоночника.

Периферическая нервная система представлена нервами. От головного мозга отходит 12 пар нервов (справа и слева), главным образом к органам чувств (глаза, уши, язык). Одна пара (блуждающий нерв) идет в область тела и снабжает нервами сердце, гортань и пищеварительные органы. От спинного мозга посегментно отходят передние и задние корешки, которые, соединяясь, образуют парные спинномозговые нервы. Некоторые нервы образуют нервные сплетения (плечевое и пояснично-крестцовое), волокна которых иннервируют кожу и мышцы конечностей.

Орган зрения развит достаточно хорошо, поскольку для большинства птиц зрение является основным способом ориентации. Глаза крупные, особенно у тех птиц, которые деятельны в сумерки и ночью, либо у высматривающих добычу издалека. Относительное соотношение массы глаз к массе тела у разных птиц широко варьирует, что связано с условиями жизни. Например, у гусей, которым необходимо видеть близлежащие предметы, соотношение 1/570, тогда как совы, питающиеся ночью, имеют соотношение 1/30.

У некоторых птиц (например, сов) зрение бинокулярное, т.е. у них зрительные оси обоих глаз совпадают. Это достигается благодаря наличию у них лицевого диска. У большинства птиц зрение монокулярное, т.е. каждый глаз имеет свою зрительную ось, что позволяет птице охватывать зрением очень большое пространство не только спереди, но и с боков (поле зрения при этом около 150°, а при бинокулярном 30-50°). Однако совы компенси-

руют недостаточно большое поле зрения большой подвижностью шеи – они легко поворачивают голову на 270° вокруг своей оси.

Птицы отличаются от других позвоночных двойным механизмом аккомодации глаза. Хрусталик глаза не только изменяет свою кривизну под действием ресничной мышцы, но также изменяется расстояние между хрусталиком и сетчаткой. Это достигается сокращением кольцевых мышц, окружающих склеру. Все это обеспечивает глазу птицы удивительную остроту, особенно у хищных птиц.

Все птицы обладают цветным зрением, распознавая не только основные цвета, но и их оттенки. Поэтому в оперении птиц так часто встречаются яркие цветные пятна, выполняющие функцию видовых меток.

Орган слуха является у птиц важным рецептором ориентации и общения. Он состоит из среднего и внутреннего уха, в котором улитка развита лучше, чем у рептилий, и обособлена перехватом от мешочка преддверия. В барабанной полости имеется одна слуховая косточка (стремечко), слуховые трубы объединяются и открываются в глотку общим отверстием. Барабанная перепонка погружена ниже уровня кожи и к ней ведет канал – наружный слуховой проход, по краю которого у части видов птиц образуется складка кожи – зачаток наружного уха (хорошо развит у сов). Некоторые птицы (саланганы) способны к эхолокации, поэтому они способны летать в полной темноте пещер и при этом не наткнуться на предметы.

Обоняние у большинства птиц почти не развито, хорошо различают запахи лишь немногие птицы, например, киви, которая разыскивает пищу в подстилке, гриф-индейка, отыскивающий падаль по запаху, и др.

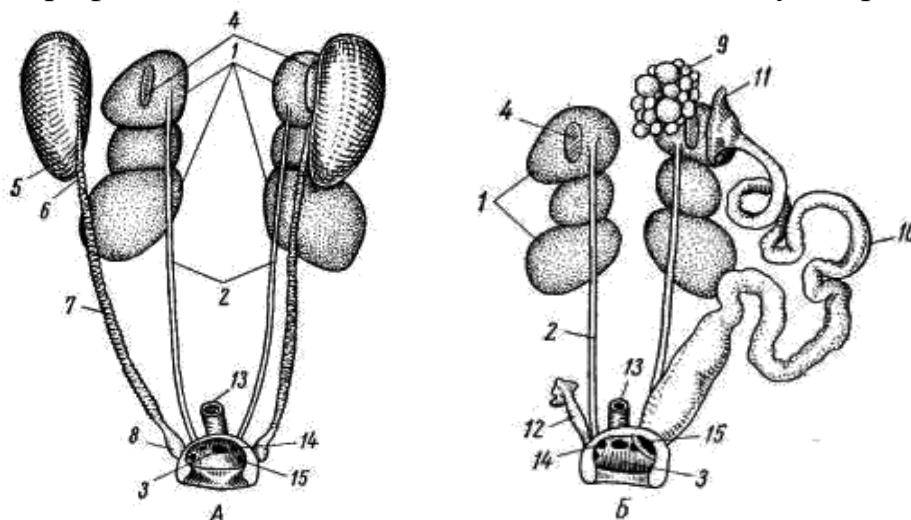


Рис. 22. Мочеполовая система птицы.

А – самец; Б – самка: 1 – почки, 2 – мочеточник, 3 – полость клоаки, 4 – надпочечник, 5 – семенник, 6 – придаток семенника, 7 – семяпровод, 8 – семенной пузырек, 9 – яичник, 10 – левый яйцевод, 11 – воронка яйцевода, 12 – остаток редуцированного правого яйцевода, 13 – прямая кишка, 14 – мочевое отверстие, 15 – половое отверстие

Органы выделения (рис. 22). Выделение продуктов распада и регуляции водного обмена осуществляется почками. Метанефрические крупные почки лежат в углублениях тазового пояса. От каждой почки отходит моче-

точник, впадающий в клоаку. Мочевого пузыря нет. Конечным продуктом белкового обмена является мочева кислота, легко выпадающая из раствора кристалликами, образующими белую кашицеобразную массу.

Размеры почечных клубочков в почках невелики, что снижает интенсивность фильтрации и уменьшает потери воды. Основная масса мочева кислоты попадает в просвет почечных канальцев не столько путем фильтрации из клубочков, сколько путем секреции специальными железистыми клетками стенок почечных канальцев, оплетенных капиллярами воротной системы почек.

Почечные канальцы еще выполняют осморегуляторную функцию. В нефроне птиц появляется V-образноизогнутый средний отдел – петля Генле (нет у анамний и рептилий), густо оплетенная капиллярами. Проницаемость стенок петли создает возможность пассивной реабсорбции воды из первичной мочи в зонах повышенной солености, а ионы натрия реабсорбируются в восходящей части петли и в концевой части канальцев. Этот механизм обеспечивает образование концентрированной мочи. Дополнительно всасывание воды происходит в клоаке.

У большинства птиц есть носовые железы, расположенные на лобных костях над орбитой. Особенно сильно развиты у морских птиц (трубноносые, веслоногие и др.), у некоторых пустынных, которые пьют соленую воду. В секрете носовых желез, который стекает через ноздри наружу, концентрация поваренной соли в 4-5 раз выше, чем в крови, и которая в двое выше, чем в морской воде. Выделение такого концентрированного раствора позволяет птицам пить соленую воду. Избыток других солей выделяется через почки с мочой.

Половая система. Птицы яйцекладущие, с особенно развитой заботой о потомстве. Среди нет яйцеживородящих и живородящих форм.

Парные бобовидные семенники расположены около переднего края почек. К началу размножения их объем увеличивается в 300-1000 раз. К внутреннему краю каждого семенника прилегает придаток семенника – остаток мезонефроса. От каждого придатка семенника начинается тонкий семяпровод (гомологичен вольфову каналу), проходящий по брюшной поверхности почки и впадающий в клоаку, образовав перед этим небольшое расширение семенной пузырек для скопления зрелых сперматозоидов. Копулятивный орган есть у немногих видов (страусовые, тинаму, гусеобразные). У остальных оплодотворение происходит путем прижатия наружного отверстия клоаки самца к клоаке самки.

У самок развивается только левый яичник; редукция правого яичника и яйцевода определяется тем, что при крупных размерах яиц одновременное их формирование в парных яичниках невозможно. Левый яйцевод воронкой открывается в полость тела около яичника, а его утолщенный задний (маточный) отдел впадает в левую часть клоаки. У некоторых птиц есть остаток редуцированного правого яйцевода. К началу размножения часть фолликул увеличивается в размерах за счет накопления желтка. Одновременно

происходит удлинение и набухание яйцевода. Созревшая яйцеклетка через разрыв стенок фолликула выпадает в полость тела, затем попадает в яйцевод через воронку. Оплодотворение происходит в начальной части яйцевода. Оплодотворенное яйцо перемещается по направлению к клоаке и покрывается вторичными оболочками – выделениями желез стенок яйцевода. От момента проникновения яйцеклетки в яйцевод до полностью сформированного и готового к откладке яйца у разных птиц проходит 12-48 ч.

4. Особенности размножения птиц

В отложенном яйце на анимальном полюсе желтка плавает зародышевый диск – результат дробления оплодотворенного ядра яйцеклетки и окружающего его тонкого слоя протоплазмы. Желток окружен тонкой желтковой оболочкой, которая сформировалась из выделений начальной части яйцевода (рис. 23). Толстая белковая оболочка состоит из нескольких слоев – более густых и более жидких. Снаружи белковая оболочка покрыта двумя тонкими пергаментобразными подскорлуповыми оболочками, которые в тупом конце яйца расходятся, образуя воздушную камеру. От внутренней подскорлуповой оболочки к желтку тянутся халазы – извитые жгуты плотного белка. Свободно поворачивающийся на халазах желток при любом положении яйца имеет зародышевый диск наверху. Наружная оболочка яйца – плотная известковая оболочка.

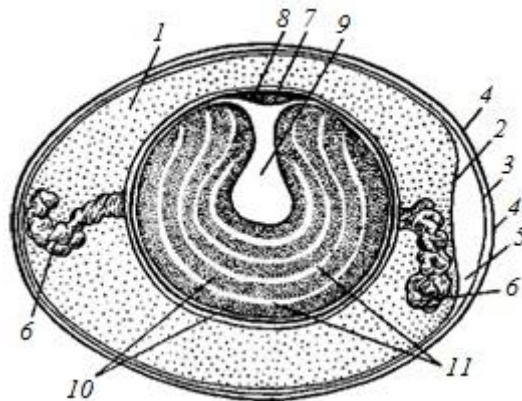


Рис. 23. Строение яйца птицы.

- 1 – белковая оболочка; 2,3 – внутренний и наружный слои скорлуповой оболочки;
4 – известковая скорлупа; 5 – воздушная камера; 6 – халаза; 7 – желтковая оболочка;
8 – зародышевый диск; 9, 11 – белый желток; 10 – желтый желток.

Развитие зародыша происходит за счет большого количества яйца, который скапливается в вегетативном полюсе яйца. Такие яйца называются телолецитальными. Дробление дискоидального типа, при этом борозды дробления не распространяются на богатое желтком вегетативное полушарие, поэтому на анимальном полюсе из бластомеров формируется диск, который сначала состоит из одного слоя клеток, а потом становится многослойным.

При откладывании яйца дробление клеток в зародышевом диске приостанавливается и возобновляется с началом высидывания. В центральной части зародышевого диска образуется утолщение – первичная бороздка, в которой происходит формирование трех зародышевых листков: эктодермы, мезодермы и энтодермы. Далее идут два параллельных процесса: разрастание краев зародышевого диска, приводящее к образованию зародышевых оболочек и к обрастанию желтка, и развитие зародыша, формирующегося в области первичной полоски.

В первые сутки из энтодермы формируется хорда, лежащая над ней полоска эктодермы дает начало нервной трубке, на переднем конце которой формируются мозговые пузыри. По бокам хорды и нервной трубки мезодерма дифференцируется на сомиты и начинают формироваться целом, кровеносные сосуды и сердце, пищеварительная трубка с пятью парами жаберных щелей в области глотки, которые вскоре зарастают. Зародыш обособляется от периферических участков зародышевого диска. Далее формируется клюв, появляются зачатки конечностей. На 2-3 день инкубации в периферийных участках зародышевого диска развивается сосудистое поле – густая сеть капилляров, которые сливаются в желточные вены, впадающие в сердце (рис. 24). По ним питательные вещества желтка поступают в кровяной ток зародыша. Одновременно формируются зародышевые оболочки – серозная и амниотическая. Как вырост задней кишки зародыша образуется аллантаис.

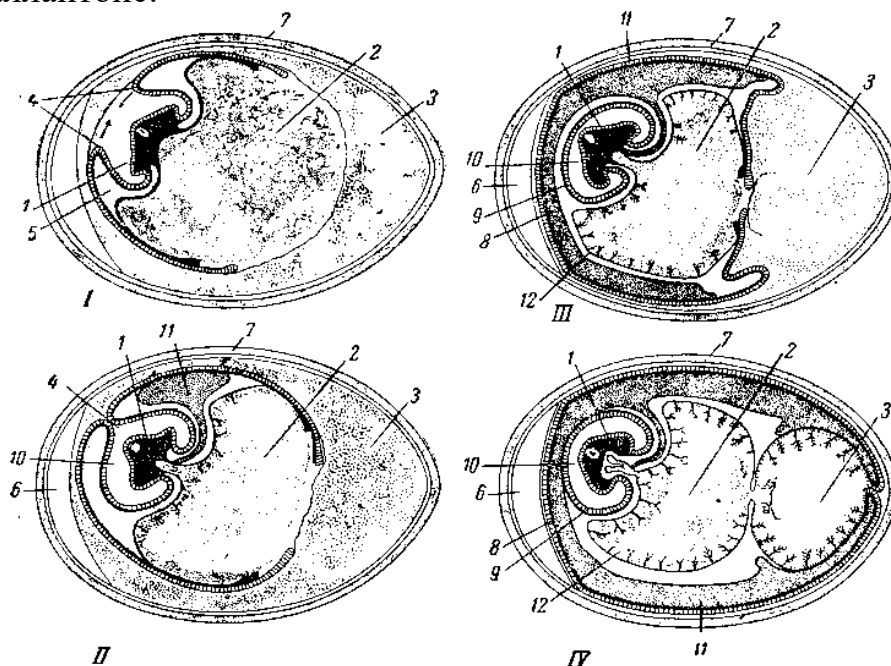


Рис. 24. Продольный разрез куриного яйца на разных стадиях насиживания. 1 – зародыш (разрез прошел поперек тела), 2 – желток, 3 – белок, 4 – амниотические складки, 5 – незародышевая полость тела, 6 – воздушная камера, 7 – скорлупа, 8 – сероза, 9 – амнион, 10 – амниотическая полость, 11 – аллантаис, 12 – желточный мешок

К концу инкубационного периода желточный мешок с остатками желтка втягивается в брюшную полость, зародыш прорывает зародышевые оболочки и, высунув клюв в воздушную камеру, начинает дышать легкими.

Кровоснабжение аллантаоиса прекращается. Птенец при помощи «яйцевого зуба» (известкового бугорка на конце клюва) раскалывает скорлупу изнутри и вылупляется.

Птицы в течение всего периода развития согревают яйца теплом своего тела (высиживают), причем высиживать могут оба родителя или один (самка или самец). Некоторые птицы сами яйца не греют, но создают вокруг них условия, при которых наружная температура повышается. Например, самец сорной курицы сооружает над отложенными самками яйцами кучу гниющего мусора, которая действует как инкубатор, поскольку процессы гниения всегда сопровождаются выделением тепла. Птицы тщательно регулируют температуру внутри кучи, периодически засовывая в нее свою голову. При необходимости охладить гнездо куча разбрасывается, а при необходимости согреть – накидывается вновь.

Большинство птиц откладывают яйца в специально построенные гнезда, которые могут быть простыми (кучка веток и травинок у голубя) или сложными, например, дятлы выдалбливают дупла. Значительно реже яйца откладываются прямо на грунт без всякой подстилки.

По характеру размещения гнезд птицы делятся на две группы:

- 1) колониальные;
- 2) одиночные (территориальные).

К первым относятся кайры, многие чайки, бакланы, пеликаны, колпицы, каравайки, грачи, береговые ласточки. Этим птиц меньшинство, у них есть преимущества в плане защиты от хищников. К одиночным относятся большая часть птиц, которые охраняют свою гнездовую территорию, имеют слабую способность к полету и не могут приносить в гнездо одновременно большие порции корма (лесной конек, серая мухоловка, мухоловка-пеструшка, белая куропатка, голубь).

По степени физиологической зрелости птенцов в момент вылупления всех птиц можно разделить на две группы: *зреловылупляющиеся* – матуρονатные (выводковые) и *незреловылупляющиеся* – имматуронатные (птенцовые). Матуронатные птенцы опушенные и зрячие; обсохнув, они могут бегать, а водные – плавать и нырять, самостоятельно питаться. Роль взрослой птицы сводится к защите выводка, периодическому обогреву птенцов и помощи в поисках пищи. К этой группе относятся наземные и водные птицы: страусы, гусеобразные, курообразные, журавли, пастушки, дрофы, кулики и др. Имматуронатные птенцы рождаются беспомощными, слепыми, голыми. У некоторых видов птиц выражен гнездовой паразитизм (кукушки, медоуказчики, трупялы, африканские ткачики и др.). Они не строят гнезд, а подкладывают свои яйца в гнезда других, чаще близких видов, предоставляя им и насиживание яиц, и выкармливание птенцов. Начальная фаза гнездового паразитизма – занятие чужих гнезд – встречается у видов из разных отрядов (некоторые хищники, кулики, дятлы и др.).

Половой зрелости птицы достигают в разном возрасте: воробьиные – в 8-12 месяцев; на 2-м году жизни – врановые, мелкие чайки, утки, мелкие

дневные хищники; на 3-м году и к концу 3-го года – крупные чайки, гагары, орлы.

5. Экология и поведение птиц

Птицы заселяют практически всю поверхность Земли, проникая на Север до полюса. Северными птицами считаются малая гагарка, тупик, некоторые виды чаек и куликов, белая сова, тундряная куропатка, пуночка, поморник, гага, черная казарка и др. Вертикальное распространение птиц также весьма разнообразно. Некоторые птицы встречаются на высоте 2000 м над уровнем моря, чайки и крачки в Азии наблюдаются на высоте 4700 м. Также следует отметить, что некоторые морские птицы (бакланы, пингвины) погружаются в воду на глубину до 20 м при добывании корма.

У птиц выделяют ряд приспособлений для выживания в разнообразных жизненных условиях: постоянная температура тела; совершенство процесса размножения, при котором яйца развиваются в относительно постоянных условиях гнезда; способность летать, преодолевая большие расстояния в поисках благоприятных условий.

Для птиц влажность воздуха не играет большой роли. Они защищены от иссушения и намокания благодаря особому строению кожных покровов. Однако длительные холодные дожди могут пагубно сказаться на жизнедеятельности птиц. В такую погоду страдают птицы, не имеющие копчиковой железы; их оперение легко намокает (дрофы, стрепет).

Так как подавляющее количество птиц ведет дневной образ жизни, для зрительной ориентации им нужен свет. Сокращение продолжительности световой части суток делает существование многих птиц затруднительным в плане добывания корма. Световая часть суток уменьшается осенью и зимой. Именно в это время потребность в корме увеличивается из-за пониженной температуры среды. В связи с этим многие виды вынуждены откочевывать к югу, в условия более длинного дня.

В связи с широким распространением птицы приспособились к достаточно разнообразным условиям существования. В результате этого возникли различные экологические группы птиц: по степени привязанности к определенным местообитаниям, по способу добывания пищи и степени использования определенных кормов и др.

Экологические группы птиц по месту обитания.

1. Птицы лесов (тетерев, глухарь, вяхирь, клинтух, большой и малый пестрые дятлы, кукушка обыкновенная).

2. Птицы открытых воздушных пространств. Имеют длинные узкие крылья, сильно развитые грудные мышцы, выемчатый хвост, выполняющий функцию руля при полете (ласточка городская, касатка, стриж черный).

3. Птицы парков и садов. Обитают возле жилищ человека, питаются вредными насекомыми (воробьи, синицы, ласточки).

4. Птицы степей и пустынь. Имеют хорошо развитые ноги и длинную шею, что позволяет им вовремя обнаружить опасность и скрыться от врагов (дрофа, стрепет).

5. Птицы болот и побережий. Имеют длинные ноги, позволяющие при добывании корма в воде предохранять тело от намокания. Длинный цепкий клюв позволяет доставать из воды лягушек и рыб (чайки, крачки, бекасы, аисты, цапли).

6. Птицы лугов и полей. Гнездятся и кормятся на земле (жаворонки, трясогузки, чибисы, журавли, куропатки, перепела, коростели).

7. Птицы открытых водных пространств. Имеют короткие ноги с плавательными перепонками, широкий клюв с поперечными пластинками по его краям, образующими цедильный аппарат. Плотное оперение смазывается секретом копчиковой железы, предохраняя от намокания (гуси, утки, чирки, лебеди, альбатросы, буревестники).

Экологические группы птиц по месту гнездования.

1. Кроногнездные птицы (ворона, сорока, иволга, хищные, зяблик).
2. Кустарниковые (крапивник, малиновка).
3. Наземногнездящиеся (перепел, жаворонки, овсянки, кулики).
4. Дуплогнездные (синицы, мухоловки, пищухи).
5. Норники – обитают в норах, под землей (береговые ласточки, щурки, зимородки).

Экологические группы птиц по типу питания.

1. Насекомоядные (синицы, пищухи, трясогузки, пеночки).
2. Зерноядные (зеленушка, дубонос, клест).
3. Хищные птицы (орел, коршун, ястреб, сова)
4. Всеядные (сорока, ворона).

Жизнь птиц подчинена определенному биоритму, связанному с сезонными изменениями условий существования. Основные фазы годового биологического цикла птиц следующие:

1. Подготовка к размножению (обуславливается врожденными инстинктами, важными стимуляторами которых является длина светового дня и другие климатические особенности). Сопровождается токованием и разбивкой на пары.

2. Период вывода молодых – характеризуется постройкой гнезда, откладыванием яиц, насиживанием и выкармливанием птенцов.

3. Период линьки – обычно наступает после размножения; линька может быть быстрой и медленной, дружной и одиночной, бурной (с утратой способности к полету) и спокойной. Во время линьки птицы сильно худеют.

4. Период подготовки к зиме – характеризуется интенсивным питанием; птицы начинают широко кочевать в поисках корма; птицы жиреют, готовясь к зиме или к перелету, а некоторые запасают корм (кедровка, сойка, синицы, поползни, сычи).

5. Зимовка – характеризуется уменьшением количества пищи; у некоторых видов наступает кратковременное оцепенение (стрижи, ласточки),

сезонное оцепенение (некоторые американские козодои); многие виды передвигаются к югу в поисках корма.

6. Сезонные миграции – передвижения птиц в поисках корма (оседлых – в пределах своего же района). По характеру сезонных миграций выделяют три группы птиц: перелетные, кочующие и оседлые. Первые осуществляют длительные перелеты на зимовку определенными маршрутами (лебеди, гуси). Вторые кочуют в близлежащих областях, их передвижения не имеют постоянных направлений (чижи, снегири, дятлы). Третья группа целый год живет оседло на одном участке (вороны, синицы, воробьи). Следует также отметить, что птицы одного вида в одних частях ареала могут быть перелетными, в других – кочевать или вести оседлую жизнь.

6. Обзор систематических групп

Класс Птицы разделен на два подкласса: Ящерохвостые и Веерохвостые. Ящерохвостые известны с юрского периода (150-130 млн. лет) по отпечаткам перьев и отдельным фрагментам скелета, найденных в илистых сланцах мелководного залива юрского моря. Обладали примитивными признаками, характерными для рептилий, в частности текодонтными зубами, когтями на крыльях, небольшим килем на груди и длинным хвостом, в состав которого входило около 20 позвонков. С другой стороны, ящерохвостые обладали рядом прогрессивных черт организации. Имелось настоящее оперение, состоящее из маховых и рулевых перьев. На боковых поверхностях хвостовых позвонков крепились парные рулевые перья (отсюда и название подкласса). Позвонки амфицельные. Имелись брюшные ребра, не соединяющиеся с грудиной, ключицы срослись в вилочку. Кости передней конечности относительно слабее, чем у современных птиц. Проксимальный конец плеча напоминал плечо птицы; отчетливо был развит боковой гребень, к которому прикреплялись сильные мышцы, двигавшие крыло. Сложный крестец развит слабо: тазовый пояс соединялся только с 4-6 позвонками, тогда как у современных птиц с 10-22. Бедро задней конечности было направлено несколько вбок, как у рептилий. Малая берцовая кость такой же длины, как большая. Цевки еще не было, плюсневые кости были свободны. Три направленных вперед пальца развиты сильнее, чем единственный палец, направленный назад. Ящерохвостые птицы представлены единственным вымершим видом – археоптериксом.

Всех современных птиц объединяют в подкласс Веерохвостые, который разделяется на 4 надотряда: зубастые, ихтиорнисы, плавающие и новонебные. Надотряд Зубастые объединял нелетающих птиц, существовавших в меловом периоде – гесперорнисов и близкие к ним формы. Они достигали в длину 1,5-2 м, крылья малы, на ногах были развиты перепонки. Зубы располагались на всей нижней челюсти и на задней части верхней челюсти. Обитали в морях и питались рыбой.

Надотряд Ихтиорнисы включал зубастых морских птиц мелового периода (85-95 млн. лет). Размером с современного голубя с размахом крыль-

ев около 43 см. Позвонки амфицельные, зубы располагались только в средней части нижней и верхней челюсти, сидели в альвеолах. Крылья утратили когти; уменьшилось количество хвостовых позвонков. Гнездились на скалах или деревьях. Хорошо развиты носовые железы, выводившие излишки соли из организма. Питались моллюсками, крабами и рыбой. Наблюдался половой диморфизм: самки были крупнее самцов, или наоборот.

Надотряд Плавающие объединяет весьма специализированных птиц, представлен одним отрядом Пингвинообразные (15 видов). Передние конечности превращены в ласты, используемые для гребли в воде; по суше ходят медленно, держа тело вертикально. Хорошо развит киль грудины. Аптерий нет, стволы перьев расширены и утолщены. Опахала перьев развиты слабо, и перья внешне напоминают чешуйки. Особенностью скелета является неполное сращение дистальных частей костей, составляющих цевку.

Пингвины – моногамы; сохраняют пары на всю жизнь. При гнездовании образуют большие колонии в тысячи или сотни тысяч пар. Гнездятся на каменистых берегах, реже на льду (императорский пингвин). В кладке 1-2, реже 3 яйца. Насиживают попеременно самка и самец. У многих видов на брюхе есть кожистая складка, образующая «сумку», которой насиживающая птица прикрывает яйца.

Надотряд Типичные, или новонебные птицы объединяет нелетающих и летающих птиц. Нелетающие (бескилевые) птицы представлены страусами, нанду, казуарами, эму, киви и др. Данные птицы не летают, но активно пользуются крыльями при беге (у киви скелет крыла и плечевой пояс сильно редуцированы), задние ноги достаточно крепкие. На груди не развит киль, вилочка редуцирована, лопатки и коракоиды срастаются в одну кость. Тазовые кости и кости черепа срастаются поздно и часто не полностью. Пневматичность костей развита слабо. Оперение равномерно покрывает все тело, аптерий нет. Из-за отсутствия крючочков бородачки не сцепляются в опахало. Копчиковой железы нет.

Питаются грубой растительной пищей, вследствие чего кишечник длинный, а мускульный желудок имеет толстую кутикулу (страус, нанду, казуары). Киви ведут сумеречный образ жизни, питаются беспозвоночными, вытаскивая их длинным тонким клювом из лесной подстилки.

Летающие (килегрудые) птицы достаточно многочисленны. Грудина имеет киль, контурные перья имеют сомкнутые опахала. Есть аптерии. Кости пневматичные. Есть виды, которые вторично утратили киль, аптерии и пневматичность костей. Цевка состоит из полностью сросшихся плюсовых костей. Плечевой пояс типичного для птиц строения. К группе летающих птиц относятся большинство современных птиц из различных отрядов:

Отряд *Gaviiformes* – Гагарообразные (5 видов)

Отряд *Podicipediformes* – Поганкообразные (20 видов)

Отряд *Procellariiformes* – Буревестникообразные, или Трубноносые, (80 видов)

Отряд *Pelecaniformes* – Пеликанообразные, или веслоногие (50 видов)

Отряд *Ciconiiformes* – Аистообразные, или Голенастые (120 видов)

Отряд *Anseriformes* – Гусеобразные (150 видов)

Отряд Falconiformes – Соколообразные, или Хищные птицы (270 видов)
Отряд Galliformes – курообразные (250 видов)
Отряд Gruiformes – Журавлеобразные (190 видов)
Отряд Charadriiformes – Ржанкообразные (300 видов)
Отряд Columbiformes – Голубеобразные (300 видов)
Отряд Psittaciformes – Попугаеобразные (325 видов)
Отряд Cuculiformes – Кукушкообразные (130 видов)
Отряд Strigiformes – Совеобразные (140 видов)
Отряд Caprimulgiformes – Козодоеобразные (90 видов)
Отряд Apodiformes – Стрижеобразные (380 видов)
Отряд Coraciiformes – Ракшеобразные (200 видов)
Отряд Piciformes – Дятлообразные (400 видов)
Отряд Passeriformes – Воробьинообразные (5000 видов)

Вопросы для самоконтроля:

1. Какие признаки внешнего и внутреннего строения сближают птиц с рептилиями?
2. Назовите признаки птиц, связанные с полетом?
3. Что вам известно о предковых формах птиц?
4. Перечислите кости, входящие в состав мозгового черепа птиц.
5. Чем отличаются выводковые птенцы от птенцовых? Приведите пример.
6. Из каких периодов состоит годовой цикл у птиц?
7. Приведите пример экологических групп птиц.
8. В чем принципиальное отличие летающих и нелетающих птиц?

ЛЕКЦИЯ 9. МЛЕКОПИТАЮЩИЕ (MAMMALIA)

1. Общая характеристика млекопитающих
2. Происхождение, систематика класса и характеристика современных систематических групп млекопитающих
3. Особенности организации систем органов
4. Нервная система и особенности поведения
5. Особенности размножения и развития млекопитающих
6. Экологические группы и распространение млекопитающих

1. Общая характеристика млекопитающих

Млекопитающие наиболее высокоорганизованный класс позвоночных животных, чрезвычайно разнообразный по своим размерам. Размеры варьируют от 2,5 см у карликовой белозубки при массе тела 1,5 г до 33 м у синего кита при массе – 120 т. Появление млекопитающих в мезозойскую эру сопровождалось следующими ароморфозами:

- развитие новой коры (*неопаллиума*) головного мозга, обеспечившей широкую адаптацию млекопитающих к условиям окружающей среды. Это привело к усложнению поведения, быстрому формированию условных рефлексов;

- внутриутробное развитие, возникновение и развитие органов для вынашивания и вскармливания детеныша – матки и молочных желез, и у большинства органов для сосания молока – мясистых губ вокруг ротового отверстия (исключение – яйцекладущие);

- возникновение теплоизолирующего волосяного покрова, сальных и потовых желез, обеспечивших наряду с кожным кровоснабжением терморегуляцию организма и поддержание постоянной температуры тела;

- конечности расположены под туловищем, череп сочленяется с позвоночником двумя затылочными мышцелками, тела позвонков платицельные, в нижней челюсти только зубные кости, в полости среднего уха находятся три слуховые косточки;

- хорошо развита мышечная система, имеется диафрагма, разделяющая грудную и брюшную полости и интенсифицирующая дыхание и газообмен.

- зубная система гетеродонтная (зубы дифференцированы на резцы, клыки и коренные), текодонтная (зубы сидят в альвеолах челюстей) и дифидонтная (смена молочных зубов постоянными) обеспечивает более качественную механическую обработку пищи, а усложнение дифференцировки кишечника более тщательное химическое расщепление; используется также симбиотическое пищеварение;

- альвеолярные легкие обеспечивают организм достаточным количеством кислорода благодаря очень большой поверхности газообмена;

- почки тазовые, основной продукт азотистого обмена – мочевины;

– четырехкамерное сердце и полное разобщение двух кругов кровообращения, эритроциты безъядерные и двояковогнутые, что привело к увеличению кислородной емкости крови; сохранилась только левая дуга аорты.

Интенсификация работы систем органов наряду с теплоизолирующим волосным покровом привела к формированию гомойотермии (теплокровности) и распространению млекопитающих почти повсеместно, за исключением Антарктического материка. Они заселили все среды обитания – воздушно-наземную, водную, почвенно-грунтовую.

В настоящее время в классе Млекопитающие около 4700 видов.

2. Происхождение, систематика класса и характеристика современных систематических групп млекопитающих

Предками млекопитающих являются пресмыкающиеся. Об этом свидетельствует ряд доказательств:

- одинаковое эмбриональное развитие;
- сходное расположение систем органов;
- аналогичное строение скелета, но у пресмыкающихся конечности разведены в стороны;
- сходное строение сердца – в желудочке рептилий неполная перегородка (у крокодилов – полная);
- шерсть является видоизменённой чешуёй;
- наличие когтей, рогов у рептилий и зверей;
- роговые чешуйки на хвостах бобров, мышей, крыс сходны с чешуёй рептилий.

Родство рептилий и млекопитающих не ограничивается схожестью анатомического строения и эмбрионального развития. Подкрепляют гипотезу палеонтологические находки, которые относятся к разным геологическим периодам

Синапсиды или *Зверообразные* – класс, положивший начало формированию млекопитающих. Они появились 318 млн. лет назад и имели «звериные» черты – примитивную дифференциацию зубов и гладкую кожу с железами. Кратко происхождение млекопитающих представлено в табл.1.

Таблица 1

Этапы эволюции млекопитающих

(по материалам сайта <https://obrazovaka.ru/biologiya/proishozhdenie-mlekovitayuschih-kratko.html>)

| <i>Эпоха</i> | <i>Представители</i> | <i>Отличительные черты</i> |
|--|--|---|
| Пермь – поздний палеозой (298-251 млн. лет назад) | Терапсиды или Зверо-подобные (отряд синапсид) | Дифференцированные зубы, вторичное костное нёбо, мягкая гладкая кожа с железами, конечности располагаются под туловищем |
| С верхнего пермского периода до нижнего мела (298-65 млн. лет назад) | Териодонты или зверо-зубые ящеры (прогрессивная группа терапсидов) | Вторичное нёбо, диафрагма, примитивный шерстяной покров, дифференциация зубов, зачатки теплокровности |

| | | |
|---|---|--|
| Между средним пермским периодом и ранним триасом (275-225 млн. лет назад) | Тероцефалы (группа териодонтов) | Конечности широко поставлены, хвост короткий, зубы дифференцированы (хорошо развитые клыки), вытянутая морда, вибриссы |
| Триасовый период (200-252 млн. лет назад) | Цинодонты (группа териодонтов) (рис. 25) | Полностью дифференцированные зубы, теплокровность, шерсть |
| С конца триаса до начала мела (200-145 млн. лет назад) | Тритилодонтовые (прогрессивные цинодонты) | Теплокровность, шерсть, небольшой размер, развитые резцы (травоядный образ жизни), диафрагма |

Систематика млекопитающих. Млекопитающие делятся на два подкласса: подкласс Первозвери, или Клоачные и подкласс Настоящие звери, который делится на инфраклассы: Сумчатые (кенгуру, сумчатые волки, сумчатые медведи и т.д.) и Плацентарные, или Высшие звери.

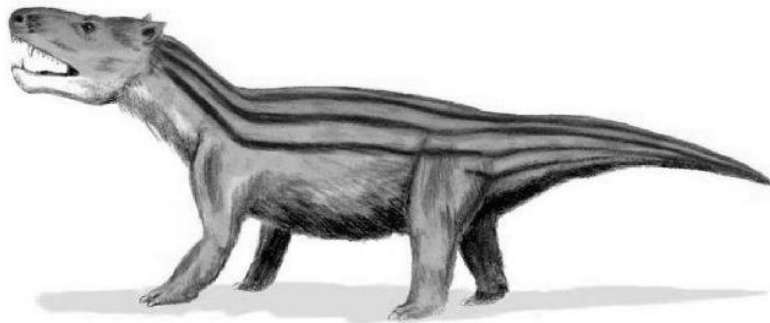


Рис. 25. Триасовый Цинодонт

Систематика млекопитающих претерпела в последние годы серьезные изменения. Один из вариантов филогении, построенной на молекулярных данных, приведен ниже. Для всех групп указано количество видов и родов, а для более высоких таксонов – также семейств и отрядов. Данные по числу видов приблизительны и постоянно изменяются.

Класс *Mammalia* – Млекопитающие (29 о.; 139 с.; 1 111 р.; 4 700 в.)

Подкласс *Prototheria (Monotremata)* – Яйцекладущие (2 о.; 2 с.; 3 р.; 3 в.)

Отряд *Tachyglossa* – Ехидны (1 с.; 2 р.; 2 в.)

Отряд *Platypoda* – Утконосы (1 с.; 1 р.; 1 в.)

Подкласс *Theria* – Живородящие (27 о.; 137 с.; 1 108 р.; 4 697 в.)

Инфракласс *Metatheria (Marsupialia)* – Сумчатые (7 о.; 18 с.; 83 р.; 289 в.)

Отряд *Paucituberculata* – Ценолесты (1 с.; 3 р.; 5 в.)

Отряд *Didelphimorphia* – Опоссумы (1 с.; 15 р.; 63 в.)

Отряд *Microbiotheria* – Соневидные опоссумы (1 с.; 1 р.; 1 в.)

Отряд *Dasyuromorphia* – Хищные сумчатые (2 с.; 17 р.; 72 в.)

Отряд *Notoryctemorphia* – Сумчатые кроты (1 с.; 1 р.; 2 в.)

Отряд *Peramelemorphia* – Бандикуты (2 с.; 7 р.; 18 в.)

Отряд *Diprotodontia* – Двурезцовые сумчатые (10 с.; 39 р.; 124 в.)

Инфракласс *Eutheria (Placentalia)* – Плацентарные (20 о.; 119 с.; 1 025 р.; 4 408 в.)

Надотряд *Xenartra* (2 о.; 4 с.; 16 р.; 42 в.)

Отряд *Loricata (Cingulata)* – Броненосцы (1 с.; 8 р.; 21 в.)

Отряд *Pilosa* – Неполнозубые (3 с.; 8 р.; 21 в.)

Семейство *Bradypodidae* – Трехпалые ленивцы (1 р.; 4 в.)

- Семейство *Megalonychidae* – Двухпалые ленивцы (1 р.; 2 в.)
Семейство *Murmecephalidae* – Муравьеды (3 р.; 4 в.)
Надотряд *Afrotheria* (6 о.; 8 с.; 27 р.; 61 в.)
Отряд *Tubulidentata* – Трубказубы (1 с.; 1 р.; 1 в.)
Отряд *Hyracoidea* – Даманы (1 с.; 3 р.; 11 в.)
Отряд *Sirenia* – Сирены (2 с.; 2 р.; 4 в.)
Семейство *Dugongidae* – Дюгоны (1 р.; 1 в.)
Семейство *Trichechidae* – Ламантины (1 р.; 3 в.)
Отряд *Proboscidea* – Хоботные (1 с.; 2 р.; 2 в.)
Отряд *Macroscelidea* – Прыгунчики (1 с.; 4 р.; 15 в.)
Отряд *Afrosoricida* – Афросорициды (2 с.; 15 р.; 28 в.)
Семейство *Chrysochloridae* – Златокротовые (5 р.; 18 в.)
Семейство *Tenrecidae* – Тенрековые (10 р.; 10 в.)
Надотряд *Euarchontoglires* (5 о.; 45 с.; 515 р.; 2 362 в.)
Группа *Euarhonta* – «Истинные пращеры»
Отряд *Scandentia* – Тупайи (1 с.; 5 р.; 18 в.)
Отряд *Primates* – Приматы (13 с.; 62 р.; 256 в.)
Подотряд *Strepsirhini* – Мокроносы (7 с.; 23 р.; 61 в.)
Подотряд *Haplorhini* – Сухоносы (6 с.; 43 р.; 195 в.)
Семейство *Tarsipedidae* – Долгопяты (1 р.; 5 в.)
Семейство *Callithicidae* – Игрунки (6 р.; 38 в.)
Семейство *Cebidae* – Капуциновые (11 р.; 47 в.)
Семейство *Cercopithecidae* – Мартышковые (18 р.; 87 в.)
Семейство *Hylobatidae* – Гиббоны (1 р.; 11 в.)
Семейство *Hominidae* – Человекообразные (Люди; 4 р.; 7 в.)
Отряд *Dermoptera* – Шерстокрылы (1 с.; 1 р.; 2 в.)
Группа *Glires* – Грызунообразные
Отряд *Lagomorpha* – Зайцеобразные (2 с.; 12 р.; 87 в.)
Отряд *Rodentia* – Грызуны (28 с.; 431 р.; 1 999 в.)
Белкообразные; Мышеобразные; Кавиеобразные; Дикобразообразные
Надотряд *Laurasiatheria* (7 о.; 62 с.; 467 р.; 1 943 в.)
Отряд *Eulipotyphla* – Насекомоядные (4 с.; 48 р.; 399 в.)
Семейство *Erinaceidae* – Ежиные (8 р.; 21 в.)
Семейство *Soricidae* м Землеройковые (22 р.; 334 в.)
Семейство *Solenodontidae* – Щелезубовые (1 р.; 2 в.)
Семейство *Talpidae* – Кротовые (17 р.; 42 в.)
Отряд *Artiodactyla* – Парнокопытные (10 с.; 82 р.; 189 в.)
Подотряд *Suiformes* – Свинообразные (3 с.; 9 р.; 21 в.)
Семейство *Hipopotamidae* – Бегемотовые (2 р.; 2 в.)
Семейство *Suidae* – Свиные (5 р.; 16 в.)
Семейство *Tayassuidae* – Пекариевые (2 р.; 3 в.)
Подотряд *Tylopoda* – Мозолоногие (1 с.; 3 р.; 6 в.)
Семейство *Camelidae* – Верблюдовые (3 р.; 6 в.)
Подотряд *Ruminantia* – Жвачные (6 с.; 70 р.; 162 в.)
Семейство *Tragulidae* – Оленьковые (3 р.; 4 в.)
Семейство *Mosidae* м Кабарговые (1 р.; 4 в.)
Семейство *Cervidae* – Оленьи (16 р.; 38 в.)
Семейство *Giraffidae* – Жирафовые (2 р.; 2 в.)
Семейство *Antilocarpidae* – Вилороговые (1 р.; 1 в.)
Семейство *Bovidae* – Полорогие (47 р.; 123 в.)
Отряд *Cetacea* – Китообразные (14 с.; 40 р.; 88 в.)

- Отряд *Chiroptera* – Рукокрылые (18 с.; 174 р.; 977 в.)
 - Подотряд *Megahiroptera*
 - Семейство *Pteropodidae* – Крылановые (41 р.; 164 в.)
 - Подотряд *Microhiroptera* (17 с.; 133 р.; 813 в.)
- Отряд *Perissodactyla* – Непарнокопытные (3 с.; 6 р.; 16 в.)
 - Семейство *Equidae* – Лошадиные (1 р.; 7 в.)
 - Семейство *Tapiridae* – Тапировые (1 р.; 4 в.)
 - Семейство *Rhinocerotidae* – Носороговые (4 р.; 5 в.)
- Отряд *Pholidota* – Ящеры (1 с.; 1 р.; 7 в.)
- Отряд *Carnivora* – Хищные (12 с.; 116 р.; 267 в.)
 - Семейство *Canidae* – Псовые (10 р.; 35 в.)
 - Семейство *Ursidae* – Медвежьи (5 р.; 8 в.)
 - Семейство *Procyonidae* – Енотовые (7 р.; 19 в.)
 - Семейство *Mustelidae* – Куньи (24 р.; 55 в.)
 - Семейство *Mephitida* – Скунсовые (3 р.; 10 в.)
 - Семейство *Otariidae* – Сивучевые (7 р.; 14 в.)
 - Семейство *Odobenidae* – Моржиные (1 р.; 1 в.)
 - Семейство *Phocidae* – Тюленьи (18 р.; 13 в.)
 - Семейство *Viverridae* – Виверровые (20 р.; 35 в.)
 - Семейство *Herpestidae* – Мангустовые (17 р.; 35 в.)
 - Семейство *Nyaenidae* – Гиеновые (4 р.; 4 в.)
 - Семейство *Felidae* – Кошачьи (4 р.; 37 в.)

Характеристика современных систематических групп млекопитающих

Первозвери включают один подкласс *Яйцекладущие*. К нему относятся два отряда – Утконосы и Ехидны. Самая древняя находка однопроходных относится к 123 млн. лет назад. Животные этой группы не рожают живых детёнышей, а откладывают яйца. И потому у них, как у пресмыкающихся или птиц, ещё сохранился такой орган как клоака.

Утконос – небольшое, не превышающее двух килограммов животное, длиной около 60 см, покрытый густой рыжевато-коричневой шерстью. Живет по берегам водоемов, роет норы, выстилает гнездо травой. Имеет спереди роговой клюв, подобный утиному. С помощью этого органа утконос собирает со дна водоёмов разнообразную пищу (различных беспозвоночных). Между пальцами на конечностях находятся перепонки. После откладывания двух яиц самка насиживает их около 10 суток. После вылупления детёныша выкармливает его молоком. Сосков нет; молоко выделяется на "млечном поле", подобно поту, т.е. примитивные трубчатые молочные железы открываются наружу многочисленными отверстиями. Молоко слизывается детёнышем. До четырех месяцев детеныши держатся в норе. Зверёк ведет полуводный образ жизни.

Ехидны по внешнему виду похожи на больших ежей с длинными иглами. «Клюв» ехидны приспособлен для поедания муравьёв, термитов и червей. Ехидна откладывает одно яйцо, которое вынашивает в сумке до 10 суток. Вылупившийся из яйца детеныш остается в сумке около двух месяцев. Детёныши слизывают капли молока, выступающие на брюхе матери.

Температура тела яйцекладущих колеблется от 25 до 30 °С. Клоачные сохранились только в Австралии, Тасмании и Новой Гвинее; все они охраняются государством.

Терии возникли в меловом периоде (145-66 млн. лет назад) и разделяются на два инфракласса: Сумчатые и Плацентарные.

Сумчатые – это наиболее примитивные из существующих ныне живородящих млекопитающих. Настоящая плацента у всех, (кроме *сумчатых барсуков*), отсутствует. Эмбриональная плацента (*хорион*) не формирует ворсинки, проникающие в стенку матки, и детеныш появляется на свет недоразвитым, длиной от 0,5 до 3 см. До полного созревания живёт в сумке матери, питаясь молоком. Детеныш сумчатого захватывает сосок и длительное время висит на нем в сумке. Сокращением специальных мышц мать периодически впрыскивает молоко в рот детенышу. Кормятся детеныши молоком более двух месяцев, а пребывание в сумке у исполинского кенгуру достигает 9-10 месяцев. К сумчатым относятся кенгуру, опоссумы, тасманийский дьявол.

Зубная система сумчатых гетеродонтная, но смена зубов неполная (сменяется 1 предкоренной зуб). Головной мозг примитивен. В остальном сумчатые мало отличаются от настоящих зверей. Длина тела сумчатых составляет от 4 (сумчатые мыши) до 160 см (серый кенгуру).

Плацентарные – многообразный инфракласс, к которому относится большинство млекопитающих. Зародыш плацентарных полностью развивается в утробе матери, получая необходимые вещества через *плаценту* – специальный орган, образующийся из слизистой оболочки матки во время беременности и хориона, причем детская плацента формирует ворсинки, обеспечивающие крепкое прикрепление зародыша и оптимальный обмен веществ.

3. Особенности организации систем органов

Внешнее строение. Млекопитающие очень разнообразны по размерам и внешнему облику. Самое мелкое животное – белозубка-малютка – массой 1,2 – 1,7 гр., а самое крупное – синий кит, достигающий длины 33 м и массой свыше 150 т.

Тело млекопитающих разделяется на голову, шею и туловище, парные конечности и хвост. Форма и соотношение этих частей варьирует у разных видов, отражая приспособления к среде обитания. У полуводных млекопитающих (выхухоль, бобр, утконос, выдра и др.) развивается густой ненамокающий мех, шея укорачивается, между пальцами развиваются плавательные перепонки, хвост уплощен. У ластоногих, сирен, китообразных формируется обтекаемое тело, конечности видоизменены в ласты. У многих парно- и непарнокопытных, совершающих значительные перемещения, развиваются высокие стройные ноги, тело плотное, шея длинная подвижная. У роющих видов (суслики, сурки, полевки) тело вальковатое, конечности и

хвост укорочены. При переходе к подземному образу жизни усиливаются передние конечности, участвующие в рытье (кроты).

У древесных лазающих видов конечности короткие, снабжены острыми когтями, хвост удлиннен и опушен, вследствие чего увеличивается поверхность при прыжках (белки, куницы). У летяги и шерстокрыла по бокам тела развивается кожистая складка, позволяющая совершать длинные планирующие прыжки.

Кожные покровы млекопитающих выполняют следующие функции:

- защита тела с поверхности;
- участие в терморегуляции;
- участие в выражении полового диморфизма;
- участие в дыхании и выделении.

Кожа состоит из многослойного эпидермиса и кориума. Поверхностный наружный слой эпидермиса – роговой, образован мертвыми плоскими клетками, заполненными кератогиалином. Эти клетки слущиваются по мере отмирания. Эпидермис дает начало всем производным кожи – рогам, копытам, волосам, когтям, чешуям, различным железам. Самый глубокий слой – ростковый – состоит из живых цилиндрических или кубических клеток, в которых образуются пигменты, обеспечивающие окраску кожи.

Кориум (собственно кожа) состоит из волокнистой соединительной ткани, содержит кровеносные сосуды, основания волосяных сумок и потовых желез. В кориуме ветвятся окончания чувствующих нервов. В нижней части кориума, которая является рыхловолокнистой, откладывается жир. Этот слой называется подкожной жировой клетчаткой. Она хорошо развита у тюленей, китов, сусликов, сурков и барсуков. Отложение жира в подкожной клетчатке у наземных млекопитающих используется как энергетический резерв. Подкожная жировая клетчатка хорошо развита практически по всему телу, слабее на голове и конечностях; у верблюдов она лежит в основе горбов на спине, у курдючных овец – на хвосте.

Волосяной покров – характерная особенность млекопитающих. Он имеется не у всех зверей (нет у дельфинов, китов). У ластоногих волосяной покров редуцирован. Развит волосяной покров не на всех участках – отсутствует на губах, у некоторых видов на подошвах; выполняет защитную функцию. Кроме этого служит рецептором осязания, защищает кожу от повреждений и некоторых паразитов, улучшает аэро- и гидродинамические свойства тела.

Волос состоит из ствола и корня. Ствол выступает над кожей, а корень сидит в коже. Ствол имеет сердцевину, корковый слой и кожицу. Сердцевина – пористая ткань, обеспечивающая малую теплопроводность волоса. Корковый слой плотный и придает волосу прочность. Кожица тонкая, защищает волос от механических и химических воздействий. Верхняя часть корня имеет цилиндрическую форму, а нижняя часть расширяется в луковицу, охватывающую волосяной сосочек. В сосочек входят кровеносные со-

суды. Нижняя часть волоса сидит в волосяной сумке, куда открываются протоки сальных желез.

Различают следующие типы волос: 1) пуховые волосы, или пух; 2) остевые волосы, или ость; 3) чувствующие волосы, или вибриссы.

У большинства видов основу шерстного покрова составляет густой низкий пух (подшерсток). У подземных зверей (крот, слепыш) остевых волос нет. У взрослых оленей, кабанов, тюленей редуцирован подшерсток (покров состоит, главным образом, из ости).

Смена волос (линька) бывает у некоторых видов два раза в год – весной и осенью (белка, лисица, песец, крот). Другие виды линяют один раз в год: весной выпадает старый мех, летом развивается и к осени создается новый (суслик).

Вибриссы – длинные жесткие волосы, выполняющие осязательную функцию. Они расположены на голове, на нижней части шеи, на груди, а у некоторых лазающих древесных форм на брюхе (белка). В основании волосяного мешка и в его стенках располагаются нервные рецепторы, воспринимающие соприкосновения стержня вибриссы с посторонними предметами. *Щетина* и *иглы* – видоизмененные волосы.

Прочие роговые производные эпидермиса представлены роговыми чешуями, ногтями, когтями, копытами, полыми рогами, роговым клювом. Чешуя по развитию и строению сходна с таковой у рептилий. Имеется на лапах у многих мышевидных грызунов, на хвосте у многих сумчатых, грызунов и насекомоядных. Ногти, когти, копыта – роговые придатки на концевых фалангах пальцев. У лазающих млекопитающих когти – острые, загнутые. У роющих норы когти уплощены и расширены. У быстро бегающих крупных млекопитающих – копыта. При этом, у видов, ходящих по болотам, копыта более широкие и плоские. У степных и горных видов (антилопы, бараны и козлы) копыта маленькие и узкие.

Рога быков, антилоп, козлов и баранов развиваются из эпидермиса и сидят на костных стержнях – самостоятельных костях, сросшихся с лобными костями. Рога оленей иной природы: состоят из костного вещества, развиваются из кориума.

Волосы обычно расположены на теле в определенном порядке. Господствующее направление ворса – от головы к хвосту. Снашивание волосяного покрова происходит путем линьки. Различают частичную и полную линьку. Частичная линька преимущественно происходит у тропических видов постепенно. Полная смена покровов у большинства видов в умеренных широтах происходит два раза в год – осенью и весной; она сопровождается изменением структуры меха, а нередко и его окраски.

Для кожи млекопитающих характерно большое количество разнообразных желез эктодермального происхождения. Различают четыре типа кожных желез: потовые, сальные, пахучие и млечные. *Потовые железы* – открываются на поверхности кожи, выделяют пот (вода, мочевины, соли) и служат охлаждению тела путем испарения воды, т.е. выполняют терморегу-

лирующую и выделительную функции. Они отсутствуют у китов, ящеров; у грызунов есть лишь на лапах, в паху и на губах. Очень мало потовых желез у собак и кошек.

Сальные железы открываются в волосяные сумки. Их секрет – сало – смазывает волосы, придавая им водоотталкивающие свойства. Кроме того, слой жира покрывает снаружи эпидермис.

Пахучие железы – видоизмененные потовые или сальные железы. Анальные железы куньих имеют очень резкий запах (скунсы). Предполагают, что эти железы имеют значение во время гона, т.к. стимулируют половое возбуждение. *Млечные железы* представляют собой видоизмененные потовые железы. Они развиты в полной мере у самок, причем функционируют только в определенное время после рождения детенышей. Выводные протоки млечных желез у большинства зверей открываются на сосках, количество которых приравнивается к количеству одновременно рожденных самкой детенышей (у обезьян, слонов, овец – по два соска, у мелких грызунов, насекомоядных – до 24). У однопроходных соски отсутствуют, молоко выделяется на поверхность тела. У ехидны железистое поле находится в сумке для вынашивания яйца и детеныша, у утконоса железистое поле находится прямо на брюхе.

Мышечная система. Содержит множество разнообразно расположенных мускулов. Характерно наличие грудно-брюшной преграды – куполообразной мышцы диафрагмы, имеющей большое значение для осуществления акта дыхания. Хорошо развита подкожная мускулатура, приводящая в движение кожу. На лице такая мускулатура представлена мимической (хорошо развита у приматов).

Опорно-двигательный аппарат млекопитающих. Скелет млекопитающих имеет типичное для высших позвоночных строение (рис. 26). Позвонки платицельные (с плоскими сочленовными поверхностями). Между позвонками находятся хрящевые диски (мениски).

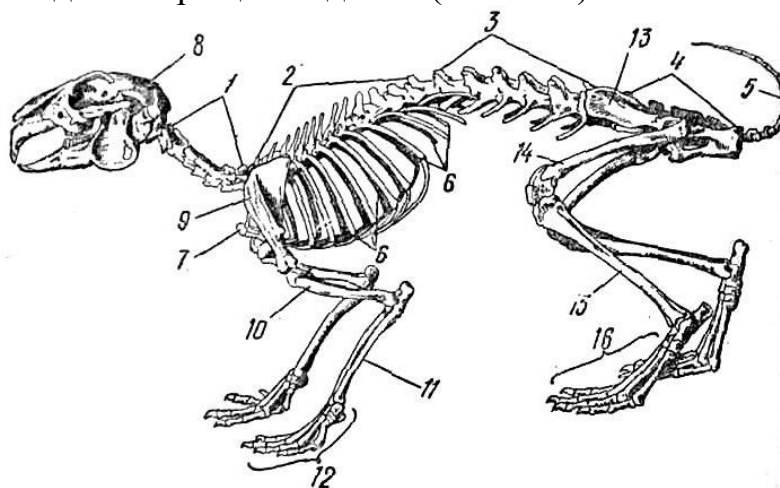


Рис. 26. Скелет млекопитающего

1 – шейные позвонки, 2 – грудные позвонки, 3 – поясничные позвонки, 4 – крестец, 5 – хвостовые позвонки, 6 – рёбра, 7 – грудная кость, 8 – череп, 9 – лопатка, 10 – плечевая кость, 11 – кости предплечья, 12 – кости кисти, 13 – таз, 14 – бедренная кость, 15 – кости голени, 16 – кости стопы.

Позвоночник делится на *шейный, грудной, поясничный, крестцовый* и *хвостовой* отделы. Число шейных позвонков постоянное – 7 (два первых шейных позвонка – атлант и эпистрофей). Только у ламантина 6 шейных позвонков, а также некоторые виды ленивцев имеют 6-10 шейных позвонков. Длина шеи зависит не от количества позвонков, а от длины их тел. Наиболее длинная и подвижная шея у копытных (жираф) и хищных, у норных животных (крот, цокор) шея наоборот короткая и малоподвижная. В грудном отделе 12-15 позвонков (у одного из броненосцев и бутылконосого кита их 9, а у некоторых ленивцев – 24). Грудина имеет тело, мечевидный отросток и рукоятку. У летучих мышей и у роющих зверей грудина несет киль для прикрепления грудных мышц (как у птиц). Грудные позвонки, ребра и грудина в совокупности образуют грудную клетку, которая защищает органы дыхания, сердце, крупные кровеносные сосуды и обеспечивает реберный тип дыхания.

В поясничном отделе от 2 до 9 позвонков; они несут рудиментарные ребра. Межпозвоночные диски здесь наиболее толстые, поэтому поясничный отдел у млекопитающих очень подвижен. В крестцовом отделе 4 сросшихся позвонка (2 – истинно крестцовые, 2 – хвостовые). У хищных 3 крестцовых позвонка, у утконоса – 2 (как у рептилий). Численность хвостовых позвонков у разных видов также может быть различная (у длиннохвостого ящера – 49, у кролика – 15, у лисицы – 19).

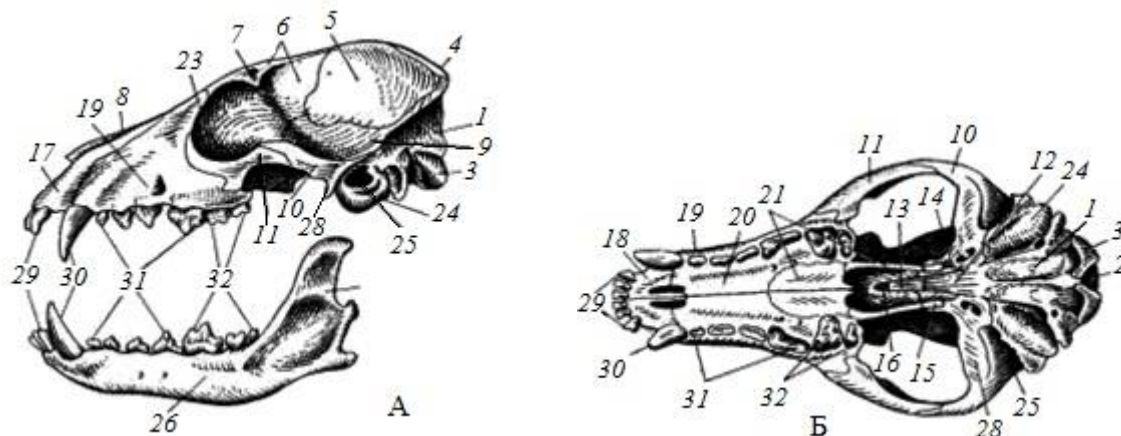


Рис. 27. Череп млекопитающего: А – сбоку; Б – снизу.

- 1 – затылочная кость, 2 – большое затылочное отверстие, 3 – затылочный мыщелок, 4 – межтеменная кость, 5 – теменная кость, 6 – лобная кость, 7 – надглазничный отросток лобной кости, 8 – носовая кость, 9 – височная кость, 10 – скуловой отросток височной кости, 11 – скуловая кость, 12 – основная клиновидная кость, 13 – передняя клиновидная кость, 14 – крыло-клиновидная кость, 15 – крыловидная кость, 16 – сошник, 17 – предчелюстная кость, 18 – нёбный отросток предчелюстной кости, 19 – верхнечелюстная кость, 20 – нёбный отросток верхнечелюстной кости, 21 – нёбная кость, 22 – решетчатая кость с носовыми раковинами, 23 – слёзная кость, 24 – барабанная кость, 25 – наружный слуховой проход, 26 – зубная кость, 27 – венечный отросток зубной кости, 28 – место приращения нижней челюсти, 29 – резцы, 30 – клык, 31 – предкоренные зубы, 32 – коренные зубы

Череп млекопитающих синапсидного типа, полностью окостеневаает, имеет довольно крупную мозговую коробку (рис. 27). Число отдельных костей в черепе меньше, чем у нижестоящих групп позвоночных, т.к. кости

срастаются в комплексы (например, ушные кости срастаются в единую каменистую кость). Швы между костными комплексами зарастают довольно поздно, что способствует увеличению объема головного мозга по мере роста животного. В затылочной области единая затылочная кость имеет два мыщелка для соединения с первым шейным позвонком – атлантом.

В лицевом отделе черепа из скуловых отростков и скуловых костей образуются характерная для млекопитающих скуловая дуга. Характерно развитие твердого костного неба, отделяющего носовой проход от ротовой полости. Его образуют небные кости и небные отростки межчелюстных и верхнечелюстных костей. Благодаря костному небу хоаны (внутренние ноздри) сдвигаются к гортани и открываются позади небных костей; дыхание при этом не прерывается в момент пережевывания пищи. Во внутреннем ухе – 3 слуховые косточки: молоточек, наковальня и стремечко. Зубы гетеродонтные и сидят в альвеолах.

Плечевой пояс в основе содержит лопатку и рудиментарный коракоид (рис. 28 А). Лопатка представлена плоской костью с большой поверхностью для прикрепления мышц плечевого пояса. Коракоид в виде коракоидного отростка прирастает к лопатке. У однопроходных (утконос, ехидна) коракоид представлен самостоятельной костью.

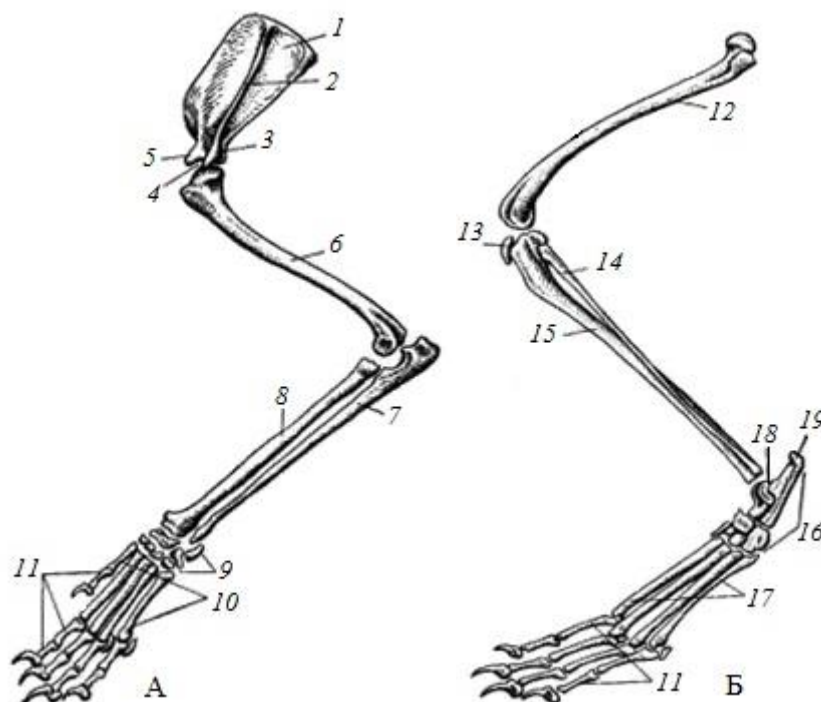


Рис. 28. Плечевой пояс лисицы с передней конечностью – А и скелет задней конечности – Б: 1 – лопатка, 2 – гребень лопатки, 3 – акромиальный отросток, 4 – суставная ямка, 5 – коракоидный отросток, 6 – плечевая кость, 7 – локтевая кость, 8 – лучевая кость, 9 – запястье, 10 – пясть, 11 – фаланги пальцев; 12 – бедренная кость, 13 – коленная чашечка, 14 – малая берцовая кость, 15 – большая берцовая кость, 16 – предплюсна, 17 – плюсна, 18 – таранная кость, 19 – пяточная кость

Ключица есть только у млекопитающих, передние конечности которых совершают разнообразные сложные движения (приматы, рукокрылые, зайцеобразные, насекомоядные, сумчатые). Животные, у которых движения в

плечевом суставе осуществляются вокруг одной оси (хищные, хоботные, копытные, китообразные), ключицы не имеют.

Тазовый пояс состоит из 3-х парных костей: подвздошных, седалищных и лобковых. У многих видов эти кости срастаются в одну безымянную кость (рис. 29). Таз закрытого типа: лобковые и седалищные кости левой и правой сторон срастаются друг с другом по средней линии, образуя симфиз.

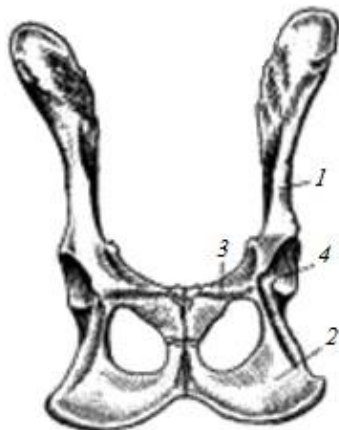


Рис. 29. Тазовый пояс лисицы (вид снизу)

1 – подвздошная кость, 2 – седалищная кость, 3 – лобковая кость, 4 – вертлужная впадина

Скелет парных конечностей сохраняет все основные черты строения типичной пятипалой конечности (рис. 28). В отличие от пресмыкающихся и подобно земноводным у млекопитающих в передней конечности подвижный сустав расположен между костями предплечья и проксимальным рядом костей запястья, а в задней – между голенью и проксимальным рядом костей стопы (голеностопный сустав) (рис. 28 Б).

У наземных млекопитающих проксимальные отделы конечностей плечо и бедро удлинены. У водных зверей эти отделы укорочены, а дистальные (пять, плюсна, фаланги пальцев) удлинены. У быстро бегающих предплюсна, плюсна, запястье и пять располагаются почти отвесно (собака); у наиболее совершенных бегунов (копытных) первый палец атрофируется, а преимущественное развитие получает один третий палец (непарнокопытные) или 3 и 4 пальцы (парнокопытные).

Органы пищеварения. Пищеварительный тракт у млекопитающих более длинный, лучше дифференцирован и имеет более развитые пищеварительные железы. Состоит из следующих отделов: ротовая полость, глотка, пищевод, желудок, кишечник, анальное отверстие.

Перед *ротовой полостью* находится предротовая полость (преддверие рта), которое ограничено спереди мясистыми губами, с боков – щеками, снизу – диафрагмой рта и челюстями. Преддверие рта служит для временного резервирования пищи. Мясистых губ нет у однопроходных и китообразных. В ротовой полости имеется 4 пары слюнных желез, здесь пища механически измельчается и химически обрабатывается. Особенно развиты слюнные железы у жвачных (у коровы в сутки выделяется до 56 л слюны).

Млекопитающие гетеродонты, у них выделяют зубы: резцы, клыки, предкоренные (ложные коренные) и коренные. Число зубов, их форма и функция различны. Зубы текодонтные (сидят в ячейках челюстей), зубная система дифидонтная (зубы меняются 1 раз в жизни). Для разных видов млекопитающих характерен определенный набор зубов, графическая запись которого называется зубной формулой. В ней цифрами указывают количество зубов каждого типа на одной половине верхней челюсти и половине нижней челюсти, например, зубная формула волка:

$$i \frac{3}{3} c \frac{1}{1} pm \frac{4}{4} m \frac{2}{3} = 42$$

Малодифференцированные зубы имеют насекомоядные (землеройка, крот, выхухоль) и неполнозубые (броненосец, муравьед, ленивец). У китообразных (кашалотов, некоторых дельфинов) зубы многочисленны и одинаковы, у усатых китов отсутствуют. Язык мускулистый, служит для схватывания пищи, лакания воды, переворачивания пищи во рту.

Глотка лежит позади ротовой полости. В ее верхнюю часть открываются внутренние ноздри и евстахиевы трубы. На нижней поверхности глотки расположена щель, ведущая в гортань. *Пищевод* хорошо развит, содержит гладкую мускулатуру, у жвачных – и поперечнополосатую, что позволяет отрывать пищу. Длина пищевода соотносится с длиной шеи.

Желудок в виде простого мешка у однопроходных; у большинства млекопитающих желудок разделен на отделы. Сложный желудок у жвачных копытных. Он состоит из 4-х отделов: рубца, сетки, книжки и сычуга. В рубце пищевая масса подвергается брожению под влиянием слюны и бактерий. Из рубца пища идет в сетку, а оттуда отрывается снова в ротовую полость. Здесь пища размельчается зубами и обильно смачивается слюной. Получившаяся полужидкая масса по узкому желобу идет из пищевода в книжку, а оттуда в сычуг (железистый желудок).

Кишечник делится на тонкий, толстый и прямой отделы. В начальный отдел тонкой кишки – двенадцатиперстную кишку – открываются протоки печени и поджелудочной железы, которые обычно предварительно объединяются в общий проток. У видов, поедающих грубый растительный корм, на границе тонкого и толстого отделов располагается длинная и широкая слепая кишка (у некоторых зверей – зайцы, полуобезьяны – она заканчивается червеобразным отростком). В слепой кишке происходит брожение растительной пищи. У плотоядных она развита слабо или отсутствует. В толстой кишке происходит всасывание воды, формирование каловых масс и их накопление. Толстая кишка наиболее развита у растительноядных видов (у грызунов на ее долю приходится до 53% от всей длины кишечника, у хищных – до 22%). Толстая кишка заканчивается прямой кишкой, открывающаяся анальным отверстием. У однопроходных кишечник открывается в клоаку.

Органы дыхания. Главный орган дыхания у млекопитающих – легкие. Роль кожи в газообмене незначительна. Верхние дыхательные пути пред-

ставлены носовой полостью, носоглоткой и ротоглоткой; нижние – гортанью, трахеей и системой бронхов. *Носовая полость* млекопитающих отделена от ротовой полости твердым нёбом, имеется система носовых ходов, благодаря которым поверхность полости значительно увеличивается. В носовой полости воздух очищается, увлажняется и согревается.

Гортань млекопитающих выполняет две функции – проведение воздуха и голосообразование. Стенки гортани поддерживаются перстневидным и черпаловидными хрящами, а также крупным щитовидным хрящом, который свойствен только млекопитающим. К переднему краю щитовидного хряща примыкает надгортанник – эластичный хрящ, прикрывающий вход в гортань во время приема пищи. В гортани расположены голосовые складки, в толще которых лежат голосовые связки, над ними лежат ложные голосовые складки, лишенные голосовых связок.

В гортани различают верхнюю гортань (пространство от входа в гортань до ложных голосовых складок), среднюю гортань – желудочки гортани (пространство между ложными и истинными голосовыми складками) и нижнюю гортань (пространство, расположенное ниже голосовых связок, до нижнего края перстневидного хряща).

Трахея и бронхи развиты хорошо. Трахея поддерживается хрящевыми полукольцами. В нижней части она делится на два бронха, которые проникают в ткань легких и многократно ветвятся на более мелкие бронхи, образуя в совокупности бронхиальное дерево. Самые мелкие веточки бронхов – бронхиолы – заканчиваются альвеолами, в стенках которых ветвятся кровеносные сосуды. Огромное количество альвеол образует большую поверхность для газообмена.

Механизм дыхания у млекопитающих двойной. Обмен воздуха в легких обусловлен изменением объема грудной клетки, возникающим в результате движения ребер (реберное дыхание) и особой мышцы – диафрагмы (диафрагмальное дыхание). В разной степени оба механизма функционируют у млекопитающих. Например, у хищников преобладает реберное дыхание, а у копытных – диафрагмальное. Частота дыхания зависит от величины животного (чем оно мельче, тем частота больше).

Кроме газообмена, дыхательная система имеет важное значение для теплорегуляции, особенно для видов со слабо развитыми потовыми железами (собака). У них охлаждение тела идет с помощью полипноэ, когда пары воды выдыхаются с воздухом.

Кровеносная система. Характеризуется полным разделением артериальной и венозной крови, поэтому все органы, кроме печени, снабжаются чистой артериальной кровью. Сердце четырехкамерное, правая половина сердца венозная, левая – артериальная (рис. 30). Венозный синус (пазуха) и артериальный конус редуцированы.

Имеется только одна *левая дуга аорты* (у птиц правая), отходящая от левого желудочка. От нее отходит короткая *безымянная артерия* (плечеголовной ствол), которая делится на *правую подключичную*, правую и левую

сонные артерии. Каждая сонная артерия вскоре делится на две ветви – наружную (снабжает кровью органы лицевого черепа) и внутреннюю (снабжает кровью головной мозг и орган зрения). *Левая подключичная* артерия от дуги аорты отходит самостоятельно. Подключичные артерии кровоснабжают передние конечности, шею и стенку грудной клетки. *Спинная аорта* (продолжение левой дуги) лежит под позвоночником и отдает ряд ветвей к внутренним органам и мускулатуре.

Для венозной системы млекопитающих характерно отсутствие воротной системы почек, взамен присутствуют *непарная* и *полунепарная вены*, являющиеся рудиментами задних кардинальных вен. Воротную систему печени образует только одна *воротная вена печени*, образовавшаяся путем слияния венозных сосудов, несущих кровь от кишечника, поджелудочной железы и селезенки.

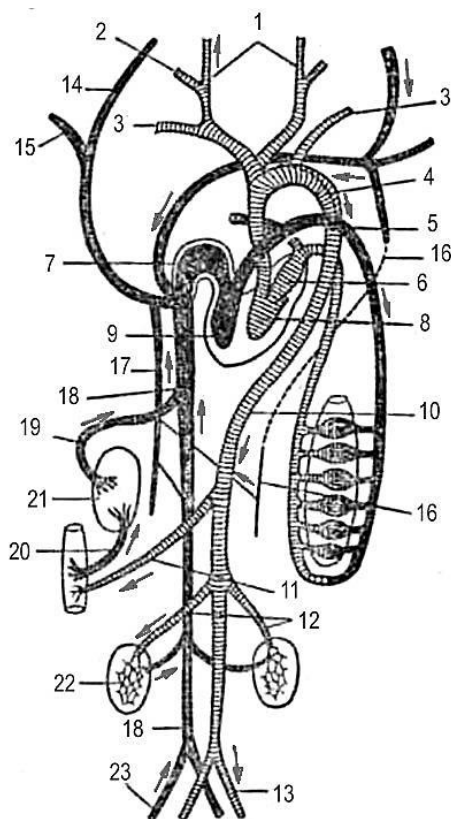


Рис. 30. Схема кровеносной системы.

- 1 и 2 – наружная и внутренняя сонные артерии, 3 – подключичная артерия, 4 – левая дуга аорты, 5 – легочная артерия, 6 – левое предсердие, 7 – правое предсердие, 8 – левый желудочек, 9 – правый желудочек, 10 – спинная аорта, 11 – внутренностная артерия, 12 – почечная артерия, 13 – подвздошная артерия, 14 – яремная вена, 15 – подключичная вена, 16 – левая непарная вена, 17 – правая непарная вена, 18 – задняя полая вена, 19 – печеночная вена, 20 – воротная вена печени, 21 – печень, 22 – почка, 23 – подвздошная вена

Передние полые вены образуются путем слияния наружных и внутренних яремных вен, подключичных вен. Затем левая передняя полая вена обычно сливается с правой, которая впадает в правое предсердие.

Малый круг не имеет существенных отличий. От правого желудочка отходит *легочный ствол*, который делится на левую и правую *легочные ар-*

тери. В альвеолах, оплетенных кровеносными сосудами, происходит газообмен. Артериальная кровь в легких собирается в *легочные вены*, впадающие в левое предсердие. Сердечный индекс (относительная масса сердца, выраженная в процентах к общей массе тела) у млекопитающих высок. Например, у кашалота он составляет 0,3, а у обыкновенной землеройки – 1,4. Данный индекс зависит от двигательной активности. Чем подвижнее животное, тем он выше. У домашних животных относительные размеры сердца в 3 раза меньше, чем у диких (кролик и заяц).

Кровяное давление у млекопитающих высокое, также как у птиц. У крысы оно равно 130/90 мм рт. ст., у собаки 112/56. Существенной особенностью крови млекопитающих является наличие зрелых безъядерных эритроцитов, что увеличивает эффективность переноса ими кислорода. Частота пульса в минуту у мыши равна 600, у собаки – 140, у быка и слона – 24.

Выделительная система. Почки у млекопитающих тазовые – метанефрические, расположенные в брюшной полости. Туловищные почки закладываются эмбрионально, но позднее редуцируются. Почки у зверей бобовидной или дольчатой формы, с гладкой или бугорчатой поверхностью, у некоторых видов они разделены перехватами на доли. На переднем конце почки располагается надпочечник (железа внутренней секреции).

Наружный слой почки – корковый – содержит извитые канальцы, начинающиеся боуменовыми капсулами, внутри которых – мальпигиевы тельца (клубочки кровеносных сосудов). От боуменовой капсулы отходит выводящий канал, состоящий из 4-х отделов: проксимального извитого, петли Генле, дистального извитого и собирательной трубочки. Все это образование называется нефроном.

В клубочках кровеносных сосудов происходит фильтрация, и в почечные канальцы профильтровывается плазма крови (так называемая первичная моча). Извлечение из первичной мочи полезных для организма веществ происходит в разных отделах выводящего канала. В проксимальном извитом отделе идет реабсорбция сахара, витаминов, аминокислот, хлоридов и частично ионов натрия. В петле Генле происходит извлечение воды и ионов натрия. Так образуется вторичная, или конечная моча. Чем мельче животное, тем больше величина почек по отношению к общей массе тела.

Основным конечным продуктом белкового обмена у млекопитающих является мочевины. Такой тип белкового обмена связан с наличием плаценты, через которую развивающийся эмбрион может получать в неограниченном количестве воду из крови матери. Через плаценту из эмбриона могут неограниченно выводиться токсические продукты белкового обмена. Мочевина намного токсичнее мочевой кислоты, но для выведения мочи такой тип обмена требует очень большого расхода воды. Это является также свидетельством близости млекопитающих к амфибиям.

В мозговом (внутреннем) слое почек находятся прямые собирательные трубочки, которые собираются в пирамиды и открываются на концах сосочков, выступающих в почечную лоханку. От почечной лоханки отходит

мочеточник, он впадает в мочевой пузырь, а оттуда моча выводится по мочеиспускательному каналу.

Кроме почек, выделительную функцию частично выполняют легкие, кожа (потовые железы, через которые выводятся растворы солей и мочевины) и толстый кишечник. Однако таким образом выводится всего около 3% азотистых продуктов белкового обмена.

Половая система. Мужская половая система представлена семенниками овальной формы. Расположены либо в задней части брюшной полости (клоачные, некоторые насекомоядные, неполнозубые, слоны, китообразные, носороги), либо опускаются в мошонку – кожистый вырост, сообщающийся с полостью тела паховым каналом (сумчатые, хищники, копытные, приматы). К семеннику прилежит придаток семенника – скопление выводящих протоков семенника (рис. 31). Придаток семенника гомологичен переднему отделу туловищной (мезонефрической) почки. От придатка отходит семяпровод, впадающий у корня полового члена в мочеполовой канал. Семяпровод гомологичен вольфову каналу. Семяпроводы, перед тем, как впасть в мочеполовой канал, образуют парные компактные тела с ребристой поверхностью – семенные пузырьки, секрет которых участвует в образовании спермы, а также предотвращающий вытекание спермы из половых путей самки, т.к. обладает клейкой консистенцией (у грызунов).

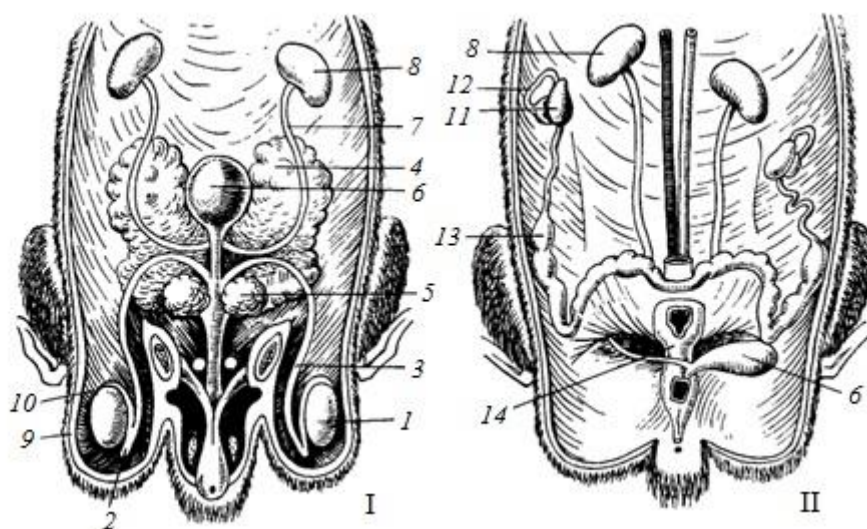


Рис. 31. Мочеполовая система млекопитающего: I – самца, II – самки
 1 – семенник, 2 – придаток семенника, 3 – семяпровод, 4 – семенные пузырьки, 5 – предстательная железа, 6 – мочевой пузырь, 7 – мочеточник, 8 – почка, 9 – мошонка, 10 – паховый канал, 11 – яичник, 12 – фаллопиева труба, 13 – матка, 14 – влагалище

У основания полового члена лежит парная предстательная железа, протоки которой впадают в начальную часть мочеполового канала. Секрет предстательной железы образует жидкую среду спермы. Таким образом, сперма (эякулят) – это жидкость, выделенная простатой, семенными пузырьками, а также сами сперматозоиды.

На нижней стороне совокупительного органа проходит мочеполовой канал. По бокам от него лежат пещеристые тела, которые имеют полости.

Эти полости при половом возбуждении наполняются кровью, чем достигается увеличение полового члена. У многих зверей между пещеристыми телами есть длинная кость, обеспечивающая прочность полового члена (хищные, ластоногие, грызуны). С половым членом связаны куперовы (участвуют в образовании жидкой части спермы) и препуциальные (выделяют пахучий секрет, способствующий встрече особей противоположного пола) железы.

Женская половая система представлена парными яичниками, лежащими в полости тела. Парные яйцеводы, гомологичные мюллеровым каналам, открываются передними концами в полость тела и не связаны с яичниками. Они открываются в брюшную полость отверстиями воронок, расположенными около яичников. Яйцеводы дифференцированы на отделы. Верхний отдел яйцевода – извитой – называется фаллопиевой трубой. Далее идет расширенный отдел – матка, которая открывается во влагалище (у большинства зверей – непарное). Влагалище переходит в короткий мочеполовой канал, куда открывается и мочеиспускательный канал. На брюшной стороне мочеполового канала есть небольшой вырост – клитор, аналогичный пенису самца и состоящий из головки и двух пещеристых тел. У некоторых видов в клиторе имеется кость.

У разных групп зверей наблюдается разное строение женских половых путей. У однопроходных яйцеводы парные и разделены только на фаллопиевы трубы и рога матки, которые самостоятельными отверстиями открываются в мочеполовой синус. У сумчатых (опоссум) нижние части яйцеводов преобразуются в парные влагалища, иногда срастающиеся концами и открывающиеся в мочеполовой синус. У плацентарных нижние участки яйцеводов сливаются в непарное влагалище, верхние отделы яйцеводов парные.

У грызунов и некоторых неполнозубых – двойная матка (парная; левый и правый отделы ее открываются во влагалище самостоятельными отверстиями). У некоторых грызунов, летучих мышей, хищников матка двураздельная, когда ее рога соединены только в нижнем отделе. У хищных, китообразных, копытных – двурогая матка, когда сливаются значительные части левого и правого рогов матки. У приматов, полуобезьян и некоторых летучих мышей матка простая – непарная, а парными остаются только верхние отделы яйцеводов – фаллопиевы трубы.

4. Нервная система и особенности поведения

Нервная система – один из основных прогрессивных признаков млекопитающих, благодаря которым они занимают высшее положение в животном мире. Головной мозг крупный и по массе значительно превосходит спинной мозг (рис. 32).

Увеличен объем больших полушарий и мозжечка (за счет разрастания крыши *переднего мозга*). Т.к. у млекопитающих развита кора мозга, у них серое вещество расположено поверх белого. Кора полушарий подразделяется на древнюю кору, имеющую примитивное однослойное строение, похо-

жее на участки коры полушарий рептилий и птиц; старую кору, которая также однослойная, но отделена от нижележащей подкорки корковой пластинкой; и новую кору, состоящую из нескольких слоев (у человека до 6). Соотношение перечисленных участков у разных видов млекопитающих неодинаково и зависит от уровня сложности поведения. Наиболее сильно развита кора у хищных, приматов, у человека в том числе.

Кора мозга координирует работу нервной системы и всего организма. В коре расположены центры высшей нервной деятельности, которые обеспечивают сложные поведенческие реакции. Как правило, они не заложены изначально, а развиваются в течение жизни, максимально эффективно приспособляя животное к быстро меняющимся условиям внешней среды. Она получает сигналы из внешней среды, от органов и тканей собственного организма, анализирует их, сопоставляет с ранее полученной информацией. Благодаря этому животное правильно реагирует на поступающие сигналы путем выбора наилучшей формы поведения в конкретных условиях. В коре мозга располагаются высшие центры анализаторов.

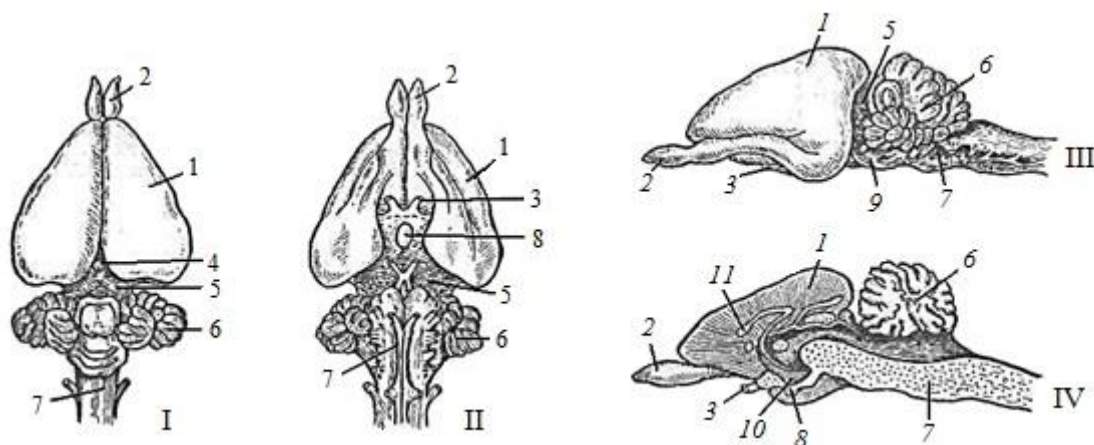


Рис. 32. Строение головного мозга.

I – вид сверху, II – вид снизу, III – вид сбоку, IV – продольный разрез.

1 – большие полушария, 2 – обонятельные доли, 3 – зрительный нерв, 4 – эпифиз, 5 – средний мозг, 6 – мозжечок, 7 – продолговатый мозг, 8 – гипофиз, 9 – варолиев мост, 10 – мозговая воронка, 11 – мозолистое тело

Условные рефлексы у млекопитающих благодаря хорошо развитой коре больших полушарий вырабатываются быстрее, чем у других хордовых животных. Необходимо отметить, что роль условных рефлексов в жизни млекопитающих резко возросла по сравнению с врожденными рефлексами и инстинктивной формой поведения. Звери быстро приспособляются к жизни в меняющихся условиях среды, что повышает их выживаемость. Особенно развита эта способность у высокоорганизованных групп млекопитающих, например, у приматов. Таким образом, у зверей кора больших полушарий является ведущим отделом головного мозга, который интегрирует деятельность ЦНС. Мозг такого типа называется млекопитающим.

У наименее подвижных животных (ленивцы) кора больших полушарий почти гладкая, но у большинства видов кора разрастается, образуя извили-

ны и борозды. Наиболее крупные борозды отделяют доли полушарий, причем расположение извилин и борозд является характерным признаком для того или иного вида. У низших млекопитающих имеется одна латеральная (сильвиева) борозда, которая отделяет височную долю; в более сложном варианте в головном мозге можно выделить также центральную (роландову) борозду, отделяющую лобную долю. У высших млекопитающих количество извилин и борозд может быть значительным, что существенно увеличивает общую поверхность коры. Особенно велика новая кора в области лобных долей, которые хорошо развиты у хищных и приматов.

Промежуточный мозг сверху прикрыт большими полушариями. Он включает в себя зрительные бугры (таламусы), представляющие собой подкорковые скопления серого вещества, эпифиз (секреторный орган), гипофиз и гипоталамус. Гипофиз участвует в регуляции периодических явлений (линьки, спячки, размножения, миграций). Гипоталамус регулирует процессы метаболизма и терморегуляции. *Средний мозг* мал, подразделяется на 4 бугра (четверохолмие). Передние бугры образуют слабо выраженную зрительную кору, задние служат слуховыми центрами, подчиненными контролю переднего мозга. *Мозжечок* крупный, разделен на несколько отделов (это связано со сложным характером движений). С мозжечком связано поддержание мышечного тонуса, позы, равновесия и соразмерности движений частей тела. В *продолговатом мозге* находятся ядра центров дыхания, кровообращения, пищеварения и других важных рефлексов. Нервные тракты связывают продолговатый мозг со спинным. Млекопитающие имеют 12 пар головных нервов. Помимо иннервации органов чувств и мускулатуры головные нервы участвуют в образовании вегетативной нервной системы.

Органы чувств у млекопитающих разных отрядов развиты по-разному. Зрение хорошо развито у обитателей открытых пространств (саванн, пустынь, степей), обоняние и слух – у ночных и сумеречных животных, норников и обитателей водоемов.

Очень хорошо развиты у млекопитающих *органы обоняния*, т.к. с помощью них звери хорошо ориентируются в пространстве, узнают друг друга и врагов, находят пищу по запаху за несколько сотен метров. Обонятельная капсула крупная; в ней образовалась система обонятельных раковин. У грызунов, сумчатых, копытных есть особый обонятельный орган – яacobсонов орган, который открывается самостоятельно в небо-носовый канал, являясь обособленным отделом обонятельной капсулы. Яacobсонов орган распознает запах пищи, когда она находится во рту.

Очень хорошо у млекопитающих развиты *органы слуха*. Если у нижестоящих классов развито внутреннее и среднее ухо, то у млекопитающих развиты еще два новых отдела: наружный слуховой проход и ушная раковина. Ушная раковина значительно усиливает тонкость слуха, она особенно хорошо развита у ночных зверей, у лесных копытных, пустынных собачьих. Нет ушной раковины у водных и подземных зверей (киты, большинство ластоногих, слепыши). От среднего уха слуховой проход отделен барабанной

перепонкой. В среднем ухе – 3 слуховые косточки (а не 1, как у амфибий, рептилий и птиц). Молоточек, наковальня и стремечко соединены подвижно, стремечко упирается в овальное окно перепончатого лабиринта внутреннего уха. Этим обеспечивается более совершенная передача звуковой волны. Во внутреннем ухе развита улитка и находится кортиева орган (орган слуха, состоящий из тончайших волокон, натянутых в канале улитки).

Многие млекопитающие способны ориентироваться в пространстве с помощью эхолокации. Это свойственно летучим мышам, китообразным (дельфинам), ластоногим (тюленям), землеройкам. Дельфины, издавая звуки частотой 120-200 кГц, с высокой точностью определяют местонахождение косяков рыб с расстояния до 3 км.

Органы зрения имеются у большинства млекопитающих. Глаз имеет типичное для наземных позвоночных строение (выпуклая роговица и двояковыпуклый хрусталик). Аккомодация у млекопитающих происходит путем изменения формы хрусталика под действием ресничной мышцы. У мелких грызунов (мыши) аккомодация вообще отсутствует. Цветное зрение у млекопитающих по сравнению с птицами развито слабо. Почти весь спектр различают лишь высшие приматы восточного полушария. А у лесного хоря, например, цветное зрение вообще не обнаружено. Большинство видов способно различать только движущиеся предметы, оставляя неподвижные без внимания.

Характерная особенность *органов осязания* у млекопитающих – наличие вибрисс (осязательных волос).

5. Особенности размножения и развития млекопитающих

Оплодотворение, как у всех амниот, внутреннее; осуществляется в верхней части яйцевода. Во время эмбриогенеза в матке млекопитающих формируется детское место (плацента). У однопроходных оно отсутствует, у сумчатых – зачатки. Плацента возникает из срастания наружной стенки аллантоиса с серозой. В результате формируется хорион (губчатое образование), на котором образуются ворсы – ворсинки. Они срастаются с разрыхленными участками эпителия матки. В этих местах переплетаются (не сливаются) кровеносные сосуды матери и плода. Так возникает связь между кровяными руслами самки и эмбриона. Этим обеспечивается газообмен, питание, удаление продуктов распада у зародыша. У сумчатых плацента примитивная, ворсинок в хорионе не образуется («желточная плацента»). У высших хорион всегда имеет ворсинки. Выделяют 3 типа плаценты:

1) диффузная – ворсинки равномерно распределяются по хориону (китообразные, многие копытные, полуобезьяны);

2) дольчатая – ворсинки собраны в группы, распределенные по всей поверхности хориона (жвачные);

3) дискоидальная – ворсинки расположены на дисковидном участке хориона (насекомоядные, грызуны, обезьяны).

Длительность развития зародыша в матке у разных млекопитающих различна. Чем больше размеры животного, тем продолжительнее беременность. У одних млекопитающих детеныши рождаются беспомощными, у других – способными к активным действиям. У сумчатых (кенгуру) детеныши рождаются мелкими и недоразвитыми, донашиваются в специальных сумках. Поэтому у сумчатых продолжительность беременности невелика: у опоссума – 12 дней, у кенгуру – 40 дней. У насекомоядных период беременности составляет 13-19 дней, тогда как у летучих мышей – 54-73 дня, вследствие чего рождаются более самостоятельные детеныши. У норных животных (домовая мышь, серая полевка, ондатра) беременность продолжительна – от 18 до 26 дней; у сурков и белок – 30-40 дней. У зверей, не имеющих хорошо устроенных убежищ, беременность продолжительна: у леопарда – 120 дней, у свиньи – 150 дней, бурого медведя – 200 дней, у слонов – 600 дней.

Чем крупнее животное, тем позднее они становятся половозрелыми. Так, слоны способны к деторождению в возрасте 10-15 лет, носороги – в 12-20 лет, разные виды оленей – на 2-3 год жизни; самцы котика становятся половозрелыми на 3-4 году жизни, а самки – на 2-3; у тигров, медведей половозрелость наступает на 3-4 год жизни, у собак – на 2-3 году. Зайцы и грызуны приступают к размножению в возрасте несколько менее года, ондатра – 5 месяцев. Еще быстрее созревают мелкие мышевидные грызуны: домовая мышь – в возрасте 2,5 месяца, полевка – в 2 месяца.

Различна и величина выводка. Слоны, киты, тигры размножаются раз в 2-3 года и приносят обычно по одному детенышу. Ежегодно рожают дельфины, олени, которые также приносят по одному детенышу. Собаки, куньи и крупные кошки приносят одновременно по несколько детенышей: в помете у рысей, куниц бывает по 2-3 детеныша, у волков – 3-8 (до 10), у лисиц – 3-6, у песцов – 4-12 (до 18). Зайцы и грызуны приносят в году по 2-3 помета по 3-8 детенышей; белки – 2-3 помета по 2-10 детенышей, полевки – по 3-4 выводка в году по 2-10 детенышей.

Плодовитость млекопитающих меняется с возрастом. Чем моложе животное, тем плодовитость выше. Среди зверей есть моногамные и полигамные виды. У моногамных видов пары образуются только на один сезон размножения (песцы, лисицы, бобры). У волков и обезьян пары образуются на несколько лет. В воспитании молодых принимают участие оба родителя.

У полигамов (тюленей, котиков, ослов, оленей, лошадей) самцы собирают вокруг себя от 15 до 80 самок (гаремы). Полигамны многие грызуны и насекомоядные, но гаремов они не образуют.

Период спаривания у разных видов различен и приходится на разные сроки. Так, у волков и лисиц спаривание бывает в конце зимы, у зайцев, хорьков – в начале весны, у соболей, куниц – в середине лета, у копытных – осенью. Период деторождения и воспитания молодых, как правило, приурочен к благоприятному для этого сезону.

Как и у других животных, жизнь млекопитающих меняется по сезонам года. Это связано с сезонными изменениями условий обитания и важнейшими жизненными этапами животных: размножением, воспитанием потомства, зимовкой. Жизненный цикл млекопитающих складывается из следующих фаз:

1. Подготовка к размножению сопровождается образованием семейных пар, табунов, гаремов (у полигамов), у моногамов образуются пары. Спариванию предшествуют турнирные бои между самцами, которые выражаются у одних видов позами угрозы и выпадами в сторону конкурента, а у других – настоящими побоищами. Выбираются места, благоприятные для вывода молодняка. В связи с этим многие виды (северные олени, летучие мыши) совершают дальние миграции в поисках таких мест.

2. Период деторождения и воспитания молодняка. Наступает в основном в конце весны – начале лета. К этому времени мигрирующие животные становятся оседлыми. Многие хищники (медведи, куницы, лисицы, волки) и грызуны (белки, полевки, мыши) устраивают норы, логова, строят гнезда, границы которых метят запахowymi или визуальными метками.

Когда детеныши подрастут, семьи перемещаются в наиболее богатые кормом места: долины рек или луга. Родители учат детенышей находить корм и спасаться от врагов.

3. Период подготовки к зиме у млекопитающих отличается интенсивным питанием. В это время звери линяют: сменяют темную летнюю шерсть на густую белую шубу. Подготовка к зиме часто связана с миграциями. Так северные олени осенью перемещаются на юг, а весной обратно в тундру. Вместе с оленями перемещаются тундряные волки и росомахи. Многие горные звери летом поднимаются высоко в горы – на высокогорные луга, где много корма, а зимой спускаются к подножию горы, где меньше глубина снежного покрова и где корм достать гораздо легче (косули, бараны, горные козлы, олени). Сезонные миграции характерны и для пустынных копытных. Джайраны осенью перемещаются из пустынь в предгорья, где лучше сохраняется корм. Весной они возвращаются обратно во внутренние области пустынь.

Многие виды для переживания неблагоприятных периодов способны впадать в спячку. Она свойственна однопроходным, сумчатым, насекомоядным, рукокрылым, неполнозубым, хищным и грызунам. Выделяют три вида зимней спячки по степени глубины:

1) Зимний сон, или факультативная спячка (медведи, еноты, барсуки). Характеризуется незначительным снижением уровня обмена веществ, температурой тела и дыхательных явлений. Легко может быть прервана. Продолжительность зимнего сна у разных видов различна и зависит от условий существования. Например, у бурого медведя в условиях Сибири она длится с октября до начала мая, в Европейской части России – с ноября по апрель, на Кавказе – с октября по май.

2) Настоящая спячка. Характеризуется глубоким оцепенением, понижением температуры тела, уменьшением частоты дыхания. При сильных оттепелях зимой животные могут пробуждаться на короткое время (бурундуки, летучие мыши, хомяки).

3) Настоящая непрерывная сезонная спячка. Характеризуется еще более глубоким оцепенением, резким падением температуры тела и уменьшением частоты дыхания (ежи, сурки, некоторые летучие мыши, суслики, тушканчики и др.).

6. Экологические группы и распространение млекопитающих

Млекопитающие приспособились к жизни в наземно-воздушной, почвенной и водной средах обитания. В различных природно-климатических зонах они населяют леса, луга, степи, пустыни. Живут по берегам водоемов, в реках, озерах, морях и океанах. Некоторые освоили воздушную среду, многие ведут роющий образ жизни.

Вертикальное распространение млекопитающих также разнообразно. Например, многие виды полевок, сурков, козлов, баранов наблюдались на высоте 3-4 тыс. м на территории Центрального Тянь-Шаня. В Гималаях горные бараны были обнаружены на высоте 6 000 м над уровнем моря.

В зависимости от занятых местообитаний среди млекопитающих выделяют несколько экологических групп с характерными чертами строения, жизнедеятельности и поведения.

1. Типично наземные млекопитающие. Самая многочисленная и широко распространенная группа, в пределах которой выделяют лесных млекопитающих, населяющих леса и заросли кустарников, и зверей открытых пространств.

Лесных млекопитающих в зависимости от занимаемых ярусов делят на древесные (белки, летяги, ленивцы, куницы, некоторые муравьеды, многие обезьяны) и обитающие на земле (кабаны, ежи, лоси, медведи). Они обладают сильным телом, хорошо развитой мускулистой шеей, высокими конечностями. Передвигаются ходьбой, бегом, лазаньем и прыганьем. Пища зверей этой группы преимущественно растительная. Например, белки питаются семенами хвойных, некоторые обезьяны – плодами. Медведи питаются более разнообразной пищей: плодами, ягодами, вегетативными частями растений. Хищники кроме растительных кормов, употребляют мелких птиц и зверьков, за которыми охотятся и на деревьях, и на земле. Гнезда для вывода детенышей устраиваются на ветках деревьев или в дуплах (белки).

Среди лесных млекопитающих выделяют группу полудревесных. Они частично добывают пищу на деревьях, а гнезда устраивают на земле (соболь, черный медведь, бурундук). Есть виды, которые обитают в лесу, но ведут наземный образ жизни (бурые медведи, лоси, олени, косули). По деревьям не лазают и детенышей выводят в норах (росомаха) или на поверхности земли (лоси). Деревья используются в качестве укрытий и для некоторых служат пищей (ветки, кора).

Млекопитающие открытых пространств – не менее многочисленная группа, представители которой встречаются во многих отрядах: сумчатых (кенгуру), насекомоядных, грызунов (суслики, сурки, хомяки), хищных (львы, тигры, рыси), копытных (верблюды, жирафы, лошади, антилопы).

2. **Подземные** млекопитающие приспособлены к роющему образу жизни. Почти всю жизнь или значительную ее часть они проводят под землей, редко появляясь на поверхности (кроты, слепыши, цокоры, слепушонки). Тело землероев короткое, вальковатое, шейный отдел практически не заметен, хвост редуцирован. мех короткий, густой, без ворса, ноги короткие с сильной мускулатурой и большими когтями. Ушные раковины редуцированы. Зрение плохо развито, а у некоторых подземных зверьков глаза скрыты под кожей. Хорошо развиты у землероев обоняние и осязание.

3. **Настоящие водные и околоводные** млекопитающие. Типично водными, полностью утратившими связь с землей являются китообразные. Тело их имеет обтекаемую форму, голова сливается с туловищем, шейный отдел отсутствует. Основным органом движения служит хвостовой плавник, расположенный (в отличие от рыб) в горизонтальной плоскости. Передние конечности видоизменены в ласты, выполняющие роль рулей. Задние конечности редуцированы полностью, исчезли ушные раковины, закрыт наружный слуховой проход, носовые отверстия закрываются клапанами, отсутствует шерстный покров. Хорошо развит подкожный жир, обеспечивающий теплоизоляцию.

По берегам пресных водоемов обитает норка; она селится в норы, выход которых открывается на сушу. Кормится мелкими животными, обитающими около воды или в воде – водяными крысами, лягушками, рыбами. С водой связана выдра; устраивает норы по берегам водоемов, тогда как вход располагается под водой. Питается рыбой и амфибиями.

Много полуводных видов среди грызунов (бобр, ондатра, нутрия). Все эти виды связаны с водой как с основным местом добычи корма, хотя могут добывать его и на суше. В воде спасаются от преследования врагов. Гнездятся в земляных норах или в хатках, которые сооружают на берегу. У данных зверей нет ушных раковин, на лапах развиты плавательные перепонки, шерстный покров с редкой жесткой остью и густой подпушью. Хорошо развиты сальные железы.

4. **Активно-летающие** млекопитающие в полной мере освоили воздушную среду. К этой группе относятся представители отряда рукокрылых. Грудина у летучих мышей несет киль. Передние конечности превратились в длинные и гибкие крылья, в которых натянута перепонка между сильно вытянутыми костями кисти, туловищем, задней конечностью и хвостом. У быстро летающих рукокрылых (рыжая вечерница) крылья длинные и узкие; у медленно летающих (ушаны) – широкие и тупые. Кости черепа сливаются. В связи с ночным образом жизни у них хорошо развиты органы обоняния и осязания. У всех рукокрылых развиты ушные раковины: они улавли-

вают отраженные от предметов издаваемые в полете зверьками ультразвуки, которые помогают ориентироваться и даже в темноте находить добычу.

Состав пищи млекопитающих чрезвычайно разнообразен. В связи с этим их делят на две большие группы: плотоядные и растительноядные. Однако деление это условное, т. к. немногие виды питаются исключительно животными или исключительно растениями. Большинство млекопитающих кормятся как растительной, так и животной пищей, причем удельное значение этих кормов может зависеть от условий местообитания, времени года и ряда других причин.

Исходным типом питания для млекопитающих была насекомоядность. Мезозойские звери питались преимущественно насекомыми, а также моллюсками, червями, мелкими амфибиями и рептилиями. Из современных млекопитающих насекомоядность свойственна представителям отряда насекомоядных и некоторым видам сумчатых. Виды зверей, биологически являющихся хищниками, относятся преимущественно к отрядам хищных, ластоногих и китообразных. Питаются более крупной добычей, частью теплокровными позвоночными. Только немногие виды являются истинно плотоядными (кошки, белые медведи). Большинство видов этой группы имеют в рационе питания и растительные корма.

Растительноядными млекопитающими являются обезьяны, полуобезьяны, ленивцы, большинство грызунов, копытные, сумчатые, крыланы, из морских видов – сирены. По характеру пищи они условно делятся на травоядных (лошади, быки, козлы, бараны, многие грызуны; ветвями, корой листьями питаются лоси, олени, жирафы, слоны, зайцы, бобры)), зерноядных, или семяядных (белки, бурундуки) и плодоядных (некоторые обезьяны, полуобезьяны, крыланы, из грызунов – соня-полчок).

Характер питания может меняться в зависимости от условий места. Так, бурые медведи Южного Кавказа являются растительноядными, тогда как в условиях Дальнего востока питаются исключительно рыбой и тюленями.

Вопросы для самоконтроля:

1. Какими прогрессивными признаками обладают млекопитающие?
2. Назовите экологические, эмбриональные, морфологические особенности млекопитающих общие с пресмыкающимися и птицами.
3. Каковы принципы строения и функции пищеварительной системы млекопитающих?
4. Какими признаками характеризуются яйцекладущие, сумчатые и плацентарные млекопитающие?
5. Перечислите отряды плацентарных млекопитающих.
6. От каких предков произошли млекопитающие?
7. На какие экологические группы делятся млекопитающие по характеру питания? Приведите примеры.

ЛИТЕРАТУРА

Билич Г.Л. Биология. Полный курс. В 3-х т. Том 3. Зоология // Г.Л. Билтч, В.А. Крыжановский В.А. – М.: ООО «Издательский дом ОНИКС 21 век», 2002. – 544 с.

Дауда Т.А. Зоология позвоночных: Учебное пособие // Т.А. Дауда, А.Г. Коцаев. – СПб.: Изд-во «Лань», 2014. – 224 с. – URL: <https://ru.book.cc/book/2898372/5acb80>

Дзержинский Ф.Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных. – М.: Аспект-Пресс, 2005. – 320 с. – URL: 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>

Козлов С.А. Зоология позвоночных животных // С.А. Козлов, А.Н. Сибен, А.А. Лящев. – СПб.: Изд-во «Лань», 2018. – 328 с. – URL: <https://e.lanbook.com/book/103904>

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. – 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

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>