

Міністерство освіти і науки України  
Львівський національний університет імені Івана Франка



Серія «Біологічні Студії»  
заснована у 2009 році

# ЗООЛОГІЯ ХОРДОВИХ

За редакцією професора *Й. В. Царика*

*Підручник*

Львів  
2013

ББК Е60я73  
УДК 59(075.8)  
З-85

**Автори:**

Й. В. Царик, І. С. Хамар, І. В. Дикий, І. М. Горбань, В. В. Леснік, Є. Б. Сребродольська

**Рецензенти:**

д-р біол. наук, проф. *М. П. Козловський*

(Інститут екології Карпат НАН України, Львів);

д-р біол. наук, проф. *В. А. Токарський*

(Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна);

д-р біол. наук, проф. *В. І. Парпан*

(Прикарпатський національний університет імені Василя Стефаника, Івано-Франківськ)

З-85 **Зоологія хордових** : підручник : [для студ. вищ. навч. закл.] / [Й. В. Царик, І. С. Хамар, І. В. Дикий та ін.] ; за ред. проф. Й. В. Царика. – Львів : ЛНУ ім. Івана Франка, 2013. – 356 с. – Серія «Біологічні Студії».

ISBN 978-966-613-752-7 (серія)

ISBN

В основу підручника покладені курси лекцій, прочитані авторами для студентів біологічного факультету Львівського національного університету імені Івана Франка. Послідовно описані підтипи і класи типу Хордові. Характеристика класу містить системи (поділ на ряди і родини), їхні морфологічні та екологічні особливості, роль у біоценозах, значення для людини, походження та еволюцію представників хордових тварин. Лаконічно висвітлені загальні характеристики, поширення та короткий перелік видів головних рядів кожного класу хордових. Окремо виділено представників, що належать до фауни України. До кожного класу вказано для порівняння в таблиці загальноприйняту систематику за М.П. Наумовим, М.М. Каргашовим(1979) та сучасну систематику за різними авторами (з поправками на нові молекулярні класифікації) та з новими українськими назвами таксонів.

Розрахований на студентів, аспірантів і викладачів біологічних факультетів університетів, педагогічних університетів та ліцеїв, студентів вузів, де читається курс зоології хордових.

**ББК Е60я73**  
**УДК 59(075.8)**

ISBN 978-966-613-752-7 (серія)

ISBN

© Царик Й. В., Хамар І. С., Дикий І. В., Горбань І. М.,  
Леснік В. В., [Сребродольська Є. Б.], 2013  
© Львівський національний університет  
імені Івана Франка, 2013

# ЗМІСТ

<b>ПЕРЕДМОВА</b> .....	7
<b>ВСТУП. Тип Хордові Chordata</b> .....	9
<b>РОЗДІЛ 1. Підтип Безчерепні Acrania</b> .....	11
1.1. Особливості організації класу Cephalochordata .....	11
1.2. Походження й систематика .....	17
<b>Розділ 2. Підтип Покривники, або Личинкохордові, Tunicata, seu Urochordata</b> .....	21
2.1. Особливості організації .....	21
2.1.1. Клас Асцидії Ascidia .....	21
2.1.2. Клас Сальпи Salpae .....	29
2.1.3. Клас Апендикулярії Appendiculariae .....	31
2.2. Особливості поширення і спосіб життя .....	33
2.3. Систематика й походження .....	34
<b>РОЗДІЛ 3. Підтип Хребетні, або Черепні, Vertebrata, seu Craniata</b> .....	35
<b>3.1. Відділ Безщелепні. Клас Круглороті. Особливості організації</b> .....	35
3.2. Особливості поширення і спосіб життя .....	44
3.3. Походження й систематика .....	45
<b>РОЗДІЛ 4. Відділ Щелепнороті, або Ектобранхіати, Gnathostomata, seu Ectobranchiata. Надклас Риби Pisces</b> .....	47
<b>4.1. Клас Хрящові риби Chondrichthyes</b> .....	48
4.1.1. Особливості організації .....	48
4.1.2. Особливості поширення і спосіб життя хрящових риб .....	62
4.1.3. Походження .....	62
4.1.4. Систематика .....	63
4.1.4.1. Підклас пластинозяброві Elasmobranchii .....	63
4.1.4.1.1. Надряд Акули Selachomorpha .....	64
4.1.4.1.2. Надряд Скаги Batomorpha .....	65
4.1.4.2. Підклас Суцільноголові риби Holocephali .....	67
4.1.5. Значення у природі й житті людини .....	69
<b>4.2. Клас Кісткові риби Osteichthyes</b> .....	69
4.2.1. Особливості організації .....	69
4.2.2. Поведінка кісткових риб .....	89
4.2.3. Систематика класу кісткових риб і характеристика представників окремих рядів .....	92
4.2.3.1. Підклас Лопатепері риби Sarcopterygii .....	94
4.2.3.1.1. Надряд Кистепері Риби Crossopterygimorpha .....	94

4.2.3.1.2. Надряд Дводишні Риби Dipneustomorpha	95
4.2.3.2. Підклас Променепері Actinopterygii	97
4.2.3.2.1. Надряд Палеоніски Palaeonisci	98
4.2.3.2.2. Надряд Ганоїдні Ganoidomorpha	98
4.2.3.3. Група Костисті риби Teleostei	101
4.2.3.3.1. Надряд Клюпеоїдні Clupeomorpha	101
4.2.3.3.2. Надряд Араваноїдні Osteoglossomorpha	103
4.2.3.3.3. Надряд Ангвілоїдні Anguillomorpha	104
4.2.3.3.4. Надряд Циприноїдні Cyprinomorpha	105
4.2.3.3.5. Надряд Атериноїдні Atherinomorpha	107
4.2.3.3.6. Надряд Параперкоїдні Parapercomorpha	108
4.2.3.3.7. Надряд Перкоїдні Percomorpha	109
4.2.3.3.8. Надряд Батрахоїдні Batrachoidomorpha	113
4.2.4. Іхтіофауна України	113

**РОЗДІЛ 5. Надклас Чотириногі (наземні хребетні) Tetrapoda, seu Quadripeda.**

<b>Анамнії (Anamnia) й Амніоти (Amniota)</b>	119
<b>5.1. Клас Земноводні, або Амфібії Amphibia</b>	120
5.1.1. Особливості організації	121
5.1.2. Походження, еволюція земноводних	140
5.1.3. Систематика й характеристика представників сучасних рядів класу Amphibia	142
5.1.3.1. Ряд Безхвості Anura, seu Ecaudata	144
5.1.3.2. Ряд Хвостаті Urodela, seu Caudata	146
5.1.3.3. Ряд Безногі Gymnophiona	149
<b>5.2. Клас Плазуни, або Рептилії, Reptilia</b>	150
5.2.1. Особливості організації плазунів	151
5.2.2. Походження та еволюція плазунів	168
5.2.3. Систематика й характеристика представників сучасних рядів класу Reptilia	171
5.2.3.1. Підклас Анапсида Anapsida	174
5.2.3.1.1. Ряд черепахи Testudines	174
5.2.3.2. Підклас Лепідозаври Lepidosauria	176
5.2.3.2.1. Ряд дзьобоголові, або хоботноголові, Rhynchocephalia	176
5.2.3.2.2. Ряд лускаті Squamata	177
5.2.3.3. Підклас Архозаври Archosauria	183
5.2.3.3.1. Ряд крокодили Crocodylia	183
5.2.4. Значення рептилій	184
<b>5.3. Клас Птахи Aves</b>	185
5.3.1. Особливості організації	185
5.3.2. Походження та еволюція птахів	206
5.3.3. Систематика й характеристика представників головних рядів класу Aves	209
5.3.3.1. Надряд Плаваючі Impennes	211

5.3.3.1.1. Ряд Пінгвіноподібні Sphenisciformes.....	211
5.3.3.2. Надряд Типові, або Новопіднебінні птахи Neognathae .....	211
5.3.3.2.1. Ряд Страусоподібні Struthioniformes .....	211
5.3.3.2.2. Ряд Нандуподібні Rheiformes.....	211
5.3.3.2.3. Ряд Казуароподібні Casuariiformes .....	212
5.3.3.2.4. Ряд Ківіподібні, або Безкрилі, Apterygiformes.....	212
5.3.3.2.5. Ряд Тинамуподібні Tinamiformes.....	212
5.3.3.2.6. Ряд Гагароподібні Gaviiiformes.....	213
5.3.3.2.7. Ряд Пірникозоподібні Podicipediformes .....	213
5.3.3.2.8. Ряд Буревісникоподібні Procellariiformes.....	213
5.3.3.2.9. Ряд Пеліканоподібні Pelecaniformes .....	213
5.3.3.2.10. Ряд Лелекоподібні Ciconiiformes .....	214
5.3.3.2.11. Ряд Фламінгоподібні Phoenicopteriformes.....	214
5.3.3.2.12. Ряд Гусеподібні Anseriformes.....	215
5.3.3.2.13. Ряд Соколоподібні Falconiformes.....	215
5.3.3.2.14. Ряд Куроподібні Galliformes.....	216
5.3.3.2.15. Ряд Журавлеподібні Gruiformes.....	217
5.3.3.2.16. Ряд Сивкоподібні Charadriiformes .....	218
5.3.3.2.17. Ряд Рябкоподібні Pterocliiformes.....	219
5.3.3.2.18. Ряд Голубоподібні Columbiformes .....	219
5.3.3.2.19. Ряд Папугоподібні Psittaciformes .....	219
5.3.3.2.20. Ряд Зозулеподібні Cuculiformes .....	219
5.3.3.2.21. Ряд Совоподібні Strigiformes.....	220
5.3.3.2.22. Ряд Дрімлюгоподібні Caprimulgiformes.....	220
5.3.3.2.23. Ряд Серпокрильцеподібні Apodiformes.....	220
5.3.3.2.24. Ряд Колібріподібні Trochiliformes.....	220
5.3.3.2.25. Ряд Птахи-миші Coliiformes.....	221
5.3.3.2.26. Ряд Трогоноподібні Trogoniformes .....	221
5.3.3.2.27. Ряд Сиворакшеподібні Coraciiformes .....	221
5.3.3.2.28. Ряд Дятлоподібні Piciformes.....	221
5.3.3.2.29. Ряд Горобцеподібні Passeriformes.....	222
5.3.4. Значення птахів .....	227
<b>5.4. Клас Ссавці, або Звірі, Mammalia, seu Theria .....</b>	<b>229</b>
5.4.1. Особливості організації ссавців.....	229
5.4.2. Поведінка і спосіб життя .....	270
5.4.2.1. Популяційна організація і спосіб життя .....	271
5.4.2.2. Географічне поширення .....	274
5.4.2.3. Положення ссавців у біоценозах .....	275
5.4.3. Походження та еволюція ссавців .....	276
5.4.4. Систематика й характеристика представників головних рядів класу Mammalia .....	277
5.4.4.1. Підклас Першозвірі, або Клоачні, Prototheria .....	280
5.4.4.1.1. Ряд Однопрохідні Monotremata.....	280
5.4.4.2. Підклас Звірі Theria.....	281

5.4.4.2.1.	Інфраklas Сумчасті Metatheria. Ряд Сумчасті Marsupialia .....	281
5.4.4.2.2.	Інфраklas Вищі звірі, або Плацентарні, Eutheria, seu Placentalia .....	282
5.4.4.2.3.	Ряд Неповнозубі Edentata (Xenarthra).....	283
5.4.4.2.4.	Ряд комахоїдні Insectivora (мідицеподібні Soriciformes) .....	283
5.4.4.2.5.	Ряд шерстокрили Dermoptera (кагуаноподібні Syncephaliformes).....	285
5.4.4.2.6.	Ряд рукокрилі Chiroptera (лиликоподібні Vespertilioniformes).....	285
5.4.4.2.7.	Ряд примати Primates (лемуроподібні Lemuriformes) .....	287
5.4.4.2.8.	Ряд хижі Carnivora (псоподібні Caniformes).....	289
5.4.4.2.9.	Ряд китоподібні Cetacea (китоподібні Balaeniformes) .....	292
5.4.4.2.10.	Ряд Сиреноподібні Sirenia (ламантиноподібні Trichechiformes).....	294
5.4.4.2.11.	Ряд хоботні Proboscidea (слоноподібні Elephantiformes) .....	294
5.4.4.2.12.	Ряд непарнокопитні Perissodactyla (конеподібні Equiformes) .....	295
5.4.4.2.13.	Ряд дамани Нугакоідеа (даманоподібні Procaviiformes).....	296
5.4.4.2.14.	Ряд трубкозубоподібні Tubulidentata (трубкозубоподібні Orycteropiformes) .....	296
5.4.4.2.15.	Ряд парнокопитні Artiodactyla (оленеподібні Cerviformes).....	296
5.4.4.2.16.	Ряд ящуроподібні Pholidota (панголіноподібні Maniformes) .....	298
5.4.4.2.17.	Ряд гризуни Rodentia (мишоподібні Muriformes).....	299
5.4.4.2.18.	Ряд зайцеподібні Lagomorpha (зайцеподібні Leporiformes) .....	306
5.4.5.	Значення ссавців для людини.....	307
ІМЕННИЙ ПОКАЖЧИК.....		313
ПРЕДМЕТНИЙ ПОКАЖЧИК .....		313
ПОКАЖЧИК ЛАТИНСЬКИХ НАЗВ .....		335
ЛІТЕРАТУРА .....		3

## ПЕРЕДМОВА

Сьогодні дослідники поділяють живе на п'ять царств: прокаріоти (без'ядерні, монери), еукаріоти (одноклітинні, протисти), рослини (багатоклітинні водорості, мохи, судинні рослини), гриби (багатоклітинні) і тварини (багатоклітинні).

Царство тварин, у свою чергу, поділяють на два типи: безхребетних і хордових Chordata. Тип хордових об'єднує підтипи безчерепних *Acrania*, покритників *Tunicata* та хребетних *Vertebrata*.

За даними М. П. Наумова і М. М. Карташова (1979), тепер загальна кількість видів хребетних сягає 43 тисяч, а безхребетних – близько 1,5 млн. Сучасна систематика тварин завдяки новим методам досліджень (таким як аналіз ДНК, серологічні дослідження) дає змогу вдосконалювати їхню таксономічну різноманітність. Зокрема, тепер відбувається перебудова системи надкласу риб, збільшується кількість нових рядів птахів, описуються нові види тощо.

Вивчення хордових, зокрема хребетних, є надзвичайно актуальним завданням зоології.

Відомо, що хордові, особливо хребетні тварини є компонентами всіх водних і наземних екосистем. Завдяки їхньому функціонуванню відбуваються еволюційні зміни екосистем і забезпечується їхня динаміка та стійкість до дії збурювальних чинників. Не менш важливе значення має вивчення хребетних тварин для функціонування окремих галузей водного й наземних господарств, зокрема рибальства та мисливства тощо. Економіка окремих країн тісно пов'язана із використанням запасів деяких тварин, наприклад, риб. Крім функціонального значення, багато тварин мають і естетичну цінність. Їхні назви фігурують у казках, піснях, поезії, а натурні зображення – в малярстві. Формування людини як свідомої істоти було тісно пов'язане із рослинним і тваринним світом.

Сучасні зоологічні знання не можуть обійтися без даних генетики, фізіології, біохімії, ґрунтознавства та багатьох інших природничих наук.

Зміни середовища існування тварин, які відбуваються внаслідок антропогенної діяльності, потепління клімату й інших чинників призводять до зникнення окремих таксономічних груп організмів, що стає непоправною втратою для біосфери.

Власне функціональне, ужиткове й біосферне значення хордових і обумовлює актуальність вивчення студентами-біологами такої дисципліни як зоологія. Без зоологічних знань не може бути фахівця із біології.

Підручник, який тримає в руках читач, побудовано за принципом класифікації хордових. У ньому подається загальна характеристика хордових, їх поділ на підтипи, класи, підкласи, надряди, види, а також розповідається про значення хордових у функціонуванні екосистем і господарстві.

Підручник призначений для студентів біологічних факультетів, які вивчають загальний курс «Зоологія хребетних». Матеріал відповідає програмі нормативного курсу зоології хребетних, який слухають студенти другого курсу біологічного факультету Львівського національного університету імені Івана Франка. Завершується підручник питаннями, які студентам доцільно опрацювати самостійно, щоб краще засвоїти матеріал.

У підготовці рукопису підручника значну допомогу надали асистенти кафедри А. Затушевський, К. Назарук, доценти О. Решетило, І. Яворський, за що автори їм щиро вдячні.

Авторський колектив буде вдячний також за уточнення та зауваження, які сприятимуть поліпшенню підручника.

*Професор Йосиф Царик*



# ВСТУП.

## ТИП ХОРДОВІ CHORDATA

Згідно зі сучасною класифікацією, до типу хордових належать три підтипи й одинадцять класів тварин, які живуть у наш час. Групи первинноротих і вторинноротих тварин (до яких належать хордові) розділилися у своєму еволюційному розвитку близько 558 млн років тому. Хордові завершують гілку еволюції вторинноротих Deuterostomia, тоді як на вершині гілки первинноротих Protostomia є типи членистоногих Arthropoda і молюсків Mollusca.

Існування й наповнення типу Хордові представниками обґрунтоване російським зоологом О.О. Ковалевським, який вивчав онтогенез покровників Tunicata і безчерепних Acrania та виявив принципову їхню подібність із хребетними. Зазвичай виділяють три підтипи хордових (іноді чотири). Вищим підтипом є хребетні, до яких належить близько 95% усіх видів хордових. Із нижчих хордових виділяють головохордових і покровників. Найбільш стародавній і найпримітивніший підтип, представники якого займають проміжне положення між безхребетними і хордовими тваринами, виділяють в окремий тип тварин – напівхордових (Hemichordata). Їхня характерна риса – розвиток нотохора, невеликого сліпого виросту, що підтримує основу хоботка. Спільна з хордовими риса – наявність парних метамерних зябрових щілин, якими травна трубка сполучається з зовнішнім середовищем. Від хордових їх відрізняє будова тіла, яке складається з трьох сегментів: хоботка, комірця і тулуба.

Хордовим властиві ознаки, спільні з тваринами інших типів. Це вториннороті, двобічносиметричні тварини, для яких характерна вторинна порожнина тіла – целом. У них спостерігається метамерне розташування деяких систем органів, особливо на ранніх стадіях зародкового розвитку. До основних рис організації хордових слід віднести:

- Наявність протягом життя або на одній із фаз розвитку спинної струни – хорди, яка відіграє роль внутрішнього осевого скелета.
- ЦНС має форму трубки, внутрішня порожнина якої називається нервоцелем. Нервова трубка – ектодермального походження і розташована над хордою. У хребетних чітко диференціюється на два відділи: головний мозок і спинний мозок.

- Передній відділ травної трубки – г л о т к а – пронизаний наскрізь зябровими отворами і виконує функції травного тракту й органа дихання. У водних хребетних тварин розвиваються на перегородах між щілинами спеціалізовані органи дихання – з я б р а. У наземних хребетних зяброві щілини формуються у зародків, які потім заростають і в подальшому формуються органи дихання – л е г е н і, які розвиваються як парні вип'ячування на черевному боці задньої частини глотки.
- Пульсуючий відділ кровоносної системи – с е р ц е – розташований на черевному боці тіла, під хордою і травною трубкою.

Викопні рештки предків хордових не збереглися. На основі порівняльно-анатомічних та ембріологічних даних учені (зокрема, О. М. Северцов) вважають, що хордові могли виникнути від червоподібних повзаючих або риучих предків, у яких розвинулася хорда і спостерігалось пасивне живлення шляхом фільтрації води. Перехід примітивних хордових до активного живлення сприяв подальшому розвитку органів руху, нервової системи та органів чуття, підвищенню обміну речовин. Саме ці особливості й характерні для вищих хордових – представників підтипу Хребетні.

Актуальна систематика типу Хордові має такий вигляд:

**Тип Хордові Chordata**

Підтип 1. Безчерепні Acrania

Клас Головохордові Cephalochordata

Підтип 2. Покривники (личинкохордові) Tunicata, seu Urochordata

Клас Асцидії Ascidiidae

Клас Сальпи Salpae

Клас Апендикулярії Appendiculariae

Підтип 3. Хребетні, або Черепні, Vertebrata, seu Craniota

Відділ Безщелепні Agnatha

Клас Круглороті Cyclostomata

Відділ Щелепнороті Gnathostomata

*Первинноводні Anamnia*

Надклас Риби Pisces

Клас Хрящові риби Chondrichthyes

Клас Костисті риби Osteichthyes

Надклас Четвероногі Tetrapoda (Quadrupeda)

Клас Земноводні Amphibia

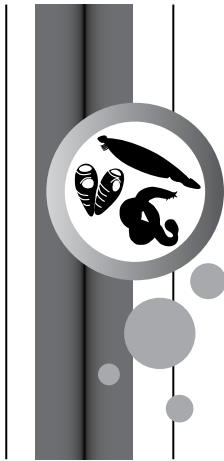
*Первинноназемні Amniota*

Клас Плазуни Reptilia

Клас Птахи Aves

Клас Ссавці Mammalia (Theria).

Тип хордових об'єднує понад 43 тис. сучасних видів тварин, які поширені по всій Земній кулі. Зовнішній вигляд хордових дуже різноманітний – від нерухомих мішкоподібних організмів до чотириногих хребетних, розміри яких варіюють від 2 см до 33 м, маса – від 15 міліграмів до 150 тонн.



## Розділ 1 ПІДТИП БЕЗЧЕРЕПНІ ACRANIA

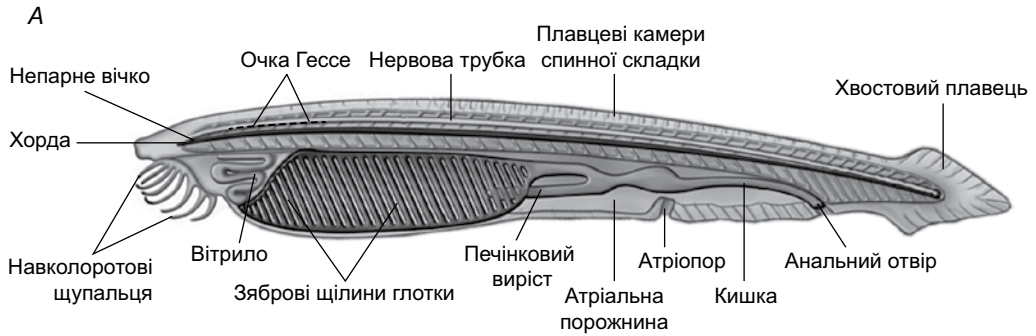
До безчерепних належать дрібні морські тварини, які за зовнішнім виглядом нагадують рибок. Мають усі ознаки хордових: внутрішній скелет (х о р д у) і нервову систему у вигляді трубки; глотку, пронизану отворами, яка слугує органом дихання; травну трубку з печінковим виростом. Підтип налічує лише 30–35 видів, які належать до **класу головохордових Cephalochordata**.

### 1.1. ОСОБЛИВОСТІ ОРГАНІЗАЦІЇ КЛАСУ CEPHALOCHORDATA

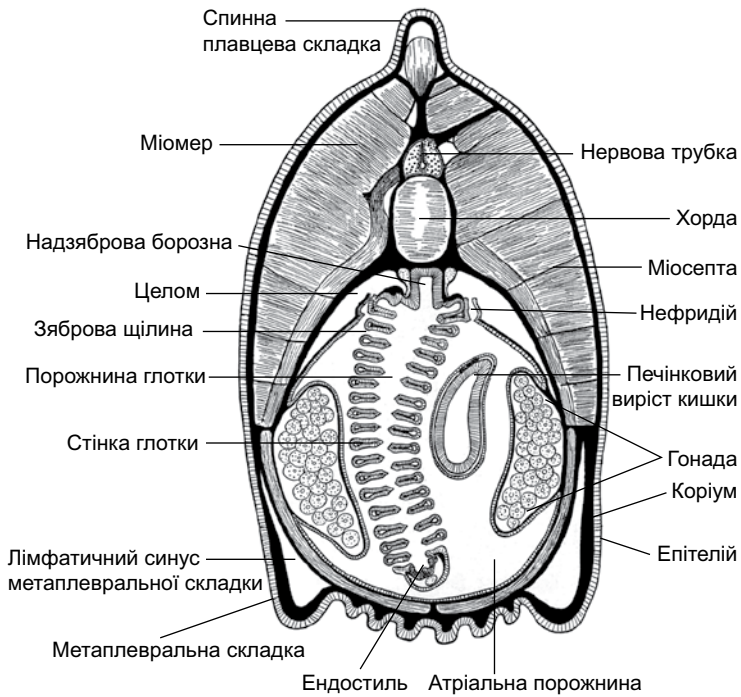
Деталі зовнішнього вигляду типового представника головохордових розглянемо на прикладі ланцетника *Branchiostoma lanceolatum*. Завдяки тому, що його тіло напівпрозоре, помітні деякі головні риси внутрішньої будови (рис. 1.1, 1.2). Тіло стиснуте з боків, обрамлене плавцевою складкою. Складка починається на передньому кінці, йде спинним боком і плавно переходить у ланцетоподібний хвостовий плавець, далі продовжується як підхвостовий плавець; від передротової лійки з боків тіла тягнуться права й ліва метаплевральні складки, які зливаються з підхвостовим плавцем.

Шкіра ланцетника сформована епітелієм (епідермісом) і підстильним драглистим тонким шаром сполучної тканини – к о р і у м о м. Виділення з епідермальних залоз утворюють тонку плівку (кутикулу з мукополісахаридів), яка захищає тіло ланцетника від ушкоджень.

Від переднього кінця тіла до заднього тягнеться хорда (або нотохорд), будова якої у ланцетників є своєрідною. У решти хордових нотохорд існує лише в ембріогенезі або має дещо іншу будову (як, наприклад, у осетрових риб). Н о т о х о р д – складна система поперечних м'язових пластинок, оточених сполучнотканинною оболонкою. Пластинки ізольовані одна від одної, і лише в окремих місцях з'єднані між собою поперечними виростами. Нотохорд – м'язовий орган, здатний регулювати пружність тіла, тобто діє як гідростатичний осьовий скелет.



**Рис. 1.1.** А – будова ланцетника на тотальному препараті;  
Б – загальний вигляд *Branchiostoma lanceolatum*



**Рис. 1.2.** Поперечний переріз ланцетника на ділянці глотки

Активация нотохорда настає внаслідок виникнення потенціалів у гігантських нервових волокнах Роон-Боардівських клітин нервової трубки.

До хорди прилягає 50–80 м'язових сегментів – м і о м е р і в , які розділені між собою перегородками сполучної тканини – м і о с е п т а м и. Міомери побудовані з поперечносмугастих м'язів. Кожен має вигляд половини конуса, вершина якого входить у виїмку міомера, розташованого спереду. Така конструкція забезпечує зв'язок міомерів між собою та з хордою. Скорочення міомерів забезпечує вигинання тіла в горизонтальному напрямку. Завдяки наявності пружних лопатей хвоста відбувається поступальний рух особини.

Травна система ланцетника побудована так: на передньому кінці тіла розміщена передротова лійка з віночком щупалець. У ній є ротовий отвір, оточений п а р у с о м – м'язовою перегородкою, на передній поверхні якої розміщені тонкі стрічкоподібні вирости миготливого органа, а на задній – спрямовані в порожнину глотки короткі щупальця, які перешкоджають потраплянню до глотки надто великих часток їжі, піску тощо (рис. 1.3). Стінки великої глотки пронизані більше ніж сотнею пар зябрових щілин. Глоткові, або зяброві, щілини розділені між собою тонкими перегородками, що вкриті війчастим епітелієм.

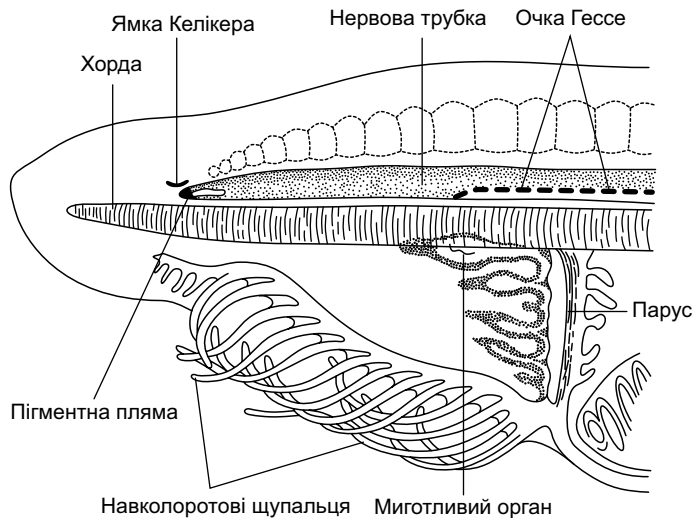


Рис. 1.3. Головний відділ ланцетника

Зяброві щілини йдуть у атріальну порожнину, яка оточує глотку і відкривається назовні а т р і о п о р о м. Вода через рот потрапляє у глотку, проходить крізь зяброві щілини в атріальну порожнину і через атріопор виходить назовні. Рух води відбувається завдяки миготливому органу і коливанню війок, які вкривають міжзяброві переділки. На дні глотки розміщений е н д о с т и л ь – жолобок, вистелений залозистим і війчастим епітелієм (рис. 1.3).

Від переднього кінця ендостіля відходять дві смужки війчастого епітелію, які огинають ротовий отвір і зливаються на початку надзябрової борозни, розміщеної на спинному боці глотки. Клітини ендостіля виділяють слиз. Миготіння війок ендостіля й міжзябрових перегородок спрямовує слиз понад стінкою глотки до надзябрової борозни. На шляху слизова «сітка» захоплює харчові частки, принесені з плином води. Війчастий епітелій надзябрової борозни спрямовує слиз назад, де він потрапляє в початок кишечника.

Глотка в задній частині стрімко звужена й переходить у тонку кишку, яка закінчується анальним отвором. Одразу за глоткою розміщений печінковий виріст, стінки якого виділяють травні ферменти. Перетравлення їжі відбувається як у печінковому вирості, так і вздовж усього кишечника.

Кровоносна система безчерепних замкнута. Кров рухається лише по судинах, які мають власні стінки. За загальною схемою будови вона близька до кровоносної системи водних хребетних, однак не містить серця (рис. 1.4).

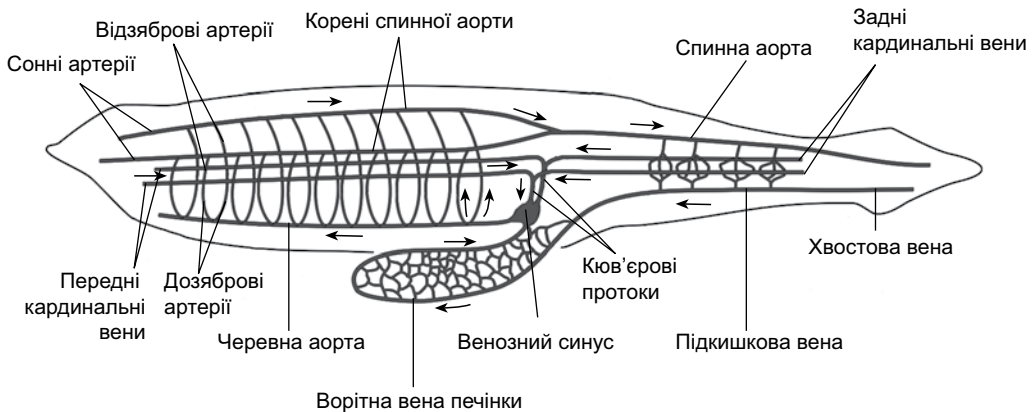


Рис. 1.4. Схема кровообігу ланцетника

Під глоткою проходить велика судина – черевна аорта (*aorta ventralis*), по якій венозна кров рухається до передньої частини тіла. Від неї відходить більше сотні (стільки, скільки зябрових перегородок) зябрових артерій. Плин крові відбувається завдяки пульсації черевної аорти й основи зябрових артерій. Зяброві артерії впадають у парні корені спинної аорти, від якої вперед відходять дві гілочки – сонні артерії. Вони забезпечують кров'ю передню частину тіла. У задній частині глотки корені аорти зливаються у спинну аорту (*aorta dorsalis*), яка проходить під хордою до кінця хвоста. Від неї відходять артерії, які забезпечують кров'ю всі частини тіла. Венозна кров проходить через систему капілярів і від стінок кишечника збирається в непарну підкишкову вену, яка у печінковому вирості знову розпадається на капіляри й утворює ворітну систему печінки. Капіляри зливаються в коротку печінкову вену (*vena hepatica*), яка впадає у венозний синус (*sinus venosus*). Від переднього і заднього кінця тіла кров збирається у парні передні й задні кардинальні вени

(*vena cardinales anterior et posterior*). З кожного боку тіла вони зливаються у праву й ліву кюв'єрові протоки, які впадають у венозний синус (розширення). Від венозного синуса починається черевна аорта.

Отже, у безчерепних є лише одне коло кровообігу. Кров не містить дихальних пігментів. Розвинутий зябровий апарат досконало фільтрує поживні частки, однак його значення в газообміні не є визначальним. Тонкі шкірні покриви не перешкоджають дифузії газів, тому кров насичується киснем не лише в зябрових артеріях, а й у всіх інших судинах тіла. Через це концентрація кисню в артеріях і венах майже однакова.

Видільна система безчерепних подібна до нефридійної системи кільчастих червів. Над глоткою розміщено до сотні пар нефридій. Нефридія – це коротка зігнута трубка, отвір якої відкривається в атріальній порожнині над верхнім закінченням зябрової щілини (рис. 1.5). Майже вся трубка нефридії занурена в порожнину тіла – це л о м (залишки целома у ланцетника зберігаються у вигляді двох порожнин з боків верхнього відділу глотки, в основі ендостіля й метаплевральних складок). У цілому в трубці є кілька отворів – нефростомів, кожен із яких оточений спеціальними клітинами – соленоцитами.

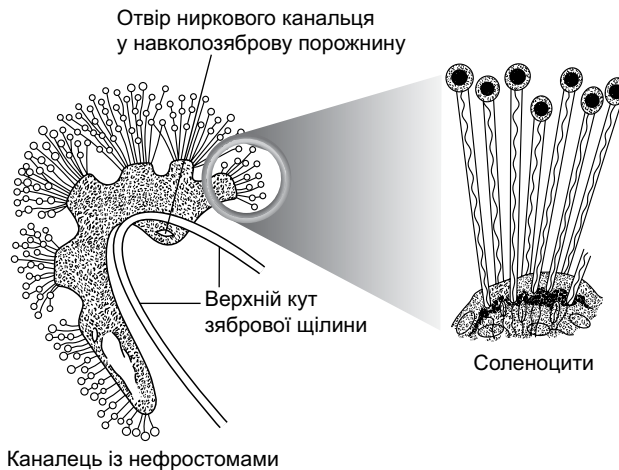


Рис. 1.5. Нефридій ланцетника

Соленоцит – булавоподібна клітина; у її довгій ніжці є вузький канал, у середині якого міститься миготливий волосок. У стінках тіла нефридій є клубочки капілярів, які фільтрують продукти розпаду органічних речовин. Через ці клубочки продукти розпаду потрапляють у порожнину целома, а звідси – у тіло соленоцита і в канал його ніжки. Миготлива війка сприяє стіканню продуктів розпаду з каналу соленоцита до нефридіальної трубки, а з неї – далі, в атріальну порожнину. Завдяки постійному потоку води в атріальній порожнині метаболіти виводяться з тіла тварини у водне середовище. Такий тип видільної системи ефективний лише для організмів із невисоким рівнем обміну речовин, якими власне є безчерепні.

Ланцетники та інші безчерепні – різностатеві. В кожній особині розвивається до 25 пар статевих залоз. Вони не мають протоків. Дозрілі статеві клітини випадають в атріальну порожнину через розрив стінки статевої залози, їх підхоплює плином води і через атріопор виносить назовні. Виділення статевих клітин відбувається одразу після заходу сонця. Запліднення зовнішнє.

Індивідуальний розвиток ланцетника типовий для хордових. Його початкові стадії минають дуже швидко. Запліднене яйце (діаметр 0,1 мм) ділиться рівномірно, внаслідок чого утворюється куляста бластула. Через 5–8 год після запліднення починається інвагінація: формується двошарова гастрולה. У проміжку 12–14 год від часу запліднення формується мезодерма, нервова трубка, хорда, целомічні мішки. Целомічні мішки утворюються не одночасно, а послідовно, від переду назад. Розростаючись, кожен із них поділяється на розміщений з боків хорди й нервової трубки товстостінний соміт і тонкостінну бічну пластинку. Стінки сомітів згодом формують оболонку хорди й нервової трубки, міомери і шар шкіри – к у т и с. Стінки бічної пластинки дають початок листкам очеревини і м'язів кишки, а з'єднані порожнини бічних пластинок перетворюються на вторинну порожнину тіла – целом. На цій стадії зародок розриває оболонку яйця і виходить у водне середовище у вигляді личинки близько 3 мм завдовжки. Личинка плаває за допомогою війок, які її вкривають.

Через 30–36 год від часу запліднення яйця на лівому боці передньої частини тіла утворюється заглибина, в яку згодом проривається порожнина кишечника (ротовий отвір закладається асиметрично). На черевній частині тіла позаду ротового отвору виникає одна, потім послідовно 14 зябрових щілин, які пізніше змістяться на правий бік. Тут же, на правому боці, додатково проривається ще вісім зябрових щілин. Через певний час раніше утворені 14 зябрових щілин знову зміщуються на черевний бік, кількість щілин зменшується до восьми, і вони зсуваються на лівий бік тіла. Ротовий отвір зміщується на черевний бік тіла, і личинка стає симетричною. Проривається анальний отвір, на дні глотки формується ендостиль. У цей час личинка починає житися. Кількість зябрових щілин збільшується. З боків тіла над зябровими щілинами виникають вирости – м е т а п л е в а л ь н і с к л а д к и, які розростаються і зливаються під черевцем тварини, утворюючи атріальну порожнину. Формуються нефридії. Личинкова стадія триває три місяці. Потім личинка опускається на дно, навколо ротового отвору в неї з'являється ротова лійка з віночком щупалець і зачатки статевих залоз. У віці один рік ланцетник сягає 3 см довжини, у два роки – 4 см, а в чотири – до 8 см. Статева зрілість настає на 2–3-му році життя.

Вважають, що організація личинкової стадії ланцетника подібна до організації гіпотетичного предка хребетних. Центральна нервова система представлена нервовою трубкою, яка розташована над хордою, її передній кінець дещо не доходить до кінця хорди (звідси походить і назва класу головохордові); передній кінець хорди виходить за передній кінець нервової трубки. За зовнішніми ознаками нервова трубка не розділена на головний і спинний мозок, однак за внутрішньою будовою і функціями такий поділ є. Передня частина нервової трубки впливає на всю рефлекторну діяльність тварини. Руйнування передньої частини трубки призводить до порушення



координації рухів: вузька порожнина трубки – н е в р о ц е л ь – утворює тут невелике розширення, яке вважають зачатком (або залишком) мозкового шлуночка. У личинок ця порожнина через н е в р о п о р (отвір) з'єднана з ямкою Келікера, розташованою на поверхні тіла (орган нюху); пізніше невропор заростає. На дні розширення невроцеля є лійка, сформована з війчастих і секреторних клітин. Ймовірно, це рецептор руху або зачаток гіпофізарної системи. На початку трубки є пігментна пляма – непарне вічко, яке вважають залишком органа рівноваги (рис. 1.3, 3). Від початку нервової трубки відходять дві пари головних нервів, завдяки яким відбувається іннервація передньої частини тіла.

Від нервової трубки в кожному сегменті тіла відходять по дві пари нервів (правий і лівий спинні й черевні). Також у кожному сегменті є нервові клітини, які утворюють рефлекторні дуги, і нейрони, які зв'язують правий і лівий боки тіла тварини. Характерними є Роон-Боардівські клітини, які дендритами пов'язані з чутливими нервами від шкіри, а аксонами – з розміщеною вище Роон-Боардівською клітиною; вони забезпечують проходження імпульсів до переднього мозку.

У 6–11-му і 39–61-му сегментах нервової трубки ланцетника є велетенські нервові клітини Овсяннікова-Роде, завдяки яким існує міжсегментний ланцюговий зв'язок від голови до хвоста (зверху нервової трубки) й у зворотному напрямку (знизу нервової трубки).

Наявність рудиментів у головному відділі центральної нервової системи свідчить, що у предків головохордових вона була складнішою.

Органи чуття головохордових прості. Механічні (тактильні) подразнення сприймають нервові закінчення в поверхневому шарі шкіри. Там же розміщені інкапсульовані нервові клітини, які сприймають хімічні подразнення: вони вистеляють ямку Келлікера. У нервовій трубці в ділянці невроцеля розміщені очка Гессе, кожне з яких – це чутлива клітина, до якої прилягає вигнута пігментна клітина. Очка Гессе вловлюють сонячне проміння, яке проникає крізь шкіру тварини. Вони працюють як фотореле, реєструючи рівень занурення тіла у ґрунт.

Багато нервових клітин здатні виділяти речовини (нейросекрети), що беруть участь у передаванні нервового імпульсу.

Наявність міохордального комплексу, особливості нервової системи й органів чуття зумовлюють достатньо високу рухливість безчерепних. Оскільки живлення тварини відбувається пасивно, то рухливість сприяє не пошуку їжі, а сезонним міграціям ланцетника на відстань кількох кілометрів.

## 1.2. ПОХОДЖЕННЯ Й СИСТЕМАТИКА

Дослідження походження хордових почалися з 90-х років XIX ст. Вони ґрунтувалися на анатомічних, ембріологічних і палеонтологічних даних і приводили до різних філогенетичних дерев. Деякий час найближчими родичами хордових вважали напівхордових, але нині ця гіпотеза відкинута. Поєднання даних класичних методів з даними аналізів послідовностей генів рРНК привело до появи гіпотези про те,

що покровники є живі представники групи, базальної для інших вторинноротих. Щодо взаємовідносин усередині хордових, то деякі вчені стверджують, що найбільш близькими родичами хребетних є головохордові, але є підстави вважати такими саме покровників.

За методом молекулярних годин було оцінено час походження хордових, який становить 896 млн років. На підставі даних щодо походження безчерепних можна зробити висновки про загальний шлях еволюції хордових. Серед викопних решток попередники безчерепних не збереглися, однак порівняльно-анатомічні й ембріологічні дослідження О.О. Ковалевського, О.М. Северцева дають змогу припустити, що предки хордових були малорухливими придонними двобічносиметричними тваринами з хордою, яка проходила через усе тіло. Одним зі шляхів еволюції цих предків був перехід до життя на дні. Частина пристосувалася лежати на боці, тому їхній ротовий і анальний отвори змістилися на лівий, а зяброві щілини – на верхній (правий) бік. Відображенням цієї філогенетичної стадії може бути асиметрія ланцетників родини *Epigonichtidae*. Розвиток міохордального комплексу дав їм змогу збільшити рухливість, а розростання глотки – перейти жити на ґрунт і зберегти пасивний спосіб живлення. Ця гілка хордових збереглася до наших днів у простих біоценозах, які формуються на піщаному дні, де немає конкурентів і хижаків.

Клас Головохордові *Cephalochordata* об'єднує три родини. Родина *Branchiostomidae* охоплює 20 видів ланцетників. Вони мають симетричну будову і досягають 6–8 см довжини.

Родина *Epigonichtidae* налічує кілька видів дрібних ланцетників (довжина до 5 см), які мають асиметричну будову: статеві залози розміщені лише на правому боці тіла, а права метаплевральна складка переходить у підхвостовий плавець.

Родина *Ampyxidae* складається з кількох видів дрібних (1,5 см) пелагічних ланцетників із личинковими рисами будови. У них немає атріальної порожнини, ротовий отвір розташований на лівому боці, є лише один ряд зябрових щілин – на череві; глотка розділена на харчовий (спинний) і дихальний (черевний) відділи. Представники цієї родини досліджені недостатньо повно.

Добре вивчені представники роду *Branchiostoma*. Вони живуть на дні, переважно на глибині 10–30 м. Частіше трапляються в районах із піщаним дном, зариваються в нього так, що помітна лише передня частина тіла. На глинистих ґрунтах ланцетники лежать вільно (рис. 1.6).

Ланцетникам властиві сезонні міграції. У місяць скупчень їхня кількість може сягати 1 400 особин на 1 м<sup>2</sup>.

Значно поширені ланцетники в помірних і теплих водах: Атлантичного й Індійського океанів, у Тихому океані – від Японського моря і Гавайських островів до Південної Австралії. У Чорному морі трапляється ланцетник європейський *Branchiostoma lanceolatum*, у Японському – ланцетник азійський *Branchiostoma belcheri*.

Ареал європейського ланцетника *Branchiostoma lanceolatum* включає Середземне і Чорне моря. Відомо, що всі види ланцетника трапляються, в основному, на чистих, незамулених, крупнозернистих пісках і тільки зрідка – на дрібнозернистих.

В останні десятиліття для деяких районів шельфу Японії було зареєстровано зникнення локальних поселень ланцетника, яке пов'язується з прогресуючим замуленням пісків. На початку ХХ ст. ланцетник траплявся на території України в районі Севастополя майже по всьому його узбережжю, а також у деяких бухтах, зокрема був знайдений у Ласпі та біля південного (Алупка) і західного берега Криму (Тарханкут). Як правило, ланцетник траплявся спорадично, але в масовій кількості його можна було виловити драгою біля мису Феолент. У середині ХХ ст. відомості про зону існування ланцетника розширилися, вид був знайдений біля Кара-Дагу та біля західного берега Криму (район Тарханкуту). Пізніше для західних берегів Криму (від Тарханкуту до Євпаторії) були підтверджені знахідки ланцетника. Зокрема, вид трапляється на гравелистому піску, вкрапленому в мулистий пісок, який лежить на глибинах від 8 до 15 м, у місцях зі сильною течією, яка перешкоджає замуленню.

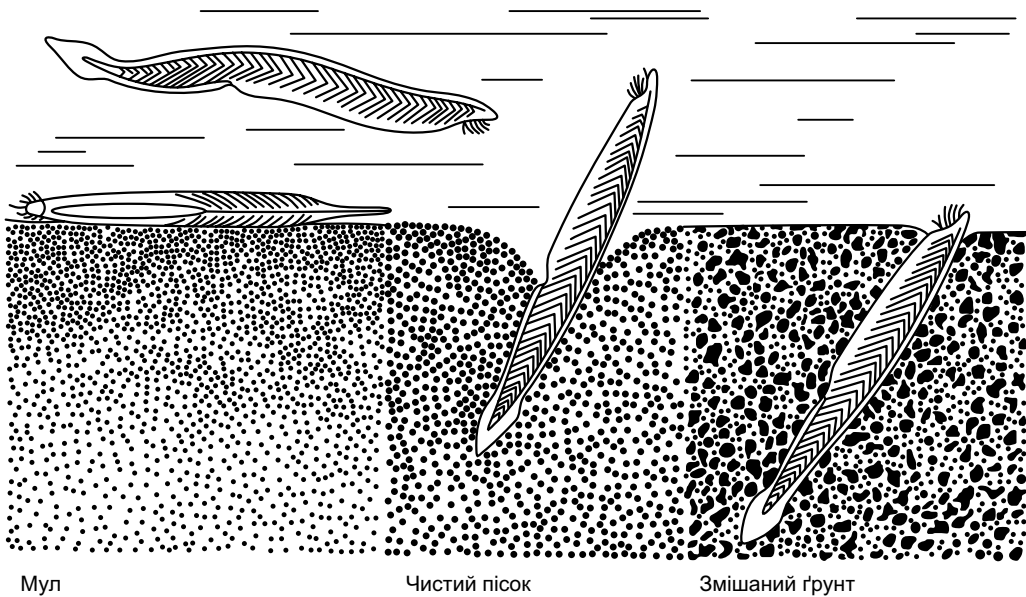


Рис. 1.6. Ланцетник на морському дні

Європейський ланцетник більшу частину часу проводить, наполовину занурившись у пісок і виставивши назовні тільки передній кінець тіла. Найбільш активний уночі, живиться дрібними організмами, такими як діатомові водорості, яйця безхребетних. Тривалість життя тварини до 4 років. Зокрема, в Середземному морі, досягаючи до річного віку довжини 30 мм, до двох років – 40 мм, до чотирьох – 70 мм.

Живиться мікроскопічними організмами, головню це діатомові водорості, а також десмідії, дрібні інфузорії, радіолярії, яйця і личинки покривників, голкошкірих, рачків тощо. Ланцетник є фільтратором придонних горизонтів води, а також ланкою харчового ланцюга, який веде до найбільших бентофагів. Залишки ланцетника знаходили, наприклад, у травному тракті осетрів. Він є проміжним живителем

плоских червів. Зокрема, біля Севастополя 17% досліджених особин ланцетника виявилися зараженими личинками (метацеркаріями) трематод, доросла стадія яких живе у рибах. Розмножується європейський ланцетник з кінця травня до початку серпня.

Ланцетник азійський – об'єкт промислу. Його виловлюють у західній частині Східнокитайського моря.

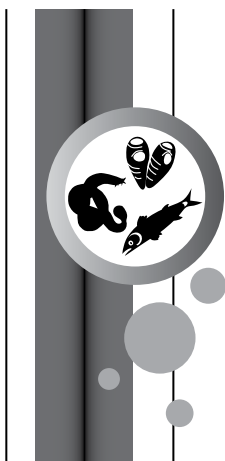
У м'ясі ланцетника міститься 70% білка і близько 2% жиру.

Місцеві жителі вживають ланцетника в їжу: готують супи і смажені страви. Щорічний вилов сягає близько 35 т, що становить 280 млн особин.



### Питання для самоконтролю

1. Назвіть головні риси організації типу Хордові.
2. Які спільні риси організації з хордовими є у представників типу Напівхордові?
3. Які підтипи належать до типу Хордові?
4. За якими особливостями будови організму ланцетника відносять до підтипу Безчерепні?
5. Яка функція нотохорда?
6. Перелічіть особливості травної системи ланцетника.
7. Які особливості будови кровоносної системи Головохордових?
8. Які особливості будови нефридія ланцетника?
9. Які особливості розмноження ланцетника?
10. Перелічіть органи чуття ланцетника.
11. Значення ланцетника в екосистемі.



## Розділ 2. ПІДТИП ПОКРИВНИКИ, або ЛИЧИНКОХОРДОВІ, TUNICATA, seu UROCHORDATA

Для представників покривників характерні такі особливості: тіло вкрите оболонкою (тунікою); типові риси організації хордових наявні лише у ювенільних особин або на одній зі стадій онтогенезу; властивий складний життєвий цикл; низький рівень метаболізму, певне спрощення будови організмів; за способом живлення – фільтратори; всі покривники – гермафродити.

### 2.1. ОСОБЛИВОСТІ ОРГАНІЗАЦІЇ

#### 2.1.1. Клас Асцидії *Ascidia*

Асцидії – це донні тварини, які ведуть прикріплений спосіб життя. Серед них є колоніальні та поодинокі форми. Розміри тіла переважно становлять кілька сантиметрів у діаметрі та стільки ж у висоту. Однак трапляються види, особини яких сягають 40–50 см, зокрема, повсюдно поширена *Ciona intestinalis* або глибоководна *Ascopera gigantea* (рис. 2.1).

Водночас існують дуже дрібні асцидії, розміром до 1 мм.

Більшість поодиноких форм асцидій схожа на довгасті мішки неправильної форми. Вони приростають нижньою частиною, яку називають підшовою, до різних твердих предметів.

Є також своєрідні асцидії, які здатні пропливати невеликі відстані над дном. Це представники роду октакнемус *Octacnemus* – напівпрозорі тварини діаметром до 7 см. Їхня тонка туніка утворює навколо ротових сифонів вісім широких лопатей – щупалець. Октакнемуси – жителі великих глибин океану. Вони знайдені у тропічних районах на глибині 2 000–4 000 м. Цікавим є рід *Situla*, особини якого мають висоту до 35 см.

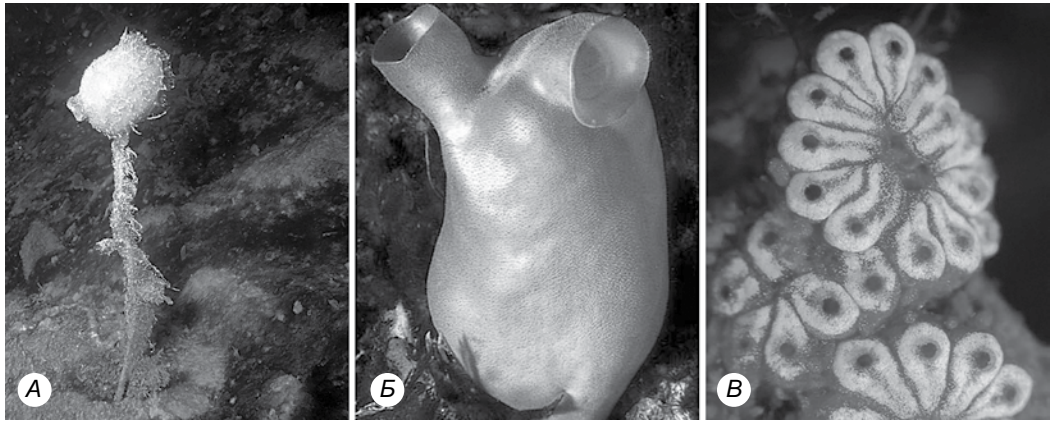


Рис. 2.1. Різноманіття асцидій: А – *Boltenia antarctica*; Б – *Ascopera gigantea*; В – *Botryllus planus*

Тіло асцидії вкрите одношаровим покривом – епідермісом, який виділяє особливу товсту оболонку – туніку. Туніка виконує опорну й захисну функції. Звичайно асцидії забарвлені в оранжеві, червонуваті, бруно-коричневі або фіолетові кольори. Часто туніка утворює на поверхні зморшки і складки, які заростають водоростями, гідроїдами й іншими епіфітними організмами. Іноді вона вкрита піщинками або дрібними камінчиками, завдяки чому тварину важко відрізнити від навколишніх предметів. Під тунікою міститься власне стінка тіла – мантия, яка, крім епідермісу, має сполучну тканину й м'язових волокна (рис. 2.2).



Рис. 2.2. Будова асцидії

На верхньому боці тіла помітні два отвори, розміщені на окремих горбках або на порівняно довгих виростах тіла, які за зовнішнім виглядом нагадують шийку пляшки. Це сифони. Один із них – ротовий, через який асцидія всмоктує воду, інший – клоакальний. Вхід до сифонів затуляють складчасті або пальчасті вирости – щупальця, яких звичайно є більше в ротовому сифоні. Просвіт сифонів регулюють також м'язи – сфинктери. Біля сфинктерів мантия зростається з тунікою; на інших ділянках тіла вона вільно лежить у сформованій тунікою порожнині. У проміжку між сифонами розташований спинний бік тварини.

Травний тракт асцидії починається ротом у відповідному сифоні. Від рота відходить велика глотка, яка займає майже весь простір усередині мантиї. Глотка утворює складний фільтрувально-дихальний апарат. Вона пронизана великою кількістю щілин – стигм, просвіт яких вистелений війчастими клітинами. Зовні та зсередини глотка вкрита складним плетивом кровоносних судин, які забезпечують газообмін. Від задньої стінки глотки відходять два випини у формі тонкостінних мішків – епікарди. Епікарди відіграють важливу роль під час безстатевого розмноження асцидій. У деяких випадках вони виконують функцію нирок, у яких накопичуються продукти розпаду.

Просвіт між глоткою і мантиєю називають атріальною порожниною (інші назви – навколозязброва, або перибранхіальна, порожнина). Атріальна порожнина поблизу клоакального сифона розширена у клоаку, сполучену із зовнішнім середовищем через клоакальний сифон.

Зі спинного боку глотки у глоткову порожнину звисає спинна пластинка. Серединою черевного боку пролягає залозисто-війчастий жолобок – ендостиль, будова якого показана на рис. 2.3.

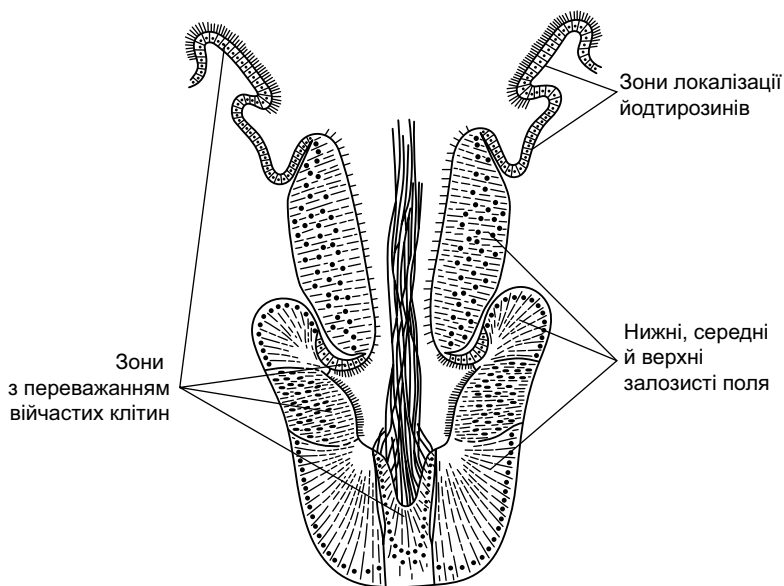


Рис. 2.3. Поперечний переріз ендостіля асцидії

Від ротового до клоакального сифона в організмі асцидії через систему порожнин відбувається впорядкований рух води, рушієм якого є війки ендостіля і стінок глотки. Як і в ланцетника, залозисті клітини ендостіля продукують слиз, котрий у вигляді своєрідної сітки повільно перетікає вздовж стінок глотки, вловлює дрібну поживу та, діставшись спинної пластинки, скручується у джгут і надходить до короткого стравоходу. Далі пожива посувається до шлунка, звідти – в кишку, яка закінчується у клоаці. З'ясовано, що ендостиль функціонально подібний до щито-подібної залози хребетних, він продукує речовину гормональної природи – йодтирозин. До травної системи асцидій також належить так звана печінка, яка у вигляді часточок і виростів прилягає до шлунка та сполучена з ним протокою. Однак «печінка» є далеко не в усіх видів.

Кровоносна система асцидій незамкнена. Трубочасте серце лежить на черевному боці. Воно складається з міокарда (внутрішній м'язовий шар) і перикарда. Обидва кінці серцевої трубки продовжені у великі судини, що галузяться. Передня (черевна) артерія переходить у зяброву й у стінках глотки формує так званий зябровий кошик із переплетених навхрест судин. Задня (спинна) артерія розміщена довкола внутрішніх органів, у стінках тіла й навіть у туніці, навколо органів вона утворює також лакуни. Артеріями ці судини називають умовно, оскільки серце прокачує кров по чергово в один або інший бік до моменту, коли серцевий тиск урівноважений тиском у дистальних фрагментах (судинах чи лакунах) системи. Потім тими ж судинами кров починає рухатися у зворотному напрямку. Такий маятниковий режим роботи кровоносної системи, особливо з огляду на відсутність дихальних пігментів, не є ефективним. Однак для сидячих або малорухливих організмів, якими є асцидії, вистачає й тієї дециції, яку забезпечує проста дифузія кисню в кров у зябрових судинах. Періодична зміна плинності крові завдяки зміні напрямку скорочення серця притаманна всім покритникам. До особливостей крові асцидій належать висока концентрація в ній сірчаної кислоти і винятково високий вміст ванадію у клітинах крові.

Нервова система личинок асцидій побудована складніше, ніж у ланцетника: нервова трубка на передньому кінці розширена і містить личинкові органи чуття – пігментні очка, статоцисти, барорецептори. У дорослих вона редукована до надглоткового ганглія, розташованого на спинному боці (між сифонами), та кількох пар нервів, які галузяться у глотці, довкола внутрішніх органів. Між ганглієм і спинним боком глотки є невелика залоза, протока якої впадає в глотку на дні ямки. Цю залозу інколи вважають гомологом нижнього придатка головного мозку хребетних тварин – гіпофіза. Органів чуття нема, однак збережені рецепторні дуги, які забезпечують реакцію організму на зміну температури, хімізму та інших особливостей середовища.

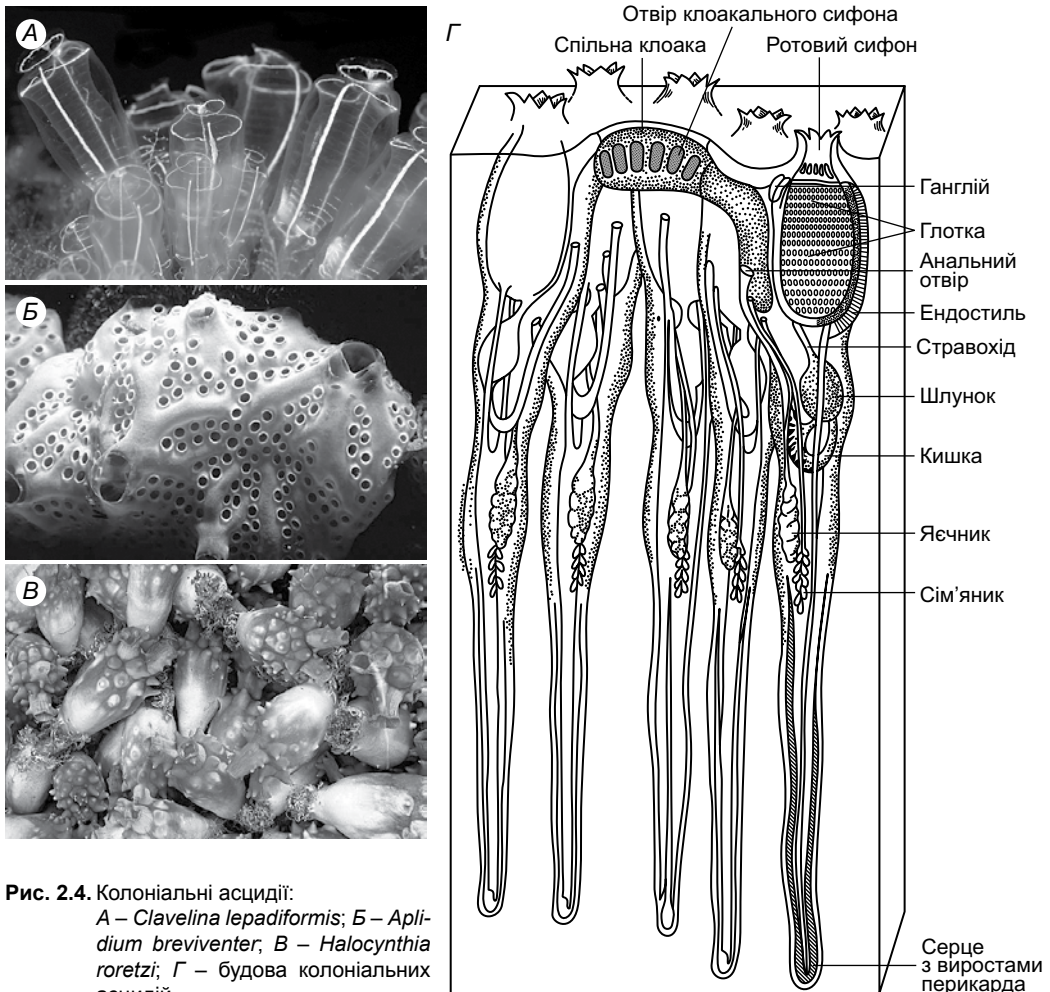
Спеціальних видільних органів у асцидій немає. Найчастіше видільну функцію виконують стінки травного тракту. Однак у багатьох асцидій є нирки накопичення, побудовані з клітин – нефроцитів. У нефроцитах продукти розпаду накопичуються й потрапляють у зовнішнє середовище після смерті особини. Ці клітини часто згруповані біля кишкової петлі або гонад. Забарвлення багатьох асцидій залежить від накопичених у клітинах екскретів. Інколи конкреції, які містять сечову кислоту, накопичуються у другому коліні згину кишки.



У представників родини Molgulidae нирки накопичення перетворені на ізольований мішечок, порожнина якого містить конкреції. У цьому мішечку є також симбіотичні гриби, які живляться уратами. Як передаються симбіотичні гриби від особини до особини – невідомо. Існує думка, що молоді особини «заражаються» грибами із морської води.

Асцидії – гермафродити. Гонади розташовані у петлі кишечника, їхні протоки впадають у клоаку. Самозаплідненню перешкоджає різниця в термінах дозрівання яйцеклітин і спермій у кожній особині. Запліднення і перші етапи ембріогенезу відбуваються в атріальній порожнині (зрідка – в зовнішньому середовищі).

У колоніальних форм окремі особини занурені в загальну туніку (рис. 2.4). Такі колонії різноманітні за формою, заселяють поверхню каміння і підводні предмети. З особливостей їхньої будови слід згадати форму й розташування серця, наявність спільної для сусідніх особин клоаки.



**Рис. 2.4.** Колоніальні асцидії: А – *Clavelina lepadiformis*; Б – *Aplidium breviventer*; В – *Halocynthia roretzi*; Г – будова колоніальних асцидій

Личинка рекапітулює (відтворює) прогресивні риси вільноживучих предків. Її будова упродовж короткого часу зазнає швидких змін.

Найповніше провізорні (личинкові) органи розвинені на стадії вільноплаваючої личинки (рис. 2.5). Ця стадія триває лише кілька годин. Тіло формою нагадує пуголовка. На передньому кінці є присоска. На спинному боці – ротовий отвір, який веде у глотку. Спочатку в глотці немає стигм (вони утворюються в перші години після прикріплення до субстрату), але є сформований ендостиль. Нервова трубка спереду містить мозковий міхурець, у якому можна знайти пігментне очко, статочист і барорецептор. Хорда починається позаду шлунка. Вона утворена ланцюжком вакуолізованих клітин, укритих м'язовими клітинами. Після прикріплення личинки у спинній частині тіла позаду мозкового міхурця розвиваються парні заглибини, які розростаються, оточують глотку (в цей час у глотці вже є 2–6 зябрових щілин) і починають формувати атріальну порожнину. Подальші етапи метаморфозу виявляються у редукції органів руху й нервової системи, збільшенні глотки, диференціюванні кишкової трубки, формуванні кровоносної та статеві систем.

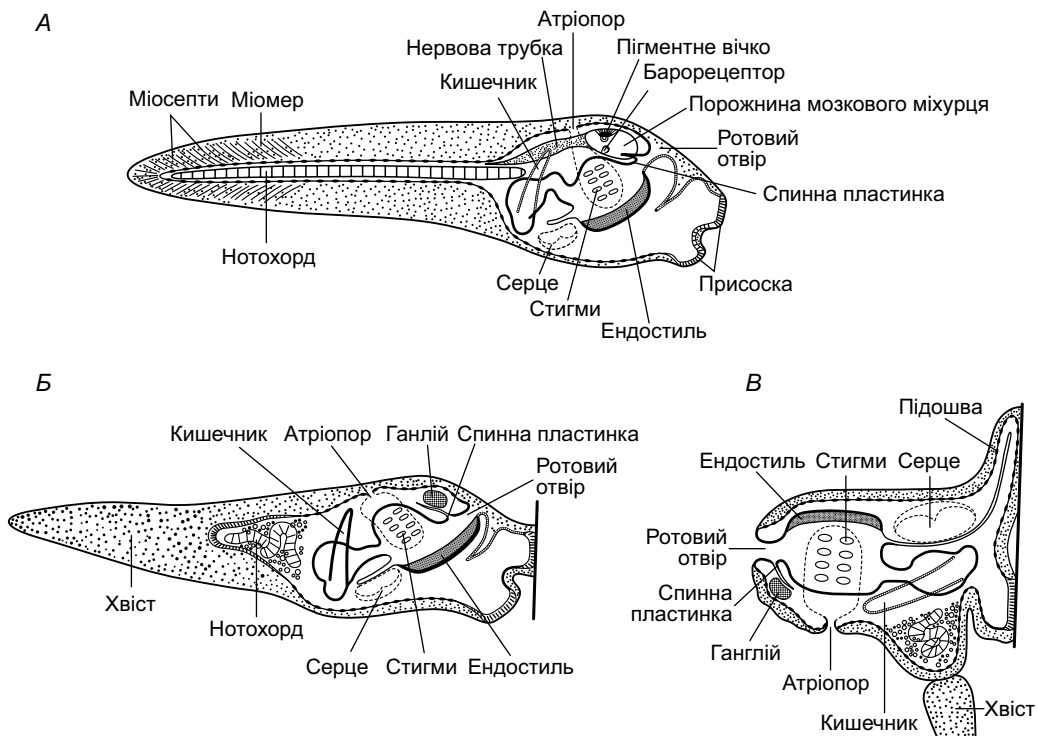


Рис. 2.5. Будова личинки асцидії: А – вільноплаваюча; Б – прикріплення до субстрату; В – метаморфоз у дорослу стадію

Для асцидій характерне також вегетативне розмноження, під час якого в молодій асцидії в зоні «підшви» утворюється один або декілька «столонів брунькування» –

виростів, у які заходять відростки всіх внутрішніх органів. На кінці столон формується брунька, з яких розвиваються дочірні асцидії. Вони можуть відриватися від материнської особини й осідати на дно поруч із нею, або ж зберігають тісний зв'язок і утворюють колонію.

Розрізняють чотири типи брунькування: судинне, пілоричне, столонне, палеальне.

Судинне брунькування трапляється найчастіше. Нові зооїди формуються в судинах туніки. Якщо після завершення розвитку зооїди не пов'язані спільним кровообігом, то справжні колонії не утворюються (*Clavelina lepadiformis*), хоча новоутворені особини й живуть групами (рис. 2.4, А). В іншому випадку, коли зв'язок залишається, утворюються справжні колонії (*Ecteinascidia tortugensis*).

У разі пілоричного брунькування, яке трапляється лише у видів родини Didemnidae, в черевному відділі материнського асцидозоїда розвиваються дві не пов'язані між собою бруньки (рис. 2.4, Б). В обох бруньках містяться шкірні покриви, епікард і кишечник материнського організму. Однак розвиток бруньок надалі призводить до утворення в них різних органів, характерних для материнського організму: в одній утворюються частини грудного відділу – глотка, нервова система; в іншій – «черевного» – кишечник і серце. Під час поділу материнської особини надвоє «старі» глотка й ганглії поєднуються з відбрунькованими серцем і кишечником, і навпаки. Так утворюються два «напівнові» індивіди.

Бруньки також можуть розвиватися на столоних, утворених із зовнішнього епідермісу материнської особини, в які заходять вирости задньої стінки глотки – епікарда, а також велика кількість мезенхімних клітин. Таке брунькування називають столонним, воно характерне для видів родини Polycitoridae.

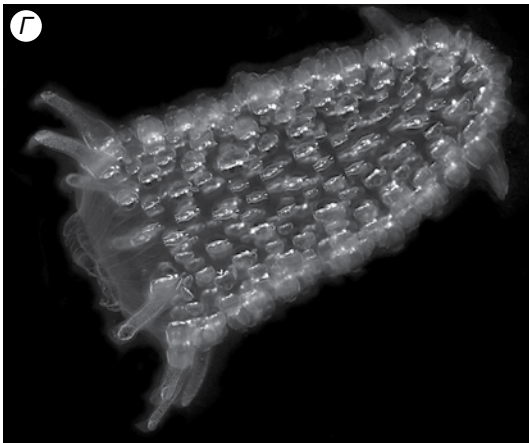
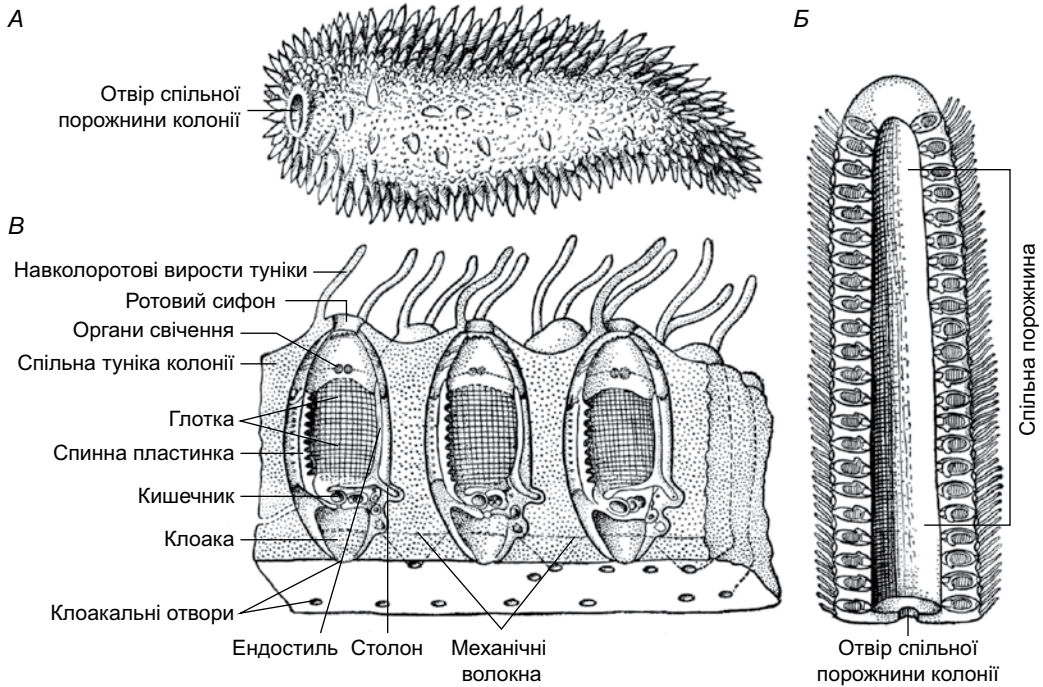
Палеальне, або мантийне, брунькування спостерігається у високорозвинутих асцидій, у тому числі й поодиноких. Брунькуються дорослі особини. У цьому випадку з боків тіла тварини утворюються довгі циліндричні вирости епідермісу, у яких містяться трубчасті відростки зовнішньої стінки парабронхіальної порожнини, а між ними накопичуються окремі клітини (рис. 2.4, В). Маленькі асцидії розвиваються на цих стінках і зберігають зв'язок з материнською особиною. Стебла бруньок перетворюються у кровоносні судини. Можливий випадок відривання бруньки від материнської особини, тоді формується унітарний організм асцидії.

Способи брунькування асцидій дуже різноманітні. Навіть близькі види одного роду мають різні способи брунькування. Деякі асцидії можуть формувати бруньки «спокою», які дають їм змогу перезимувати.

Лише колоніальні форми об'єднує ряд піросом.

**Піросоми** – пелагічні покривники. За способом утворення колоній піросоми поділяють на дві групи – *Pyrosomata fixate* і *Pyrosomata ambulata*. Ряд представлений усього лише двома родами й десятьма видами. З усіх покривників піросоми – найближчі за будовою до асцидій. За винятком одного виду, це пелагічні планктонні організми. Кожна колонія складається з багатьох сотень окремих, геометрично впорядковано розташованих особин – асцидозоїдів, які мають спільну щільну

туніку (рис. 2.6). Усі зооїди рівноцінні й незалежні в харчуванні та розмноженні. Колонія має форму довгого витягнутого циліндра із загостреним кінцем, який у середині містить порожнину і відкритий на задньому широкому кінці. У туніці піросом від однієї особини до іншої тягнуться механічні волокна, що з'єднують рухові м'язи і роблять їхні скорочення синхронними.



**Рис. 2.6.** Колонія вогнетілок:  
А – загальний вигляд; Б – розріз; В – будова асцидозоїдів; Г – колонія піросом (Східний Тімор)

Спільними зусиллями маленькі зооїди проштовхують воду через порожнину колонії, зумовлюючи реактивну тягу. У цьому разі вся схожа за формою на ракету колонія рухається вперед.

Туніка піросом прозора, містить до 99% води, тому колонія малопомітна у водній товщі. Трапляються колонії, забарвлені в рожевий колір. Такі піросоми інколи мають довжину до 4 м, а діаметр – 20–30 см. У 1969 р. біля Нової Зеландії сфотографовано піросому *Pirostremma spinosum* завдовжки понад 20 м, її діаметр становив 1,2 м.

### 2.1.2. Клас Сальпи *Salpae*

Сальпи *Salpae*, як і піросоми, – пелагічні тварини. Їх поділяють на два ряди: барильники, або доліоліди, і власне сальпи. За зовнішнім виглядом – це зовсім прозорі, схожі на огірок або барильце (маленька діжка) тварини. Ротовий і клоакальний отвори розміщені на протилежних кінцях тіла (рис. 2.7). Тіло сальп вкрите прозорою тунікою, яка інколи має вирости різної довжини.

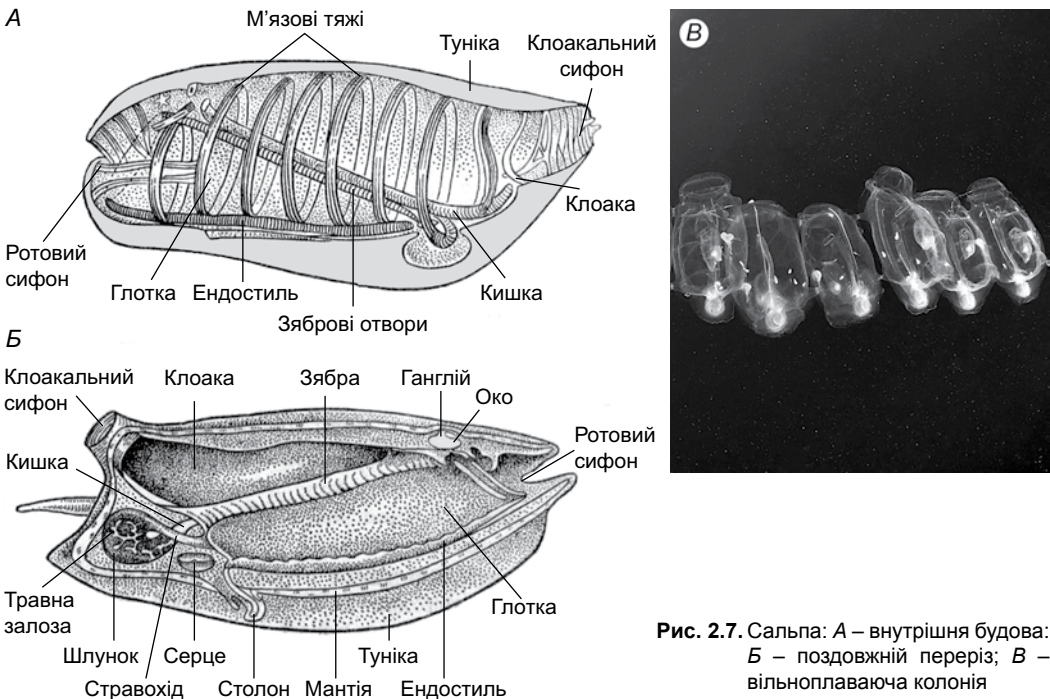


Рис. 2.7. Сальпа: А – внутрішня будова; Б – поздовжній переріз; В – вільноплаваюча колонія

У сальп і барильників бічні стінки глотки суцільні, і лише задня стінка, яка відділяє порожнину глотки від клоаки, пронизана двома рядами зябрових щілин, які з'єднують глотку з клоакою.

Для сальп характерне чергування статевого і безстатевого розмноження. Із заплідненого яйця розвивається безстатева сальпа, у якої гонади не утворюються, натомість на черевному боці тіла в ділянці глотки розростається виріст – брунькоподібний столон. Він подовжується, і на його боках формуються бруньки, які поступово перетворюються в ланцюг дочірніх особин. Підросла сальпа відривається від столона, і в ній розвиваються чоловічі та жіночі гонади. В яєчнику формується одне яйце. Його запліднюють сперматозоїди, які проникли яйцепроводом із атріальної

порожнини. Навколо заплідненого яйця утворюється заповнена кров'ю лакуна, яка нагадує плаценту ссавців – «елеобласт». Із кров'ю материнського організму зародок отримує поживні речовини. Дозріла особина розриває оболонку, що її оточує, і з плином води виходить назовні через клоакальний сифон. Материнський організм унаслідок цього гине, а особина росте, перетворюється на безстатевої організм зі столоном, який продукує бруньки. Так цикл розмноження замикається.

Один і той самий вид сальп трапляється у вигляді як поодиноких особин, так і ланцюгоподібних колоній. Такий ланцюг може легко розірватися. Як і піросоми, всі сальпи рухаються, використовуючи реактивний спосіб пересування. Розміри сальп коливаються від кількох міліметрів до кількох сантиметрів. Найбільша сальпа – *Thetys vagina* – спіймана в Тихому океані. Її довжина (разом із ворсинками) сягає 33,3 см.

Будова барильників не має принципових відмінностей (рис. 2.8). Однак цикл розвитку цих тварин надзвичайно складний. Із заплідненого яйця розвивається личинка, яка має короткий хвіст із зачатком хорди. Відразу після виходу з яйця хвіст редукується і личинка перетворюється на молоду безстатеву особину, в якій функціонують усі внутрішні органи, однак нема гонад. На черевному боці утворюється короткий столон, який продукує бруньки, а на спинному, над клоакальним сифоном, виростає великий спинний столон, порожнина якого – це дві заповнені кров'ю об'ємні лакуни. На черевному столоні формуються численні бруньки трьох генерацій. Сформована брунька відшнуровується від столона, і її підхоплюють великі рухливі амебоподібні клітини – фороцити. Фороцити переміщуються по поверхні тіла материнської особини і транспортують бруньки у спинний столон, розміщуючи їх там у певному порядку. Бруньки першої генерації будуть розміщені по боках спинного столона та з часом перетворяться у гастрозооїди, які мають великі ротові сифони і потужний травний апарат, інтенсивно фільтрують воду, збирають їжу й забезпечують усю колонію поживою.

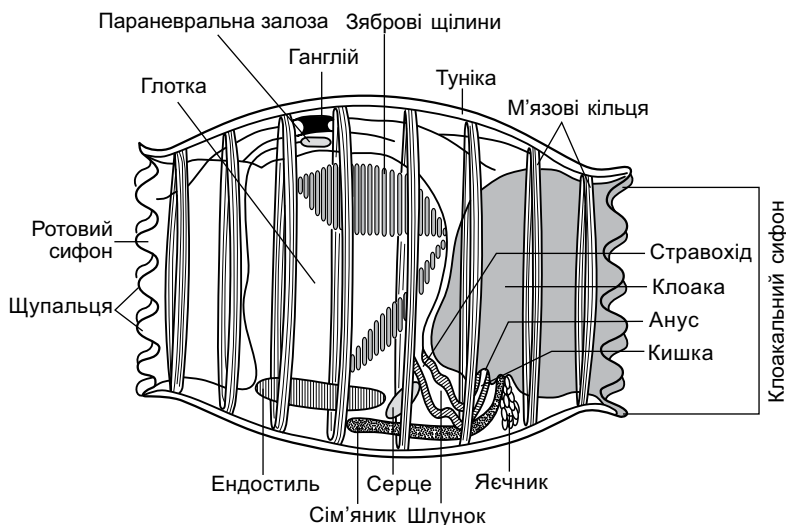


Рис. 2.8. Будова барильника

У материнської особини травний тракт редукується, і вона виконує функцію переміщення в просторі складної колонії, яка виникає у неї на спині. Бруньки другої генерації розміщені у два ряди вздовж середньої лінії спинного столона, перетворюються у ф о р о з о о ї д и, які сидять на ніжках, мають малі розміри; їхнє призначення – розселення особин.

Бруньки третьої генерації розміщуються на ніжках форозооїдів і перетворюються на статеві особини – г о н о з о о ї д и, у яких є травна система і розвиваються гонади. Через деякий час форозооїди відриваються від колонії, плавають і годують гонозооїдів. Гонозооїди відриваються від форозооїдів, самостійно плавають і живляться, в них дозрівають статеві клітини. Із запліднених яєць розвиваються безстатеві особини, і починається новий цикл розмноження. Колонія барильників може складатися із тисячі особин.

### 2.1.3. Клас Апендикулярії Appendiculariae

Апендикулярії *A p p e n d i c u l a r i a e* – дуже дрібні прозорі вільноплаваючі тварини. На відміну від решти покривників, вони ніколи не утворюють колоній. Личинки апендикулярій не мають здатності до регресивного метаморфозу. Доросла апендикулярія загалом подібна до личинки асцидії. Довжина апендикулярії сягає 0,5–2,0 мм, зрідка – 7 мм. Однак хвіст може бути набагато довшим. До особливостей будови треба зачислити постійність клітинного складу органів тіла. Вся тварина поміщається в хатці, яка більша від тіла в 5–15 разів, а за об'ємом – у 300 разів. Тіло складається з тулуба і хвоста, повернутого на 90° донизу від тулуба (рис. 2.9). Упродовж усього хвоста тягнеться хорда, яка складається із 20 великих клітин. На передньому кінці тулуба є рот, який веде в об'ємну глотку.

Хатка апендикулярій, по суті, є тунікою. Як і у решти покривників, вона утворена виділеннями шкірного епітелію, однак містить не целюлозу, а хітин. За допомогою хвоста апендикулярія спричинює всередині хатки рух води, яка виходить через отвір (рис. 2.9, А, 5) і спонукає всю конструкцію рухатися. На боці будиночка, що повернутий у напрямку руху, згори є два затягнуті решіткою отвори. Решітка – це фільтр для часток розміром понад 20–40 мкм. Вода з поживою потрапляє всередину хатки до іншої решітки, від якої, відповідно, відходить лійкоподібний канал. За його дно апендикулярія тримається ротом. Навколозябрової порожнини в апендикулярій немає. Глотка з'єднана безпосередньо зі зовнішнім середовищем за допомогою двох зябрових щілин (стигм), які містяться на кінцях виростів. На черевному боці глотки є ендостиль, на спинному – довгастих спинний виріст. Кишечник нагадує підкову і складається зі стравохода, мішкуватого шлунка та задньої кишки, яка відкривається на черевному боці тіла анальним отвором. Апендикулярії живляться джгутиковими, корененіжками, бактеріями. Стінка хатки в одному місці має затягнутий тонкою плівкою отвір для втечі, яким тварина користується у момент небезпеки. Нову хатку відбудовує за кілька хвилин (інколи – менше ніж за хвилину).

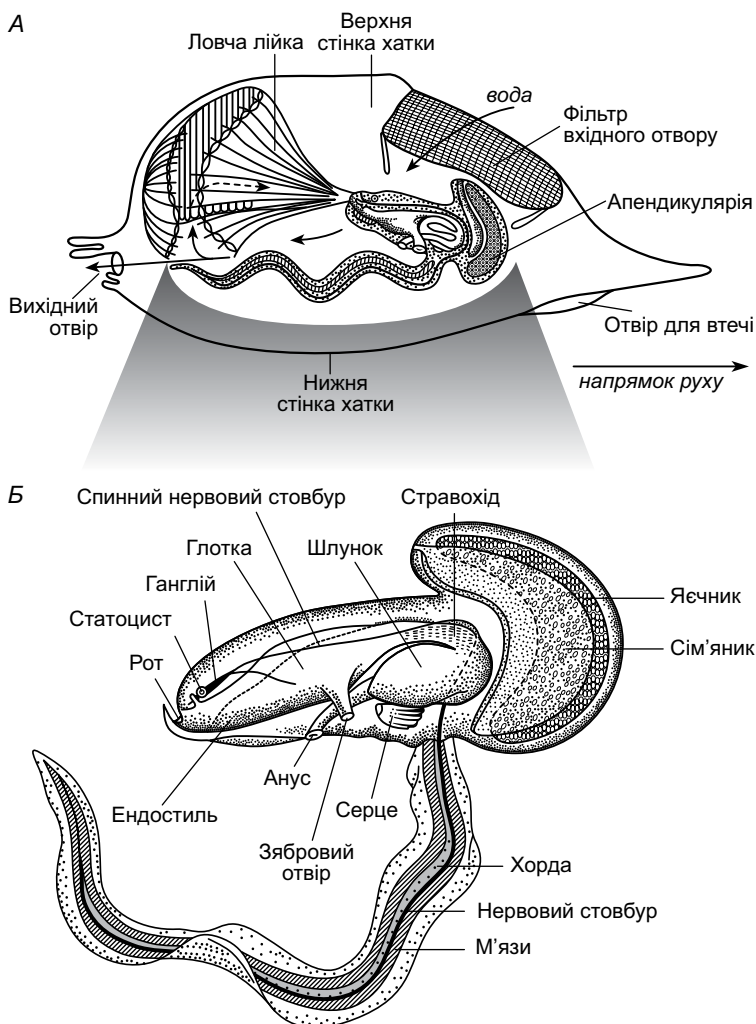


Рис. 2.9. Будова апендикулярії: А – будова хатки; Б – будова тіла тварини

Кровоносна система апендикулярії має низку особливостей: у черевній частині тіла під шлунком є серце, яке має довгасту форму і тісно прилягає спинним боком до шлунка. Від серця до передньої частини тіла відходять черевна і спинна кровоносні судини. У передній частині глотки вони з'єднані. Найважливіша система лагун. Спинним і черевним боком хвоста також проходять кровоносні судини. Серце, як і в інших покритковиків, періодично (один раз у кілька хвилин) змінює напрямок скорочень. Частота скорочень досить велика – до 250 за 1 хв.

Спеціальних органів виділення в апендикулярії немає.

Апендикулярії – гермафродити. Чоловічі й жіночі гонади займають задню частину тулуба і мають порівняно великі розміри. Сперматозоїди виходять із сім'яників назовні через отвір на спинному боці тіла, а яйця – через розрив його стінок. Отже,



після виходу яєць апендикулярії гинуть. Виняток – один вид *Oikopleura dioica*, який є роздільностатевим.

Нервова система апендикулярій складається з великого надглоткового мозкового ганглія, від якого відходить назад спинний нервовий стовбур, що досягає кінця хвоста. В основі хвоста нервовий стовбур утворює здуття – невеликий нервовий вузлик. Кілька таких вузликів є на стовбурі по всій довжині хвоста. До спинного боку ганглія тісно прилягає маленький орган –статоцист, а на спинному боці глотки є невелика ямка, яку вважають органом нюху. Інших органів чуття в апендикулярій немає.

Апендикулярії поширені майже у всіх морях і океанах. Трапляються переважно у верхніх шарах води, іноді їх знаходять на глибині 3 км. Під час бурхливого розвитку вони видають фітопланктон. Можуть бути конкурентами інших планктофагів-фільтраторів. Слугують кормом для багатьох видів риб.

## 2.2. ОСОБЛИВОСТІ ПОШИРЕННЯ І СПОСІБ ЖИТТЯ

Частина покривників живе на морському дні, інша – у товщі води. Близько половини відомих видів – колоніальні. Осілі форми тісно приростають тунікою до каміння або інших твердих предметів. Інколи тіло може перебувати над дном на тонкому стеблі. Така форма властива деяким глибоководним асцидіям.

У тропіках покривників у десять разів більше, ніж у помірних і полярних широтах, вони надзвичайно різноманітні. Водночас у холодних морях трапляються екземпляри більших розмірів, більша також їхня маса в розрахунку на площу. Максимальна глибина, на якій знайдена асцидія *Situla pelliculosa*, – 8 340 м, оптимальна – до 200 м. Покривники не живуть в опріснених ділянках морів і океанів. Більшість потребує нормальної океанічної солоності (35‰). Здатні утворювати великі скупчення. Деякі асцидії можуть завдавати шкоди водогонам, заселяючи труби; їхні відмерлі тіла можуть «забивати» фільтраційні установки тощо. Натомість здатність до утворення скупчень можна застосувати з користю для людей. Відомо, що асцидії накопичують ванадій, кількість якого може становити 1% від маси озолоного тіла особини, або 0,65% від сухої маси тіла.

Це значення в десять разів переважає концентрацію ванадію в морській воді. Асцидії також акумулюють у тілі тантал, ніобій, титан. Туніка асцидій містить туніцин до складу якого входить целюлоза (2–3 мг/см<sup>3</sup>). На окремих ділянках моря може накопичуватися до 140 кг/м<sup>2</sup> асцидій, тобто можна практикувати «морські городи» для видобування ванадію, целюлози тощо.

Пелагічні покривники – апендикулярії, піросоми й сальпи – живуть переважно у водах тропічної зони. Однак завдяки теплим атлантичним течіям сальпи з'являються у водах Північного моря. Туди проникають лише три види – *Salpa fusiformis*, *Hlea asymmetrica* і *Thalia democratica*.

Біля берегів Антарктиди виявлено два види сальп: *Salpa thompsoni* і *Salpa gerlachei*. Апендикулярії в холодних водах трапляються частіше, зокрема, у морях Північного Льодовитого океану знайдено десять видів. Живуть пелагічні покривники за показників солоності води 34–36‰ на глибині до 200 м. Окремі види трапляються на глибинах понад 1 000 м, однак не виявлені у воді зі солоністю 40‰ і більше.

## 2.3. СИСТЕМАТИКА Й ПОХОДЖЕННЯ

Підтип покривники охоплює три класи: асцидії *Ascidia*, сальпи *Salpae*, апендикулярії *Appendiculariae*. Асцидій поділяють на три ряди *Monascidae*, *Synascidae*, *Rugosomata*, сальп – на два ряди: барильники *Cyclomygia* і власне сальпи *Desmomygia*. Разом із апендикуляріями їх об'єднують у групу пелагічних покривників. Цій групі деякі дослідники присвоюють ранг класу.

Сьогодні в морях і океанах налічують близько 1 400 видів покривників, із них асцидій – 1 300, апендикулярій – 75, сальп – 25 видів.

Належність покривників до типу Хордових обґрунтоване, перш за все, працями О.О. Ковалевського. Вважають, що ця група тварин відокремилася від малорухливих примітивних хордових і пристосувалася до існування на кам'яному ґрунті завдяки сидячому способу життя. Розвиток туніки й потужного фільтрувального апарату, безстатеве розмноження та інші пристосування забезпечили їм певне поширення.

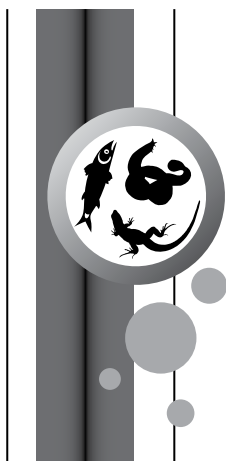
Подальша еволюція, зокрема збільшення інтенсивності фільтрації, дала змогу покривникам опанувати й морську пелагіаль: реактивні сили, які виникають під час інтенсивної фільтрації, дали змогу спочатку сальпам, а пізніше – й іншим групам відновити рухливість. Пересування стало можливим завдяки роботі війчастих клітин, що не є типовим для хордових. Зазначимо, що навіть серед безхребетних війки такого розміру як орган руху тварини не використовують. Піросоми у трубкоподібних колоніях завдяки тісній інтеграції зооїдів та ефектові спільної фільтрації модифікували механізм реактивного руху. В обох випадках зникла личинка, що розселяється самотійно. У асцидій така личинка є. Той же реактивний рушій, але на свій лад використовують апендикулярії, у яких, по суті, зникла доросла стадія й закріпилося неотенічне розмноження.

У походженні личинкохордових багато невідомого. Однак, незважаючи на регресивний шлях еволюції, ця група тварин не є вимираючою. Про це свідчить велика кількість видів.



### Питання для самоконтролю

1. Назвіть головні риси організації підтипу Покривники.
2. Які спільні риси організації Личинкохордових із рослинами?
3. Які особливості організації серед хордових трапляються виключно у Покривників?
4. Чому в дорослих організмів Покривників відсутня хорда?
5. Які функції туніки?
6. Що спільного між клоакальним сифоном асцидії та атріопором ланцетника?
7. За якими ознаками можна визначити спинний і черевний бік асцидії?
8. Які особливості травної системи асцидії?
9. Які особливості будови кровоносної системи асцидій?
10. Які особливості розмноження асцидій?
11. Чим відрізняються сальпи від асцидій?
12. Які спільні риси будови апендикулярії з личинкою асцидії?



## Розділ 3. ПІДТИП ХРЕБЕТНІ, або ЧЕРЕПНІ, VERTEBRATA, seu CRANIATA

До цього підтипу належать високоорганізовані хордові тварини, які ведуть активний пошук їжі. Хорда в них замінена хребтом, розвинутий череп, суттєво ускладнена центральна нервова система, виникли парні кінцівки та їх пояси, підвищений рівень метаболізму. Підтип поділяють на два відділи: Безщелепні Agnatha і Щелепнороти Gnathostomata.

### 3.1. ВІДДІЛ БЕЗЩЕЛЕПНІ. КЛАС КРУГЛОРОТІ. ОСОБЛИВОСТІ ОРГАНІЗАЦІЇ

Відділ Безщелепні має ще назву ентобранхіати, оскільки зябра (зяброві мішки) цих тварин вистелені складчастою ентодермою. Він об'єднує викопних і сучасних хребетних, у яких хорда протягом усього життя виконує функцію основного опорного стержня тіла.

Клас Круглороті Cyclostomata охоплює 38–45 видів сучасних безщелепних, які об'єднані у два підкласи: міноги Petromyzones і міксини Мухіні. Це найдавніший клас сучасних хребетних. Їм властивий хрящовий скелет із невиразно диференційованими окремими елементами, примітивні зябра (5–16 пар ентодермальних зябрових мішків), просто збудовані кровоносна і статева системи (гонади не мають самостійних вивідних проток), малі розміри головного мозку тощо. Міноги живуть у морях, опріснених ділянках, ріках і струмках; міксини – тільки в морях (гинуть за солоності води до 25‰). Плавають, змієподібно вигинаючи тіло. Більшість із них – паразити й хижаки. Живляться м'якими тканинами, кров'ю і лімфою водних тварин, переважно риб.

**Зовнішній вигляд і покриви.** Представники класу мають змієподібне тіло (рис. 3.1). Шкірні покриви не мають зовнішнього скелета. Шкіра складається

із багатошарового епідермісу та дерми, має багато одноклітинних залоз, які виділяють слиз. Слиз захищає тіло від пошкоджень, полегшує пересування у воді, а в міксин він полегшує проникнення у тіло жертви. На голові й тулубі розташовані маленькі отвори органів бічної лінії.



Рис. 3.1. Зовнішній вигляд міноги (А) й міксини (Б)

Парних плавців нема. У міног приблизно посередині спинної частини тіла розташований передній спинний плавець, за ним – задній, з'єднаний з невеликим хвостовим. Хвостовий плавець – протоцеркальний (симетричний за зовнішнім виглядом і внутрішньою будовою). Спинні та хвостові плавці підтримуються за допомогою системи довгих тонких хрящових променів – птеригіофорів. З нижнього боку, на межі між тулубом і хвостом, розміщується анальний отвір, а за ним на сосочку – сечостатевий. Ротовий отвір міститься у глибині передротової лійки. Міохордальний комплекс добре розвинутий як у личинок, так і у дорослих.

**Скелет.** Вісцеральний відділ хрящовий, щелеп немає. Осьовий скелет утворений хордою. Хорду оточує товста оболонка, яка захищає також спинний мозок. У міног у товщі цієї оболонки містяться паличкоподібні хрящики (по дві пари в кожному сегменті тіла), які є зачатками хребців. У міксин таких «хрящиків» немає.

Мозковий череп круглоротих перебуває на еволюційній стадії, яка властива раннім етапам ембріонального розвитку решти хребетних тварин. Він є розрослими паракордаліями, які охоплюють головний мозок знизу і з боків (у міксин бічні частини не розвинуті). Зверху мозок закритий тонкою сполучнотканинною плівкою.

Потиличний відділ мозкової коробки не розвинутий. Спереду до мозкового черепа прилягає непарна, але розділена надвоє нюхова капсула, а до задніх бічних стінок – парні слухові капсули (рис. 3.2).

Своєрідним є вісцеральний скелет: він охоплює скелет передротової лійки, навколозяброву решітку і навколосерцевий хрящ. Кільцеподібний хрящ і декілька непарних хрящів підтримують стінки передротової лійки та м'язистий язик. Деякі з цих хрящів прирастають до мозкового черепа. Навколозяброва решітка розвинута лише у міног, її немає у міксин. До зябрової решітки приростає навколосерцевий хрящ, який охоплює серце з боків і ззаду. До вісцерального скелета належить і підчочномкова дуга, яка приростає до мозкового черепа.

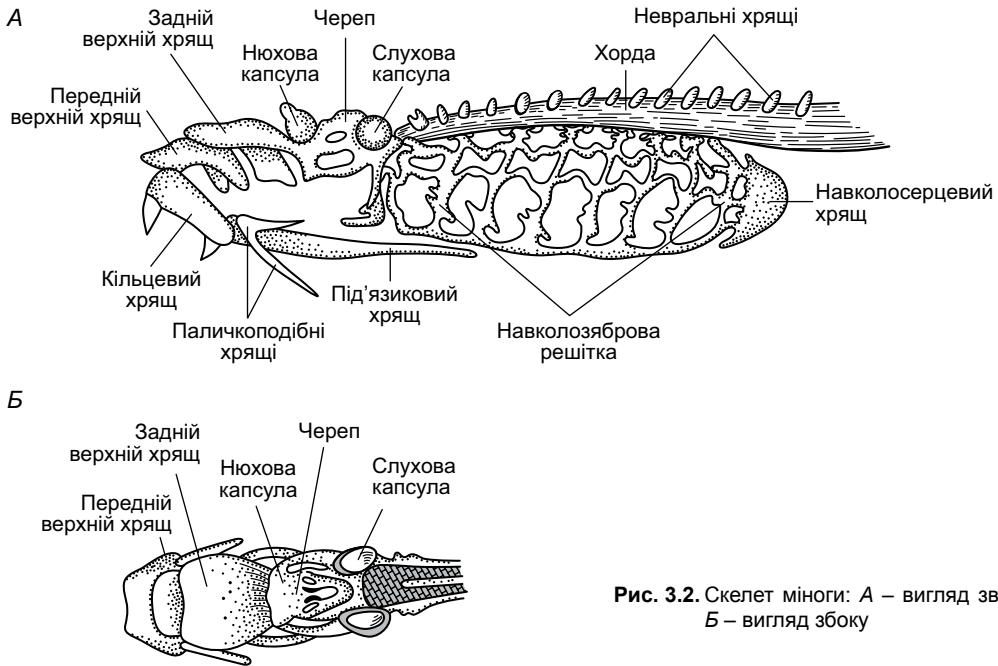


Рис. 3.2. Скелет міноги: А – вигляд зверху; Б – вигляд збоку

Хвостовий і спинний плавці підтримувані довгими й тонкими хрящовими променями.

**М'язова система** круглоротих значно потужніша, ніж у безчерепних. Вона складається з м'язових сегментів – міомерів, відділених один від одного сполучнотканинними перегородками – міосептами. Кожна міосепта утворює ламану лінію у вигляді латинської букви W. На голові та в зябровій ділянці під міомерами соматичних м'язів є вісцеральні м'язи, які утворюють складну систему м'язів передротової лійки, язика й зябрових мішків (рис. 3.3). Ці м'язи забезпечують присмоктування до жертви, пробурення отвору в її покриві, висмоктування їжі, а також створення руху води крізь зяброві мішки.

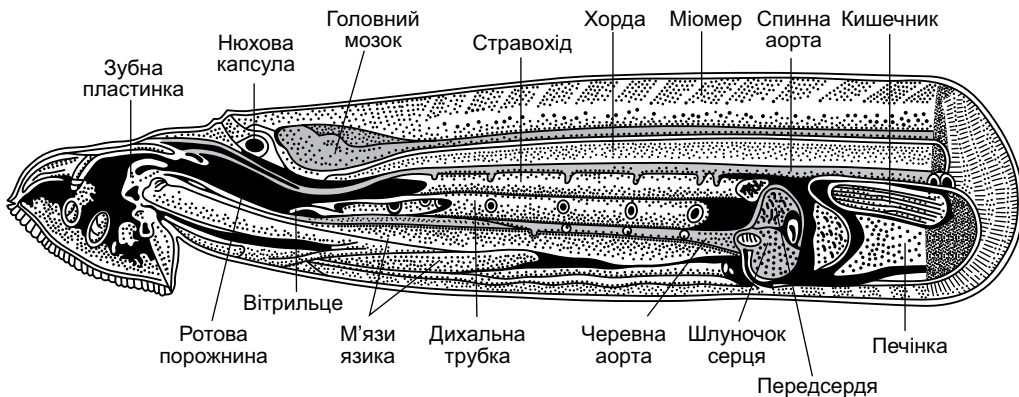


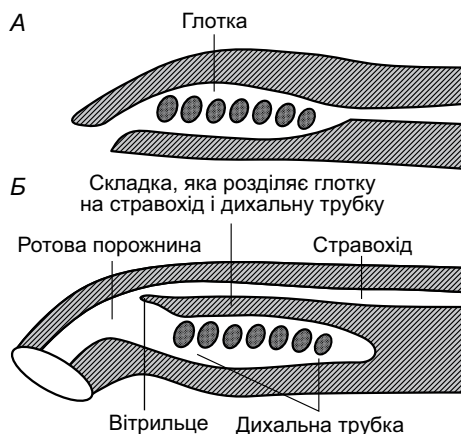
Рис. 3.3. Сагітальний розріз переднього кінця тіла міноги

**Травна система.** Травна трубка починається передротовою лійкою, у міног більше розвинутою, ніж у міксин. По краю лійки наявні дрібні складки шкіри, які сприяють ліпшому присмоктуванню. У міксин навколо рота є дві пари вусиків. Зроговілі вирости епітелію внутрішньої поверхні лійки утворюють рогові зубчики й зубні пластинки: їхні розміри, форма та розміщення мають систематичне значення.

У глибині лійки є круглий ротовий отвір, обмежений знизу вершиною потужного язика, на якому розміщені 1–2 великі рогові зуби або складна рогова зубна пластинка. Дрібну здобич міноги всмоктують із водою. У разі присмоктування до великої здобичі міноги верхівкою язика пробурюють шкіру; міксини вгризаються у м'які тканини зубами язика.

У личинок міног на початку глотки є миготливий жолобок – ендостиль, який виділяє слиз. Коливання війок ендостіля і рухи вітрильця (паруса) – складки на межі ротової порожнини та глотки – урухомлюють шнур слизу, який тягнеться до кишечника. Харчові частки потрапляють із водою у глотку, їх захоплює потік слизу і спрямовує до кишечника, а вода проходить у зяброві мішки й через їхні зовнішні отвори виштовхується назовні. Такий спосіб живлення властивий личинці міноги – піскорийці. Він дуже подібний до живлення ланцетника. Ця подібність – приклад рекапітуляції – повторення ознак предків у розвитку нащадків.

Під час метаморфозу личинки міноги нижня частина задньої стінки глотки розростається (рис. 3.4, 4) й розділяє глотку на два ізольовані відділи – стравохід і дихальну трубку. В дихальну трубку відкриваються внутрішні отвори зябрових мішків. З боку ротової порожнини вхід у дихальну трубку прикриває дихальна складка – вітрильце.



**Рис. 3.4.** Глотка піскорийки (А) й міноги (Б)

У міног всмоктувальна поверхня кишечника збільшена завдяки наявності великої складки – спірального клапана, який проходить уздовж усієї кишкової трубки.

У круглоротих є велика печінка, що розміщена за серцем і має форму конуса. Жовчний міхур відкривається протокою в кишечник. У міног, які йдуть на нерест

У міноги, яка плаває, вітрильце відхилене й закриває просвіт стравоходу; вода через рот проходить у дихальну трубку, а звідти – у зяброві мішки. Коли мінога присмокталася до здобичі, то вітрильце закриває вхід у дихальну трубку, а кров жертви потрапляє у стравохід і кишечник міноги.

Завдяки скороченню м'язів й еластичності навколозябрової решітки змінюється об'єм зябрових мішків, унаслідок чого до них надходить вода; у цьому разі дихальна трубка сприяє перерозподілу води між зябровими мішками.

В усіх круглоротих кишечник не утворює петель, відкривається анальним отвором.

і в цей час перестають жититися, жовчний міхур редукований. Підшлункова залоза утворена острівками клітин на стінках кишечника.

Круглороті здатні поглинати велику кількість поживи. Наприклад, міксини за 7–10 год живлення збільшують масу в 7–8 разів. Ситі тварини можуть довго бути без їжі. Міноги полюють на риб різних розмірів. Міксини також є хижаками, нападають на риб і головоногих. Жертву знаходять за допомогою нюху. Полюють уночі. Вдень закопуються у дно водойми.

**Дихальна система.** Вже в ембріонів круглоротих утворюються зяброві щілини, які з'єднують порожнину глотки із зовнішнім середовищем. Внутрішня поверхня зябрових мішків має численні складки. У міксин – від 6 до 16 пар зябрових мішків, у міног – 7 пар. У міксин зовнішні канали зябрових мішків з кожного боку тіла відкриваються назовні спільним отвором, що розміщений посередині довжини тіла; у міног зяброві мішки відкриваються окремими отворами.

Дихання тварин відбувається завдяки ритмічній роботі м'язів зябрової стінки. Вода потрапляє через ротовий отвір у глотку (в дорослих міног – у дихальну трубку) й зяброві мішки. Під час живлення вода надходить і виходить крізь зовнішні зяброві отвори. Є також шкірне дихання, у якому беруть участь капіляри шкіри.

**Кровоносна система** круглоротих подібна до кровоносної системи ланцетника. Але у круглоротих є справжнє серце, яке складається з передсердя і шлуночка (рис. 3.5). Наявне одне коло кровообігу. В серці циркулює лише венозна кров. Великі вени впадають у тонкостінну венозну пазуху, звідти кров надходить до передсердя, і потім – у шлуночок, який має міцні м'язові стінки. Від шлуночка відходить черевна аорта, від черевної аорти до міжзябрових перегородок – парні приносні артерії, кожна з яких постачає кров'ю половину розташованих спереду і ззаду від неї зябрових мішків. У капілярах складок зябрових мішків кров насичується киснем і віддає вуглекислоту. Капіляри зливаються у виносні зяброві артерії, які впадають у розміщену під хордою непарну спинну аорту. Від переднього кінця спинної аорти відходять сонні артерії, які постачають кров до переднього кінця голови, а також артерії до міомерів, травної трубки й інших органів.

Венозна кров із хвостового відділу збирається у хвостову вену, яка розпадається на дві задні кардинальні вени.

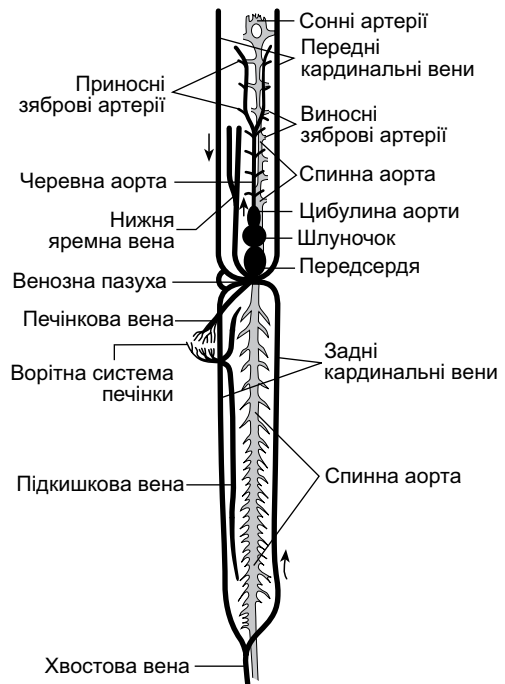


Рис. 3.5. Схема кровоносної системи невольської міноги (вигляд з черевного боку)

Кров з голови несуть дві передні кардинальні вени. Передні й задні кардинальні вени впадають у венозну пазуху. Від м'язів язика й нижньої частин голови венозна кров тече нижньою яремною веною, яка також впадає у венозну пазуху. Кров від кишечника збирається у підкишкову вену, яка в печінці розпадається на сітку капілярів і утворює ворітну систему печінки. Її капіляри зливаються в коротку печінкову вену, яка так само впадає у венозну пазуху.

Селезінки у круглоротих нема. Кров утворюється у стінках стравоходу й кишечника, а також у нирках, печінці й жировій тканині вздовж спинної струни. Загальна кількість крові становить 4–5% від маси тіла тварини. У 1 мм<sup>3</sup> крові налічують 130–170 тис. еритроцитів, які містять від 3 до 8% гемоглобіну.

**Видільна система.** Круглороті мають характерні для усіх хребетних органи виділення – нирки, які здатні за допомогою фільтраційного апарату виділяти з організму надлишок води і продукти метаболізму (рис. 3.6). Отже, нирки беруть участь у водно-соловому обміні, разом зі шкірою підтримують осмотичний стан внутрішнього середовища організму.

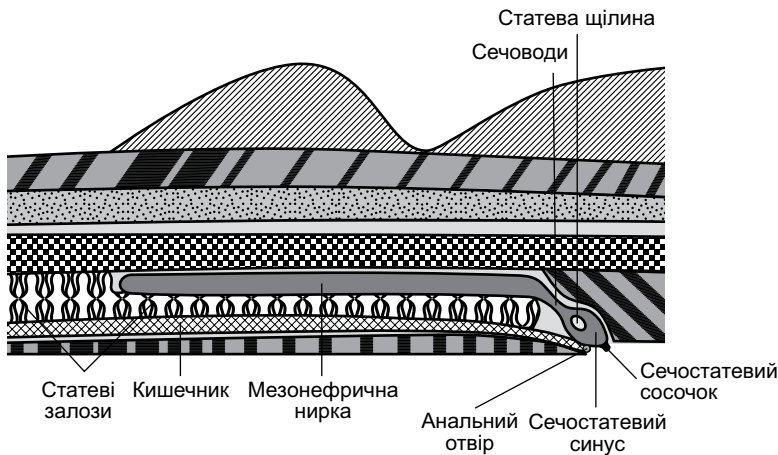


Рис. 3.6. Поздовжній розріз задньої частини тулуба міноги

В онтогенезі спостерігають заміну наявного в ембріонів пронефроса на характерні для дорослих особин парні тулубові нирки (мезонефроси). Нирки розташовані на спинному боці черевної порожнини у вигляді стрічкоподібних утворень, які прикривають верхню частину статеві залози. По нижньому краю нирки проходять сечоводи, які впадають у сечостатевий синус, що відкривається назовні отвором на вершині однойменного сосочка, розташованого одразу за анальним отвором. Нирки круглоротих мікроанатомічно суттєво відрізняються від нирок щелепноротих. Усією довжиною нирок у вигляді шнура проходить гломерус – скупчення артеріальних капілярів, які виділяють інфільтрат. Міжклітинними проміжками інфільтрат стікає в короткі ниркові каналці, де частково повторно засвоюються цінні для організму речовини. У круглоротих, на відміну від інших хребетних, ще не відбулося анатомічного об'єднання двох елементів – фільтрувального клубка й капсули, у якій накопичується інфільтрат.



У міксин, мешканців моря, осмотичний тиск крові аналогічний до осмотичного тиску морської води. Такий осмотичний тиск у тварин виникає завдяки іонам неорганічних солей, а також високій концентрації сечовини у крові. У прісних водоймах стабілізація осмотичного тиску в крові міног забезпечена внаслідок збільшення кількості води, яка виводиться з тіла тварин (до 45% від маси тварини за добу).

**Статева система.** Усі круглороті – роздільностатеві. У міксин диференціація настає перед статевою зрілістю. Непарна статева залоза (яєчник у самки) у статевозрілих особин займає майже всю черевну порожнину. Спеціальних статевих проток у круглоротих немає. Зрілі статеві продукти розривають стінки статевої залози, випадають у порожнину тіла, через статеві пори потрапляють усередину сечостатевого синуса й через сечостатевий отвір виходять назовні. Запліднення зовнішнє.

Половина видів міног належить до прохідних: вони живуть у морі, а на нерест плывуть у річки. Прохідні міноги під час нересту нічим не живляться, використовуючи запаси жиру, який вони накопичили (до 20% маси тіла).

Міноги, які живуть у прісній воді (як мінога українська *Eudontomyzon mariae*), відкладають до 5 тис. ікринок, прохідні (європейська *Lampetra fluviatilis* і каспійська *Caspiomyzon wagneri*) – до 40 тис., а далеосхідна *Lampetra japonica* – до 125 тис. ікринок. Морські міноги продукують до 240 тис. ікринок.

Під час нересту у міног збільшуються розміри спинних плавців, простежується дегенерація кишечника, зникають жовчний міхур і жовчна протока, припиняється робота залоз ротової лійки. Більшість міног моноциклічна, тобто після нересту гине. Деякі морські міноги поліциклічні.

Самка міксини на глибині 100 м і більше відкладає 15–30 овальних яєць завдовжки 2,0–2,5 см (рис. 3.7). Яйця вкриті роговою оболонкою, багаті на жовток. На полюсах яйця розміщені пучки ниток, які закінчуються гачечками. За їхньою допомогою яйця зчіплюються одне з одним і прикріплюються до субстрату. Всі міксини поліциклічні, під час нересту нічим не живляться.

Розвиток і ріст міног та міксин суттєво відрізняються. Міноги мають яйця з малою кількістю жовтка. Через 3–12 днів після запліднення з ікринки вилуплюється личинка довжиною близько 1 см, яка зветься піскорийкою. На відміну від дорослих особин, у неї немає присмоктувальної лійки й рогових зубчиків, добре розвинута верхня губа, гірше розвинуті спинні плавці й недорозвинуті очі (рис. 3.8). Личинки мають велику глотку зі зябровими отворами й ендостилем. За способом життя вони нагадують ланцетника. Личинковий період триває 3–4 роки, потім відбувається метаморфоз, під час якого формується присмоктувальна

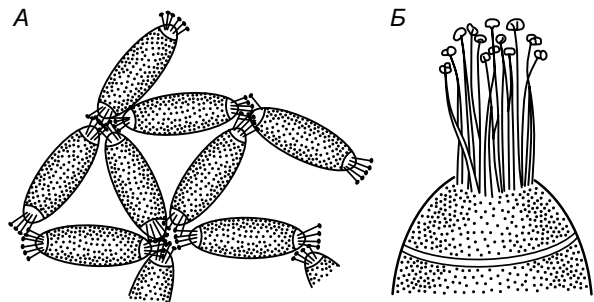


Рис. 3.7. Яйця міксини (за В.К. Солдатовим)

лійка, на її стінках і язиці утворюються рогові зубчики, глотка ділиться на стравохід і дихальну трубку, розвиваються потужні м'язи язика, збільшуються розміри очей, і піскорийка перетворюється на міногу.

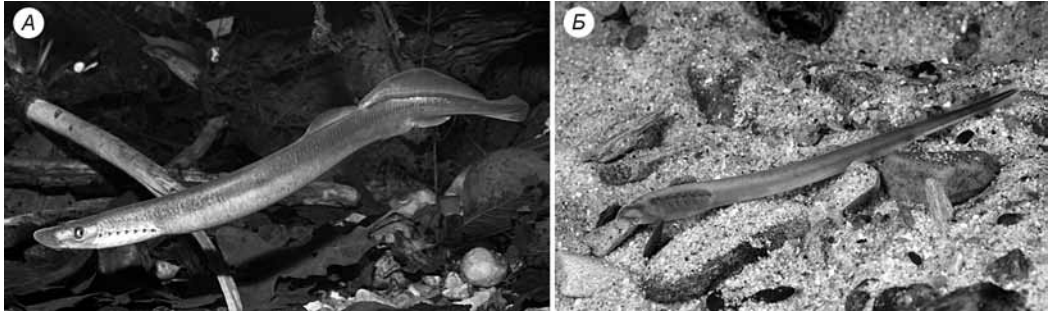


Рис. 3.8. Доросла річкова мінога *Lampetra planeri* (А) та її личинка – піскорийка (Б)

Розвиток міксин відбувається без метаморфозу: молодь відрізняється від дорослих особин лише розмірами.

**Нервова система й органи чуття.** У круглоротих порівняно з іншими хребтними нервова система примітивна. Головний мозок відносно малий, його відділи лежать в одній площині й не налягають один на одного (рис. 3.9). Передній мозок невеликий; дно його утворюють смугасті тіла. Нюхові частини дещо більші від переднього мозку. Це пов'язано зі значенням для життя круглоротих хімічного чуття під час пошуку здобичі.

З боків проміжного мозку помітні габенулярні ганглії – первинні зорові центри. На склепінні проміжного мозку розміщені два вирости, які у частини видів набувають ознак очей (мають пігмент, світлочутливі й гангліозні клітини). У передній частині проміжного мозку є парієтальний (тім'яний) орган; над ним лежить пінеальний орган, який у інших хребетних перетворений на епіфіз.

Від передньої частини дна проміжного мозку відходить пара зорових нервів. Хіазма (перехрестя) у круглоротих не утворюється. Позаду розміщена лійка, до якої прилягає гіпофіз. Бічні стінки середнього мозку формують невеликі зорові частки. За середнім мозком розташований дуже маленький мозочок, який має вигляд валика й обмежує спереду ромбоподібну ямку. Його слабкий розвиток свідчить про простоту рухів круглоротих. Довгастий мозок поступово переходить у стрічкоподібний спинний мозок. Унаслідок недорозвитку потиличного відділу дев'ятого й десятого парі головних нервів відходять позаду слухових капсул за межами черепа. У міног спинні корінці спинного мозку не з'єднані з черевними, а у міксин (як і у щелепноротих) таке з'єднання є. Розвинута симпатична нервова система.

Спинному мозку й периферичній нервовій системі властива висока автономність: обезголовлена мінога або міксина після подразнення виконує плавальні рухи.

Порівняно низький рівень розвитку центральної нервової системи позначився й на розвитку окремих органів чуття.

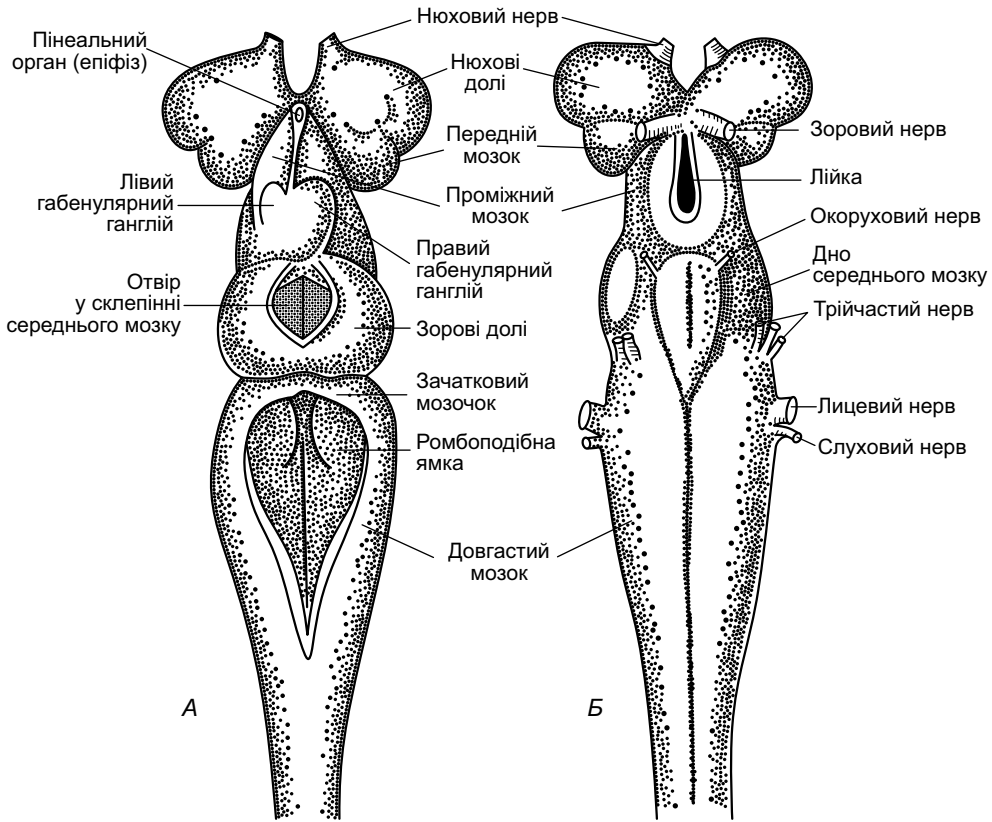


Рис. 3.9. Мозок міноги: А – згори; Б – знизу

У круглоротих добре розвинуті органи хімічного чуття. Від непарної ніздрі починається носовий хід, який веде до нюхової капсули і продовжується у вигляді довгого пітуїтарного виросту, сліпий кінець якого закінчується під черепом і переднім кінцем хорди. У середню частину пітуїтарного виросту через затягнутий тонкою плівкою отвір у дні черепа вп'ячується гіпофіз. Нюхова капсула складкою розділена на дві частини. Це дає підстави припустити, що у предків круглоротих ніздрі й нюхові капсули були парними. У середині капсули міститься пігментований нюховий мішок. Надходження до нюхового мішка води та її відтік відбуваються внаслідок зміни об'єму пітуїтарного виросту. У міксин пітуїтарний виріст відкривається отвором у ротову порожнину, тому навіть закопана в намул тварина має здатність заповнювати зяброві мішки водою через ніздрю.

Іншим органом чуття є бічна лінія (сейсмоденситивний орган). Вона добре помітна в передній частині тіла: у вигляді ланцюжка дрібних горбочків пролягає спинним боком до початку спинного плавця.

Парні очі мають типову для хребетних будову, але вкриті тонкою прозорою плівкою. Міноги можуть бачити контури предметів на близькій відстані. У міксин очі розвинені гірше.

Орган слуху й рівноваги представлений внутрішнім вухом, яке міститься у слуховій капсулі. У міног розвивається два вертикальних півколових канали, а в міксин – один.

На голові у морської міноги є електричний орган, який регулярно, через кожні 50–80 мс генерує електричні імпульси. Унаслідок цього навколо голови тварини утворюється електричне поле напруженою до 1 мВ. За зміною цього поля тварина може відчувати наближення інших організмів або предметів.

У товщі шкіри розміщені нервові закінчення, які сприймають температурні, тактильні, хімічні подразнення.

### 3.2. ОСОБЛИВОСТІ ПОШИРЕННЯ І СПОСІБ ЖИТТЯ

Спосіб життя сучасних круглоротих нескладний. Вони підстерігають здобич. Перед розмноженням перестають живитися, мігрують на нерестовища. Нерестом життєвий цикл більшості міног завершується. Дорослі особини української міноги (рис. 3.10), яка населяє річки і струмки басейнових систем Дніпра, Дністра та інших рік, узагалі не споживають корму. Піскорийки надають перевагу піщовому субстрату, збагаченому рослинними рештками, у який закопуються на глибину до 0,5 м.

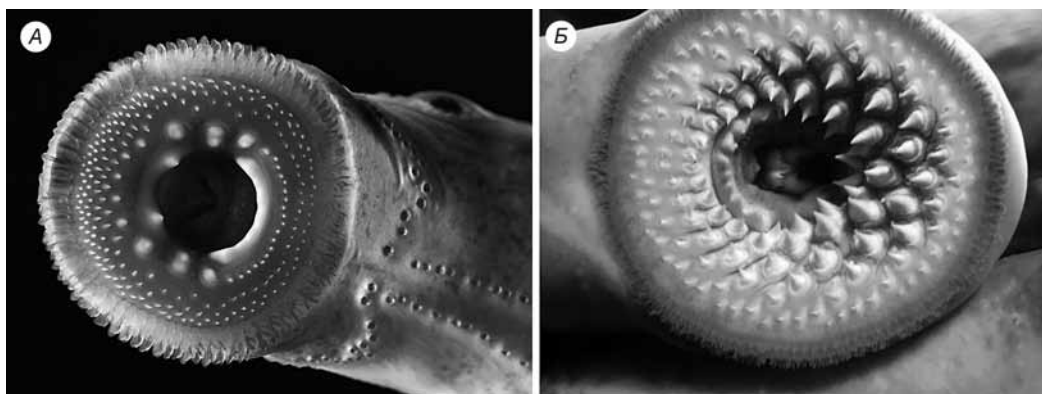


Рис. 3.10. Передротова лійка: А – мінога українська *Eudontomyzon mariae*; Б – мінога угорська *Eudontomyzon danfordi*

Міксини тримаються прибережних вод, на зимівлю відпливають у глибші місця. У екосистемах морів і прісних водойм круглороті не мають домінуючого положення. Вони, як напівпаразити й хижакі, впливають на чисельність своїх жертв, іноді знижують запаси промислових риб.

Частина видів міног має промислове значення, їх добувають у незначній кількості. Колись для цього використовували плетені з лози верші (рис. 2.11), перегороджуючи ними струмки й канали.

### 3.3. ПОХОДЖЕННЯ Й СИСТЕМАТИКА

Шляхи походження безщелепних остаточно не з'ясовані. До відділу належать два вимерлі класи Pteraspidomorphi та Cephalaspidomorphi й сучасний клас круглоротих Cyclostomata.

Безщелепні відокремилися від первісних безчерепних наприкінці ордовіка – на початку силурійського періоду. Вихідні форми та еволюція групи остаточно не з'ясовані. Вважають, що безщелепні сформувалися на перших етапах переходу хребетних із морських у прісні водойми.

Представники птераспідоморфних і цефаласпідоморфних безщелепних за зовнішнім виглядом нагадували риб. Їхнє тіло було вкрите великими кістковими пластинками, особливо міцними на передньому кінці, або суцільним кістковим щитом на голові. Траплялося також, що голова й тіло були захищені кількома рядами дрібних пластин. Сучасна система круглоротих така: **підклас міноги** має у своєму складі один ряд із однією родиною міногові Petromyzonidae, до якої належать 20–24 види зі семи родів.

Міног поділяють на три морфоекологічні групи:

- а) великі (до 1 м завдовжки) морські або прохідні (атлантична морська мінога *Petromyzon maximus*, каспійська мінога *Caspiomyzon wagneri* та ін.);
- б) річкові прохідні міноги (європейська річкова мінога *Lampetra fluviatilis*, американська річкова мінога *Lampetra ayresii* та ін.);
- в) непрохідні річкові, озерні й потічкові міноги – рід *Eudontomyzon*, а в Північній Америці – *Ichtyomyzon*.

**Підклас міксин** охоплює один ряд і дві родини: міксинові Moxinidae (зовнішні протоки зябрових мішків впадають до підшкірного каналу, який відкривається назовні одним отвором на боці тіла, у кінці його передньої третини) і бделостомові Bdelostomidae (5–16 пар зябрових мішків відкриваються назовні самостійними отворами). У ряді – 18 видів, які належать до п'яти родів. Живуть у морях. Тримаються глибини 400–500 м. Досягають довжини 50–60 см.

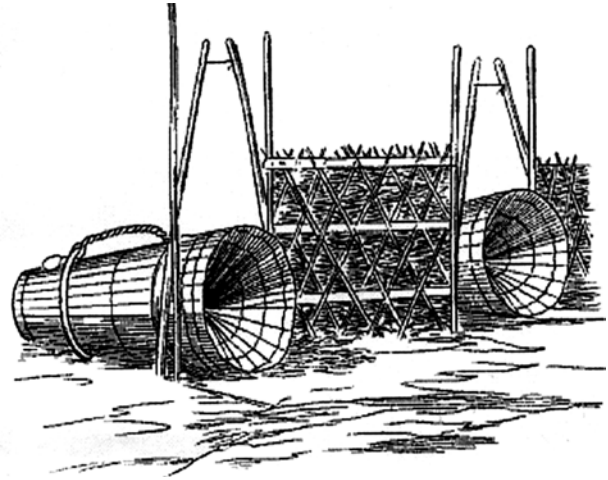
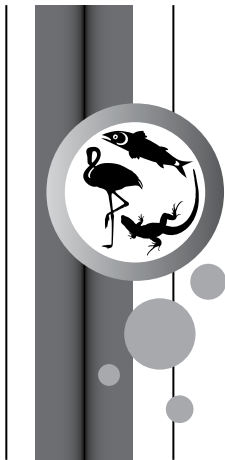


Рис. 3.11. Знряддя лову міног



## Питання для самоконтролю

1. Назвіть головні риси організації підтипу Хребетні.
2. Назвіть головні риси організації відділу Безщелепні.
3. Які класи належать до відділу Безщелепні?
4. Які пристосування у Круглоротих до паразитичного способу життя?
5. Чому круглороти належать до підтипу Хребетні?
6. Назвіть примітивні риси будови черепа круглоротих.
7. Яка функція вісцеральної м'язової системи міноги?
8. Які особливості травної системи міноги?
9. Які особливості дихальної системи міноги?
10. Які відмінності дихальної системи міног від міксин?
11. Чим відрізняється кровоносна система міноги від ланцетника?
12. Які особливості видільної системи міноги?
13. Чим відрізняється водно-сольовий обмін міног від міксин?
14. Які особливості розмноження круглоротих?
15. Які особливості нервової системи міноги?
16. Назвіть характерні відмінності організації міног від міксин.



## **Розділ 4. ВІДДІЛ ЩЕЛЕПНОРОТІ, або ЕКТОБРАНХІАТИ, GNATHOSTOMATA, seu ЕСТОВРАНХІАТА. НАДКЛАС РИБИ PISCES**

Відділ Щелепнороті охоплює усіх хребетних тварин, окрім круглоротих. Характерною ознакою щелепноротих є поява у вісцеральному відділі черепа щелеп. У більшості щелепноротих хорда існує лише на етапі зародків і личинок. Череп – хрящовий або кістковий – оточує мозок зі всіх боків. Щелепи утворюються внаслідок трансформації зябрових дуг. Нюхові мішки парні, в капсулі внутрішнього вуха завжди є три напівколові канали тощо.

Примітивних щелепноротих у викопних рештках поки що не знайдено. Вірогідно, вони відокремилися від примітивних безщелепних класу птераспідоморф. Це відокремлення завершилося в силурі й мало наслідком виникнення класів панцирних риб Placodermi та щелепнозябрових Aphetohyoidea. Подальша еволюція привела до утворення ще двох класів риб: хрящових Chondrichthyes і костистих Osteichthyes, потім – чотириногих: земноводних Amphibia, рептилій Reptilia, птахів Aves і ссавців Mammalia.

Надклас Риб – найдавніші первинноводні щелепнороті хребетні, які здатні жити лише у воді. Дихають зябрами; у деяких видів, котрі населяють водойми із низькою концентрацією кисню, формуються додаткові органи для дихання атмосферним повітрям. Звичайно є одне коло кровообігу, однак у дводішних утворюється додаткове.

Сучасна фауна, за матеріалами Дж. Нельсона (Nelson, 2006), налічує 27 977 видів риб, які заселяють майже всі водні біотопи. Для риб характерна різноманітна форма тіла, довжина – від 1 см до 20 м, маса – від 0,7 г до 20 т.

Вважають, що походження сучасних риб пов'язане зі щелепнозябовими Aphetohyoidea, або Acanthodii, які жили в річках зі швидкою течією. Від примітивних щелепнозябрових на початку девону відокремилися хрящові риби Chondrichthyes, а наприкінці силуру – костисті Osteichthyes. Костисті риби одразу розділилися на два підкласи: лопатепері Sarcopterygii та променепері Actinopterygii.

Лопатепері були представлені надрядами кистеперих. Від їхніх представників із ряду рипідистій у середині девону розвинулися тетраподи – земноводні; у сучасній фауні збереглися латимерії *Latimeria chalumnae* з ряду целакантів і двоципні риби *Dipneustomorpha*.

Першими з представників підкласу променеперих сформувалися наряди ганоїдних і палеонісків *Palaeoniscii*.

У рекомендованому підручнику М.П. Наумова і М.М. Карташова (1979) наведена система риб Т.С. Расса та Г.У. Лінберга (1971). На сьогодні переважна більшість науковців користуються систематикою Дж. Нельсона (2006).

Система риб Т.С. Расса і Г.У. Лінберга (1971)	Система риб Дж. Нельсона (2006)
Надклас Риби <i>Pisces</i>	Клас Хрящові риби <i>Chondrichthyes</i>
Клас Хрящові риби <i>Chondrichthyes</i>	Підклас Пластинозяброві <i>Elasmobranchii</i>
Підклас Пластинозяброві, або Акулові риби, <i>Elasmobranchii</i>	Підклас Суцільноголові, або Химерові, <i>Holocephali</i>
Підклас Суцільноголові, або Химерові, <i>Holocephali</i>	Клас Променепері риби <i>Actinopterygii</i>
Клас Костисті риби <i>Osteichthyes</i>	Підклас Хрящові ганоїди <i>Chondrostei</i>
Підклас Променепері <i>Actinopterygii</i>	Підклас Новопері риби <i>Neopterygii</i>
Підклас Лопатепері <i>Sarcopterygii</i>	

Риби – перші представники відділу щелепноротих тварин *Gnathostomata*, яким властиві такі ознаки: щелепний апарат, утворений із вісцеральних дуг; наявність парних плавців; три півколових канали внутрішнього вуха; парні ніздрі.

## 4.1. КЛАС ХРЯЩОВІ РИБИ CHONDRICHTYES

### 4.1.1. Особливості організації

Хрящові риби мають низку специфічних ознак:

- шкіра гола або вкрита плакоїдною лускою;
- скелет хрящовий, осьовий – із хрящових амфіцельних хребців (також може бути представлений хордою), розвинуті дуги хребців;
- череп амфістилчний, гіостилчний, а в суцільноголових – аутостилчний;
- хвостовий плавець гетероцеркальний;
- спільної зябрової покришки немає, зябра відкриваються назовні самостійними отворами;
- немає плавального міхура;
- у кишечнику розвинутий спіральний клапан;
- у серці між шлуночком і черевною аортою є артеріальний конус;
- запліднення лише внутрішнє, у самців є спеціальні вирости черевних плавців – птеригоподії;
- трапляються яйцекладні, яйцеживородні, живородні форми.



**Зовнішній вигляд і покриви.** Хрящові риби відрізняються від безщелепних наявністю рухомих парних плавців, які дають змогу вправніше плавати. Це одна із давніх груп морських хижаків. Особливості будови хрящових риб розглянемо на прикладі акул, у яких вони більше ніж за 250 млн років майже не змінилися.

Непарні плавці представлені спинними і хвостовим. Передній спинний плавець (*pinna dorsalis anterior*) розміщений посередині тулуба, задній (*pinna dorsalis posterior*) – у хвостовому відділі.

На передньому краї плавців частина видів має вільний колючий шип.

Хвостовий плавець (*pinna caudalis*) – гетероцеркальний. Парні плавці представлені грудними (*pinnae pectorales*) і черевними (*pinnae ventrales*).

Черевні плавці змикаються внутрішніми, або медіальними, краями. У самців, як уже зазначено, на задньому кінці кожного черевного плавця розвинутий особливий м'ясистий виріст – копулятивний орган – птеригоподій (*pterygopodium*).

Поступальний рух тіла вперед відбувається завдяки згинанню хвостового відділу вправо і вліво. Грудні й черевні плавці виконують функцію несучих площин і спрямовують тіло вгору, донизу та вбік.

На черевному боці тіла між задніми краями основ черевних плавців у хрящових риб розміщена поздовжня широка щілина – клоака. Поряд із заднім краєм клоаки є дві черевні пори, які з'єднані з черевною порожниною.

В акул спереду наявний р о с т р у м (*rostrum*), на вентральному боці якого є дві носові ямки, що утворюють вхідні й вихідні отвори нюхових капсул. Очі (*oculus*) частково прикриті шкірними складками – повіками (*palpebra*). На передньому й задньому краї очей виступає біла білкова оболонка – склера (*sclera*), решта ока вкрита прозорою рогівкою (*cornea*), з-під якої просвічує райдужка (*iris*).

За очима наявна щілина – б р и з к а л ь ц е (*spiraculum*), яка з'єднує порожнину глотки із зовнішнім середовищем.

П'ять (у деяких – шість–сім) поперечних зябрових щілин розміщені спереду від грудних плавців (у скатів – нижче, на черевному боці). Кожна зяброва щілина прикрита шкірною складкою.

Рот півмісяцевий. Зуби різної форми, частіше – трикутні, розміщені в кілька рядів. На вентральній поверхні роstrума, між ротом і першою зябровою щілиною, на дорзальному боці голови, над очима помітні рядочки отворів – пори, що ведуть до каналців системи бічної лінії.

Шкіра хрящових риб утворена багат шаровим епідермісом і коріумом. В епідермісі розміщені численні одноклітинні залози, слизистий секрет яких тонким шаром укриває тіло акули. Клітини нижніх шарів епідермісу містять пігменти. Спеціальні пігментні клітини є і в коріумі. Деякі скати здатні змінювати забарвлення залежно від кольору ґрунту, на який вони лягли. Цього досягають завдяки стисканню й переміщенню пігментних клітин углиб тіла, або, навпаки, розширенням усієї пігментної клітини.

У шкірі хрящових риб формується п л а к о ї д н а л у с к а (рис. 4.1). Луска такого типу складається з розміщеної в коріумі округлої або ромбічної пластинки й ості (виступу), вершина якого через епідерміс виходить назовні.



Рис. 4.1. Будова плакоїдної луски

На щелепах плакоїдні луски збільшені, набувають іншої форми й утворюють зуби. У цьому разі, перш за все, збільшується остя, зростає товщина емалі. Зношений або зламаний зуб відпадає, а на його місці виростає новий. Заміна зубів може відбуватися протягом усього життя риби. Зуби скатів переважно плоскі, притуплені – пристосовані до подрібнення захищених панциром або черепашкою тварин. У суцільно-голових окремі зуби зливаються в зубну пластинку. Зуби всіх хребтних тварин побудовані за плакоїдним типом, фактично це змінена плакоїдна луска предків. Змінені луски також утворюють плавцеві колючки у рогатих і колючих акул, голки у скатів-хвостоколів, пилкоподібні зубці в акул-пилоносів і риб-пилоток. У частини скатів луски немає зовсім або є окремі збільшені луски, зубці яких перетворені на потужні шипи (морська лисиця).

Шкіра хрящових риб забезпечує їм достатньо надійний механічний захист, одночасно вона пропускає воду, а також розчинені в ній речовини.

**Скелет і м'язова система.** В сучасних хрящових риб у скелеті відсутні кістки. Внутрішній скелет повністю хрящовий, проте окремі ділянки можуть містити солі кальцію, що збільшує міцність елементів. Скелет поділяють на осьовий, скелет черепа (мозковий і вісцеральний), скелет парних і непарних плавців і скелет поясів парних плавців. Осьовий скелет пластинозябрових риб складається з хребтного стовпа (*columna vertebralis*), який поділяють на тулубовий і хвостовий відділи.

Хребці осьового скелета ззаду і спереду вгнуті (рис. 4.2). Такі хребці називають двовгнутими, або амфіцельними. У центрі тіла хребця є канал, у якому проходить хорда. Вона пронизує весь хребтний стовп, який має вигляд вервиці: розширений у місцях стикання хребців і звужений у тілах хребців. Над тілом хребців є верхні дуги. Між верхніми дугами сусідніх хребців розміщені вставні пластинки, які разом із дугами утворюють стінки хрящового каналу, в якому лежить спинний мозок.

У тулубовому відділі слабо розвинуті нижні дуги хребців утворюють поперечні відростки, до яких приєднані дуже короткі хрящові ребра. У хвостовому відділі розрослі нижні дуги правого й лівого боків з'єднані одна з одною, а між ними розташовані невеликі нижні вставні пластинки. Ця конструкція утворює гемальний канал, яким проходять хвостові артерія і вена.

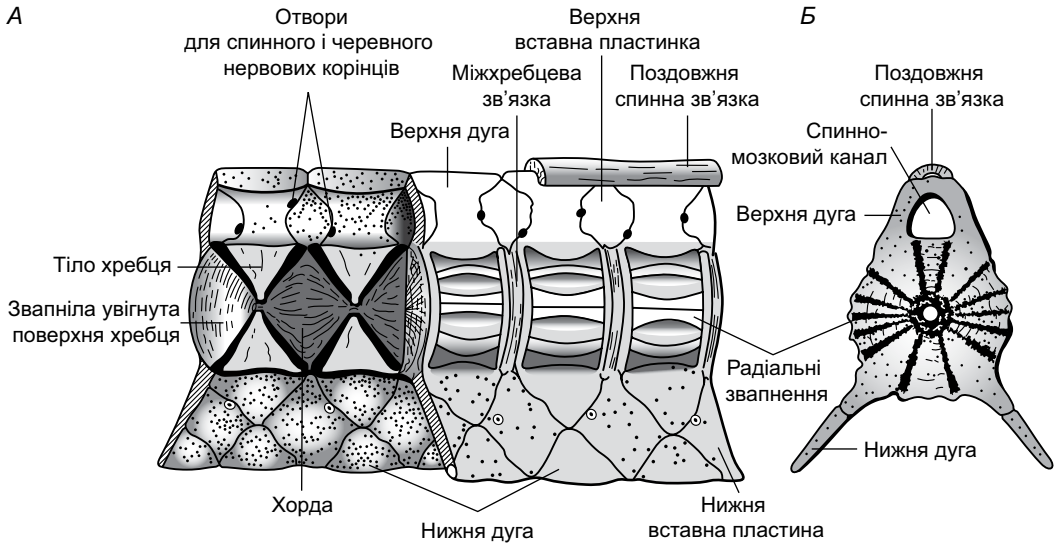


Рис. 4.2. Фрагмент хребетного стовпа акул (А) та поперечний розріз хребця (Б)

Під час онтогенезу в сполучнотканинній оболонці хорди, спочатку в кожному сегменті тіла, утворюються хрящові зачатки: два парні верхні та два парні нижні зачатки нижніх дуг. Пізніше навколо хорди починають розвиватися кільцеподібні хрящі – тіла хребців. У суцільноголових риб тіла хребців не утворюються. Сполучнотканинна оболонка хорди ущільнюється і в ній виникають кільцеві звапніння, які ззовні нагадують хребці. Передня пара хрящових зачатків розвивається у верхні дуги, які спираються на оболонку хорди, задня пара перетворюється на вставну пластинку. У хвостовому відділі розвиваються нижні дуги і нижні вставні пластинки. Ребер немає.

Череп хрящових риб розділений на два відділи: мозковий (осьовий) і вісцеральний (рис. 4.3). Мозковий череп (*neurocranium*) пластинозябрових риб – це суцільна хрящова коробка, яка з усіх боків оточує мозок: у склепінні черепа є затягнутий сполучною тканиною отвір – фонтанель. Передній кінець черепа витягнутий у рострум. В основі рострума з черепом зростаються парні нюхові капсули, а в задні бічні стінки вростають слухові капсули.

Потиличний відділ містить отвір, через який проходить спинний мозок. На бічних поверхнях черепа є заглибини – очниці, які захищають очі згори і з боків. Череп л а т и б а з а л ь н и й: його основа широка, між стінками очниць міститься головний мозок.

Вісцеральний череп (*splanchnocranium*) сформувався внаслідок перетворення зябрових дуг, які у предків були опорою в ділянці глотки. У його побудові беруть участь щелепова дуга, під'язикова (гіоїдна) дуга і зяброві дуги. Щелепна дуга утворена двома парними хрящами. Лівий і правий хрящі спереду з'єднані (зрощені) один з одним. Функцію верхньої щелепи виконує піднебінно-квадратний хрящ (*palatoquadratum*),

який із нижньою щелепою (меккелевим хрящем – *cartilago Meckeli*) утворює щелепний суглоб. На верхній і нижній щелепах розміщені зуби. У багатьох акул спереду щелепних дуг лежать 1–2 пари маленьких губних хрящів, які трактують як залишки двох редукованих зябрових дуг.

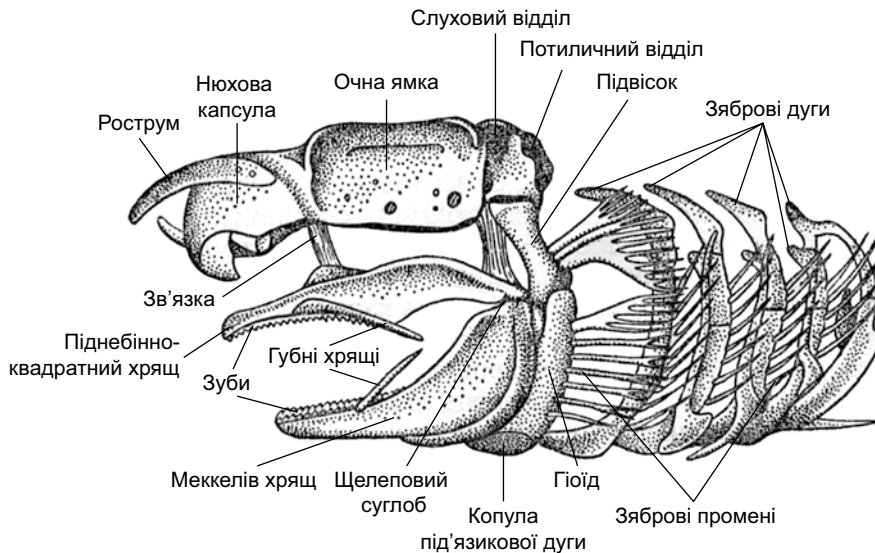


Рис. 4.3. Череп акули

Під'язикова (гіюїдна) дуга розміщена одразу за щелепами. Вона складається з двох парних і одного непарного хрящів. Великий верхній парний хрящ – підвісок, або гіомандибуляре (*hyomandibulare*), – у пластинозябрових риб верхнім кінцем за допомогою суглоба і зв'язок рухомо прикріплений до слухового відділу мозкового черепа, а його нижній кінець рухомо з'єднаний як з обома елементами щелепної дуги в ділянці щелепного суглоба, так і з нижнім парним елементом під'язикової дуги – гіюїдом (*hyoideum*). Правий і лівий гіюїди з'єднані один з одним за допомогою невеликого непарного хряща – копули (*copula*). Такий тип з'єднання щелепної дуги з мозковим черепом – через верхній елемент під'язикової дуги – називають гіюстилією.

Позаду під'язикової дуги розміщені п'ять пар (у плацноносних і багатозябрових акул – шість–сім) зябрових дуг, відділених одна від одної зябровими щілинами.

На відміну від пластинозябрових, у черепі суцільноголового ротрума немає або він розвинутий слабо, нюхові капсули прирослі до мозкової коробки спереду. Зуби зрощені в зубну пластинку. Череп тропі базального типу (між очними ямками розміщена лише тонка міжочном'язкова перегородка).

Скелет непарних плавців утворений різними за розміром рядами занурених у м'язи паличкоподібних хрящів – радіалій, які простягаються до основи плавця. Іноді частини радіалій зливаються у пластинки.

Хвостовий плавець більшості хрящових риб гетероцеркальний (рис. 4.4). Верхня лопать плавця значно більша від нижньої, до неї входить кінець хребетного стовпа. Скелетну основу хвостового плавця утворюють видовжені верхні й нижні дуги хребців, а також ряд дорзоспінальних і вентроспінальних непочленованих хрящів. Шкірні лопаті плавця підтримувані еластотрихіями. У частини скатів і химер лопаті хвостового плавця зменшені або зовсім зникли.

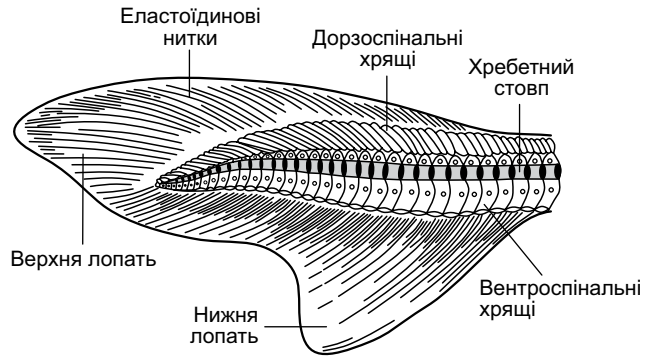


Рис. 4.4. Гетероцеркальний хвостовий плавець

Пояс передніх кінцівок (плечовий пояс) має вигляд хрящової дуги (рис. 4.5), яка лежить у товщі м'язової стінки позаду зябрового відділу. В акул і химер він ніяк не зв'язаний з осьовим скелетом, у скатів унаслідок збільшення розмірів грудних плавців верхні частини хрящової дуги пояса з'єднуються з хребтом. На бічній поверхні пояса з кожного боку є виріст – місце прикріплення скелета плавця, який має такі ж елементи, що і в непарних плавцях.

Тазовий пояс (або пояс черевних плавців) хрящових риб утворений хрящовою пластинкою (див. рис. 4.5), яка лежить у м'язах черевної стінки безпосередньо перед клоакою. До його бічних поверхонь прикріплені скелет черевного плавця.

Соматична м'язова система чітко сегментована і складається з м'язових сегментів – міомерів. Міомери відділені один від одного міосептами, які утворюють складну ламану лінію у вигляді повернутої боком латинської літери W. В інших частинах тіла м'язи можуть бути іншими. Наприклад, вісцеральна м'язова система – це шари гладких м'язів, які оточують травну трубку. У хрящових риб у ділянці щелепних і зябрових дуг гладкі м'язові волокна вісцеральної м'язової системи заміщені поперечно-посмугованими і формують достатньо складно диференційовані групи м'язів, які керують рухом щелепних і зябрових дуг.

Характерною особливістю м'язів хрящових риб є їхня відносна автономність, тобто здатність скорочуватися навіть після порушення зв'язку між м'язами й центральною нервовою системою. Зокрема, акула з відтятою головою може плавати, в іншому випадку – після видалення внутрішніх органів – нападати на здобич. Специфічним є хімічний склад м'язів хрящових риб. У них великий вміст сечовини – до 1,50–2,84% у морських і до 0,7% у прісноводних (у костистих риб – до 0,02–0,03%). Такий вміст сечовини тісно пов'язаний з регулюванням осмосу. У м'язах хрящових риб також високий вміст солей важких металів: Ti, Mn, Co, Ni. Значення цього феномена в житті акул не з'ясоване.

Загальна будова акули зображена на рис. 4.6.

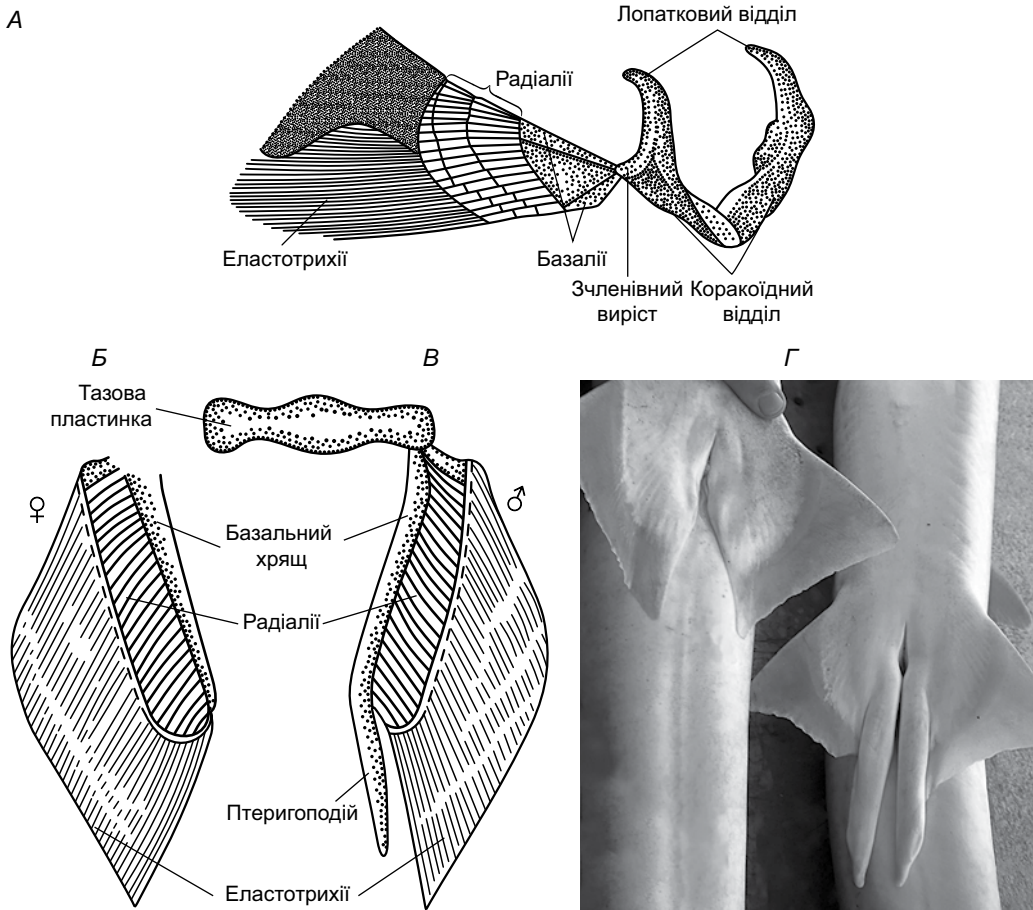


Рис. 4.5. Пояси кінцівок і скелети плавців акули: А – грудний плавець і плечовий пояс; Б, В – тазовий пояс і скелет черевного плавця самки і самця; Г – червні плавці самки і самця

**Травна система** починається ротовим отвором (*stoma*) (рис. 4.6), який має форму щілини, обмеженої верхньою й нижньою щелепами. На дні ротоглоткової порожнини міститься язик (*lingua*). Це складка слизової оболонки, підтримувана непарним елементом – копулою під’язикової дуги. Такий язик не має власних м’язів, тому його рух пов’язаний із рухом під’язикового й зябрового апаратів.

Короткий м’язистий стравохід плавно переходить в об’ємний шлунок, який має V-подібну форму. За шлунком починається кишечник, у якому розрізняють три відділи: тонку кишку, в якій виділяють коротку дванадцятипалу (*duodenum*), куди впадають протока підшлункової залози і жовчна протока; товсту кишку, у якій є спіральний клапан із 12–13-ма обертами; пряму кишку з пальцеподібним виростом – ректальною залозою. Ректальна залоза – це орган сольового обміну. Пряма кишка впадає у клоаку. У черевній порожнині чимало місця займає трилопатева печінка, в якій багато жиру (у велетенської акули – до 70% від маси печінки).

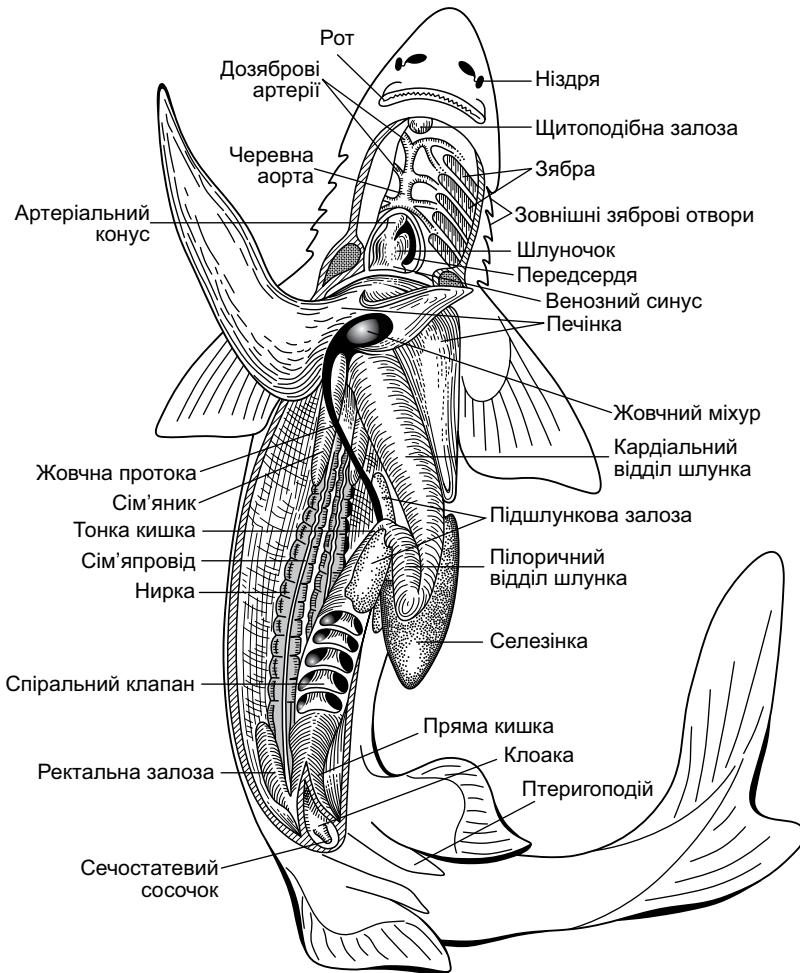


Рис. 4.6. Препарована акула (самець)

Жовчний міхур (*vesica fellea*) розміщений з правого боку центральної частки печінки. Його протока (*ductus cysticus*) з'єднана із протоками печінки (*ductus hepaticus*) і впадає у дванадцятипалу кишку.

Підшлункова залоза (*pancreas*) має дві лопаті: дорзальну і вентральну. Протока підшлункової залози також впадає у дванадцятипалу кишку.

**Дихальна система** хрящових риб представлена зябровими мішками, які відкриваються внутрішніми зябровими отворами в ротоглоткову порожнину, а зовнішніми – з боків голови. Зяброві мішки відділені один від одного зябровими перегородками (*septum branchiale*). Кожна зяброва перегородка починається на зябровій дузі, тягнеться до зовнішнього зябрового отвору і закінчується складкою, яка затуляє щілину (рис. 4.7). На зябрових перегородках є зяброві пелюстки. У багатьох

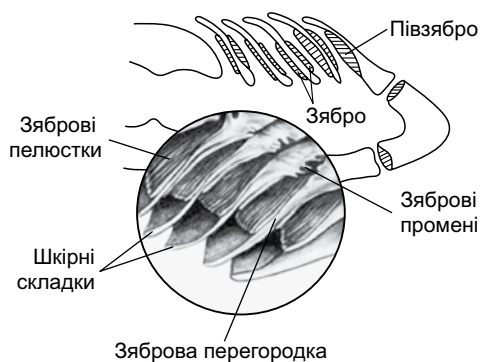


Рис. 4.7. Поперечний переріз зябер акул

хрящових риб наявне бризкальце – рудимент щілини між щелепною і під’язиковою дугами. В основі зябрових пелюсток є хрящові промені, які підтримують зяброву перегородку. Під зябровою дугою, в основі зябрової перегородки є три отвори зябрових судин: непарна широка судина – приносна артерія, якою венозна кров тече до зябер, і дві малі судини – виносні зяброві артерії, якими артеріальна кров відтікає від зябер.

мають одне коло кровообігу і двокамерне серце, від якого венозна кров по черевній аорті надходить до зябер. Збагачена киснем кров артеріями розноситься по всьому тілу (рис. 4.8).

**Кровоносна система.** Хрящові риби

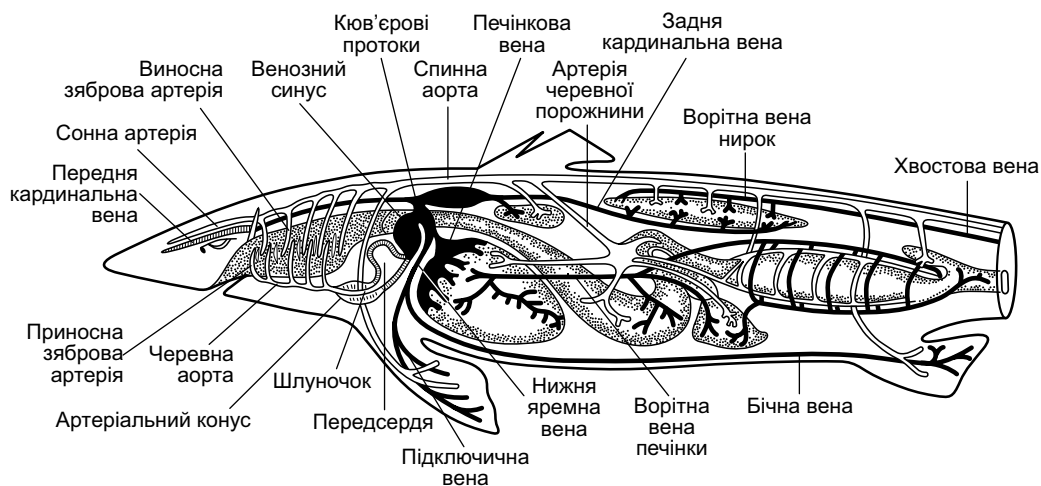


Рис. 4.8. Загальна топографія органів кровообігу акул

Серце (*cor*) хрящових риб, як зазначено, двокамерне, однак складається з чотирьох відділів. Задній відділ, куди впадають усі вени, називають венозним синусом. Він широким отвором з'єднаний з передсердям. Далі кров надходить у шлуночок – центральний відділ серця з товстими м'язовими стінками. Спереду шлуночка у вигляді товстої трубки лежить передній відділ серця – артеріальний конус, який переходить у черевну аорту. Серце розміщене в особливій навколосерцевій, або перикардіальній, порожнині (*cavum pericardiale*), яка є залишком целома. Ця порожнина відділена від черевної поперечною перегородкою і вистелена всередині тонким парієтальним листком очеревини – перикардієм (*pericardium*). Вісцеральний листок щільно облягає серце ззовні, його називають епікардієм (*epicardium*). Під ним



розміщений товстий шар м'язів, яка є основою стінки серця – міокард (*myocardium*). Внутрішня порожнина серця вкрита тонким листком, який називають ендокардієм (*endocardium*).

Від артеріального конуса відходить черевна аорта (*aorta ventralis*), яка розпадається на п'ять дозязбрових артерій (*arterii branchiales advehentes*). Окислена в капілярах зязбрових пелюсток артеріальна кров збирається у відзязброві артерії (*arterii branchiales revehetes*). Від першої відзязбрової артерії відгалужується загальна сонна артерія (*arteria carotis communis*), яка забезпечує кров'ю голову.

Відзязброві артерії обох боків зливаються, утворюють розташовану під хребтом спинну аорту (*aorta dorsalis*). Від спинної аорти відходить низка артерій, які забезпечують кров'ю всі органи акули; далі спинна аорта заходить у гемальний канал хвостових хребців, її уже називають хвостовою артерією (*arteria caudalis*).

Венозна кров повертається до серця по венах – ширших, тонкостінних судинах. Хвостова вена (*vena caudalis*) збирає кров із хвоста, входить у порожнину тіла й розділяється на праву та ліву ворітні вени нирок (*venae portae renalis*), які підходять до нирок і розпадаються в них на капіляри. Капіляри зливаються, утворюють праву й ліву задні кардинальні вени (*venae cardinalis posterior*). З боків тіла йдуть парні бічні вени (*venae lateralis*), які збирають кров із черевних плавців і стінок тіла. У ділянці серця кожна з них зливається з підключичною веною (*vena lateralis*), яка несе кров від грудних плавців. Із голови венозна кров збирається у парні передні кардинальні вени (*venae cardinalis anterior*) і парні нижні яремні вени (*venae jugularis inferior*). Задні й передні кардинальні вени і нижні яремні вени кожного боку тіла зливаються в кюв'єрові протоки (*ductus cuvieri*), які впадають у венозну пазуху (венозний синус) серця.

Від шлунка, кишечника й селезінки венозна кров збирається в кілька вен, які перед печінкою зливаються у ворітну вену печінки (*vena portae hepatica*). У печінці ворітна вена розпадається на капіляри, у яких кров фільтрується й надходить до печінкової вени (*vena hepatica*), а нею – до венозного синуса.

Селезінка хрящових риб велика, виконує функцію кровотворного органа.

**Видільна система** хрящових риб – парні т у л у б о в і, або м е з о н е ф р и ч н і, нирки (рис. 4.9), які розміщені на спинному боці черевної порожнини і вкриті плівкою очеревини. Основну масу нирок становлять н е ф р о н и, утворені з мальпігієвих тілець (клубочків капілярних судин, що містяться в боуменових капсулах), від яких відходять ниркові каналці.

Ниркові каналці впадають або у вольфів канал, який виконує функцію сечоводу в самки, або у відділений від вольфового каналу сечовід – у самців. Вольфів канал у самців виконує функцію сім'япроводу. Продукти обміну надходять до нирок після фільтрації в мальпігієвих клубочках. Зазначимо, що для хрящових риб характерний високий вміст солей у тілі, що дає їм змогу зберігати осмотичну рівновагу зі середовищем (морська вода). Надлишок солей та сечовини виводиться назовні. Морські хрящові риби виділяють малу кількість сечі: від 2 до 50 мл на 1 кг маси тіла за добу. Для хрящових риб, які живуть в опріснених водоймах, це значення зростає до 250 мл на 1 кг маси за добу (риба-пила).

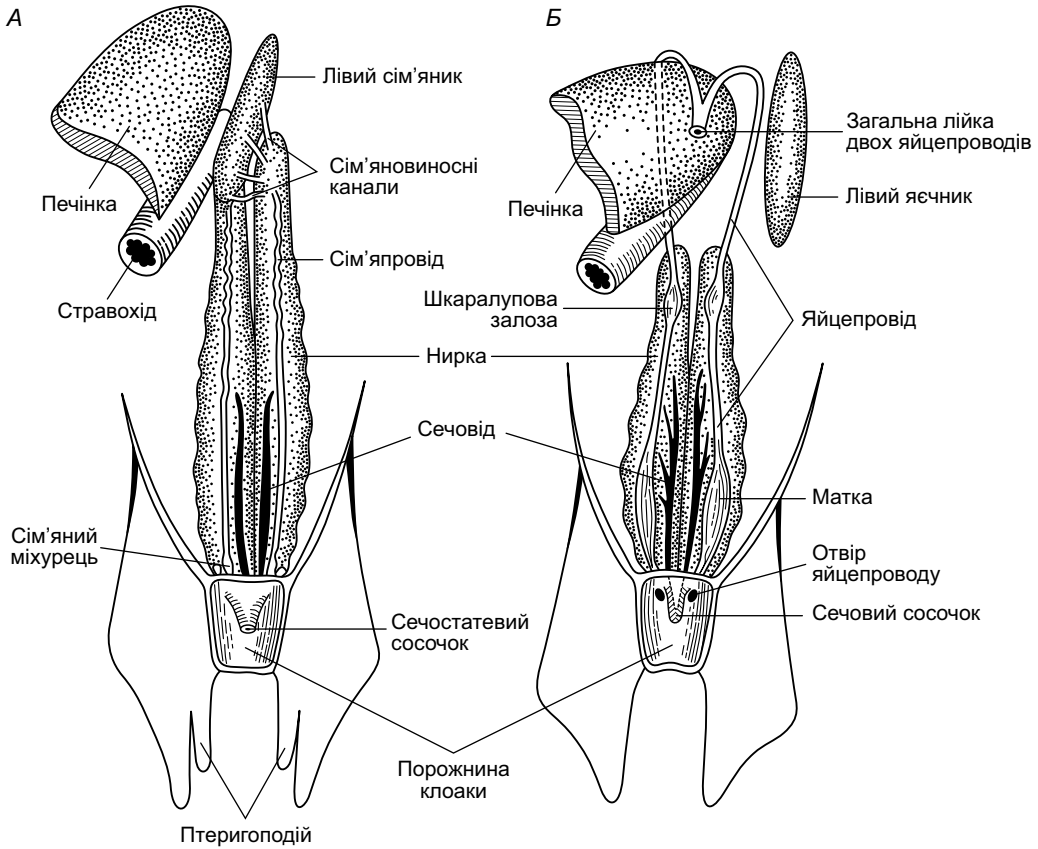


Рис. 4.9. Схема сечостатевої системи хрящових риб: А – самець; Б – самка

**Статева система й особливості розмноження.** У самців є парні сім'яники (*testis*), які звисають на брижах з боків стравоходу над печінкою (див. рис. 4.9). Протоки сім'яних канальців сім'яника впадають у ниркові канальці передньої частини нирки, яка має змінену будову і є придатком сім'яника. Протоки сім'яника (*vas deferens*) відкриваються у вольфів канал, який функціонує як сім'япровід. У задній його частині є сім'яний міхурець. Сім'япроводи правого й лівого боків відкриваються в порожнину сечостатевого сосочка, а той – у порожнину клоаки. Під час копуляції, внаслідок скорочення стінок сім'яного міхурця сперматозоїди потрапляють у клоаку самця, а звідти, за допомогою птеригоподіїв, – у клоаку самки.

Самки мають парні яєчники, підвішені на брижах у тих же місцях, що й сім'яники самців. У самок вольфів канал виконує функцію сечоводу. В них добре розвинуті мюллерові канали, які лежать на черевній поверхні відповідної нирки (правої, лівої).

Передні кінці мюллерових каналів виконують функцію яйцепроводів. У ділянці передньої частини нирки кожен яйцепровід має розширення – шкаралупову залозу; в задній частині яйцепроводу є помітне розширення – «матка». Правий і лівий

яйцепроводи відкриваються у клоаку самостійними отворами з боків сечостатевого сосочка. Між яєчниками і яйцепровадами прямого зв'язку немає. Яйце, прориваючи яйцеву оболонку, потрапляє в порожнину тіла, а потім – у ліжку яйцепроводу, де запліднюється. У ділянці шкаралупових залоз воно вкривається білковою оболонкою, а поверх неї – роговою. Остання часто має вирости. За допомогою виростів яйце може чіплятися до водоростей (рис. 4.10). Яйця великі, містять багато жовтка. Ембріональний розвиток зародка відбувається повільно. Для багатьох акул і скатів характерне яйцеживородіння: запліднене яйце затримується в матковій частині яйцепроводу до моменту виходу ембріона. Спеціального зв'язку між материнським організмом і ембріоном у цей час не виявлено.

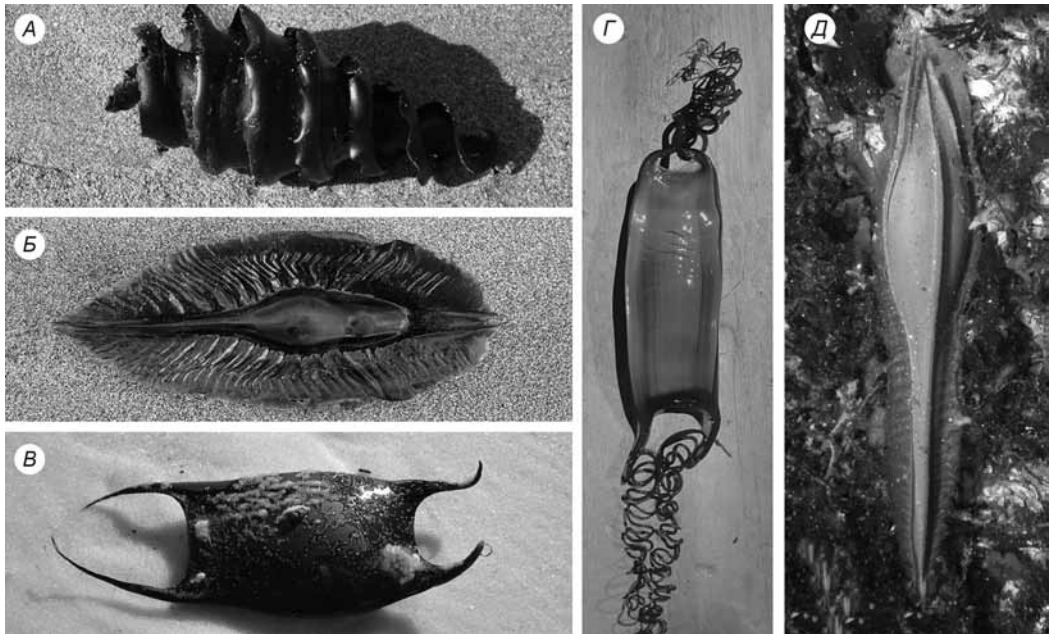


Рис. 4.10. Яйця хрящових риб:

А – різнозубої акул; Б – котячої акул; В – пилоноса; Г – ската; Д – химери

Такий зв'язок виникає у кунячих акул (рід *Mustelus*) і акул-молот (рід *Sphyrna*). У цих риб є своєрідна плацента (рис. 4.11).

Майже в усіх пластинозубових народжена молодь підготовлена до самостійного життя.

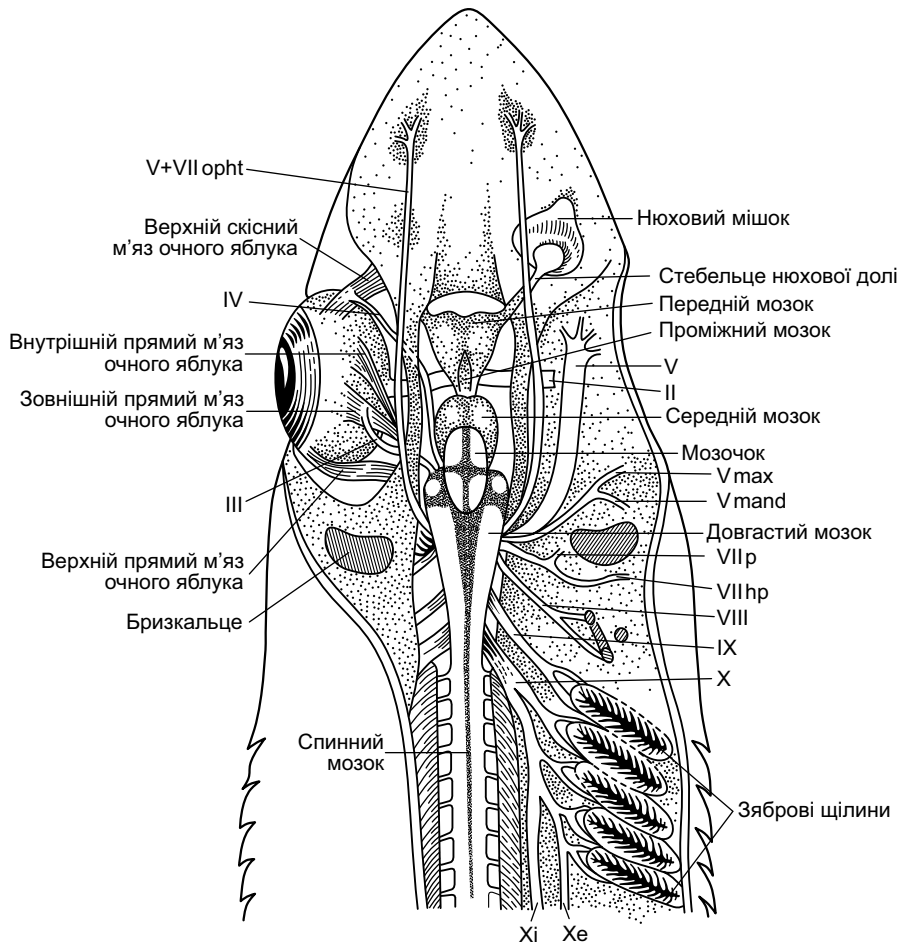
**Нервова система** сучасних хрящових риб як хижаків складніша, порівняно з круглоротими і давніми костистими рибами. Вона представлена головним і спинним



Рис. 4.11. Зародок кунячої акул з жовтковою «плацентою»

мозком та нервами, які відходять від них. На ділянці тулуба спинномозкові нерви утворюють складне плетиво, яке заходить у парні плавці. Органи чуття диференційовані на систему шкірних органів бічної лінії, очі мають пристосовану для орієнтації у воді будову, статоакустичні органи – це три півколових канали.

Головний мозок містить передній мозок із покрівлею, яка утворена нервовою тканиною (рис. 4.12). Ззовні він виглядає розділеним на півкулі, однак усередині такого поділу ще немає. Проміжний мозок розділений на відділи й мозкову ліжку. Середній мозок є головним центром зору, довгастий мозок – центром статоакустики й органів бічної лінії, а також вісцерального апарату (щелепого і зябрового). Мозочок відповідає за моторику всього тіла. Головні нерви в кількості десяти пар мають складне галузження.



**Рис. 4.12.** Головний мозок і черепні нерви акули. Нерви II–X – черепні нерви; II – зоровий; III – окоруховий; IV – бічний; Vmax – верхньощелепна гілка трійчастого нерва; Vmand – нижньощелепна гілка трійчастого; V+VIIopht – очницеві гілки трійчастого і лицевого нервів; VIIp – піднебінна гілка лицевого нерва; VIIhm – гілка, що іннервує підвісок; VIII – слуховий; IX – язикоглотковий; X – блукаючий; XI – внутрішня гілка блукаючого нерва; Xe – бічна гілка блукаючого нерва

Симпатична нервова система хрящових риб, як і круглоротих, представлена ланцюжком гангліїв, між якими поки що немає прямого поздовжнього зв'язку (він з'явився лише у дводішних і костистих риб).

Як уже згадано, хрящові риби найбільше покладаються на такі системи чуттів, як нюхові органи, бічна лінія й органи зору (рис. 4.13).

Добре розвинуті органи нюху та бічна лінія. Завдяки бічній лінії тварини відчувають механічне переміщення води. На голові у деяких хрящових риб можуть бути скупчення ампул Лоренціні (занурена у шкіру капсула, яка відкривається назовні тонким каналом) (рис. 4.14).

Завдяки цим ампулам риби відчувають зміну температури води (від  $0,05^{\circ}\text{C}$ ) та, ймовірно, зміни параметрів електричних полів (від  $0,10\text{--}0,01\text{ мВ/см}$ ).

У деяких представників хрящових риб, зокрема, з ряду електричних скатів, є органи, які генерують електричні поля, а також електричні розряди. Ці електричні органи є структурно зміненими ділянками поперечно-посмугованих м'язів (рис. 4.15). М'язові волокна перетворюються на електричні пластинки, розділені драглистою сполучною тканиною. Нижня поверхня пластинки накопичує негативні заряди, а верхня – позитивні. Скупчення пластинок у кількості 30–40 рядів утворюють призми, відділені одна від одної волокнистою сполучною тканиною. Кожен електричний орган складається з 350–600 призм. До нього підходять потужні гілки головних нервів (сьомої, дев'ятої та десятої пар). Електричний орган діє за принципом лейденської банки, накопичуючи електричний потенціал, який утворюється у процесі обміну в пластинках. Розряди у деяких скатів можуть сягати 60–300 В, а сила струму – 5 А. Упродовж кількох секунд скат може генерувати понад сотню таких розрядів.

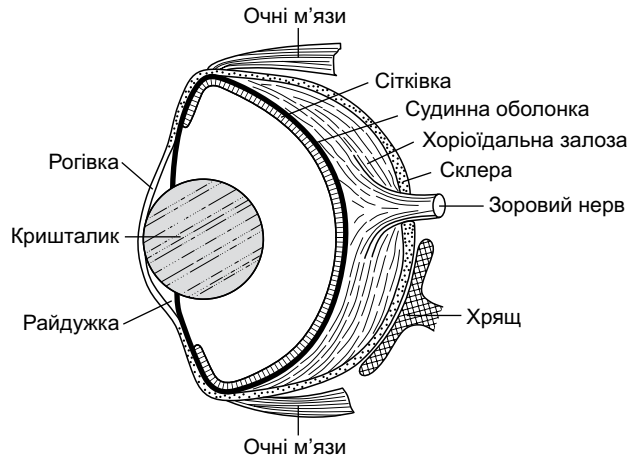


Рис. 4.13. Будова ока акули

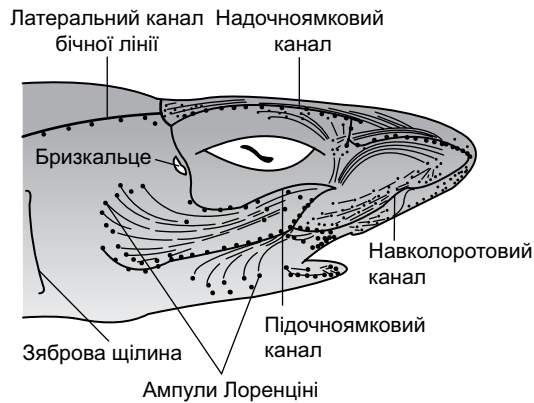


Рис. 4.14. Схема розташування органів бічної лінії

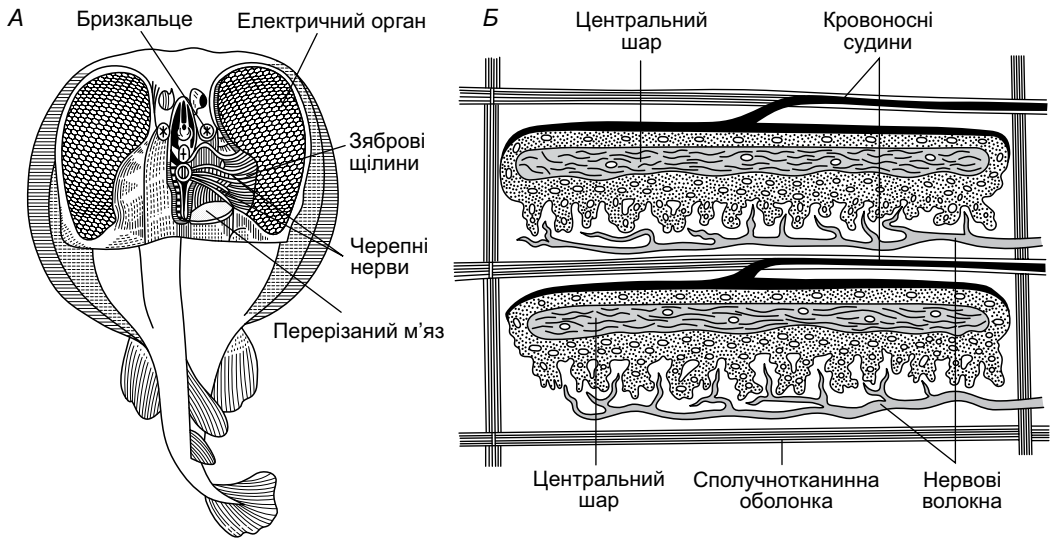


Рис. 4.15. Електричні органи ската *Torpedo marmorata*: А – препаровані електричні органи й головний мозок; Б – будова електричного органа (дві електричні пластинки)

### 4.1.2. Особливості поширення і спосіб життя хрящових риб

Хрящові риби поширені в океанах, морях, менше – у прісних водах. Заселяють різноманітні біотопи – від мілководдя до великих глибин (до 2 000 м). Деякі з них є промисловими видами. Небезпечні для людини хрящові риби переважно трапляються у водах тропічного поясу.

Серед представників хрящових риб багато різних життєвих форм. Зберігається загальнобіологічна закономірність – види з особинами найбільшого у групі розміру ніколи не бувають хижаками. Найчастіше це мирні планктоноїдні тварини. Як уже згадували, величезна китова акула завдовжки 12–15 метрів і масою до 14 т – типовий фільтратор, її поживою є планктонні ракоподібні, дрібна риба та кальмари.

У річному циклі хрящових риб можуть бути виражені сезонні міграції.

Чисельність багатьох видів за останні роки суттєво зменшилася внаслідок промислу або й прямого винищення, як у випадку з небезпечними для людини акулами.

### 4.1.3. Походження

Хрящові риби з'явилися на Землі задовго до динозаврів. Перші знахідки датовано 220–265 млн років тому. Предки сучасних акул у той час мали досить високу організацію. Найдавніші викопні акули знайдені в багатьох морських вапнякових

відкладах Огайо (США). Там виявили декілька зубів, подібних до зубів сучасних акул. Завдяки іншій, клівлендській знахідці – добре збереженим решткам тіла, а також деяких органів, – зроблено реконструкцію первісної акули. Особини мали розміри 45–120 см.

Предки сучасних акул вимерли в пермський період, коли подальшого розвитку набув гібодонт – тварина, подібна до сучасної акули, яка мала в передній частині щелеп гострі зуби, а у глибині рота – широкі зуби, придатні для перемелювання черепашок моллюсків. Гібодонти жили в постійній конкуренції з предками костистих риб і м'ясоїдними рептиліями. Поступово гібодонти почали поступатися місцем новим видам акул, один із яких – різнозуба акула – досі живе поблизу Австралії.

Протягом юрського періоду, в добу динозаврів, акули успішно еволюціонували. Тоді сформувалося багато родин, у тому числі предки сучасних скатів. Наприкінці міоцену акули були серед найпоширеніших тварин, які населяли моря. Інша гілка давніх хрящових дала початок класам щелепозябрових і костистих риб.

#### 4.1.4. Систематика

Сучасні хрящові риби представлені двома підкласами: пластинозябровими й суцільноголовими, або химерами.

##### 4.1.4.1. Підклас пластинозяброві Elasmobranchii

Сучасні пластинозяброві виникли близько 150 млн років тому.

Цей підклас поділяють на два надряди: акули, або селяхоїдні, та скати, або ба-тоїдні. Разом вони охоплюють 13 рядів (рис. 4.16).

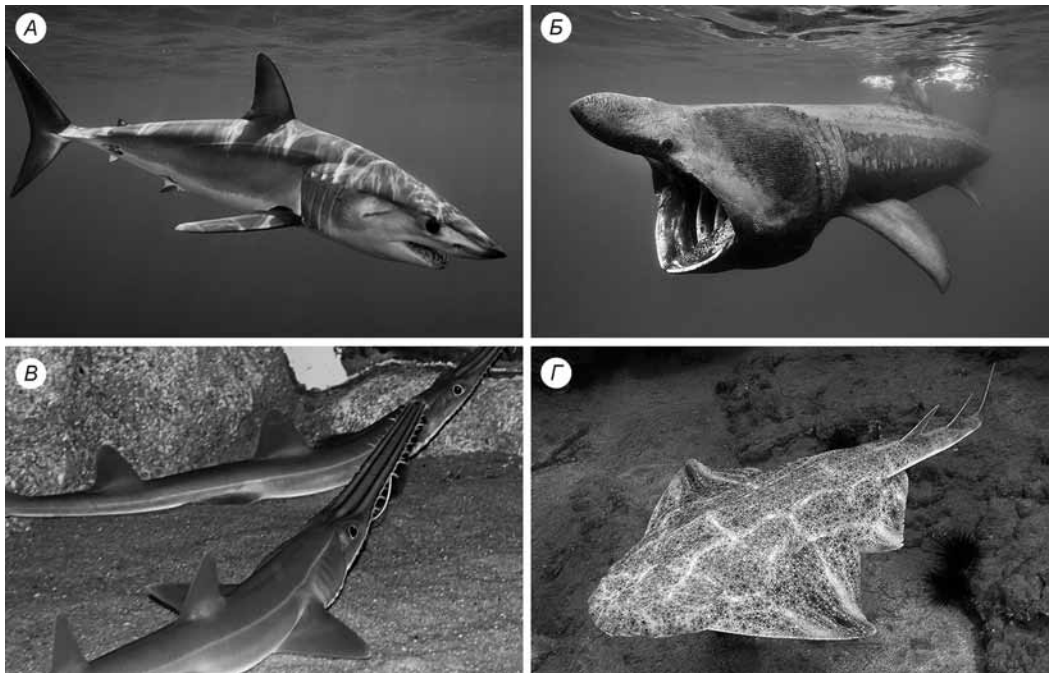
Зябрових покришок у пластинозябрових ніколи не буває. Зябра відкриваються 5–7 щілинами з обох боків тіла. Зяброві пелюстки мають форму пластинки і прикріплені до дуг по всій своїй довжині (звідси й назва пластинозяброві).

Пластинозяброві дуже різноманітні за формою та розмірами. Одні мають торпедоподібне тіло, інші – сплющене. Довжина деяких котячих акул не перевищує 15–30 см, а китова акула буває завдовжки 15–20 м і важить кілька тонн.

Представники надряду акул мають довгастих тулуб. Тіло пелагічних видів нагадує торпеду й наділене високими гідродинамічними властивостями. Зяброві щілини розміщені з боків голови. Плавці добре розвинуті.

Спосіб життя акул різноманітний. Усі вони живляться тваринною їжею, більшість – справжні хижаки. Лише китова, гігантська і недавно вивчені глибоководні акули планктонїдні; кількість акул, які живляться бентосом, також невелика.

Документально засвідчено факти нападу на людину тигрової, білої, піщаної акул, акули-молота й інших (усього 29 видів). Повний список потенційно небезпечних акул налічує понад 50 видів.



**Рис. 4.16.** Представники акулкових риб:  
 А – оселедцева акула *Lamna nasus*; Б – гігантська акула *Cetorhinus maximus*; В – пилоніс *Pristiophorus japonicus*; Г – морський ангел *Squatina squatina*

#### 4.1.4.1.1. Надряд Акули *Selachomorpha*

Надряд налічує 20 родин і 350 видів. Поширені вони в усіх морях і океанах, трапляються також у прісній воді.

**Ряд різнозубоподібні *Heterodontiformes*** представлений тепер однією родиною, інші вимерли. У сучасних різнозубих акул є два спинних плавці, кожен із яких має колючий шип, і анальний плавець. Їхнє тіло коротке, помітно потовщене спереду. Голова велика, висока, з випнутими надочними гребенями. Зуби в передній частині щелеп дрібні й загострені, а задні – великі та плоскі. До цього ряду належить родина рогатих акул. Різнозубі акули невеликі (завдовжки до 1,5 м). Акули відкладають на дно конічні яйця в рогових капсулах, на поверхні яких є спіральні виступи із загостреними вершинами. У каліфорнійської рогатої акули *Heterodontus californicus* яйце завдовжки близько 10 см і завширшки 5 см. Ембріональний розвиток триває сім місяців.

**Ряд гребенезубоподібні *Hexanchiformes***. Представникам цього ряду властиве збереження архаїчної будови: 6–7 зябрових щілин, відсутність тіл хребців і мигальної перетинки в очах. Типовим представником є плащоносна акула *Chlamydoselachus anguineus*, яка живе на великій глибині – до 1 200 м.



**Ряд вобегонгоподібні Orectolobiformes.** Для акул цього ряду характерні два спинні плавці без колючих шипів. У багатьох є вусики на рилі. Рот маленький. Мигальної перетинки на очах немає. Населяють тропічні води. В Атлантичному океані трапляється акула-нянька *Ginglymostoma cirratum*. Це яйцеживородна акула з довжиною тіла до 4 м і масою 170 кг. До цього ряду також належить китова акула *Rhincodon typus* довжиною 15 (18–20) м і масою 14 т, яка живиться планктоном.

**Ряд ламноподібні Lamniformes.** Видам цього ряду притаманні два спинних плавці, великий рот і потужні зуби. Типовим представником є морська лисиця *Alopias vulpinus*. Сюди ж належить кархародон (ще – акула-людоїд, або «біла смерть») *Carcharodon carcharias*. У цьому ряді також гігантська акула *Cetorhinus maximus*, яка за розміром поступається лише китовій.

**Ряд кархариноподібні Carchariniformes.** До цього ряду належить більшість сучасних акул. Характерно, що у них немає колючих шипів у плавцях і мигальної перетинки (третьої повіки) ока. Живуть вони у теплих і помірних водах, окремі види – навіть у прісних водоймах. До цього ряду належать котячі акули, куницеві акули, пилкозубі акули й акула-молот *Sphyrna zygaena*. Розмножуються шляхом яйцеживородіння або живородіння. Великотілі види є небезпечними для людей.

**Ряд катраноподібні Squaliformes.** Цей ряд об'єднує представників акул із ключками у спинних плавцях або без колючок і без анального плавця. Риби живуть як у холодних, так і в теплих водах; серед них є пелагічні та придонні види. Сюди належить колюча акула катран *Squalus acanthias*, звичайна у Чорному морі. В Англії м'ясо катрана, яке не має аміачного запаху, цінують більше, ніж м'ясо оселедця. Також до цього ряду належить полярна акула *Somniosus microcephalus*, яка буває завдовжки 6,5 м і важить до 1 т, та деякі глибоководні акули зі спеціальними органами світіння.

**Ряд пилконосоподібні Pristiophoriformes** охоплює акул, котрим властиве видовжене і сплющене рило мечоподібної форми, з боків якого є великі зуби, а на середині його довжини розміщена пара довгих вусиків, що виконують функцію дотику. Наявність пилкоподібного риля в цих акул робить їх подібними до риби-пилки з надряду батоморфних. Пилконоси належать до акул, м'ясо яких має хороші смакові якості.

**Ряд скватиноподібні, або морські ангели, Squatiniformes.** За зовнішнім виглядом особини цього ряду подібні до скатів, проте їхні зяброві щілини розташовані не на череві, а як у акул – з боків тіла. Типовий представник – європейський морський ангел *Squatina squatina*, район поширення якого – Середземне море і європейське узбережжя Атлантики. Всі морські ангели яйцеживородні.

#### 4.1.4.1.2. Надряд Скати Batomorpha

На відміну від акул, скати мають зяброві отвори на черевному боці (рис. 4.17). Тіло у них сплющене, краї грудних плавців зрослися з боками і головою. Мигальної перетинки ока й анального плавця немає. Зуби не мають гострих вершин і країв,

характерних для акул. Бризкальце розвинуте значно ліпше, оскільки воно бере участь у диханні, коли скат лежить на дні. Розмножуються відкладанням яєць або народжують живих малят. Живляться різноманітними тваринами – планктоном, молюсками, рибами. До надряду належать понад 300 видів.

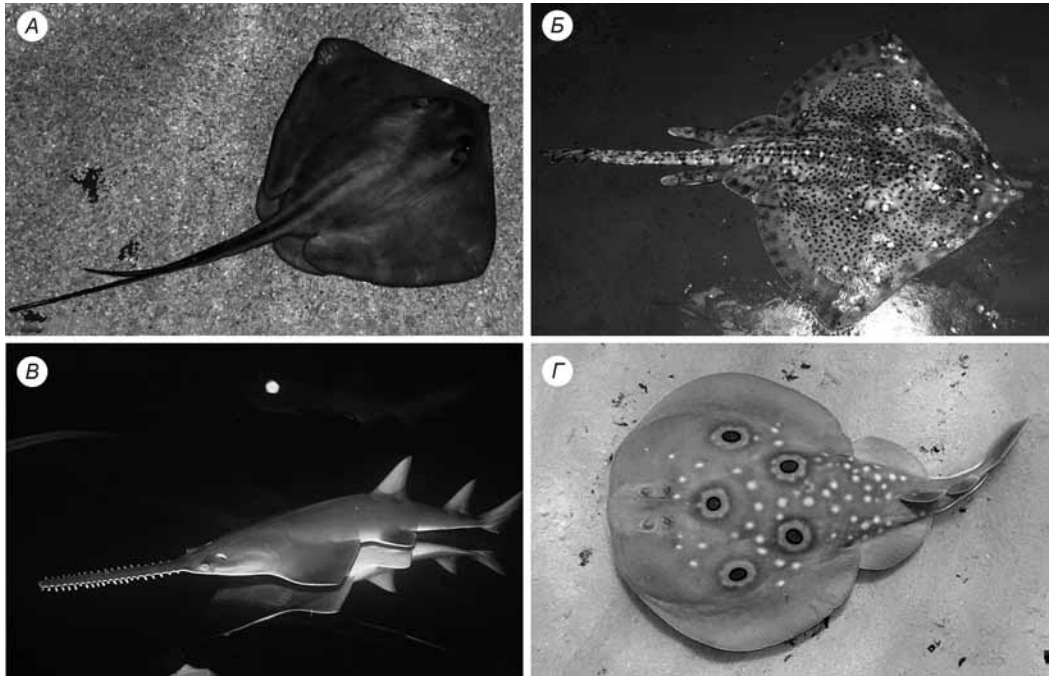


Рис. 4.17. Скатові риби:

А – морський кіт, хвостокол *Dasyatis pastinaca*; Б – морська лисиця, шипуватий скат *Raja clavata*; В – риба-пила *Pristis pectinata*; Г – електричний скат *Torpedo marmorata*

**Ряд пилкорилоподібні Pristiformes.** Риби цього ряду за зовнішнім виглядом нагадують акул. Типовим представником є риба-пила *Pristis pectinata*, яка сягає довжини 5 м і маси тіла 300 кг. Це типова живородна форма; у череві матері в ембріона рило м'яке, а зуби «пилки» до народження заховані під шкірою. Риби-пили полюють на дрібних тварин ґрунту. Ці риби використовують свою пилку як лопату і граблі, а також під час нападу на косяки дрібних риб (кефаль, сардини). Особина пилкою, як шаблею, уражає здобич і потім збирає мертву із дна.

**Ряд рохлеподібні Rhinobatiformes.** Майже всі представники ряду – яйцеживородні. Переміщення тварин у воді відбувається завдяки хвостові, а не грудним плавцям, як це роблять інші скати. Живляться дрібною рибою, ракоподібними, молюсками та іншими донними тваринами. Представників цього ряду біля узбережжя Індії ловлять і використовують для приготування їжі у свіжому та засоленому вигляді.

**Ряд ромбоподібні, або ромботілі, Rajiformes.** Донні риби. Можуть змінювати забарвлення залежно від кольору дна. Мають загострене рило й виразно окреслений хвіст. Рухи грудних плавців під час плавання нагадують помаху крил. У всіх

європейських морях, у тому числі в Чорному, живе скат морська лисиця *Raja clavata*. Розмножується відкладанням яєць, які розвиваються близько п'яти місяців (у інших видів ряду – 4–14 місяців). Рогові капсули яєць мають по чотири вирости на кутах, якими чіпляються за водорості. Цікаву форму має мексиканський ниткорилий скат *Springeria folirostris*. Рило в нього перед ниткоподібним видовженням розширене і сплющене, утворює своєрідну листкоподібну структуру.

**Ряд хвостоколоподібні *Dasyatiformes*.** Багато представників цієї групи мають голки на хвості. Голки стиснені з боків і вкриті великими зубцями. По нижній поверхні голки проходить борозна з одноклітинними отруйними залозами. Сама голка нерухома, проте, вигинаючи хвіст, скат може завдати нею потужних ударів. Сила удару така, що голка легко пробиває шкіряне взуття і глибоко входить у тіло людини. Отрута зумовлює різкі спазматичні болі, м'язовий параліч, сильне серцебиття і блювання.

До цього ж ряду належить морський диявол, або манта, *Manta birostris* – найбільший серед скатів, який сягає 7 м завдовжки і важить 2 т. Цей велетень може вистрибувати з води на висоту 1,5 м і під час падіння спричиняти звук, подібний до пострілу гармати.

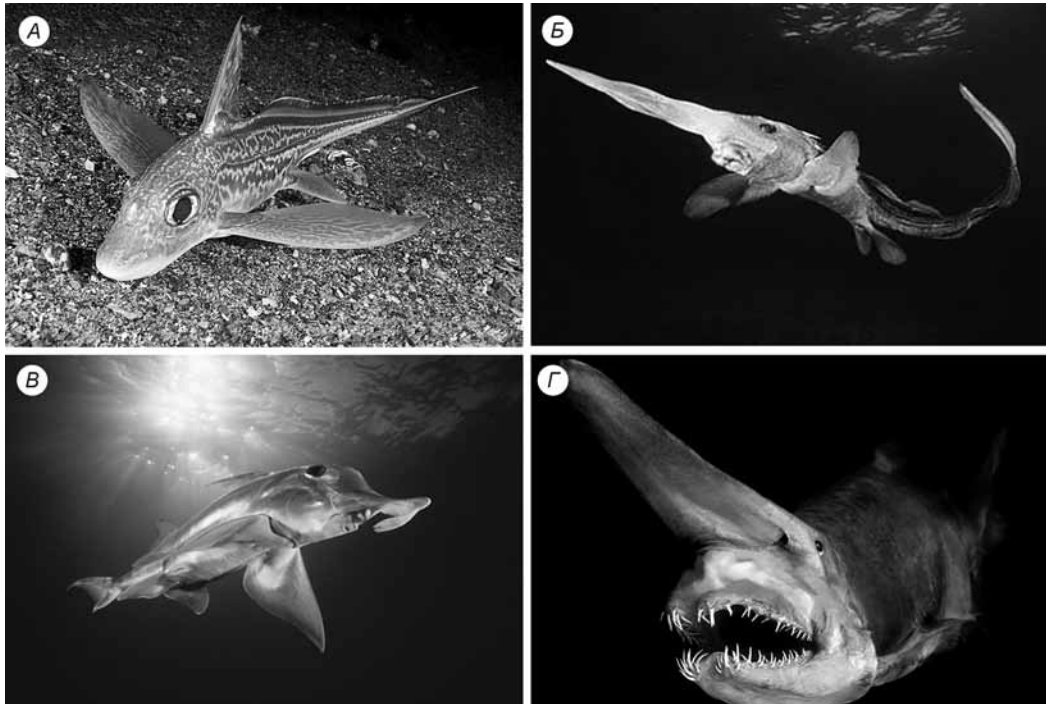
**Ряд електричні скати *Torpediniformes*.** До цього ряду належать скати, які населяють тропічні й субтропічні води всіх океанів. Їм властиві електричні органи, розміщені між головою і грудними плавцями. Маса електричних органів може становити шосту частину маси тіла. Електричний орган керований особливою часткою мозку. Поодинокий електричний розряд триває 0,003–0,050 с. Скат переважно генує до 100 імпульсів підряд. Напруга імпульсів коливається від 8 до 300 В. Електричні органи слугують для орієнтації (як у сліпого тропічного ската, у якого немає очей) і нападу під час полювання на камбал, вугрів, лососів, акул.

Розмножуються яйцеживородінням – самка «народжує» до чотирьох малят після майже річного виношування.

#### 4.1.4.2. Підклас Суцільноголові риби *Holocephali*

Представники цього підкласу поєднують ознаки пластинозябрових і кісткових риб *Osteichthyes*. Таке поєднання дало Карлу Ліннею підставу назвати цих риб «хи-мерами» (рис. 4.18).

Із представниками пластинозябрових їх споріднюють такі риси: плакоїдна луска; немає кісткових утворів; у самців наявні птеригоподії; подібна будова яєць; спіральний клапан у кишечнику; артеріальний конус у серці; немає плавального міхура; схожа будова мозку. Спільні з ознаками кісткових риб: немає клоаки і бризкальця; одна пара зябрових отворів; автостилічний череп. Однак суцільноголових не вважають проміжною ланкою між пластинозябровими й костистими рибами. Вони утворюють самостійну філогенетичну гілку, яка відокремилась у девоні від примітивних акулородібних предків.



**Рис. 4.18.** Химерові риби:

А – європейська химера *Chimaera monstrosa*; Б – носата химера *Rhinochimaera atlantica*; В – калоринх *Callorhynchus callorhynchus*; Г – акупа-гоблін *Mitsukurina owstoni*

До підкласу належить один **ряд химероподібні Chimaeriformes**. Представники цього ряду мають округле тіло, трохи стиснуте з боків, яке до хвоста поступово стає тоншим. Перший із двох спинних плавців розміщений над грудними плавцями й озброєний шипом. Цей шип і сам плавець риба може складати у спеціальну заглибину на спині. Другий плавець є дуже довгим і простягається майже до хвостового плавця. Вузький хвостовий плавець нерідко продовжується у вигляді нитки. Анальний плавець малий, відокремлений від хвостового глибокою виїмкою або повністю зливається з ним. Рот малий, із трилопатевою верхньою губою. П'ять пар зябрових дуг і чотири пари зябрових отворів прикриті шкіряною складкою, яку підтримують пальцеподібні хрящі. Бризкальця нема. Морські, переважно глибоководні форми. Поширені у помірних і теплих водах Світового океану. Потужними зубами здатні розгризати панцирі ракоподібних, голкошкірих, черепашки моллюсків. Довжина тіла – від 60 см до 1,5–2,0 м. Одночасно самка відкладає лише 1–2 великих яйця, кожне з яких міститься в окремій роговій капсулі (довжиною 12–20 см) з ниткоподібним придатком. Розвиток триває 9–12 місяців.

### 4.1.5. Значення у природі й житті людини

Акули є важливим компонентом водних екосистем. Здебільшого вони займають верхні сходинки трофічних пірамід, беруть участь у регулюванні чисельності популяцій своїх жертв.

Зменшення чисельності окремих видів акул призводить до обмеження раціону продуктів харчування для багатьох сотень тисяч жителів узбережжя морів і океанів, а також до значних економічних збитків. Теоретично підраховано, що на одній середніх розмірів акулі можна заробити до 15–20 доларів США. У печінці деяких акул міститься жиру більше і багатшого на вітаміни, ніж у печінці тріски. Щоправда, сучасні технології синтетичного виробництва вітаміну А дали змогу скоротити промисел акул. Однак зросли потреби галантерейної промисловості, виробництва технічних олив тощо.

Низька плодючість і пізні дозрівання хрящових риб зумовлюють вразливість їхніх популяцій, потребу в напрацюванні програм раціонального використання й охорони.

## 4.2. КЛАС КІСТКОВІ РИБИ OSTEICHTHYES

Кісткові риби – найчисленніший клас хордових тварин. У його складі – понад 20 000 видів, що об'єднані в 451 родину, 51 ряд. Як і у хрящових риб, у них є парні кінцівки – плавці, рот із хапальними щелепами, на яких можуть міститися зуби. Зяброві дуги з прикріпленими до них зябровими пелюстками заховані під спільну покривку, через що зовнішніх зябрових щілин є лише по одній з кожного боку. Ніздрі парні. У внутрішньому вусі є три півколові канали. Гідростатичний орган – п л а в а л ь н и й м і х у р – утворюється як спинне відгалуження стравоходу (у дводишних риб як черевне відгалуження утворюється «легеня»). У скелеті є кісткова тканина; луска також кісткова. Еволюційно давні таксони у серці ще можуть мати артеріальний конус, та в більшості випадків на початку черевної аорти для запобігання її розриву формується потовщення – ц и б у л и н а а о р т и.

Яйця кісткових риб (ікра) не мають рогових покривів. Розміри статевозрілих особин – від 1 см до 7 м. Більшість із кісткових риб ростуть протягом усього життя, яке може тривати понад 100 років (білуга *Huso huso*).

### 4.2.1. Особливості організації

**Зовнішній вигляд.** Форма тіла залежить від умов життя, її варіацій значно більше, ніж у інших хордових (рис. 4.19). Торпедоподібні обтічні обриси у поєднанні з пружністю плавців допомагають кістковим риbam подолати опір щільного водного середовища, дають змогу економно витратити енергію, долаючи значні відстані.

Типовим для риб є пелагічне забарвлення – плавний перехід від темних відтінків спинного боку до світлих черевного. Коли пошуки їжі або місця для розмноження є другорядними у стратегії життя, наприклад, в екосистемах коралових рифів, потреби маскуванню, використання схованок, зумовлюють існування риб, зовні дивних і атракційних. Незважаючи на велику розмаїтість, кістковим рибам властиві спільні риси будови й фізіологічні процеси.

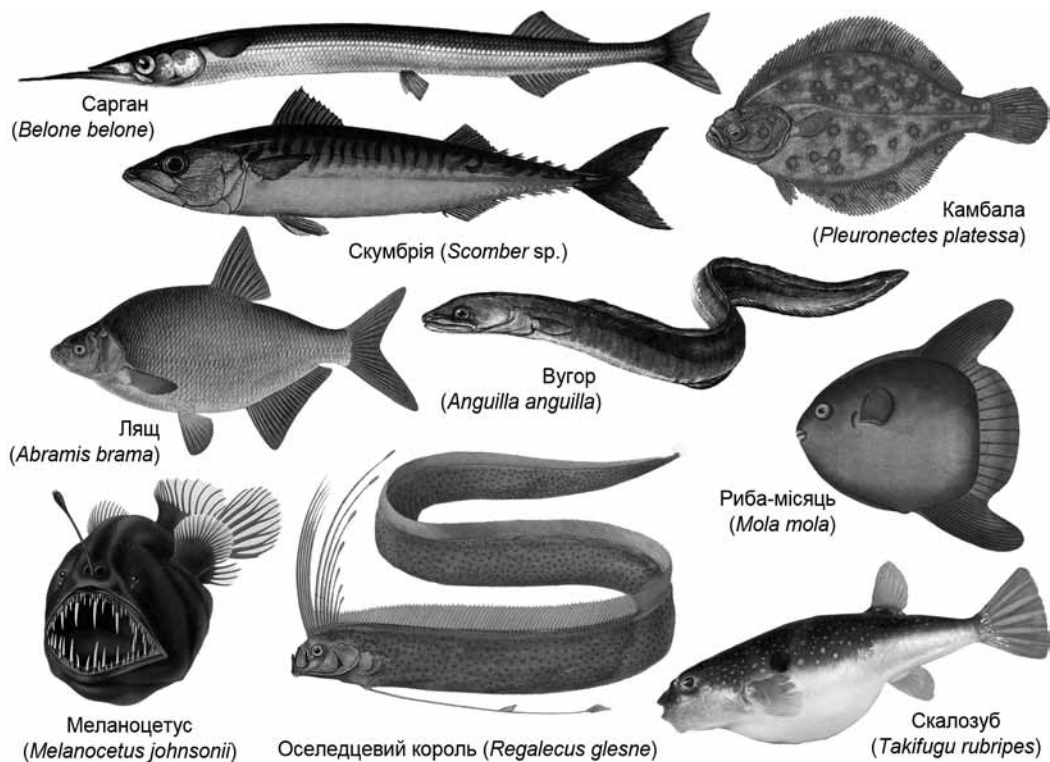


Рис. 4.19. Форма тіла кісткових риб

**Покриви.** Багат шаровий епітелій містить численні одноклітинні залози, що виділяють слиз для захисту від бактерій, феромони, сигнальні речовини («речовина страху»). Під епітелієм є сполучна тканина – коріум (рис. 4.20). У обидвох цих шарах наявні пігментні клітини – хроматофори, які за сигналами довгастого мозку можуть змінювати форму й глибину залягання у товщі шкіри. Багатьом рибам це дає змогу маскуватися під колір оточення (бичкові, камбалові). Завдяки гормональному регулюванню деякі риби в період розмноження набувають яскравого шлюбного забарвлення (колючкові, лососеві, коропові та ін.), значення якого полягає у сприянні одночасному дозріванню статевих продуктів.

Більшість кісткових риб має лусковий покрив. Луски є покривними кістками й формуються у спеціальних кишнях у коріумі. Вільні краї виступають за межі коріума й накладаються на сусідні пластинки. Еволюційно первинні кісткові луски

ромбоїдного типу (космоїдну і ганоїдну) часто ще називають плитками, бо вони закладалися у шкірі паралельно до поверхні тіла, щільно змикаючись краями. Такий покрив нагадував панцир і частково обмежував гнучкість тіла. Ромбоїдні луски космоїдного типу частково збереглися у латимерій і багатоперів. Представники частини сучасних, але давніх за походженням рядів, мають ганоїдні луски, у кістковій пластинці яких прошарок космину тонкий (рис. 4.21). Еласмоїдні луски, характерні для еволюційно молодших систематичних груп (наявні також у амії, латимерії та дводишних), утворені лише з ізопедину. Луски ростуть упродовж усього життя, періодично від основи нарошуються нові тонкі прошарки – склерити. У час, коли риба погано живиться (нерестовий період, хворобливий стан, кліматичні умови), формування склеритів сповільнюється і на кістковій пластинці утворюються ущільнені, менш прозорі кільця.

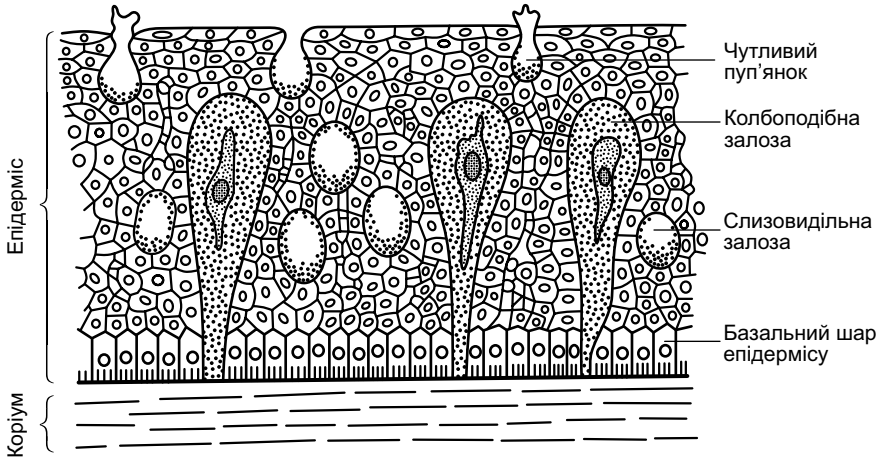
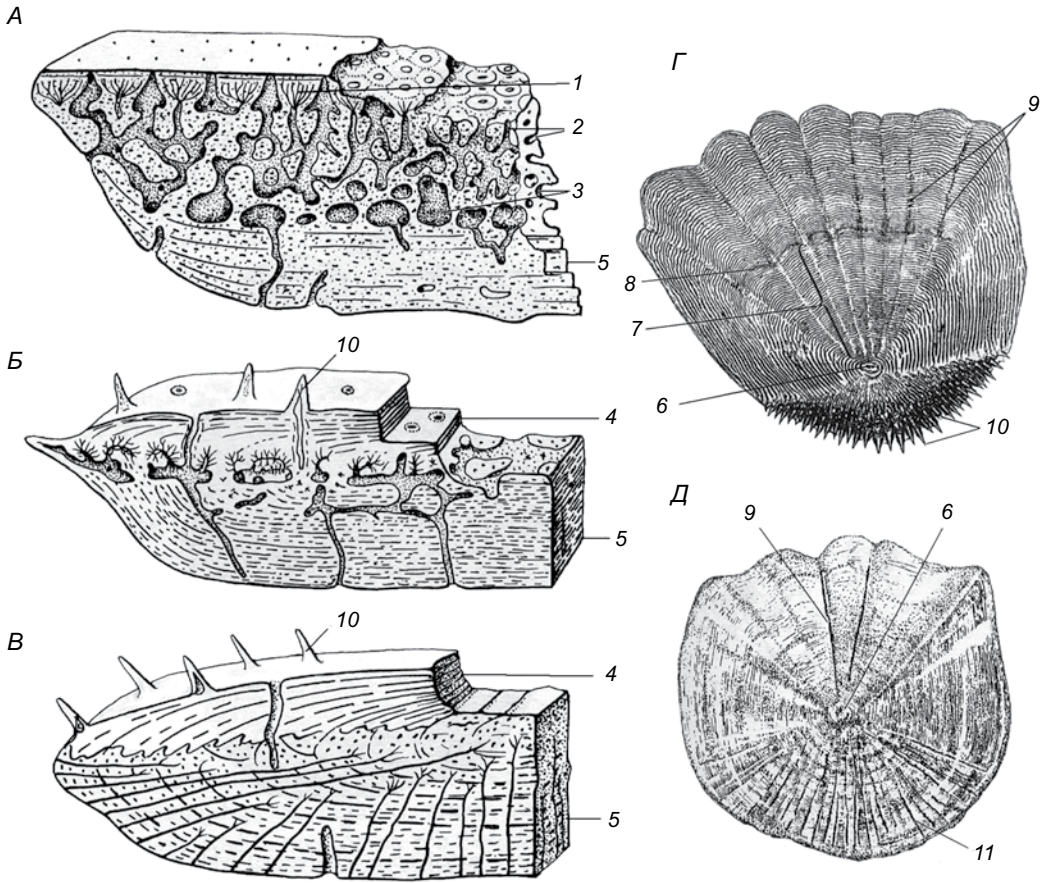


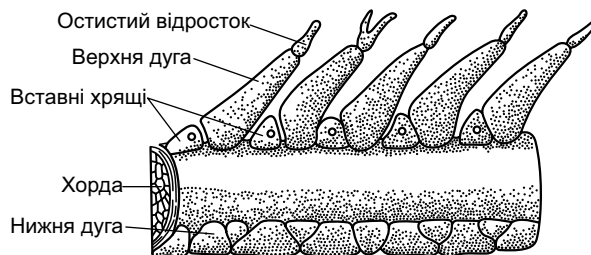
Рис. 4.20. Шкіра костистої риби

**Скелет** кісткових риб складається з основних кісток, утворених у процесі заміщення хрящів, та покривних кісток, сформованих у коріумі (є у складі черепа, переднього пояса кінцівок та інших структур). Деякі кістки змішаного походження. Окремі відділи скелета можуть залишатися хрящовими.

У кистеперих, дводишних та осетроподібних хорда виконує функцію опори впродовж усього життя (рис. 4.22). Для представників решти таксонів класу характерні амфіцельні кісткові хребці (рис. 4.23). Їхні верхні дуги утворюють мозковий (невральний) канал. До поперечних відростків хребців тулубового відділу приєднані ребра; відростки хвостових хребців формують гемальний канал (див. рис. 4.23). Міжхребцевий простір заповнений залишками хорди. Хребці з'єднані між собою зчленівними виростками, які містяться біля основи верхніх остистих відростків. У коропоподібних і сомоподібних чотири перші хребці тулубового відділу утворюють веберів апарат, який передає зміни тиску в плавальному міхурі до лабіринта внутрішнього вуха (рис. 4.24).

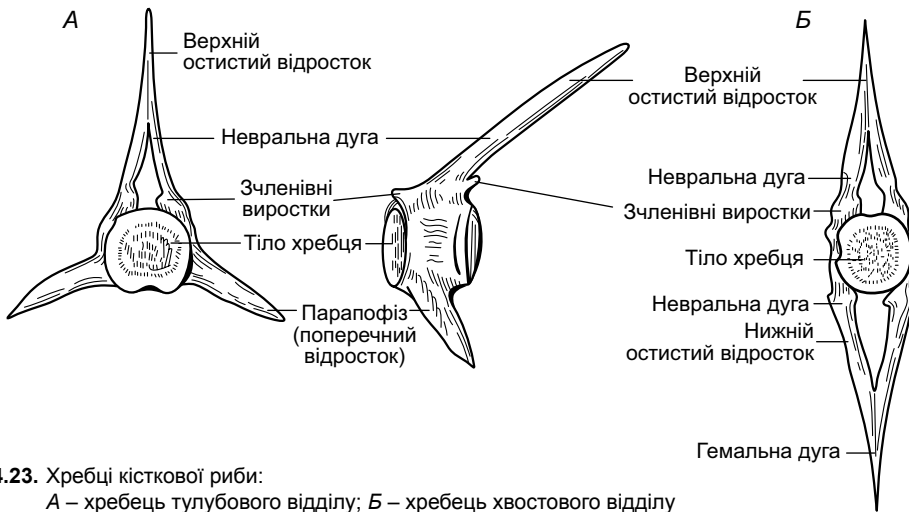


**Рис. 4.21.** Будова лусок костистих риб (А – космоїдної; Б – ганоїдної; В–Д – кісткової; Г – ктеноїдної кісткової; Д – циклоїдної кісткової):  
 1 – шар космину; 2 – комірки косминового шару; 3 – комірки губчастого шару; 4 – ганоїновий шар; 5 – ізопединовий (кістковий) шар; 6 – центр луски; 7 – склерити річного приросту; 8 – річне кільце; 9 – першорядні промені; 10 – гіалодентинові зубці; 11 – другорядні промені (відходять не від центру луски)



**Рис. 4.22.** Осьовий скелет осетра





**Рис. 4.23.** Хребці кісткової риби:

А – хребець тулубового відділу; Б – хребець хвостового відділу

Череп кісткових риб поділяється на мозковий і вісцеральний відділи.

Мозковий (осьовий) в діл осетроподібних хрящовий, скостеніння окремих фрагментів можливе лише у старих риб. Зовні хрящі вкриті суцільним панциром із покривних кісток.

У складі мозкового відділу (*neurocranium*) черепа костистих риб є понад 20 з а - мі щ е н и х кісток і близько 10 покривних (рис. 4.25). Потиличні – основна (*basioccipitale*), парні бічні (*occipitale laterale*) й верхня (*supraoccipitale*) – обрамляють великий потиличний отвір; по п'ять вушних (*otici*), клиноподібні – околлоподібні (*orbitosphenoideum*), основні клиноподібні (*basisphenoideum*) й бічні клиноподібні (*latersphenoideum*) утворюють бічні стінки мозкової коробки й очної ямки; спереду, у нюховому відділі розрізняють непарну середню (*mesethmoideum*) й парні бічні (*ectoethmoideum*) нюхові кістки; склепіння коробки формують парні носові (*nasale*), лобні (*frontale*) та тім'яні (*parietale*); дно підтримують непарні – парасфеноїд (*parasphenoideum*) і леміш (*vomer*). Заглибини очних ямок розділені тонкою, часто неповною перегородкою. Головний мозок розміщений позаду. Такий череп називають тропі базальним (з вузькою основою), на відміну від платибазального (з широкою основою, у якому мозок лежить між очними янками), характерного для хрящових риб.

У вісцеральному відділі окремих кісток ще більше. Вони формують вісцеральні дуги (щелепа, під'язикова, п'ять зябрових) і зяброві покривки. Первинна верхня щелепа складається з піднебінної (*palatinum*), задньої крилоподібної (*metapterygoideum*) і квадратної (*quadratum*) кісток, утворених унаслідок скостеніння піднебінноквадратного хряща; вторинну верхню щелепу формують покривні зовнішні (*ectopterygoideum*) і внутрішні (*entopterygoideum*) крилоподібні, верхньо- (*maxillare*) та передщелепа (*praemaxillare*) кістки; нижня щелепа має у складі зубну (*dentale*), зчленівну (*articulare*) та кутову (*angulare*) кістки. Під'язикова дуга утворена парними основними кістками: причленованим до слухового відділу моз-

кового черепа підвіском (*hyomandibulare*) та гіоїдом (*hyoideum*), а також дрібнішими елементами – додатковою кісткою (*symplecticum*) і скостенілою зв'язкою (*interhyale*). Зон скостеніння гіоїда часто буває декілька, внаслідок чого утворюються верхньоязикова (*epihyale*), рогоподібно-язикова (*ceratohyale*), дві нижньоязикові (*hypohyale*) та непарна основна язикова кістка (*basihyale*). До рогоподібно-язикової та верхньоязикової кісток прикріплені довгі вигнуті зяброві промені шкірного походження (*radii branchiostegii*).

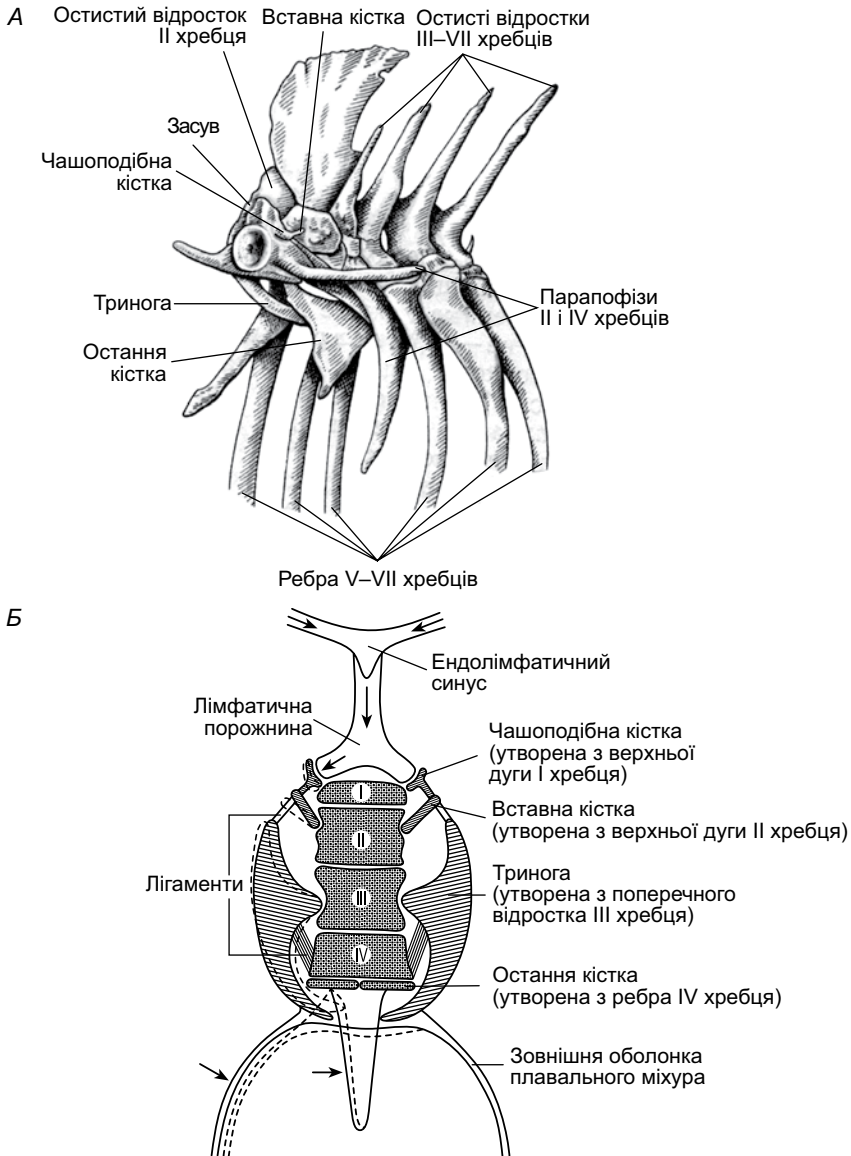


Рис. 4.24. Веберів апарат карася: А – загальний вигляд; Б – схема



деяких риб перетворені на міцні гострі колючки, поряд із якими може бути отруйна залоза. Отже, скелет плавців може виконувати захисну функцію.

Занурена частина скелета непарних плавців утворена загостреними донизу хрящовими або кістковими променями – птеригіофорами (рис. 4.27).

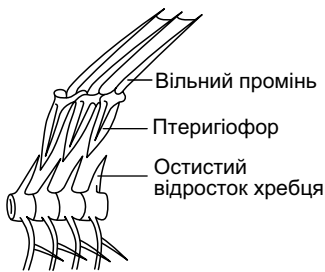


Рис. 4.27. Фрагмент скелета непарного плавця

Плечовий пояс складається з первинного пояса грудних плавців, утвореного лопаткою та коракоїдом (дрібні кістки, відіграють роль втрачених базалій), і вторинного пояса (*cleithrum, supracleithrum, posttemporale*), більш масивного, приєднаного до мозкового черепа. Тазовий пояс представлений лише непарною кістковою пластинкою.

Хвостовий плавець личинок кісткових риб має симетричну будову (його вісь утворена хордою), його називають протоцеркальним (рис. 4.28). В осетроподібних, як у хрящових риб, кінець хвоста загинається догори, а черевна лопать розростається; утворюється нерівнолопатевий, гетероцеркальний плавець. У більшості кісткових риб черевна лопать ще більша, зовні плавець має симетричні обриси, але закінчення хребта заходить у верхню лопать – гомоцеркальний тип будови. У деяких дводишних, кистеперих і костистих риб в онтогенезі осьовий скелет знову вирівнюється, верхня й нижня його лопаті повторно стали симетричними; такий тип будови називають дифіцеркальним. За гомоцеркальної будови хвостового плавця його черевну лопать підтримують гіпуралії – видовжені та сплюснені остисті відростки останніх хребців.

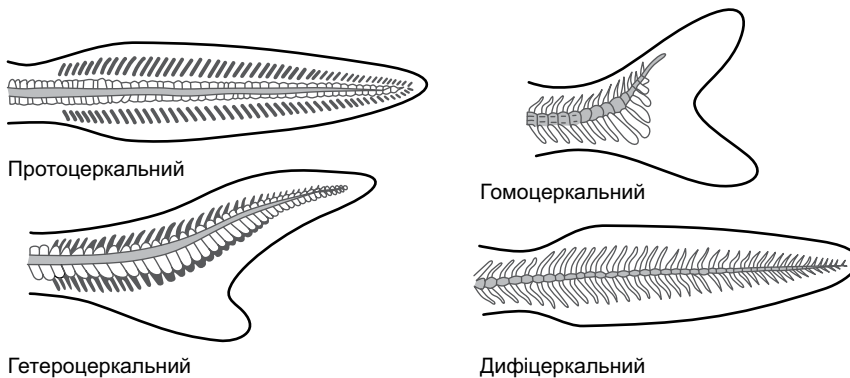


Рис. 4.28. Скелет хвостового плавця

**М'язова система.** Соматичні поперечно-посмуговані м'язи кісткових риб сегментовані. Сегменти (міомери) розмежовані сполучнотканинними міосептами (рис. 4.29). Є також диференційовані групи м'язів: очні, над- і підзброві, м'язи парних плавців. Вісцеральні м'язи, які оточують травну трубку, складені гладкими м'язовими волокнами. У ділянці щелепних і зябрових дуг гладенькі м'язи заміщені поперечно-посмугованими.

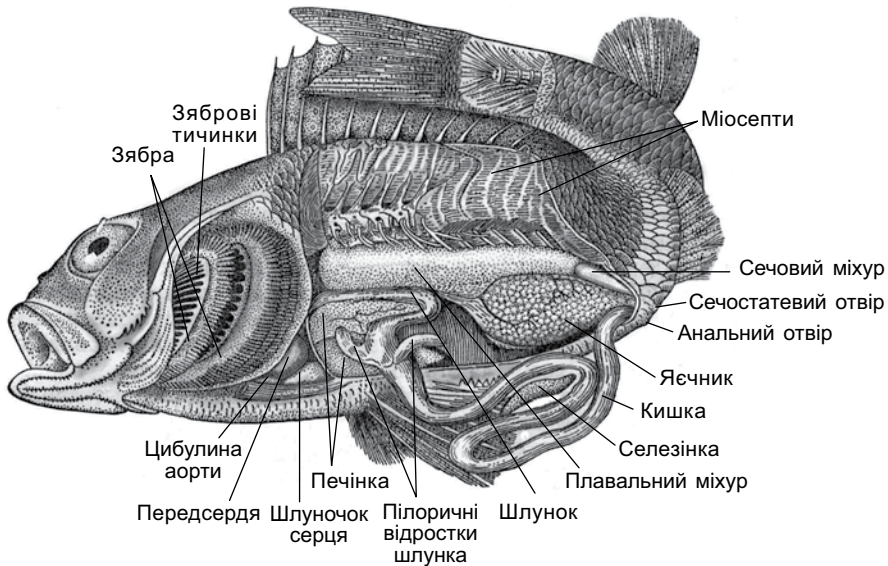


Рис. 4.29. Внутрішня будова самки окуня

**Травна система.** Будова травної системи кісткових риб досить мінлива, з огляду на їхнє пристосування до живлення різноманітним кормом. У травному тракті розрізняють три відділи: до переднього належить ротова порожнина, глотка та стравохід; до середнього – шлунок, тонка кишка, травні залози – печінка й підшлункова залоза; задній відділ представлений задньою кишкою.

У ротовій порожнині є залози, які виділяють слиз, що сприяє заковтуванню їжі, але не містить ферментів. Глотка, звужуючись, переходить у стравохід; шлунок від стравоходу зовні виразно не відділений, у його стінках є залози, які продукують соляну кислоту й пепсин. Коропові, бичкові та окремі представники інших родин шлунка не мають. Розщеплення протеїнів у них відбувається за допомогою трипсину в тонкій кишці. Ферменти, що їх виробляють травні залози та слизова оболонка кишки, ефективно діють у лужному середовищі.

На початку кишечника у кісткових риб різних рядів містяться пілоричні вирости (див. рис. 4.29), які збільшують поверхню всмоктування (від одного у в'юнових – до кількох сотень у лососеподібних). Давні за походженням систематичні групи мають у кишечнику спіральний клапан. Для збільшення активної поверхні в інших риб кишечник зсередини має численні зморшки, борозенчасті звивини. Довжина травного тракту хижих риб загалом коротша, ніж «мирних», особливо рослиноїдних (0,5–2,0 проти 2,0–15,0 довжини тіла). Закінчується кишечник анальним отвором, і лише у дводишних риб є клоака.

Печінка порівняно менша, ніж у хрящових (1,5–8,0% від маси тіла). Підшлункова залоза окремими частками розпорошена у стінках брижі в петлях кишечника.

Спектр харчових об'єктів кісткових риб надзвичайно широкий, містить мало не всі життєві форми водних організмів – від одноклітинних водоростей до вищих

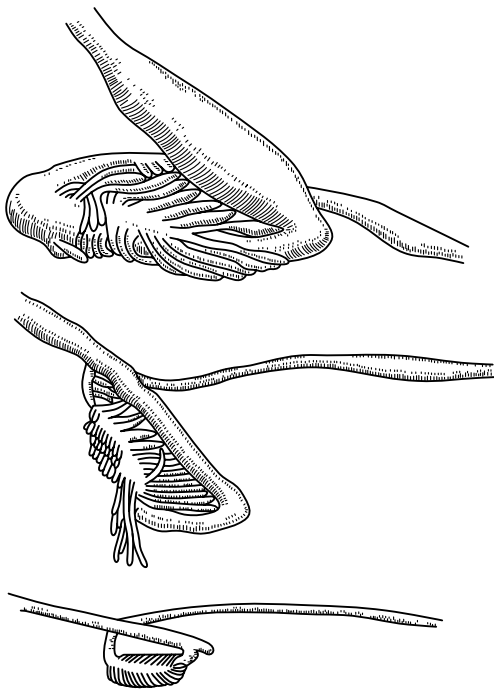


Рис. 4.30. Стадії редукції кишечника кети *Oncorhynchus keta* під час нерестової міграції

нерестових міграцій деякі риби взагалі нічим не живляться; у лососів роду *Oncorhynchus*, річкових вугрів, наприклад, кишечник навіть зазнає дегенерації (рис. 4.30).

**Дихальна система.** Газообмін у кісткових риб відбувається за участі зябер, поверхні тіла і стінок травного тракту. Зябра – головний орган дихання. Вони містяться на першій – четвертій зябрових дугах. Міжзяброві шкірні складки редуковані (залишки є в осетроподібних). Ряди зябрових пелюсток попарно сидять на кісточках дуг, зростаючись основами. Уздовж дуг розташовані зяброві артерії, які галузяться в пелюстках, утворюючи плетиво капілярів. Дуги захищені під зябровими покривками. У деяких риб на покривці зсередини може міститися додаткова півзябра.

Зяброві пелюстки мають на поверхні тоненькі поперечні складки – до 15 на міліметр, що збільшує їхню площу (загалом на 1 г маси риби припадає 1–3 см<sup>2</sup> поверхні пелюсток). Дистальні кінці пелюсток під час проходження води через зябра змикаються, утворюючи склепіння. Кров по капілярах тече назустріч струменю води. Усе це дає змогу рибі засвоїти з води, яка проходить через зябра, від 46 до 82% розчиненого у ній кисню, видалити з крові капілярів понад 90% вуглекислого газу, забезпечує водно-сольовий обмін і видалення метаболітів.

У газообміні беруть участь також покриви тіла (звичайно від 4 до 30% загального обсягу; у в'юнів та деяких інших видів – до 85%).

хребетних, передусім, завдяки різноманіттю конструкції ротового апарату. Рот може бути озброєний зубами, хапальний, у вигляді розсувної трубки, пінцетоподібний, із гострими ріжучими щелепами, з потужними жувальними щелепами тощо. У веслоносів (*Polyodontidae*) він такий широкий, що риба нагадує химерну діжку з хвостом, яка поволі ковзає у водяній товщі, фільтруючи поживу. У споживачів планктону, як звичайно, добре розвинуті численні зяброві тичинки, що утворюють своєрідне сито. Рослиноїдні риби часто мають у кишечнику симбіонтів (протозоїв, грибів і бактерій), які допомагають розщеплювати клітковину.

Добовий раціон риб, залежно від їхнього фізіологічного стану, віку та інших умов, може становити від 0,2 до 30,0% маси їхнього тіла. Хижі риби можуть не їсти кілька днів або й тижнів після успішного полювання. Під час

Якщо розчиненого у воді кисню не вистачає, окремі види риб можуть використовувати атмосферний кисень. Найпростіший випадок – заковтування повітря ротом для аерації води у ротовій порожнині. Так чинять карасі, малявки й інші мешканці мілких малих водойм. В’юни, щипавки, пічкурі проштовхують захоплену ротом бульбашку в кишечник, де у них є пристосована до газообміну ділянка, здатна засвоїти до 50% кисню з бульбашки. Макроподи, гурами та інші лабіринтові риби мають над зябрами спеціальні, сполучені з глоткою, складчасті порожнини, у яких засвоюється до 70% атмосферного кисню, через що зябра у диханні відіграють другорядну роль. Такі ж пристосування виявлені у змієголова (окунеподібні), зрослозябровокоподібних, окремих видів сомо- та оселедцеподібних.

Плавальний міхур, окрім виконання гідростатичної функції (а ще барорецепторної та акустичної), також бере участь у газообміні.

Кистепері та двоцишні мають легені – комірчасті парні міхури, капілярна сітка яких пов’язана з останньою парою зябрових артерій. Протока, що з’єднує їх зі стравоходом, відходить від черевного боку стравоходу і діє впродовж усього життя. Звичайно легені є лише додатковим органом дихання, та коли водойми пересихають, лепідосирени і протоптеруси використовують лише їх.

Плавальний міхур решти кісткових риб розвивається як спинний виріст стравоходу; капіляри, що його оточують, пов’язані з кишковою артерією. Кісткові ганоїди – амія й панцирник – завдяки особливостям будови стінок міхура отримують із нього до 60–80% необхідного кисню.

Розчиненого у воді кисню, як звичайно, достатньо для забезпечення потреб у ньому риб. Однак у нічні години в малопроточних зарослих і замулених водоймах риби можуть відчувати задуху, особливо, коли є «цвітіння» води – спалах розвитку одноклітинних і колоніальних водоростей (у темряві витрати кисню на дихання автотрофних організмів фотосинтез не перебиває). Узимку, за наявності льодового покриву, окрім кисневого дефіциту, причиною задухи може бути підвищення концентрації вуглекислого газу, сірководню, метану, інших продуктів розпаду органіки. Риб поділяють за вимогливістю до аерованості води. «Оксифільними» є мешканці швидких потоків – форель, бабець, річковий гольян, бистрянкка й ін. Значний дефіцит кисню можуть витримати карась, в’юн, гольян озерний, головешка.

**Кровоносна система.** Відмінності в будові кровоносної системи хрящових і кісткових риб незначні. Всі кісткові мають венозний синус, передсердя, шлуночок (рис. 4.31). Артеріальний конус із півмісяцевими клапанами зберігся у кистеперих, двоцишних, осетроподібних, панцирнікоподібних і багатопероподібних. Решті для запобігання розривові початкової ділянки кров’яного русла внаслідок серцевих «ударів» слугує цибулина аорти, яка до складу серця вже не належить. Від попередньої структури залишилися тільки клапани (рис. 4.31, Б). Кров’яний тиск у кісткових дещо вищий: 20–120 мм рт. ст. проти 7–45 мм у хрящових. До- й відзябрових артерій залишилося по чотири пари. Після відходження сонних артерій від коренів спинної аорти відзяброві артерії змикаються, утворюючи характерне коло. У багатьох видів частково редукована ворітна система правої нирки, і частина крові з правої ворітної вени надходить безпосередньо до правої задньої кардинальної вени (рис. 4.32).

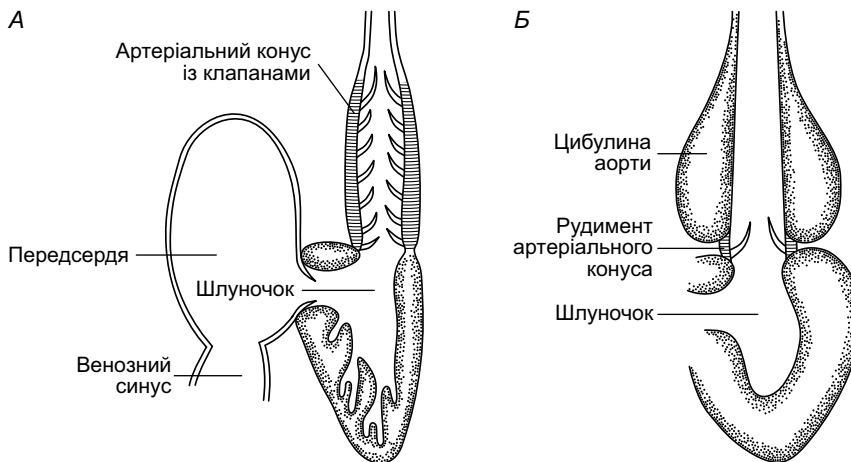


Рис. 4.31. Відділи серця риби: А – хрящова; Б – кісткова

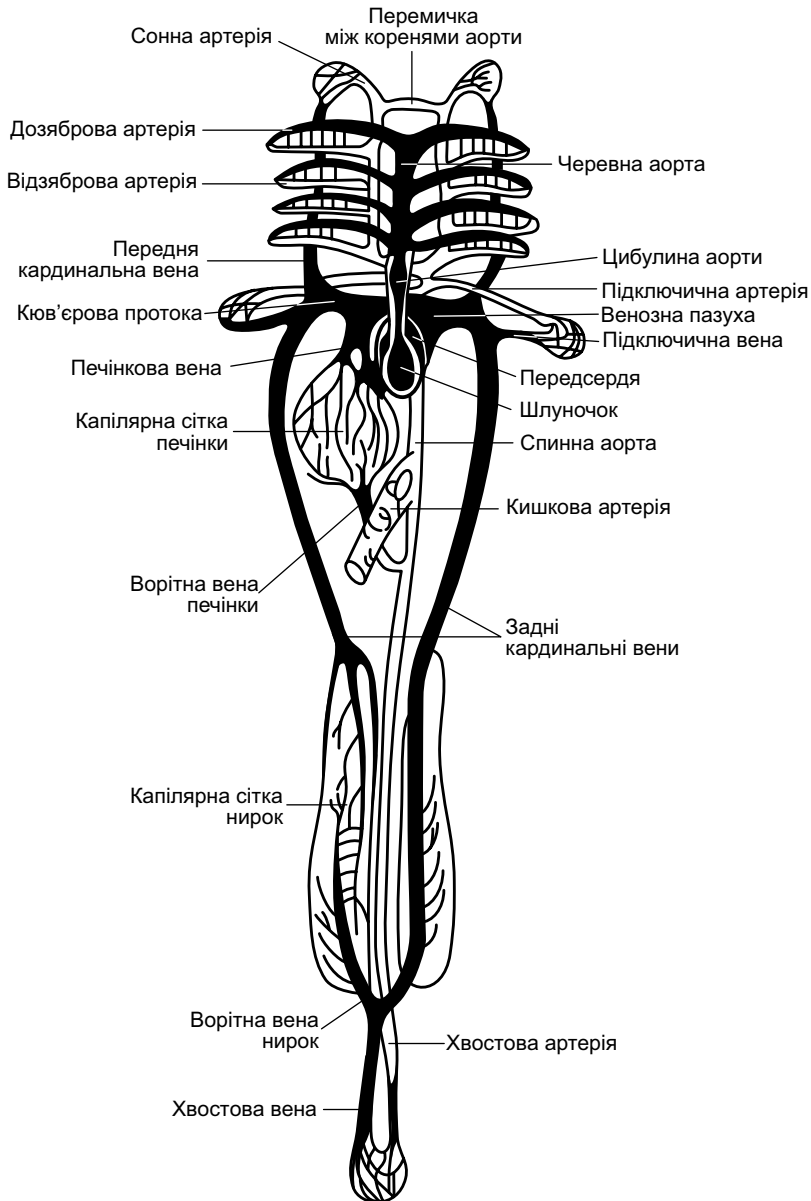
Є чимало відхилень від загальної схеми. Найсвоєрідніші відмінності у дводишних, що зумовлено виникненням легеневого кола кровообігу. У їхньому передсерді розвинута перегородка, яка у вигляді складки продовжується через шлуночок до початку артеріального конуса. У ліву частину передсердя потрапляє кров із легеневої вени, а у праву – з венозного синуса. Перегородка та складка спрямовують кров так, що більш артеріальна (від легені) переважно потрапляє у передні дозьяброві артерії, доокиснюється й іде до мозку, а більш венозна через судини задніх зябрових дуг – до інших органів тіла, і легеневою артерією надходить до легені. У дводишних не чотири, а п'ять пар до- і відзьябрових судин.

Кількість крові, залежно від рухової активності, може становити від 1,1 до 7,3% маси тіла. Кількість еритроцитів – від 600 тис. до 4,1 млн на  $1 \text{ мм}^3$ , вони овальні й мають ядра. Клітинні елементи крові формуються в передньому відділі нирок і селезінці. У деяких представників нототенієвих із родини Chaenichthyidae кров не містить ні еритроцитів, ні гемоглобіну, натомість дуже розвинута сітка капілярів у шкірі та плавцях (до 45 мм довжини капілярів на  $1 \text{ мм}^2$  площі).

**Видільна система.** Власне видільна система кісткових риб представлена парними мезонефричними (тулубовими) нирками, проте у виділенні продуктів білкового обміну й підтриманні фізико-хімічної рівноваги організму так само задіяні шкіра, зябра, травний тракт і печінка. Значення того чи іншого органа залежить не стільки від рівня еволюційного розвитку, скільки від того, у прісній чи солоній воді мешкає риба.

Нирки розміщені під хребтом уздовж верхньої стінки порожнини тіла. Роль сечоводів відіграють вольфові канали, які зростаються й відкриваються на сечостатевому сосочку окремою щілиною (у дводишних – у клоаку); є сечовий міхур (див. рис. 4.33). Як звичайно, у нирках, особливо у прісноводних риб, добре розвинуті боуменові капсули з великими клубочками (гломерулярні нирки). Кінцевий продукт розпаду азотовмісних сполук у променеперих риб – аміак, тоді як у інших хребетних – сечовина або сечова кислота. Дводишні під час сплячки продукують менш токсичну сечовину, а в активному стані – аміак.





**Рис. 4.32.** Схема кровоносної системи кісткових риб

Водно-сольовий обмін прісноводних риб (гіпотонічне середовище) полягає у видаленні нирками значної кількості води, яка постійно проникає крізь шкіру, зябра та з їжею (рис. 4.33). Вміст солей у тканинах і крові поновлюється завдяки реабсорбції в ниркових каналцях, активному поглинанню в зябрах та надходженню з їжею.

Морські риби (гіпертонічне середовище) втрачають воду через шкіру, зябра, зі сечею й фекаліями. Для поповнення її вмісту в організмі вони п'ють морську воду (40–200 мл на 1 кг маси риби за добу), видаляючи надлишок солей за допомогою особливих клітин у зябрових пелюстках (рис. 4.34).

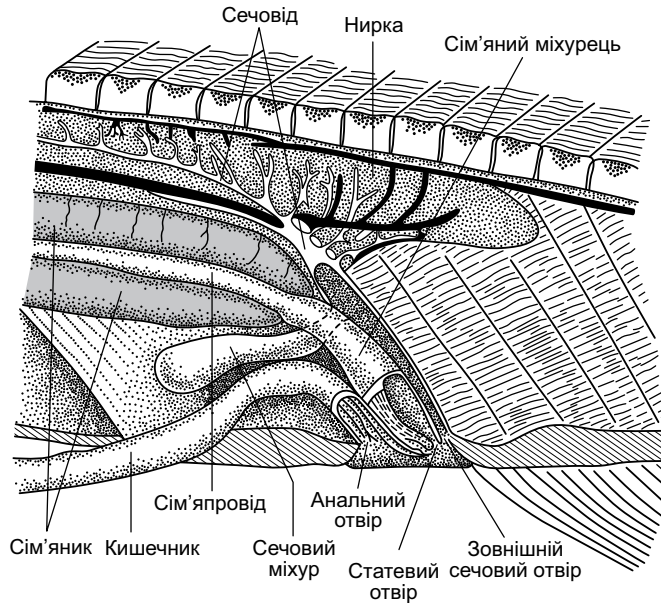


Рис. 4.33. Вивідні канали сечостатевої системи самця щуки

Прохідні риби здатні до швидких фізіоморфологічних перебудов організму відповідно до потреб водно-сольового обміну.

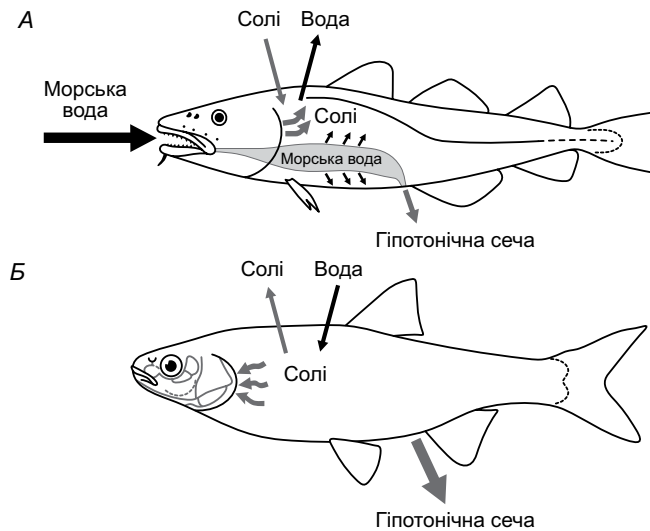


Рис. 4.34. Схема водно-сольової регуляції морських і прісноводних риб

**Статева ситема** кісткових риб також має певні відмінності у різних представників. У типовому випадку парні гонади прикріплені брижею до стінок тіла під нирками. У костистих каналці сім'яників впадають до спеціально утворених сім'япроводів, а у ганодіних та деяких інших давніх груп, як у хрящових, – до сечових каналців нирки (щоправда, до її середньої, а не передньої частки). Нижній відрізок сім'япроводу має розширення – сім'яний міхурець. Статевий отвір непарний (як уже згадано, у деяких давніх є клоака).

У самок двоцихрих, як і у хрящових риб, яйцепроводами є подовжені мюллерові канали, які з внутрішнього кінця мають вигляд лійки, а зовнішнім відкриваються у клоаку. В кісткових мюллерові канали редуковані, а сполучнотканинна стінка гонад трубоподібно продовжена аж до статевого отвору. Лише у деяких лососеподібних дозрілі ікринки проривають стінку гонади й потрапляють до порожнини тіла, звідки назовні виходять коротким широким яйцепроводом.

Переважає більшість кісткових риб – роздільностатеві, проте є чимало прикладів нормального (одночасно дозрівають і сім'яники, і яєчники) або почергового (спочатку дозрівають сім'яники, проте у старшому віці вони редукуються, натомість розвиваються яєчники) гермафродитизму. У більшості випадків запліднення зовнішнє. Статеве дозрівання настає у віці від двох місяців (окремі коропозубоподібні) до понад 20 років (осетроподібні). Самці, як звичайно, дозрівають швидше й бувають меншими від самок.

Статевий диморфізм виявляється не тільки в розмірах і пропорціях тіла, а й також у довжині плавців, забарвленні. Самці тих видів, яким властиве внутрішнє запліднення, мають подовжені генітальні сосочки (бабці), гоноподії (коропозубі) тощо. Часто статевий диморфізм виявляється лише у шлюбний період. Наприклад, самцям багатьох видів коропових, що населяють наші водойми, властиве утворення на голові «перламутрової висипки» – дрібних конічних утворів білого кольору. Втім, у окремих видів така висипка є також у самок. Гормональні зміни самців лососевих риб виявляються у видовженні й викривленні щелеп.

**Розмноження.** Плодючість кісткових риб набагато більша, ніж хрящових. У зовсім дрібних риб ікринок кілька десятків. Переважно ж рахунок іде на десятки тисяч – мільйони. Рекордсмен – риба-місяць, вона відкладає до 300 млн дрібних (0,7 мм) пелагічних (таких, що вільно плавають біля поверхні) ікринок. Та тільки менше відсотка з них має шанси розвинутиися й дожити до однорічного віку. Плодючість самок судака, щуки та коропа становить до 1 млн ікринок, тоді як струмкової форелі – лише 200–2 000. Ікра форелі велика (до 5 мм), інкубується від жовтня до квітня у галькових насипах посеред русла гірських потоків, де їй ніщо в цю пору не загрожує. Щоправда, зруйнувати гніздові насипи може важка техніка, якщо, наприклад, русло використовують для транспортування лісу.

Оболонка заплідненої ікри фіто- й літофільних риб деякий час після нересту є клейкою, завдяки чому кладки розміщуються в оптимальних для подальшого розвитку місцях і успішність ембріонального розвитку збільшується (рис. 4.35). Проте і в таких випадках, через виїдання ікри та молоді іншими рибами й безхребетними,

виживання становить лише 1–3%. Є чимало прикладів турботи про потомство. Наприклад, у багатьох видів самець охороняє кладку; працюючи плавцями, поліпшує газовий режим. Інші види виношують ікру та личинок у роті (тиляпії, апогони), на тілі (деякі соми, дискуси), у виводкових сумках під покривами (морські голки, морські коники). Є приклади використання як інкубатора травного тракту (сомики-аріуси). Захищені тілом ікринки отримують кисень із капілярів батьківського організму. Нарешті, деяким кістковим властиве яйцеживородіння (мечоносець, бельдюга).

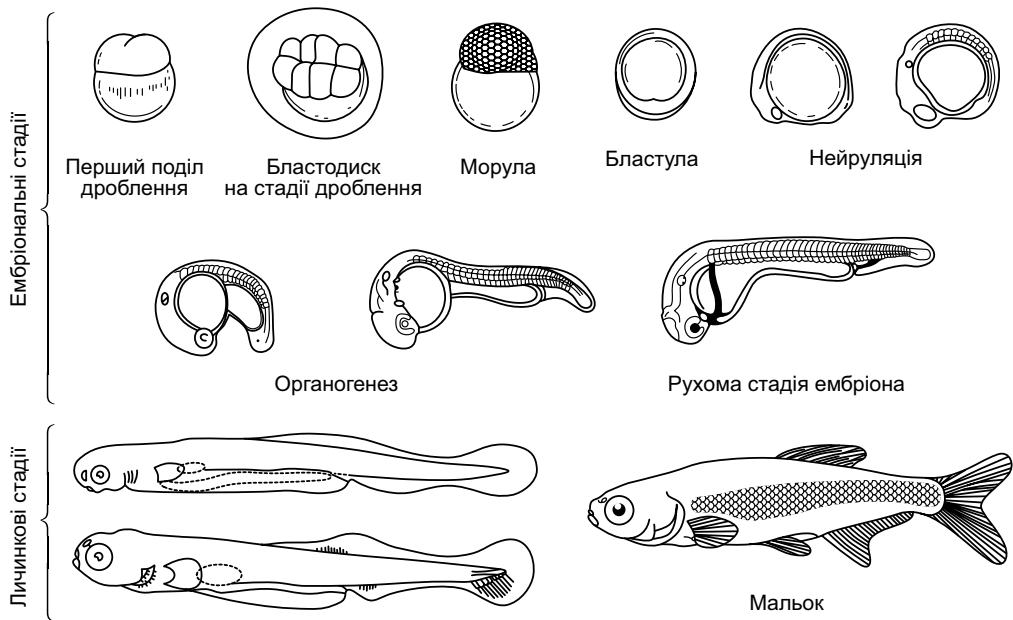


Рис. 4.35. Етапи онтогенезу ляща

Більшість риб протягом життя розмножується кілька разів, тобто вони поліциклічні (моноциклічні – річковий вугор, тихоокеанські лососі). Нерестяться риби щорічно або раз на 2–5 років, приурочуючи вихід мальків до періоду максимального розвитку кормових об’єктів. Нерест буває одноразовим і порційним (з інтервалом у 2–4 тижні). Річкові вугрі, тихоокеанські лососі (рід *Oncorhynchus*) і плідники деяких інших видів із різних рядів після нересту гинуть. Рештки тіл дорослих особин збагачують нерестові угіддя біогенним матеріалом, що сприяє локальному поліпшенню кормової бази для молоді. Для початку нересту необхідно, щоб ікра й молочко були дозрілими, «текучими». Синхронність остаточного дозрівання забезпечують статеві гормони (зокрема, стерогормони), а власне нерест починається за наявності кількох чинників – нерестових сигналів. До них належать відповідний хімізм води, її температура й аерованість, певний нерестовий субстрат, поведінка партнерів. Фітофільні види відкладають ікру на рослини, псамофільні – на пісок, літофільні – на каміння. Пелагічні риби переважно мають ікру, що плаває (питома вага зменшена завдяки жировим краплям). Після більш або менш тривалої інкубації

(від двох до понад 200 діб) з ікринок виходять личинки, у яких вже у вільному стані завершується добудова всіх головних систем органів, формуються луски. Лише після цього настає мальковий період. Надалі риба росте впродовж усього життя без суттєвих змін у будові, окрім тих, що пов'язані зі статевим дозріванням. Окремі етапи онтогенезу яляца *Abramis brama* зображені на рис. 4.35.

Перші етапи онтогенезу яйцеживородних видів відбуваються у тілі самки. Після завершення інкубаційного періоду самки народжують личинок або й мальків. Такий «нерест» добре відомий акваріюмістам, бо характерний для гупі, мечоносців та інших популярних акваріумних риб із родини пецилієвих. Ікра, якої загалом небагато (10–2 000 штук), під час інкубації безпосереднього зв'язку з материнським організмом не має. Лише у представників родини гудеєвих Goodeidae з гірських водотоків Мексики бідні на жовток ікринки розвиваються у стрічкоподібних виростах стінок яєчника – т р о ф о т е н і я х; нерідко водночас розвивається тільки один ембріон, а довжина новонародженого малька така ж, як і тіла матері.

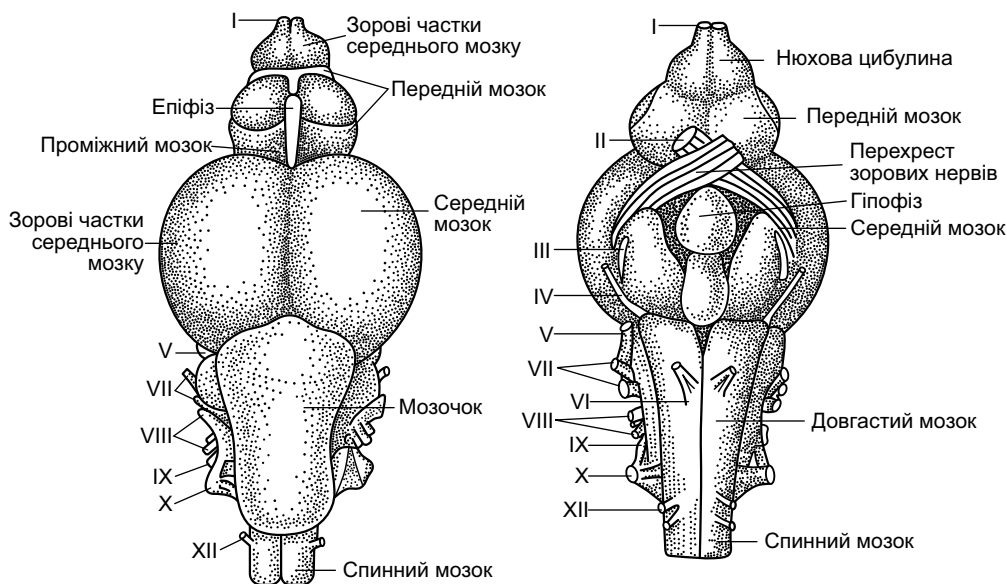
Із нерестом у кісткових риб пов'язані більш або менш тривалі мандрівки – міграції. Вони дають змогу раціонально використовувати життєвий простір виду, зокрема, запаси кормових об'єктів. У річкових риб розрізняють анадромні (проти течії) й катадромні (за течією) міграції. Глибоководні риби для нересту можуть робити вертикальні (висхідні) переміщення. Окрім нерестових міграцій, є також нагульні й зимувальні. Загальна протяжність сезонних переміщень може сягати кількох тисяч кілометрів. Вираженіші міграції притаманні гуртовим ридам.

**Нервова система й органи чуттів** загалом подібні до відповідників у хрящових риб. Відносні розміри головного мозку дещо більші. Передній мозок (*telencephalon*) невеликий, у його склепінні нервових клітин немає, або вони утворюють лише невеликі скупчення. У проміжному мозку (*diencephalon*) добре помітні епіфіз і гіпофіз. Середній мозок (*mesencephalon*) завдяки зоровим часткам вирізняється з-поміж інших відділів (рис. 4.36). Мозочок (*cerebellum*) ліпше розвинутий у рухливих риб, забезпечує узгодженість рухів, контролює соматичну м'язову систему. Довгастий мозок (*myelencephalon*) керує рефлексорними діями і контролює вегетативну нервову систему. Десять пар головних нервів мають таке ж призначення, як і у хрящових риб.

Спинний мозок (*medulla spinalis*) виконує такі самі функції, як у хрящових риб, однак він більше підконтрольний головному мозку.

Орієнтація риб, у широкому розумінні терміна, відбувається завдяки взаємодії шести сенсорних систем: тактильної (дотик), хеморецепторної (нюх і смак), сейсмочувствової (інфразвукове чуття), слухової разом із гравітаційною (сприйняття звукових, у тому числі ультразвукових, хвиль і рівновага), зорової, електросенсорної (аналіз магнітних і електричних полів).

Найпростіше побудовані рецепторні дуги т а к т и л ь н о г о ч у т т я. Чутливі клітини розміщені групами по всьому тілу. На вусиках, на кінцях плавцевих променів та в деяких інших «габаритних» точках вони утворюють скупчення – дотикові тільця. У складі таких тілець є також терморекцептори, роздільна здатність яких – 0,5°C.



**Рис. 4.36.** Головний мозок кісткової риби: I–XII – головні нерви

Як для всіх водних тварин, так і для риб важливе значення має інформація від рецепторів хімічного чуття – смакових і нюхових. Будова нюхових мішків забезпечує постійне надходження води ззовні та її аналіз на чутливих складках стінок. Смакові рецептори зазвичай оформлені у так звані смакові бруньки й розташовані на стінках ротової порожнини, на вусиках, часто й на зовнішніх стінках тіла. З'ясовано, що риби виявляють органічні сполуки краще, ніж неорганічні. Загалом здатність до розпізнавання хімічних сигналів у риб така ж, як і у собак. Серед відомих видів найкраще хімічне чуття у річкових вугрів. Завдяки «хімічній пам'яті» риби, які здійснюють масштабні міграції, знаходять правильний шлях у водній товщі. Що ж до смакових рецепторів, то вони краще «працюють» у мирних риб, ніж у хижаків. Хижаки більше покладаються на систему органів бічної лінії.

Власне, бічна лінія не є обов'язковим елементом сейсмо сенсорної системи. Вона лише найпомітніша. Обов'язковими є приховані під шкірою каналці на голові (рис. 4.37), які короткими відгалуженнями відкриваються назовні. На стінках каналців розміщені скупчення чутливих війчастих клітин, підпорядкованих блукаючому нерву (пара X головних нервів). Органи бічної лінії здатні сприймати коливання частотою до 500 Гц, тобто можуть відстежувати не тільки інфразвуки, а й нижню частину звукового діапазону. Значення сейсмо сенсорної системи особливо важливе для риб, які живуть у каламутній воді.

Органом слуху й рівноваги є внутрішнє вухо. Рівновагу відстежують три півколові канали перетинчастого лабіринту й овальний мішечок. Усередині вони мають отоліти – «слухові камінці» з вапняку, які формуються з кристаликів – отоконій – і мають шарувату будову (рис. 4.38). Механізм дії органа рівноваги

зводиться до реагування чутливих виростків спеціальних клітин на інерційне відхилення отоліта від статичного положення, щойно тіло риби набуває прискорення в будь-якому напрямі. Круглий мішечок із порожнистим виростком – лагеною – є власне органом слуху. У деяких кісткових риб до сприйняття звукових коливань долучається плавальний міхур. Його сліпі виростки прилягають до шкірястих «віконць» перилімфатичної порожнини лабіринту, як у окуне- і тріскоподібних, або ж контакт формується за допомогою видозмінених перших чотирьох хребців (веберів апарат), як у коропі і сомоподібних. В обох випадках плавальний міхур працює як резонатор. Вода дуже добре проводить звуки. Для риб найцікавіші звуки – плякання щелеп, тертя лусок (механічні або неспецифічні); також важливіми є звукові сигнали, що їх спеціально генерують особини того ж виду, сусіди, які належать до інших таксонів. Ці звуки супроводжують поведінкові акти (залицання, трофічна поведінка, підтримка організації зграї тощо) й видобуваються за допомогою того ж таки плавального міхура, жорстких плавцевих променів, суглобових з'єднань кісток. Діапазон частот генерованих звуків є у межах 20–12 000 Гц і практично повністю збігається з діапазоном сприйняття органів слуху.

Око кісткової риби має кулястий кришталік і плоску рогівку. Воно здатне сприймати світлові хвилі довжиною 380–750 нм. Акомодация зору відбувається за допомогою серпоподібного відростка, який регулює положення кришталіка щодо сітківки. Сітківка містить палички й колбочки, тому зір кольоровий. Адаптація

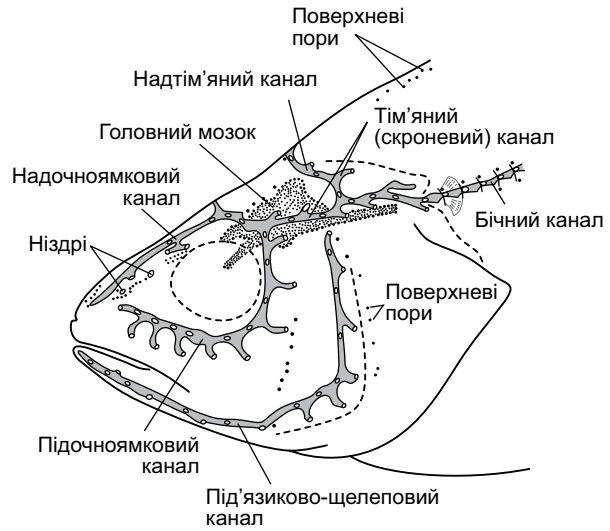


Рис. 4.37. Сейсмосенсорна система (органи бічної лінії) окуня

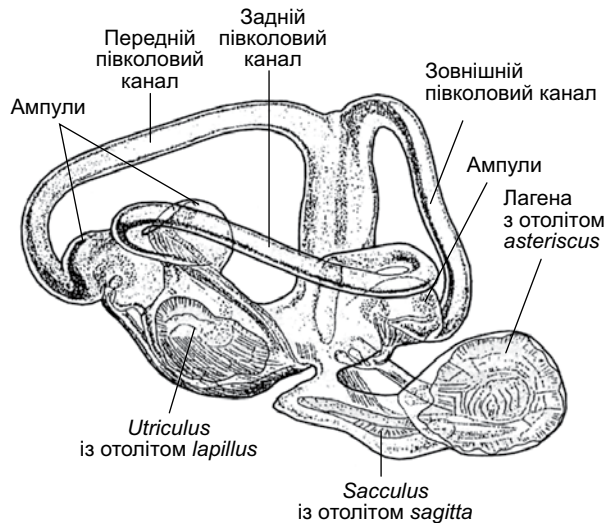


Рис. 4.38. Лабіринт внутрішнього вуха гольяна річкового з отолітами

до умов освітлення (ретиномоторна реакція), як і у решти хребетних, відбувається за участі пігментних клітин, які на світлі видовжуються і затуляють палички, а в сутінках, навпаки, сплющуються і вивільняють чутливі клітини. Судинна оболонка ока має сріблясті гранули гуаніну, які на внутрішній поверхні можуть утворювати дзеркальний шар (дзеркальце або тапетум) для поліпшення зору. Якість зорового сприйняття залежить від умов життя риби і забезпечує надійну орієнтацію на близькій відстані (до 10 м). Риби, які постійно живуть за умов недостатнього освітлення, мають збільшені опуклі (телескопічні) очі й добре розвинутий тапетум. У інших мешканців п'їтьми очі можуть частково редукуватися, бути прихованими під шкірою (родина *Amblyopsidae*).

Рогівка ока чотириочки *Anableps tetrophthalmus* з Центральної Америки, яка живиться літаючими комахами, розділена епітеліальною перетяжкою надвоє. Це створює ілюзію подвоєних очей. Насправді ж кристалик у такому оці один; верхня його частка плоскіша, що дає змогу краще бачити в повітрі. Такі очі сприяють одночасному відстежуванню ситуації у воді й у повітрі.

Кісткові риби чутливі до зміни електромагнітних полів, які вловлюють видозміненими шкірними залозами. Мала напруженість поля спонукає риб розташовувати тіло вздовж силових ліній.

Електромагнітні поля формуються навколо тіла всіх риб, однак вони слабкі. У зграйних риб простежується ефект об'єднання полів, у них утворюється спільне поле, яке помітно впливає на впорядкованість руху членів зграї. Орієнтація за допомогою електричних полів може бути ще ефективнішою, якщо у риб є спеціальні електричні органи для генерування електромагнітних імпульсів. За умови збільшення потужності таких генераторів вони можуть бути використані також для захисту чи нападу.

Електричні органи найчастіше є видозміненими поперечно-посмугованими м'язами. М'язове скорочення завжди супроводжується вивільненням невеликої кількості електричної енергії. Впорядковане розташування електрогенерувальних елементів (клітин) робить їх подібними до конденсаторів. Силу й частоту електричних розрядів риба здатна регулювати. Потужність органів залежить від загального об'єму видозмінених м'язів та рівня їхньої спеціалізації. Наприклад, напруга поля, генерованого електричним вугром (рід *Electrophorus*), може становити понад 700 вольтів, розряди імпульсні, з частотою до 50 за секунду.

Деякі риби мають електричні органи іншої природи. Зокрема, в електричного сома (рід *Malapterurus*) вони утворені шкірними залозами.

Властивість риб рухатися до анода за певних параметрів електричного поля використовують для лову електротралами. Відоме тепер багатьом унаслідок використання бракон'єрами знаряддя «електрошокер» працює за дещо іншим принципом: окрім атрактивної властивості анода, тут використовуються високовольтні імпульси з частотою близько 70 Гц, які на близькій відстані спричиняють судому соматичної м'язової системи. Знерухомлену рибу підбирають сачком-анодом. Електрошокер, за умови правильного використання, є ефективним дослідницьким інструментом. Він



менше, ніж сітні засоби, травмує рибу, якщо її необхідно зважити, обміряти і неушкодженою відпустити. Судомо минає за кілька секунд, швидко повертаються до норми фізіологічні показники. Однак якщо дія електричного поля тривала довше, ніж належить, або його параметри були неправильно налаштовані, то риба може загинути.

### 4.2.2. Поведінка кісткових риб

Поведінка кісткових риб зумовлена вродженими й набутими інстинктами, які забезпечують пошуки та добування їжі, розмноження (нерестові сигнали, вибір оптимальних місць для нересту, різноманітні форми турботи про потомство), міграції, охорону індивідуальних ділянок, зграйну організацію тощо. Кісткові риби здатні виробляти умовні рефлекси на кольори, форму і розміри предметів, на звуки й інші подразники. Особливості поведінки визначають існування у різних видів характерних структур популяції. Складні форми поведінки риб пов'язані не тільки з довгастим і середнім мозком, а й зі смугастими тілами переднього мозку. Наприклад, цихліди (з окунеподібних) після видалення переднього мозку розпізнають особин іншої статі, вивчають нову територію, але не можуть відкладати ікру й запліднювати її, не можуть об'єднуватися у зграйки. Водночас пошкодження смугастих тіл призводить до втрати здатності охороняти ікру.

Територіальна поведінка супроводжується утворенням різних внутрішньопопуляційних угруповань. Їхньою вихідною формою, імовірно, є «виводок» – молодь, що вилупилася з однієї кладки. Ранні личинки не звертають уваги одна на одну, але вже через 2–3 дні звичайно згуртовуються й повторюють рухи сусідів, формуючи єдину зграйку з узгодженою поведінкою. Цьому сприяє інстинкт мавпування, що заснований на властивому молоді багатьох видів особливому сигнальному «зграйному» забарвленні – наявності виразного малюнка чи контрастної кольорової плями, яка є розпізнавальним орієнтиром. Виводки мальків звичайно незабаром поєднуються у великі зграї (елементарні популяції), які складаються з рибок, що розвивалися спільно, мають подібний фізіологічний стан і розміри. Такі угруповання часто зберігаються до статевого дозрівання. Риби, рухаючись у зграї, прилаштовуються одна до одної, забезпечуючи гідродинамічно сприятливе розташування. Впорядкованість зграї іноді зберігається й під час відпочинку.

Переваги зграйного життя так званих мирних риб безсумнівні: зграя швидше знаходить скупчення їжі, легше виявляє наближення ворога, нападнику важко зорієнтуватися й обрати жертву. Хижаки-рейдери утворюють «розсіяні зграї» або тримаються окремо, однак у межах «бачення» (зорового чи акустичного). Такий «стрій» полегшує пошук рухомої здобичі, її атаку й захоплення. Багато видів риб живе зграями протягом усього життя (оселедцеві, тріскові, коропові, окуневі й ін.). Є такі, що гуртуються під час кормових і нерестових міграцій, але розпадаються на дрібніші угруповання на «пасовищах» і нерестовищах. Самки часто займають окремі ділянки для нересту, можуть залишатися біля кладки охороняти ікру (тихоокеанські лососі),

або ж це роблять самці (деякі тропічні соми й ін.). Такі прісноводні хижаки, як сом і щука, придонні морські риби (вудильникоподібні, мурени з вугроподібних, бички зі скорпеноподібних та ін.) живуть поодинокі.

У разі нестачі їжі у водоймі може виникати канібалізм – поїдання власної ікри й молоді. У деяких випадках він може стати навіть нормою. В окремих озерах Західного Сибіру великі особини звичайного окуня живляться переважно дрібними окулцями, які, відповідно, живуть із планктону – їжі, недоступної для великих окунів. Це дає популяції змогу існувати у водоймах, де для дорослих особин немає іншого корму.

Особливо складні внутрішньо- і міжвидові відносини характерні для риб, що населяють тропічні водойми й коралові рифи. Їм властива величезна розмаїтість кольорів і малюнків у забарвленні, розвиток звукової сигналізації й демонстраційної поведінки, складні форми шлюбних ігор, вигадливий гермафродитизм, турбота про потомство (будування гнізд, охорона ікри й молоді). Така внутрішньовидова (популяційна) організація впорядковує використання простору з його життєвими ресурсами. Прикладом ускладнення взаємин у багатих на види біоценозах тропічних морів може бути існування дрібних риб-«чистильників», що збирають паразитів зі шкіри, поверхні глотки й зябер більших риб – «пацієнтів», які іноді збираються біля домівок чистильників великими групами й «терпляче очікують лікаря у приймальні». Самі чистильники звичайно яскраво забарвлені, що запобігає нападу на них. Одні з таких чистильників – рибки *Labroides dimidiatus*, які живуть у тропіках Тихого океану, – є реверсними гермафродитами, здатними змінювати стать протягом кількох хвилин. Вони живуть групами, у яких є вожак (великий самець) і гарем самок, серед яких великі особини домінують над дрібними. Самець активно перешкоджає перетворенню самок на самців, у разі його загибелі домінуюча самка негайно перетворюється на самця, займаючи його місце. Стосунки чистильників і великих риб-пацієнтів призвели до появи своєрідної мімікрії: деякі дрібні хижаки, які за формою і забарвленням нагадують чистильників, проникають у зяброві порожнини ошуканих пацієнтів і виривають у них шматки зябер.

Для видів, що ведуть усамітнений спосіб життя, часто характерне захисне забарвлення й потужне озброєння (шипи, гострі промені плавців, що іноді мають в основі отруйні залози тощо). Такі риби часто здатні генерувати спеціальні звукові сигнали, пов'язані з пошуком особин протилежної статі й охороною території.

Важливим елементом життєвого циклу багатьох видів риб є міграції. Бувають активні й пасивні міграції. У першому випадку риби рухаються в обраному напрямку, іноді переборюючи сильні течії й пороги (наприклад, лососеві). У разі пасивних міграцій використовують силу течії. Обидві форми міграції звичайно доповнюють одна одну: активна – у дорослих, пасивна – у личинок і молоді (міграції личинок оселедця, вугра й ін.). Пасивна міграція спостерігається й у деяких малорухомих пелагічних риб, що живуть у районах кругових теплих течій (риба-місяць та ін.).

Під час активних міграцій риби орієнтуються за допомогою всіх органів чуття. Вважають, що особливо важливими є хімічні й температурні сприйняття. Хоча риби

здатні розрізняти навіть невеликі, у частки градуса, перепади температур, основним під час обирання напрямку, напевно, слугує хімічне чуття. Дорослі вугрі орієнтуються на підвищення солоності, а лососі, навпаки, – на зменшення.

Під час входження в ріку риби орієнтуються за допомогою хімічної пам'яті, що зберегла з личинкового періоду запах «рідної» ріки. Спостереження за поведінкою зграй тихоокеанських лососів, які мігрують у морі, дають підстави припустити, що вибір загального напрямку до рідного берега може відбуватися й завдяки орієнтації за сонцем чи астронавігації.

У житті багатьох риб міграції різного типу чергуються. Після нересту, під час кормових міграцій риби переходять у багаті на корми «пасовища». Частина видів тримається на цих кормових ділянках більш-менш осіло до наступного циклу розмноження, інші постійно блукають у пошуках їжі. З настанням термінів чергового розмноження починаються нерестові міграції. У багатьох прісноводних і деяких морських риб північних і помірних широт після нагулу відбуваються зимувальні міграції. На місцях зимівель у стані мінімальної активності риби переживають зимовий період. У прісних водоймах місцями зимівель звичайно є найглибші ділянки – «ями». У наших ріках у ямах зимують лящ, карась, короп, судак. Риби мало рухаються, стоять поряд одна з одною, іноді в кілька шарів. Азовська хамса на зимівлю мігрує у глибше Чорне море.

Початок зимувальних міграцій визначений фізіологічним станом риб (кількістю накопиченого жиру, появою «холодних» ферментів та ін.) і зміною зовнішніх умов (температури, солоності, вмісту кисню). Без жирового запасу зимувальна міграція може не відбутися. Наприклад, хамса, що має жирність до 14%, не мігрує з Азовського моря навіть у разі різкого зниження температури води, якщо жирність становить 14–17%, вона починає міграцію за умови зниження температури до 9–14°C, а в разі жирності близько 22% дружно мігрує навіть за невеликого зниження температури. Іноді на зимівлю йдуть статевозрілі популяції, а незрілі особини продовжують кормитися цілу зиму (лящ, судак та ін.).

Динаміка чисельності риб відображає взаємодію їхніх популяцій зі середовищем. Її характер зумовлений багатьма чинниками: тривалістю життя особин виду, особливостями і темпом розмноження, забезпеченістю їжею, смертністю й мінливістю чинників середовища (коливаннями рівня води, температури і вмісту кисню, змінами потужності й напрямку морських течій та ін.). У моноциклічних видів, що розмножуються тільки один раз, наприкінці життя, чисельність популяцій менш стійка, їй властиві більші коливання, ніж у довгоживучих поліциклічних видів. Стійкість чисельності залежить від забезпечення їжею; значний вплив мають вороги й харчові конкуренти. Завдяки більшій стабільності фізико-хімічних умов у водному середовищі, особливо в морях, порівняно зі суходолом, коливання чисельності риб мають меншу амплітуду, ніж багатьох наземних тварин.

Останнім часом значно зросла увага міжнародної спільноти до впливу господарської діяльності людини на динаміку чисельності риб: налагоджується регламентування промислу, покращується контроль забруднення води промисловими й іншими відходами, впроваджуються коштовні програми ренатуралізації водойм тощо.

### 4.2.3. Систематика класу кісткових риб і характеристика представників окремих рядів

Систему класу кісткових риб постійно ревізують, удосконалюють. Одним із найбільш вдалих вважають варіант Т.С. Расса і Г.У. Лінберга.

Система кісткових риб Т.С. Расса і Г.У. Лінберга (1971)	Система кісткових риб Дж. Нельсона (2006)
Клас Кісткові риби Osteichthyes	Клас Променепері риби Actinopterygii
Підклас Лопатепері риби Sarcopterygii	Підклас Хрящові ганоїди Chondrostei
Надряд Кистепері риби Crossopterygimorpha	Ряд Осетроподібні Acipenseriformes
† Ряд Рипідистоподібні Rhipidistiformes	Ряд Багатопероподібні Polypteriformes
Ряд Целакантоподібні Coelacanthiformes	Підклас Новопері риби Neopterygii
Надряд Дводишні риби Dipneustomorpha	Відділ Голостеї Holostei
† Ряд Диптеридоподібні Dipteridiformes	Ряд Панцирникоподібні Lepisosteiformes
Ряд Рогозубоподібні Ceratodiformes	Ряд Амієподібні Amiiformes
Ряд Дволегеноподібні Lepidosireniformes	Відділ Костисті риби Teleostei
Підклас Променепері риби Actinopterygii	Ряд Араваноподібні Osteoglossiformes
† Надряд Палеоніски Palaeonisci	Ряд Хіодоноподібні Hiodontiformes
Надряд Ганоїдні Ganoideomorpha	Ряд Тарпоноподібні Elopiformes
Ряд Осетроподібні Acipenseriformes	Ряд Альбулеподібні Albuliformes
Ряд Багатопероподібні Polypteriformes	Ряд Спиношиподібні Notacanthiformes
Ряд Амієподібні Amiiformes	Ряд Вугроподібні Anguilliformes
Ряд Панцирникоподібні Lepisosteiformes	Ряд Мішкоротоподібні Saccopharyngiformes
Надряд Клюпеоїдні Clupeomorpha	Надряд Оселедцеві Clupeomorpha
Ряд Тарпоноподібні Elopiformes	Ряд Оселедцеподібні Clupeiformes
Ряд Гоноринхоподібні Gonorhynchiformes	Надряд Остаріофізи Ostariophysii
Ряд Оселедцеподібні Clupeiformes	Ряд Гоноринхоподібні Gonorynchiformes
Ряд Лососеподібні Salmoniformes	Ряд Короподібні Cypriniformes
Ряд Міктофоподібні Mictophiformes	Ряд Хараціноподібні Characiformes
Ряд Цетомімоподібні Cetomimiformes	Ряд Гімнотоподібні Gymnotiformes
Надряд Араваноїдні Osteoglossomorpha	Ряд Сомоподібні Siluriformes
Ряд Араваноподібні Osteoglossiformes	Надряд Протакантоптеригії Protacanthopterygii
Ряд Дзьоборилоподібні Mormyriiformes	Ряд Аргентиноподібні Argentiniformes
Надряд Ангвілоїдні Anguillomorpha	Ряд Лососеподібні Salmoniformes
Ряд Вугроподібні Anguilliformes	Ряд Щукоподібні Esociformes
Ряд Мішкоротоподібні Saccopharyngiformes	Ряд Корюшкоподібні Osmeriformes
Ряд Спиношиподібні Notacanthiformes	Надряд Стеноптеригії Stenopterygii
Надряд Циприноїдні Cyprinomorpha	Ряд Псевдодовгохвостоподібні Ateleopodiformes

Ряд Коропоподібні Cypriniformes	Ряд Голкоротоподібні Stomiiformes
Ряд Сомоподібні Siluriformes	Надряд Циклоскамати Cyclosquamata
Надряд Атериноїдні Atherinomorpha	Ряд Авлопоподібні Aulopiformes
Ряд Коропозубоподібні Cyprinodontiformes	Надряд Скопеломорфи Scopelomorpha
Ряд Атериноподібні Atheriniformes	Ряд Міктофоподібні Mictophiformes
Ряд Сарганоподібні Beloniformes	Надряд Лампридоморфи Lampridiomorpha
Надряд ПарAPERKOїдні Parapercomorpha	Ряд Лампридоподібні Lampriformes
Ряд Перкопсодібні Percopsiformes	Надряд Поліміксоморфи Polymuxiomorpha
Ряд Тріскоподібні Gadiformes	Ряд Поліміксоподібні Polymixiiformes
Надряд Перкоїдні Percomorpha	Надряд Паракантоптеригії Paracanthopterygii
Ряд Бериксодібні Beryciformes	Ряд Перкопсодібні Percopsiformes
Ряд Сонцевикоподібні Zeiformes	Ряд Жабоподібні Batrachoidiformes
Ряд Лампридоподібні Lampridiformes	Ряд Вудильникоподібні Lophiiformes
Ряд Колючкоподібні Gasterosteiformes	Ряд Тріскоподібні Gadiformes
Ряд Кефалеподібні Mugiliformes	Ряд Ошибнеподібні Ophidiiformes
Ряд Цілозябровикоподібні Synbranchiformes	Надряд Акантоптеригії Acanthopterygii
Ряд Окунеподібні Perciformes	Ряд Кефалеподібні Mugiliformes
Ряд Скорпеноподібні Scorpaeniformes	Ряд Атериноподібні Atheriniformes
Ряд Камбалоподібні Pleuronectiformes	Ряд Сарганоподібні Beloniformes
Ряд Скалозубоподібні Tetraodontiformes	Ряд Китовидкоподібні Cetomimiformes
Надряд Батрахоїдні Batrachoidomorpha	Ряд Коропозубоподібні Cyprinodontiformes
Ряд Пегасоподібні Pegasiformes	Ряд Стефанобериксодібні Stephanoberyciformes
Ряд Батрахоподібні Batrachoidiformes	Ряд Бериксодібні Beryciformes
Ряд Присоскоподібні Gobiesociformes	Ряд Зеусоподібні Zeiformes
Ряд Вудильникоподібні Lophiiformes	Ряд Присоскоподібні Gobiesociformes
	Ряд Колючкоподібні Gasterosteiformes
	Ряд Іглицеподібні Syngnathiformes
	Ряд Цілозябровикоподібні Synbranchiformes
	Ряд Скорпеноподібні Scorpaeniformes
	Ряд Окунеподібні Perciformes
	Ряд Камбалоподібні Pleuronectiformes
	Ряд Чотиризубоподібні Tetraodontiformes
	Клас Лопатепері Sarcopterygii
	Підклас Целакантоморфи Coelacanthomorpha
	Ряд Целакантоподібні Coelacanthiformes
	Підклас Дводишні Dipnotetrapodomorpha
	Ряд Рогозубоподібні Ceratodontiformes

Примітка: † – вимерлі таксони.

Аміє- та панцирничкоподібні часто об'єднують у відділ кісткові ганоїди *Holostei*. Решту рядів поєднують у відділ костисті риби *Teleostei* (близько 20 тис. видів), яка має 8–10 нарядів, що налічують 30–40 рядів.

#### 4.2.3.1. Підклас Лопатепері риби *Sarcopterygii*

Луска космоїдна або кісткова. Хорда зберігається протягом усього життя, вона оточена цупкою сполучнотканинною волокнисто-еластичною оболонкою. Розвинені верхні й нижні дуги, у хвостовому відділі іноді помітні недорозвинені тіла хребців. Череп амфі- або автостилічний. У складі покривних кісток черепа є луската кістка. Хвіст гетероцеркальний (викопні) чи дифіцеркальний. Парні плавці в основі мають м'ясисту лопать, бісеріальні. У серці є артеріальний конус. Кишечник має спіральний клапан і відкривається у клоаку. Від черевного боку стравоходу відходять 1–2 міхурі, що виконують функцію легень. Знайдені у відкладах нижнього девону.

##### 4.2.3.1.1. Надряд Кистепері Риби *Crossopterygimorpha*

Мозковий череп поділяється на дві частини – нюхову і власне мозкову. Череп амфістилічний. Вторинні щелепи добре розвинені, зуби сильні, гострі. Скелет парних плавців з укороченою центральною віссю і добре розвиненим базальним елементом в основі. Прісноводні хижакі, що неодноразово проникали й у моря.

**Ряд Рипідистеподібні *Rhipidistiformes*.** Мозковий череп костеніє (у деяких груп – цілком). Є внутрішні ніздрі – хоани. Плавці з потужною м'ясистою основою. Ймовірно, вже в нижньому девоні були адаптовані до заселення водойм різного типу. На голові мали складну систему каналів бічної лінії. Розвиток легень давав змогу жити у водоймах із несприятливим кисневим режимом (надлишок гниючих решток), а під час їхнього пересихання – переповзати в інші водойми. Для цього використовували парні плавці. Вважається, що вже в середині девону від однієї з прісноводних груп рипідистій відокремилися примітивні земноводні. У кам'яновугільному періоді чисельність і розмаїтість рипідистій різко скоротилися, а на початку пермі вони вимерли, чому сприяла зросла конкуренція та прямий тиск з боку інших груп риб (целакантів, дводішних і променеперих, представники яких у кам'яновугільному періоді заселили майже всі типи водойм) і особливо – примітивних земноводних, розмаїття яких швидко зростало.

**Ряд Целакантоподібні *Coelacanthiformes*.** Представники цього ряду, вочевидь, відокремилися від примітивних рипідистій. Хоани відсутні. Хвіст дифіцеркальний, із додатковою середньою лопаттю. Плавці з міцними, але короткими основами й подовженими лопатями. Плавальний міхур погано розвинений. Жили у прісних водоймах, в палеозої проникли в моря. Проте у тріасі їх витіснили променепері. У юрі та крейді залишки целакантів ще трапляються, але в більш пізніх шарах не виявлені. Тому вони вважалися цілком вимерлою групою.

У 1938 р. біля берегів Південної Африки була впіймана невідома риба, яку Дж. Л.Б. Сміт визначив як целаканта і назвав *Latimeria chalumnae* (рис. 4.39). Виявило-

ся, що латимерії живуть у північній частині Мозамбікської протоки (між Мадагаскаром і Африкою) на глибинах до 300 м, ведуть придонний спосіб життя. Чисельність латимерії невелика: задокументовано лише трохи більше сотні випадків вилову риб.

Добре розвинена хорда має товсту, щільну й еластичну волокнисту оболонку. Головний



Рис. 4.39. Латимерія *Latimeria chalumnae*

мозок займає не більше одного відсотка об'єму мозкової коробки, заповненої, в основному жироподібною субстанцією. Плавальний міхур, подібно до легень двоцишних риб, відходить від черевного боку стравоходу, короткий і має вигляд трубки завдовжки 5–8 см, що переходить в оточений жиром тяж. У кишечнику є спіральний клапан, а в серці – артеріальний конус. У статевозрілої самки масою 78 кг у правому яєчнику (лівий редукований) було виявлено 19 ікринок діаметром 8–9 см і масою близько 300 г кожна; яйцеживородні. Латимерія – типовий реліктовий вид, її збереження до наших днів на обмеженій ділянці Світового океану – результат випадкового збігу сприятливих умов.

#### 4.2.3.1.2. Надряд Дводишні Риби *Dipneustomorpha*

Палеозойські двоцишні в мозковому черепі мали суцільний кістковий утвір або кілька окремих кісток. У сучасних видів хрящові скостеніння недорозвинені. Є внутрішні ніздрі – хоани. Череп автостилічний. Зуби утворюють потужні зубні пластинки. Хорда зберігається протягом усього життя. Є верхні й нижні (гемальні) дуги, а у деяких викопних форм – тіла хребців. Скелет парних плавців бісеріального типу. В еволюції простежується зміщення непарних плавців назад і злиття їх із хвостовим плавцем. Луска космоїдна або кісткова. У сучасних видів є одна або дві легені – виступає черевного боку стравоходу. Намічається поділ передсердя й утворення легеневого кола кровообігу.

Дводишні – бічна, спеціалізована гілка, що відокремилася від примітивних кистеперих ще в нижньому девоні. Поділяються на три ряди; шість сучасних видів мають реліктовий характер поширення.

**Ряд Диптеридіоподібні *Dipteridiformes*.** Сюди належать вимерлі двоцишні зі середнього і верхнього девону, розповсюджені у прісних водоймах усієї земної кулі. Для них характерна космоїдна луска, велика різноманітність покривних кісток, редукція вторинних щелеп, наявність конічних зубів (не злитих у зубні пластинки), наявність зачатків тіл хребців. У палеозойських форм, імовірно, вже було легеневе дихання і здатність впадати у стан своєрідної сплячки на час пересихання водойм (викопні «кокони» знайдені в пермських відкладах).

**Ряд Рогозубоподібні, або Однолегеневоподібні, Ceratodiformes.** Мозковий череп майже цілком хрящовий. Покривні кістки нечисленні. Вторинних щелеп немає. Парні плавці добре розвинені. Мали тільки одну легеню. Луски кісткові, великі.

Зараз існує тільки один вид – рогозуб – *Neoceratodus forsteri* (кілька водойм у Західній Австралії). Досягає довжини до 1,5 м і маси понад 10 кг. Живе у зарослих ріках з повільною течією. Період посухи переживає в ямах, які залишилися від русла. Кожні 40–50 хв спливає і гучно вентилює легені. У випадку повного висихання ями гине. Живиться безхребетними, хоча в кишечнику звичайно багато дрібно стертих рослинних залишків. Ікру (до 6–7 мм у діаметрі) відкладає на водяні рослини. Мальки дихають переважно зябрами. Після розсмоктування жовткового мішка стають більш рухливими, тримаються на плесах, живлячись нитчастими водоростями. Грудні плавці з'являються на 14-й день після вилуплення. З цього часу починає функціонувати легеня. Черевні плавці формуються через 2,5 місяці. Рогозубів інтенсивно винищували через смачне м'ясо. Тепер вони перебувають під охороною.

**Ряд Дволегеневоподібні Lepidosireniformes.** Мозковий череп майже цілком хрящовий. Покривні кістки нечисленні. Вторинних щелеп немає. Зубні пластинки з гострими гребенями. Парні плавці мають вигляд щупалець; їхній скелет утворений тільки почленованою центральною віссю. Дрібні циклоїдні луски глибоко занурені у шкіру. Легені – парні. Розвиток з метаморфозом: у личинок розвиваються шкірні зовнішні зябра, що зникають з початком функціонування легень. Нечисленні викопні залишки виявлені в пермських горизонтах США і на Російській платформі. Зараз відомо п'ять видів двох родів.



Рис. 4.40. Великий протоптер *Protopterus aethiopicus*

Чотири види роду *Protopterus* живуть у Центральній Африці (рис. 4.40). Найбільший завдовжки 2 м, найменший – лише 30 см. Живуть на плесах рік і в тимчасових озерах. Ведуть сутінковий і нічний спосіб життя. Живляться різноманітною тваринною їжею: кільчаками, молюсками, земноводними, рибами. Плавають, змієподібно вигинаючи тіло, або повзають серед водяної рослинності. У шкірі плавців, особливо грудних, численні смакові пуп'янки: як тільки плавець

торкнеться їстівного предмета, риба розвертається і хапає здобич. Часом піднімаються на поверхню й через ніздрі набирають у легені атмосферне повітря.

У посуху, коли рівень води знижується до 5–10 см, протоптерус риє нору. Ґрунт захоплює ротом, подрібнює і викидає назовні крізь зяброві щілини. Викопавши вертикальний хід, риба розширює його кінець і завмирає у зігнутому навпіл положенні, головою догори. Після спаду рівня води ґрунт закриває вхід у нору. Камера великих риб розташовується на глибині до півметра. За рахунок затвердіння шкірного слизу



навколо риби утворюється щільний кокон (товщина його стінок – усього 0,05–0,06 мм); у верхній частині кокона з'являється тонка трубочка, якою повітря проникає до голови. У такому стані риба залишається до наступного періоду дощів, близько 6–9 місяців (в експерименті – понад чотири роки).

У період сплячки енергетичним резервом слугує не тільки жир, а й м'язи. Продукти азотистого обміну перетворюються на сечовину, менш токсичну порівняно з аміаком (кінцевим продуктом обміну в період активного життя). Вона не виводиться, а накопичується, становлячи до кінця сплячки 1–2% маси риби. Механізми, що забезпечують стійкість організму до таких високих концентрацій сечовини, ще не з'ясовані.

У період дощів ґрунт поступово розмокає, вода заповнює повітряну камеру, і риба, прорвавши кокон, висуває голову, вдихаючи повітря. Через кілька годин вона залишає нору. З часом сечовина виводиться назовні через зябра й нирки.

Після сплячки починається період розмноження. У нору, вириту самцем, самка відкладає до 5 тис. ікринок діаметром 3–4 мм. Личинки мають великий жовтковий мішок і 4 пари пір'ястих зовнішніх зябер. Увесь період інкубації та в перші тижні життя личинок самець перебуває біля гнізда й активно його захищає. Личинковий період триває 3–4 тижні.

У басейні Амазонки живе американський лусковик, або лепідосирен, *Lepidosiren paradoxa*. Заселяє переважно тимчасові водойми, від посухи рятується закопуючись так само, як протоптеруси. Але кокон у лепідосирена не утворюється – тіло сплячої риби оточене лише слизом.

Самець також охороняє ікру й молодь. У цей час на його черевних плавцях розвиваються багаті на капіляри розгалужені шкірясті вирости довжиною 5–8 см. Остаточно не з'ясовано, чи ці вирости сприяють насиченню киснем води у гніздовій камері, чи компенсують неможливість використання легеневого дихання в норі. Після періоду розмноження вирости розсмоктуються.

Місцеве населення цінує смачне м'ясо лепідосирена й інтенсивно винищує цих риб. М'ясо протоптерусів також смачне, тому місцями вони мають промислове значення.

#### 4.2.3.2. Підклас Променепері Actinopterygii

Цей підклас поєднує більшість сучасних риб – приблизно 20 тис. видів; представники саме цього підкласу населяють водойми всіх типів: від багатокілометрових глибин океану та солоних озер до струмків і підземних джерел.

Луска ганоїдна, або кісткова – циклоїдна чи ктеноїдна. У деяких видів луски, зростаючись, можуть утворювати кісткові пластинки; у частини видів шкіра гола (редукція луски). Добре розвинена хорда в щільній оболонці зберігається лише в окремих представників древніх груп; звичайно розвиваються амфіцельні кісткові хребці. У покривних кістках черепа відсутня луската кістка. Череп гіюстилічний. Хоан немає. Хвіст гетероцеркальний у древніх і гомоцеркальний у більш молодих груп. Внутрішній скелет парних плавців не має центральної осі й утворений радіально розташованими елементами. Лопаті парних і непарних плавців підтримуються

кістковими променями – лепідотрихіями, звідси і назва підкласу – променепері. Артеріальний конус у серці є тільки в представників древніх груп; у костистих риб від артеріального конуса залишаються тільки два клапани, одночасно розвивається потовщення стінок початкової частини аорти – цибулина аорти. Спіральний клапан кишечника зникає, зберігаючись у скороченому вигляді лише у древніх груп, а сам кишечник подовжується. Клоака відсутня; кишечник закінчується анальним отвором. Плавальний міхур розвивається як виріст спинної частини стравоходу; у деяких видів він повторно редукується.

Викопні залишки променеперих виявлені у прісноводних відкладах середнього девону в різних районах Європи й Азії; з кам'яновугільного періоду жили вже в усіх водоймах Земної кулі. Еволюція, що тривала не менше 320–350 млн років, зумовила велике розмаїття променеперих. Система підкласу складна й остаточно не з'ясована. У підклас найчастіше зараховують 10–12 надрядів (з них один – тільки з вимерлими формами), що поєднують 35–60 рядів (10–16 рядів – тільки вимерлі форми).

#### 4.2.3.2.1. Надряд Палеоніски *Palaeonisci*

Луска ганоїдна. Тіла хребців відсутні або зачаткові. У черепі – численні покривні кістки. Верхньощелепна кістка щільно з'єднана із зовнішньою крилоподібною і передпокришковою кістками. Хвостовий плавець гетероцеркальний і його верхня лопать вкрита ганоїдною лускою. Форма тіла різноманітна; розміри дрібні й середні. Існували зі середнього девону до початку крейдового періоду. Від палеонісків походять усі інші групи променеперих риб.

#### 4.2.3.2.2. Надряд Ганоїдні *Ganoidomorpha*

Прямі нащадки палеонісків. Викопні залишки відомі з пермі, у мезозойську еру розмаїтість груп і кількість видів різко зростає, але вже з крейди починається вимирання та занепад багатьох груп. Одночасно починається розквіт і бурхлива еволюція інших груп променеперих, поєднаних під збірною назвою костистих риб *Teleostei*. Крім чотирьох рядів ганоїдних, невелика кількість видів яких живе й у наш час, відносять до 5–7 рядів, представлених вимерлими формами.

Луска ганоїдна (рідко) або кісткова циклоїдна; іноді злиті луски утворюють кісткові пластинки. Хвостовий плавець гетероцеркальний. У серці більшості видів є артеріальний конус, у кишечнику – спіральний клапан. Плавальний міхур у деяких форм редукований.

**Ряд Осетроподібні *Acipenseriformes*.** Представників цього ряду раніше об'єднували у групу хрящових ганоїдів *Chondrostei*. Сучасні види мають багато архаїчних рис будови. На верхній лопаті гетероцеркального хвоста є ганоїдні луски; дуже характерні утворені зі зрослих лусок кісткові пластинки – жучки, розташовані на тілі п'ятьма правильними поздовжніми рядами. Зберігається добре розвинена хорда у щільній оболонці; тіл хребців немає, але наявні хрящові верхні й нижні (гемальні) дуги. Поверх хрящового мозкового черепа утворився панцир із численних покривних кісток. У скелеті парних плавців добре розвинені радіалії. У верхній частині зябрової

покришки часом зберігається рудимент бризкальця. У серці розвинений артеріальний конус, а в кишечнику – спіральний клапан. Відомі з тріасу, хоча ніколи не були численними. Тепер живе 25 видів двох родин; трапляються тільки в північній півкулі.

Родина осетрові *Acipenseridae* об'єднує три роди з 23 видами, з них шість трапляється в наших водах. Найбільші розміри має білуга *Huso huso*, яка живе в Чорному, Азовському, Каспійському морях і у східній частині Середземного моря; розмножується в ріках, які впадають у ці моря, у віці 9–23 років, при довжині 1,5–2 м. Окремі особини доживають до 100 років, досягаючи 5,5 м довжини і маси більше 1,5 т.

Рід осетрів *Acipenser* налічує 16 видів (5 видів живуть у наших водах). Найбільш відомі – атлантичний, сибірський, амурський, північноамериканський та інші осетри, севрюга, стерлядь (рис. 4.41), шип. Зі згаданих видів тільки стерлядь постійно живе в ріках. Інші – прохідні риби, що нерестяться в ріках на ділянках з гальково-кам'янистим дном за сотні й тисячі кілометрів від устя. Після нересту (він буває щороку або через рік) дорослі риби повертаються в море. Деякі особини осетрів доживають до 30–60 років, сягаючи завдовжки 2,5 м і маси 100–120 кг; максимальна довжина стерляді 1–1,2 м, маса – 16 кг.



Рис. 4.41. Стерлядь *Acipenser ruthenus*

У багатьох видів прохідних осетрових виражені дві раси: риби озимої раси входять у ріки восени, зимують у них і після нересту навесні скочуються в море; риби ярової раси входять у ріки навесні, нерестяться наприкінці весни – на початку літа, і відразу ж ідуть у море. Наявність двох рас дає змогу позмінно використовувати нерестовища і харчові ресурси; крім того, озимі популяції легше досягають далеких нерестовищ у верхів'ях рік.

У ріках, що впадають в Аральське море (Аму-Дар'я, Сирдар'я), живе три види псевдолопатоносів – рід *Pseudoscaphirhynchus*.

Родина веслоносів *Polyodontidae* на сьогодні представлена двома видами: веслоніс *Polyodon spathula* сягає 2 м довжини і маси 75 кг, живе в озерах і ріках басейну Міссісіпі; псефур – *Psephurus gladius* населяє басейн річки Янцзи (Китай), іноді досягає 7 м у довжину.

Дорослі осетроподібні риби живляться донними безхребетними, а великі особини – рибою. Веслоніс – типовий планктофаг; він плаває з відкритим ротом, проціджуючи воду через зяброві щілини й утримуючи планктонні організми густою сіткою зябрових тичинок.

Осетроподібні цінуються завдяки смачному м'ясу. «Чорна» (ще – паюсна, зерниста) ікра – також добре відомий делікатес. Непомірний промисел і забруднення рік призвели до того, що чисельність осетроподібних повсюдно різко знизилася; місцями осетри зникли.

**Ряд Багатопероподібні Polypteriformes.** Тіло цих риб, як панциром, вкрите ромбічними тришаровими космо-ганоїдними лусками (рис. 4.42). Амфіцельні хребці костеніють, добре розвинені кісткові ребра. Рот кінцевий; зберігається рудимент бризкальця. Спинний плавець розчленований на ряд маленьких плавців. Хвостовий плавець зовні майже рівнолопатовий. «Легеня» – комірчастий міхур, як у дводишних, відшнуровується від черевного боку стравоходу. У кишечнику добре розвинений спіральний клапан, у серці – артеріальний конус.



Рис. 4.42. Нільський багатопер *Polypterus bichir*

Близько 10 видів 2 родів багатоперів живуть у ріках і озерах тропічної Африки. Досягають 1,2 м завдовжки. Нереститься у період дощів. Ікра дрібна, до 1,3 мм у діаметрі, приклеюється до підводної рослинності. У личинки добре розвинені грудні плавці й великі пір'ясті зовнішні зябра.

**Ряд Амієподібні Amiiformes.** Цей ряд разом із панцирнікоподібними (див. нижче) нерідко поєднують у групу (надряд) кісткових ганоїдів Holostei. До наших днів дожили два роди. Для кісткових ганоїдів характерна наявність ганоїдної луски (в амієподібних редукується), менший ступінь окостеніння мозкового черепа. Хвостовий плавець не виразно гетероцеркальний. Плавальний міхур із комірчастими стінками слугує додатковим органом дихання й відкривається на спинному боці початку стравоходу.

Єдиний сучасний вид – амія *Amia calva* населяє заболочені мілководні водойми Північної Америки. Тіло вкрите циклоїдною лускою. Хребці амфіцельні. У серці зберігається вкорочений артеріальний конус, а в кишечнику – дещо зменшений спіральний клапан. Активний хижак. Перед нерестом самець амії будує гніздо з рослинних залишків. Самка відкладає туди 20–70 тис. ікринок. Мальки прикріплюються до стінок гнізда за допомогою клейкого секрету розташованої на рилі залози. Самець охороняє гніздо кілька місяців. Промислове значення невелике.

**Ряд Панцирнікоподібні Lepisosteiformes.** Відомі з верхньої крейди. Зараз 6–7 видів одного роду панцирників, або панцирних шук, *Lepisosteus* населяють озера й ріки в Північній і Центральній Америці та на Кубі. Подовжене тіло вкрите щільним панциром із рухливо зчленованих ганоїдних лусок (рис. 4.43). Шар ганоїну вкриває також покривні кістки голови. У серці



Рис. 4.43. Панцирник плямистий *Lepisosteus oculatus*

є артеріальний конус, у кишечнику – спіральний клапан. Деякі види сягають 3–4 м довжини й понад 150 кг ваги. Хижаки, що живляться переважно великою рибою; здобич звичайно підстерігають. Нестачу кисню у воді поповнюють, заковтуючи повітря у плавальний міхур. Місцями мають промислове значення.

### 4.2.3.3. Група Костисті риби Teleostei

Як уже зазначали, решту променеперих риб поділяють на 8–10 надрядів. Раніше вони утворювали групу костистих риб Teleostei, але тепер цій групі не надають певного таксономічного рангу на тій підставі, що надряди, які входять у цю групу, можуть походити від різних предків – кісткових ганоїдів. До ознак костистих риб належать: кісткові луски (у деяких вимерлих були й ганоїдні); значне скостеніння мозкового черепа (є верхня потилична кістка); менше число кісток у нижній щелепі (звичайно три); розвинені кісткові промені, що підтримують шкірястий край зябрової покритишки; хвостовий плавець гомоцеркальний; артеріальний конус вкорочений і функціонально замінений цибулиною аорти; в кишечнику спірального клапана немає; плавальний міхур із гладкими внутрішніми стінками, зв'язаний каналом зі спинною поверхнею початкової частини стравоходу (в онтогенезі цей зв'язок може зникати, а у частини видів плавальний міхур повторно редукується).

Костисті риби вперше з'являються в середньому тріасі, а з кайнозойської ери поширюються повсюдно, утворюючи надзвичайне різноманіття форм (більше 90% нині живучих видів риб).

#### 4.2.3.3.1. Надряд Клюпеоїдні Clupeomorpha

Надряд включає шість рядів – близько 1 200 видів. Луска циклоїдна (є винятки). Кісткові промені плавців почленовані, м'які. Спинний плавець один, у деяких груп є маленький жировий плавець. У мозковому черепі багато хряща.

**Ряд Оселедцеподібні Clupeiformes.** Риби мають стиснуте з боків сріблясте тіло. Немає бічної лінії (у звичному вигляді – як рядка продірявлених лусок). Зуби дрібні або їх нема. Переважно зграйні пелагічні риби, що населяють моря всієї Земної кулі; трапляються прохідні (живуть у морі, для розмноження йдуть у ріки) та прісноводні форми. Більше 300 видів у чотирьох родинах. Мають велике промислове значення.

У родині оселедцевих Clupeidae приблизно 190 видів. Розповсюджений норвезький оселедець *Clupea harengus* досягає 36–40 см, живе до 20–25 років. Розмножується поблизу берегів Норвегії, Ісландії, Гренландії, Канади. Балтійська форма цього оселедця відома як салака. Шпрот європейський *Sprattus sprattus* (рис. 4.44)

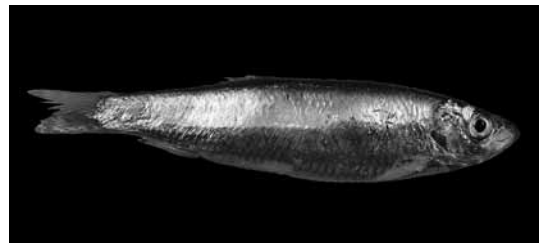


Рис. 4.44. Шпрот європейський *Sprattus sprattus*

трапляється від Норвегії до Середземного й Чорного морів. На четвертому році життя риба сягає довжини 12–15 см. Восени жир становить 12–15% маси тіла. Добувають шпроти у великих кількостях.

У Чорному й Каспійському морях живе прохідний оселедець чорноспинка *Caspiolosa kessleri* завдовжки до 50 см. На нерест іде у ріки, долаючи іноді за добу до 30–70 км. Після нересту частина плідників гине, інші скочуються в море й після нагулу в наступному році знову розмножуються. В Азовському, Чорному, Каспійському морях живуть чотири види тюльок (кілюк) роду *Clupeonella*. Вони є кормом для багатьох цінних риб, у тому числі й оселедців. Можуть накопичувати велику кількість жиру (6–19% маси тіла). Їх інтенсивно виловлюють. Широко застосовується лов на світло: зграї тюльок уночі приваблюють до судна зануреною у воду потужною лампою і через шланги засмоктують насосами.

Родина анчоусові *Engraulidae* налічує до 100 видів дрібних зграйних риб, розповсюджених головним чином у теплих водах. Ведуть пелагічний спосіб життя, живлячись планктоном. Від оселедцевих відрізняються великими розмірами ротового отвору. Хамса, або європейський анчоус, *Engraulis encrasicolus* зграями зимує в Чорному морі поблизу берегів на значній глибині з температурами близько 8°C. Навесні піднімається у приповерхневі шари води й починає посилено житися. Влітку косяки хамси розсіюються по Чорному й Азовському морях, нагулюють жир і нерестяться. Запаси жиру становлять 23–28% маси тіла. Живуть до 3 років (максимальна довжина – 10–12 см). Хамсою живляться риби і птахи, вона є важливим об'єктом промислу.

**Ряд Лососеподібні Salmoniformes.** У складі ряду 8–9 підрядів, що включають 28–30 родин із 400 видами. У багатьох видів є жировий плавець. Морські (деякі – глибоководні), прохідні та прісноводні.

Представники родин лососевих, сигових і харіусових – цінні промислові риби, крім смачного м'яса, відомі «червоною» ікрою. Найбільше промислове значення мають прохідні тихоокеанські лососі роду *Oncorhynchus*: горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, кета *Oncorhynchus keta*, чавича *Oncorhynchus tshawytscha* та ін. До цього ж роду належить райдужна форель *Oncorhynchus mykiss* (в Америці відома як сталеголовий лосось). Під час нерестових міграцій риби піднімаються у ріки до ділянок із гальковим ґрунтом і швидкою течією. Кета по Амуру й Уссурі проходить до 1 200 км, а чавича по р. Юкон – навіть до 4 000 км, пропливаючи по 50 км за добу. У ріках не живляться; запаси жиру знижуються з 8–10 до часток відсотка. В цей час у риб з'являється шлюбне вбрання: змінюється забарвлення, у самців збільшуються і викривляються щелепи, виростає горб. Восени після нересту тихоокеанські лососі гинуть. Навесні їхнє м'ясо (м'язові волокна) слугує джерелом біогенної речовини у бідних на органіку річках, зумовлює розвиток кормової бази молодих риб.

Лососі роду *Salmo*, які живуть у водоймах басейну Атлантичного океану, також розмножуються в ріках, однак після нересту не гинуть. Найбільш відома з них сьомга *Salmo salar*, що досягає 1,5 м довжини і маси 38 кг. Кумжа *Salmo trutta* утворює форми прохідні (чорноморський, каспійський лососі) й осілі, які живуть переважно

в гірських ріках, струмках і озерах із чистою, холодною, прозорою водою; ці осілі форми називають форелями (рис.4.45). Форель струмкова *Salmo trutta fario* є у Карпатах. Ще з цього ряду (з родини харіусових) у нашій фауні маємо харіуса європейського *Thymallus thymallus*, головатицю *Hucho hucho* (в притоках Тиси; сягає довжини понад метр і маси до 25 кг) . На Європейській Півночі й у багатьох районах Сибіру живуть прохідні й осілі види роду *Coregonus*: ряпушки, сиги, омуль, пелядь, пиж'ян, муксун. Це риби масою 1–2, рідко 3–5 кг, зі смачним ніжним і жирним м'ясом.

У багатьох районах чисельність лососевих риб підірвана промислом і браконьерством, забрудненням води, сплавом лісу, будівництвом гребель.

До підряду корюшкових *Osmeroi-dei* належить п'ять родин переважно прісноводних і солонуватоводних риб. Європейська корюшка *Osmerus eperlanus* досягає довжини 20 см; найбільше промислове значення має мойва *Mallotus villosus*.

Підряд *Esocoi-dei* в багатьох варіантах сучасних систем розглядається як окремий ряд **Щукоподібні *Esociformes***. Добре відома щука звичайна *Esox lucius* поширена у водоймах різних типів усієї північної півкулі (інші чотири види щук мають обмежені ареали). Досягає довжини 1,5 м і маси понад 35 кг; достовірно визначений граничний вік – 33 роки (повідомлення про те, що можуть доживати до 100 і більше років, поки що не підтвержені). Один із представників ряду умбра звичайна, або євдошка, *Umbra krameri*, який живе у водоймах Закарпаття, занесений до Червоної книги України (рис. 4.46).

**Ряд Міктофоподібні *Mystophiformes***. Понад 380 видів морських риб; значна частина – глибоководні. Як правило, мають жировий плавець і органи свічення. Найчисленніша родина світних анчоусів *Mystophidae* налічує понад 200 видів; найбільш масові види мають промислове значення.

#### 4.2.3.3.2. Надряд Араваноїдні *Osteoglossomorpha*

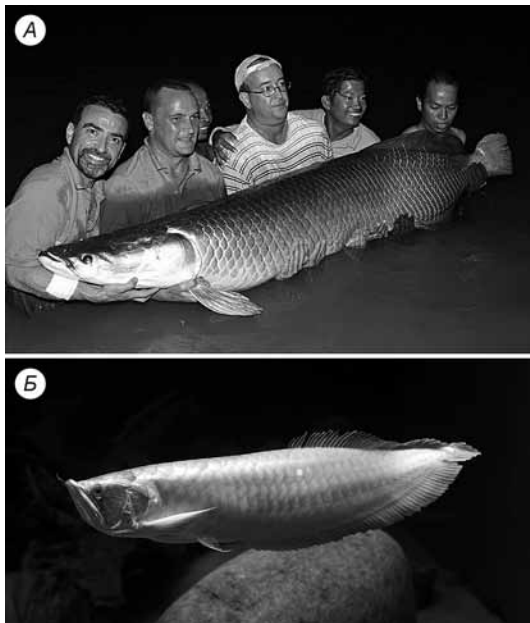
Невелика давня група риб. У деяких видів плавальний міхур є додатковим органом дихання (має густу капілярну сітку або навіть слабко комірчасті стінки). Прісноводні, трапляються у тропіках.



Рис. 4.45. Кумжа *Salmo trutta*



Рис. 4.46. Умбра європейська *Umbra krameri*



**Рис. 4.47.** Арапайма *Arapaima gigas* (А) і аравана *Osteoglossum bicirrhosum* (Б)

**Ряд Араваноподібні Osteoglossiformes.** Близько десятка видів, що населяють зарослі водойми тропічної зони. У водах Бразилії живе арапайма *Arapaima gigas* завдовжки до 4 м і масою до 200 кг (за іншими даними – 2,3 м і 133 кг) (рис. 4.47, А). Інші види набагато дрібніші. Аравана *Osteoglossum bicirrhosum* (рис. 4.47, Б), яка також живе в Амазонці, останнім часом стала популярною в акваріумістів. При довжині 50 см ця риба може вистрибувати з води на висоту до 3 м, полюючи на крупних комах.

**Ряд Дзьоборилоподібні Mormyriiformes.** Приблизно 110 видів, які живуть у водоймах тропічної Африки. Частина досягає довжини 1–1,5 м; тіло подовжене. У нижній частині хвостового відділу в усіх видів є електричні органи, що генерують навколо риби

електричне поле. Його зміна при вторгненні в поле будь-якого тіла сприймається нервовими закінченнями, особливо численними на голові. Ця особливість забезпечує орієнтацію риб у каламутній воді, а також комунікацію. У зв'язку з цим помітно збільшуються розміри головного мозку, особливо мозочка. У видів роду *Mormyrus* маса мозку досягає навіть 2% маси тіла, що можна порівняти лише з розвитком головного мозку у птахів і ссавців. Частина видів має місцеве промислове значення.

#### 4.2.3.3.3. Надряд Ангвілоїдні *Anguillomorpha*

Мають змієподібне тіло. Шкіра гола, слизиста; у частини видів збереглася рудиментарна циклоїдна луска. Черевних плавців у сучасних форм звичайно немає, у частини видів редуковані грудні плавці. У хребті до 260 хребців. Плавальний міхур з'єднаний зі стравоходом; у частини видів редукований. Включає три ряди.

**Ряд Вугреподібні Anguilliformes.** Понад 350 видів із 20–30 родин. Риби дрібних, середніх і великих розмірів (до 3 м довжиною і вагою більше 60 кг). Ведуть придонний спосіб життя, ховаючись у норах, в ущелинах між камінням. Трапляються як на невеликих глибинах, так і на глибині 2–4 км. Більш численні й різноманітні у тропіках. Хижаки; поїдають донних безхребетних, нападають на риб.

Частина видів розмножується лише раз у житті. Ікру відкладають у відкритому морі. Розвиток з перетворенням: з ікринки виходить личинка-лептоцефал із маленькою головою і сплюсненим з боків напівпрозорим листоподібним тілом. Личинкова стадія у деяких видів триває кілька років. Описано гігантських лептоцефалів, що



досягали довжини 1,8 м. Наразі вважають, що це неотенічні (тобто здатні до статевого розмноження) личинки. Багато видів – важливі об’єкти промислу.

Річкові вугри роду *Anguilla* – прохідні риби. Річковий вугор європейський *Anguilla anguilla* живе в ріках і озерах Європи від Чорного до Балтійського моря. Живиться безхребетними і дрібними рибами. За довжини 1–1,5 м і маси 1–6 кг (при цьому жир становить 19–27% маси тіла), у віці 9–12 років (іноді й пізніше) вугри мігрують униз по ріках (у росисті ночі переповзають по заболочених низинах із озер у ріки) і йдуть у море. В цей час починають розвиватися статеві залози, збільшуються розміри очей, починається дегенерація кишечника і плавального міхура, змінюється забарвлення. Нерест відбувається в Саргасовому морі – найбільш солоному й теплому районі Атлантичного океану. Після нересту дорослі риби гинуть. До берегів Європи лептоцефалів річкового вугра приносить Гольфстрім. У віці 2,5–3 років при довжині 6–9 см личинки перетворюються на скляних вугрів – мальків із напівпрозорим тілом, які вже активно проникають у ріки, під час повені заселяють заплавні озера. Тут вони ростуть протягом 6–9 років до початку нерестової міграції.

Мурени Muraenidae (досягають 3 м довжини) мають яскраве забарвлення; грудних плавців немає, зуби дуже міцні. Активні хижаки, що підстерігають здобич в укриттях на дні; можуть бути небезпечні для пірнальників.

**Ряд Мішкоротоподібні Saccopharyngiformes.** Близько 10 видів морських риб, які живуть на глибині 1–5 км. Гігантська паща становить до 20% довжини тіла; над нею ледь помітна маленька голова. Дуже сильно змінений скелет щелепної та під’язикової дуг. Здатні заковтувати здобич майже таких самих розмірів, як і вони.

#### 4.2.3.3.4. Надряд Циприноїдні Cyprinomorpha

Надряд містить два ряди з понад 4 500 видів. Луска циклоїдна або тіло голе. Плавальний міхур зберігає зв’язок зі стравоходом. Є веберів апарат: фрагменти перших чотирьох хребців перетворюються на кісточки, які передають зміну тиску в плавальному міхурі на лабіринт внутрішнього вуха. Становлять приблизно половину всіх видів прісноводних риб; у морях майже не трапляються.

**Ряд Коропоподібні Cypriniformes.** Ряд налічує понад 3 200 видів 25–29 родин трьох підрядів.

Більш ніж 1 300 видів підряду Characoidei живе у прісних водоймах тропічної Америки й Африки. Розміри і зовнішній вигляд дуже різноманітні. Представники багатьох видів завдовжки лише 2–5 см (серед них – акваріумні рибки тернеції, неони й багато інших), а найбільші види сягають 1–1,5 м. Із хижих видів харацінових у водах Південної Америки усім відомі піраньї (кілька видів трьох родів): тримаються зграями, мають потужні гострі зуби, місцями небезпечні й для людини.

Близько 50 видів риб із довгастим вугроподібним тілом належать до підряду Gymnotoidei, або електричні вугри; населяють прісні водойми Південної Америки. Мають електричні органи. В електричного вугра *Electrophorus electricus* стрічкоподібні електричні органи становлять майже третину маси риби і можуть генерувати розряд до 400–650 В (сила струму – до 1 А). Такі розряди риба генерує, захищаючись

від нападу, а також під час нападу на здобич. Крім того, є додаткові низьковольтні електричні органи для локації. Вони генерують 20–30 (до 50) імпульсів за секунду; у зв'язку з розвитком електролокації зір з віком погіршується. У ротовій порожнині є ділянки, надзвичайно багаті на капіляри: у разі нестачі кисню у воді риби періодично піднімаються до поверхні й захоплюють ротом повітря.

Підряд *Syrpinoidei* складається з 5–6 родин і налічує близько 1 800 видів. На щелепах зубів немає. На останній зябровій дузі розташовані глоткові зуби, які мають складну форму і не тільки полегшують проковтування здобичі, а й перетирають її. Рот висувний, у деяких видів оточений вусиками. Живуть у прісних і солонуватих водоймах різних типів. Розміри від 5–8 до 60–80 см. У наших прісних водоймах за кількістю видів коропові переважають інші групи риб. Молодь майже всіх видів живиться зоопланктоном. У старшому віці йде розподіл харчової спеціалізації: переважаюча група – бентофаги; є також планктофаги, активні хижаки, що поїдають дрібних риб (білизна, або жерех, головень та ін.) і трав'яні форми (амур, товстолобик та ін.).

Коропові становлять основу промислу в прісних водоймах. До найважливіших належать короп *Syrpinus carpio*, лящ *Abramis brama*. Дрібні види – пічкурі *Gobio*, в'юни *Cobitis*, *Misgurnus*, верховодки *Alburnus*, малявки *Leucaspis* – слугують кормом для промислових видів риб. Виведені культурні породи сазана (дзеркальний та інші коропи), а також білий амур *Stenopharyngodon idella* і товстолобики *Hypophthalmichthys molitrix* і *Aristichthys nobilis* розводять у риборозплідних ставках; останні три переважно рослиноїдні види часто поселяють у зрошувальних системах, щоб уникнути їхнього заростання. Приблизно за тисячу років одомашнювання і подальшої селекції сріблястого карася *Carassius auratus* у Японії та Китаї виведено кілька сотень порід декоративних золотих рибок.

**Ряд Сомоподібні Siluriformes.** Більш як 1 200 видів сомоподібних групуються в 27–31 родини. Тіло голе, деякі види у шкірі мають окремі кісткові пластинки. На щелепах розташовані в кілька рядів дрібні зуби, а біля рота – кілька пар вусиків. У тропіках багато видів, що не перевищують у довжину 3–6 см, але трапляються й такі гіганти, як звичайний у наших ріках сом *Silurus glanis*, котрий сягає маси 300 кг і довжини 3–4 м. У дрібних видів, які населяють гірські струмки, розвиваються присоски, у мешканців сильно зарослих тропічних водойм є додаткові органи дихання.



Рис. 4.48. Карликовий сомик коричневий *Ameiurus nebulosus*

Деякі тропічні види при пересиханні водойм здатні переповзати в сусідні чи переживати посуху в товщі вологого намулу. Частина видів має електричні органи.

Сомові – переважно хижаки, що полюють із засідки, однак є також і всеїдні, й типові планктофаги. Наш сом поїдає різних риб, жаб; великі соми часом хапають водоплавних птахів. Декілька дрібних (до 6 см)

американських сомиків – справжні паразити: *Stegophilus* спеціальним присисним диском прикріплюються до зябер великих риб і ссуть кров; *Vandellia* зубами прогризає шкіру або зябра риби, а гострі шипи на зябрових покришках допомагають їм утримуватися в рані.

Для багатьох сомів властива турбота про потомство. Деякі види на дні водойми риють нірки чи влаштовують примітивне гніздо. Самці інших видів виношують запліднену ікру в роті.

Багато видів мають промислове значення. Звичайного сома успішно розводять у ставкових господарствах. У водоймах Волині, Закарпаття та інших областей дуже добре прижився карликовий сомик коричневий *Ameiurus nebulosus* (рис. 4.48).

#### 4.2.3.3.5. Надряд Атериноїдні *Atherinomorpha*

Луска циклоїдна. Бічна лінія іноді зовні непомітна. Спинний плавець один, рідше два. Плавальний міхур замкнутий. У надряді три ряди.

**Ряд Коропозубоподібні *Cyprinodontiformes*.** Поеднує 400 видів дрібних (від 2–3 до 10–15 см завдовжки) риб тропіків і субтропіків. Переважна більшість прісноводні, деякі види населяють прибережні ділянки морів. Кілька видів живе у гарячих джерелах Америки з температурою води до 40°C і вище. Живляться водними безхребетними. Деякі види розводять для знищення личинок комарів, наприклад, гамбузія *Gambusia* (довжина 3–5 см). Багато видів розводять в акваріумах (гупі, мечоносці й ін.). З дев'яти родин для чотирьох властиве яйцеживородіння: самка народжує від 2–5 до 30 (і навіть до 200) мальків. Кілька видів родини *Amblyopsidae* живуть у водах карстових печер Північної Америки; ікру виношують у ротовій порожнині.

**Ряд Атериноподібні *Atheriniformes*.** Близько 170 видів дрібних риб, звичайно не більш як 15 см завдовжки, що населяють прибережні акваторії морів, солонуваті й прісні водойми переважно у тропіках і субтропіках (рис. 4.49). Кілька видів атерин живуть у Чорному й Азовському морях. Мають невелике промислове значення, слугують кормом великим риbam. Груніон *Leuresthes tenuis* біля берегів Каліфорнії в період високих припливів підходить до самого берега. Хвилі викидають рибок на пісок і за мить вони встигають закопати порцію ікри в пісок на глибину до 5 см. Ікринки розвиваються в мокрому піску, а в наступний період високих припливів (майже через місяць) хвилі забирають мальків у море.



Рис. 4.49. Атерина, *Atherina hepsetus*

**Ряд Сарганоподібні *Beloniformes*.** Приблизно 150 видів із теплих морів. У тропіках – до 60 видів летючих риб завдовжки 15–50 см (рис. 4.50). Мають видовжені грудні й черевні плавці; нижня лопать хвоста більша від верхньої. Дуже великий плавальний міхур. Тримуються зграйками, живлячись різними рачками, молюсками

і дрібними рибками у верхніх шарах води. Рятуючись від хижаків, летючі риби розганяються на поверхні води, ковзають по ній, розправивши нерухомі парні плавці й енергійно працюючи хвостом. Розвивають швидкість до 60–65 км/год. За мить риба відривається від води і пролітає в повітрі кілька десятків метрів (часом – до 300–400 м). Мають невелике промислове значення.

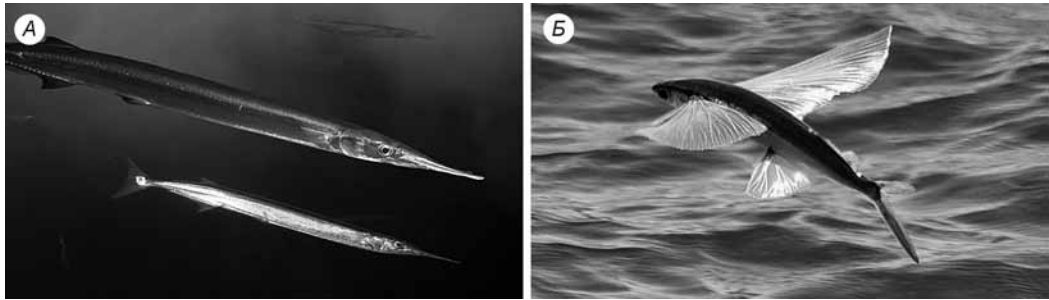


Рис. 4.50. Сарган *Belone belone* (А) і летюча риба *Cheilopogon heterurus* (Б)

У Чорному морі трапляються саргани (рід *Belone*), швидкі хижакі, характерного вигляду яким надають видовжені пінцетоподібні щелепи. Пелагічними безхребетними і дрібними рибами живиться важливий промисловий вид – сайра *Cololabis saira* з Тихого океану.

#### 4.2.3.3.6. Надряд Параперкоїдні *Parapercomorpha*

Це – давня за походженням група, відома за викопними формами з крейдяного періоду. Спинних плавців 1–3; черевні розташовані під грудними або перед ними. Мають замкнутий плавальний міхур.

**Ряд Тріскоподібні *Gadiformes*.** Поєднує близько 700 видів (з них понад 500 більш-менш глибоководні). Багато цінних промислових видів. Луска циклоїдна, іноді редукується. Більшість видів веде придонний зграйний спосіб життя, поїдаючи різних безхребетних і дрібних риб. Розміри від 10–30 см до 1–1,5 м. Живуть переважно в холодних водах.

У недалекому минулому одним з основних промислових видів була тріска *Gadus morhua*, що живе в помірних і північних районах Атлантичного й Тихого океанів.



Рис. 4.51. Пікша *Melanogrammus aeglefinus*

Досягає у віці 20–25 років довжини до 1,5 м і маси понад 40 кг; звичайні розміри риб у промислових виловах – 40–80 см. Риби тримаються біля дна, полюючи на дрібну рибу, придонних і донних безхребетних. Крім м'яса, цінується тріскова печінка, що містить до 50% жиру і багата на вітаміни А й D (у великій нагульній тріски печінка становить до 10% маси

риби). Серед тріскових, що мають важливе промислове значення, пікша *Melanogrammus (Gadus) aeglefinus* (Атлантика), минтай *Theragra chalcogramma* (північ Тихого океану), хек *Merluccius bilinearis* (рис. 4.51). У прибережних водах Тихого океану добувають навагу *Eleginus gracilis*, що навага нереститься узимку. У холодних ріках і озерах північної півкулі живе минь *Lota lota*, що досягає довжини 1 м і маси 30–35 кг. У наших річках, зокрема в басейнах Дніпра та Дністра, минь не росте до таких розмірів (звичайно – до 50 см і 2 кг). Оптимальна температура для цієї риби – 4–10°C, тому вона інтенсивно живиться і нерестує в зимовий час. Нерест у грудні–січні.

#### 4.2.3.3.7. Надряд Перкоїдні Percomorpha

Для перкоїдних характерні гострі, колючі промені у плавцях. Черевні плавці розташовані під грудними або й перед ними. Луска переважно ктеноїдна – із зубцюватим вільним краєм. Плавальний міхур замкнутий; у частини видів редукований. Це – найбільший надряд: налічує близько 9 000 існуючих видів, 200–230 родин і 10 рядів.

**Ряд Сонцевикоподібні Zeiformes.** Приблизно 50 видів 3–6 родин. У Чорному морі зрідка трапляється розповсюджений у Північній Атлантиці сонцевик звичайний *Zeus faber* (рис. 4.52).

**Ряд Колючкоподібні Gasterosteiformes.** У багатьох видів цього ряду розвинений зовнішній панцир із кісткових пластинок; мають більш-менш витягнуте, іноді трубчасте рило. Близько 200 видів 9 родин переважно дрібних морських і прісноводних риб.

У представників родини колючкових Gasterosteidae перед спинним плавцем і в кожному черевному плавці є гострі міцні колючки. У наших водах звичайною є триголкова колючка *Gasterosteus aculeatus*, максимальна довжина якої становить 6–7 см. Для колючок характерна турбота про потомство. Навесні самець зі шматків рослин, скріплених слизом шкіри, будує гніздо, в яке кілька самок відкладають до 100 ікринок кожна. Самець охороняє гніздо, рухаючи плавцями, обновлює в ньому воду; певний час охороняє і молодь.

Живляться колючки планктонними і донними безхребетними, поїдають ікру та молодь інших риб. Місцями вони дуже численні. У 80-х рр. минулого століття, одразу після завершення осушувальної меліорації, в окремих водотоках Полісся вагова частка колючок у рибних угрупованнях сягала 40–65% (у 2000 р. там же – 0,1–4%).

До родини голкових Syngnathidae належать морські голки та морські коники (раніше їх виділяли в окремий ряд пучкозябрових). Рило довге, трубкоподібне,



Рис. 4.52. Сонцевик звичайний *Zeus faber*

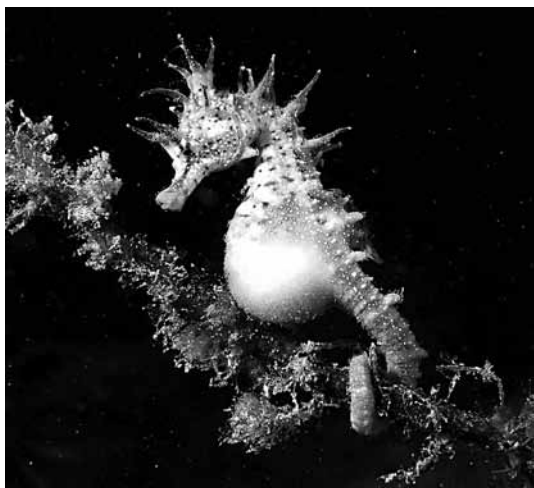


Рис. 4.53. Морський коник *Hippocampus punctulatus*

ють на молодь інших риб. Ікру відкладають у виводкову сумку на череві самця; газообмін зародків забезпечує густа сітка кровоносних судин слизової оболонки сумки.

**Ряд Кефалеподібні Mugiliformes.** Мають два спинних плавці, розділені проміжком; черевні плавці позаду грудних. Луска циклоїдна чи ктеноїдна. Близько 150 видів, розповсюджених у тропічних і помірних морях. Багато цінних промислових видів. Баракуди за зовнішнім виглядом схожі на шук – хижаки з великими гострими



Рис. 4.54. Лобан *Mugil cephalus*

зубами, що полюють на зграйних риб і великих безхребетних. Велика баракуда *Sphyræna barracuda* сягає 2–3 м довжини і може нападати на людей. Різноманітні види кефалей (рід *Mugil*) мають торпедоподібне тіло, невеликий рот із дрібними зубами. Тримуються в прибережних водах і пригирлових ділянках морів, живлячись детритом, бентосними безхребетними. В Чорному морі звичайними є го-

строніс *Mugil saliens*, сингіль *Mugil auratus* і лобан *Mugil cephalus* (рис. 4.54); у лиманах розводять далекосхідних піленгасів *Mugil soiny*.

**Ряд Окунеподібні Perciformes.** Це найбільший ряд костистих риб – понад 6 500 видів у складі 140–160 родин. Представники ряду живуть у прісних і морських водах; особливо велика розмаїтість видів у тропіках. Розміри – від 1–2 см завдовжки і масою 10–30 мг (деякі бички, шиндлерії та ін.) до 1–2 м та понад 100 кг; окремі види ще більші: меч-риба *Xiphias gladius* буває до 4–4,5 м завдовжки і масою 400–500 кг, марлін *Makaira nigricans* – до 5 м і 700–900 кг.

Тунці, ставриди, вітрильники, меч-риби ведуть пелагічний спосіб життя, полюють на зграйних риб і можуть розвинути швидкість до 100–130 км/год. Інші

з маленьким ротом на кінці; тіло вкрито кістковими пластинками (рис. 4.53). Черевних плавців немає. Живуть на мілководдях теплих і помірних морів, ховаючись у заростях водоростей або серед гілочок коралів; у деяких видів досконала мімікрія: тваринки не виділяються на тлі водоростей; здатні змінювати забарвлення залежно від характеру оточення. Деякі популяції морських голок живуть і у прісних водоймах. Живляться переважно планктонними рачками, втягуючи їх у трубчастий рот, як у піпетку, з відстані до 4 см; більші особини (деякі голки досягають 60 см довжини, коники – 20 см) полю-

пелагічні форми (наприклад, нототенії) живляться планктонними рачками. Окуні, судаки, рифові окуні підстерігають здобич із засідки або шукають її, повільно плаваючи. Багато бичків і морських собачок ховаються поміж каміння, підстерігають здобич, а зіркогляди закопуються у пісок, так що видно лише очі та язик-приманку. Деякі морські собачки, лабіринтові риби (наприклад, анабас і мулисті стрибуні) виповзають на берег і полюють на наземних безхребетних. Глибоководні види – хижак; деякі, як хізмод, здатні заковтувати здобич, більшу від нього самого. Є і рослиноїдні види (деякі морські собачки, риби-хірурги й ін.).

У причепових Echinoidea перший спинний плавець змістився на голову і перетворився на потужний присосок, яким вони прикріплюються до великих риб (іноді й до човнів та суден).

Забарвлення різноманітне, часто маскувальне (серед коралових рифів маскування можуть забезпечити яскраві плями і смуги) або застережне. Окремі види можуть змінювати забарвлення залежно від оточення (бички). Для частини видів характерна турбота про потомство. Бички відкладають ікру в порожні черепашки або в побудовані з камінчиків гнізда, інші риють нірки, будують гнізда з пухирців повітря (лабіринтові риби). Значна частка цихлових виношує ікру в ротовій порожнині. Трапляються і яйцеживородні види (бельдоги, живородки й ін.).

Багато видів окунеподібних мають важливе промислове значення. Із наших прісноводних риб слід згадати судака *Lucioperca lucioperca* й окуня *Perca fluviatilis*. На рисових полях тропіків вирощують тиліпій *Tilapia* sp. З морських окунеподібних промислове значення мають горбилеві Sciaenidae, ставридові Carangidae, нототенієві Nototheniidae, зубаткові Anarhichadidae, бичкові Gobiidae, скумбрієві Scombridae та ін. Багато видів яскраво забарвлених дрібних окунеподібних розводять в акваріумах (макроподи, півники, гурами, скаляри й ін.).

**Ряд Скорпеноподібні Scorpaeniformes.** Понад тисяча видів переважно донних чи придонних морських риб. Мають під оком кісткову перемичку. Частина променів спинного, а іноді й інших плавців має глибокий жолоб, у якому міститься секреторна тканина, що виділяє отруту (такі отруйні залози є й у деяких окунеподібних, і у риб з інших рядів). Потрапляючи під час уколу об плавець у ранку, отрута викликає біль, у важких випадках – параліч і навіть смерть; використовуються як захист від нападу інших риб.

Одні види – типові хижаки, що полюють із засідки; інші – живляться великими планктонними чи донними безхребетними. Багато видів – морські окуні, терпуги, вугільна риба, керчаки, бабці – мають промислове значення.

Прісноводні бабці з роду *Cottus* заселяють найшвидші ділянки гірських потоків, ховаючись від ворогів і течії під камінням. У витоках карпатських річок бабець строкатоногий *Cottus poecilopus* чисельністю й біомасою в кілька разів переважає усіх інших риб. Морський йорж, або скорпена, *Scorpaena porcus* – звична здобич підводних мисливців у Чорному морі (рис. 4.55); цікавий також періодичною линькою усього шкірного покриву, чого в інших риб не буває.

**Ряд Камбалоподібні Pleuronectiformes.** У складі ряду – 500 видів донних риб із семи родин. Тіло сплюснене з боків, облямоване спинним і анальним плавцями;

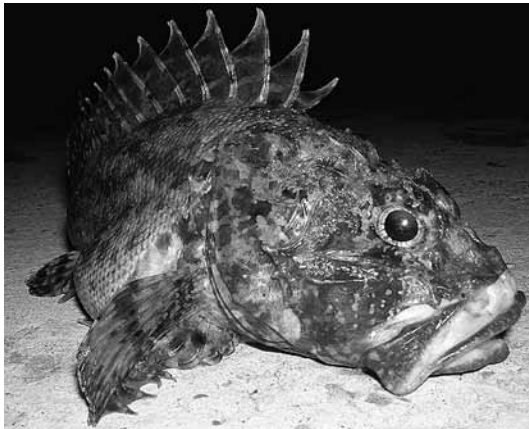


Рис. 4.55. Скорпена, або морський йорж, *Scorpaena porcus*



Рис. 4.56. Морська камбала *Pleuronectes platessa* на гравійному ґрунті

обидва ока у дорослих риб розташовані на одному боці голови. Спідній бік тіла світлий, горішній – забарвлений; залежно від кольору ґрунту, багато камбал здатні швидко змінювати забарвлення, ставати непомітними на дні (рис. 4.56).

Живляться рибою і донними безхребетними. У більшості видів ікра пелагічна: спливає у верхні шари води й там розвивається. Личинки мають симетричну будову. Одна з найбільших камбал – палтус *Hippoglossus hippoglossus* – росте до 300 кг і 4,5 м. Багато видів мають важливе промислове значення. У Чорному морі трапляється калкан *Scophthalmus maeoticus*; у Дніпрі та інших великих ріках – річкова камбала, або глось, *Platichthys flesus*.

**Ряд Скалозубоподібні Tetraodontiformes.** Налічує 10 родин і близько 300–350 видів риб, що населяють прибережні води тропіків і субтропіків; деякі види живуть у прісній воді (р. Ніл, оз. Чад). Передщелепні й верхньощелепні кістки зростають-

ся одна з одною (тому цих риб часто називають зрослощелепними). Зуби зростаються також, утворюючи різучі пластинки. Рот маленький. У частини видів є виступ кишечника, який риба може заповнювати водою або повітрям, роздуваючи тіло. Луска набуває вигляду шипуватих або гладких пластин, тісно з'єднаних між собою або ж розрізаних (козубеньки *Kentrocarpos*, риби-їжаки *Diodon*) (рис. 4.57).



Рис. 4.57. Риба-їжак *Diodon holacanthus* (А) і колючий кентрокапрос *Kentrocarpos aculeatus* (Б)



Трапляються види з голою шкірою. Більшість – завдовжки 10–40 см, але окремі види сягають величезних розмірів. Так, пелагічна місяць-риба *Mola mola* буває завдовжки понад 3 м і масою близько 1,5 т; живляться різноманітними пелагічними тваринами. Багато видів ряду веде придонний спосіб життя. Потужний щелепний апарат дає їм змогу розгризати і роздушувати черепашки молюсків, обкушувати гілочки коралів і «вигризати» з них живих поліпів, їжаків і морських зірок. Деякі види рослиноїдні. Кра, молоки, печінка, кров, а у частини видів шкіра і навіть м'ясо містять отруйні речовини гормональної природи, що викликають тяжкі харчові отруєння. Попри це, деякі види місцями населення використовує в їжу.

#### 4.2.3.3.8. Надряд Батрахоїдні *Batrachoidomorpha*

Невелика група риб, пристосована до життя у прибережній зоні; частина видів повторно перейшла до пелагічного, або глибоководного способу життя. Черевні плавці розташовані на горлі, можуть зливатися в присосок або редукуватися. Плавальний міхур замкнутий.

**Ряд Батрахоподібні (Жабоподібні) *Batrachoidiformes*.** Малорухливі донні риби довжиною до 20–30 см з великою сплющеною головою. Живуть серед водоростей у прибережних ділянках теплих морів. Поїдають безхребетних і дрібну рибу. Тримаються поодинокі. За допомогою плавального міхура видають голосні звуки (понад 100 децибел) – сигнали про зайняту ділянку дна. Усього близько 50 видів.

**Ряд Вудильникоподібні *Lophiiformes*.** Ряд налічує 220–250 видів хижих морських риб. Один або кілька променів спинного плавця зміщуються на передній кінець голови, перетворюючись на рухливий стрижень з розширенням на кінці (іноді зі світним органом) – іліцій; його рухом риби приваблюють здобич. У багатьох видів грудні плавці слугують для повзання; вони мають міцний скелет і сильні м'язи. У видів, які ведуть донний спосіб життя, тіло сплющене в дорзовентральному напрямку. Численні вирости шкіри й шипи, а також здатність ряду видів змінювати забарвлення полегшують маскування. Здобич підстерігають, причаївшись на дні. Живляться різноманітними рибами, крабами, головоногими. Близько 120 видів; живуть у середніх шарах води на глибинах 1–2 км і більше. Деякі глибоководні види відомі карликовими самцями (у 5–15 разів менші від самок); можуть приростати до самок своїм ротовим отвором, перетворюючись на справжніх зовнішніх паразитів: кишечник і органи чуття редукуються, налагоджується зв'язок із кровоотоком самки. Такий паразитизм самців, очевидно, виник через малу ймовірність натрапити на особину протилежної статі: види цього ряду належать до малорухомих видів, що живуть поодинокі на великих глибинах.

#### 4.2.4. Іхтіофауна України

Із понад 300 видів іхтіофауни України близько 220 трапляються у Чорному й Азовському морях і близько 90 – у прісних водоймах. Серед морських риб більшим числом видів представлені родини оселедцевих *Clupeidae* (*Clupeiformes*), бичкових

Gobiidae, губанових Labridae, собачкових Blenniidae (три останні – Perciformes). У річках і озерах таксономічно переважають представники корошових Cyprinidae, Cypriniformes.

Найбільш відомі прибережні морські риби – зеленушки *Crenilabrus*, бички *Gobius*, морські собачки *Blennius* (рис. 4.58) живляться переважно дрібними ракоподібними, червами, моллюсками, водоростями. У першу чергу вони розправляються з організмами, ушкодженими хвилею та камінням у зоні прибою. Ці дрібні рибки живуть осіло, мають власні «мисливські території», активно захищають їх від потенційних конкурентів. Тут же, лише трохи глибше, влаштовуються хижаки: у за-сідках серед оброслого каміння маскується скорпена *Scorpaena*, а на піськово-гальковому дні – морські дракончики *Trachinus*. Недалеко від берега тримаються також зграйні види: у товщі води – смарида *Spicara*, кефалі *Mugil*, а біля дна – барабульки *Mullus*. Анчоус, або хамса *Engraulis*, тюлька *Clupeonella* і ставрида *Trachurus* – утворюють великі зграї та мандрують у відкритому морі.

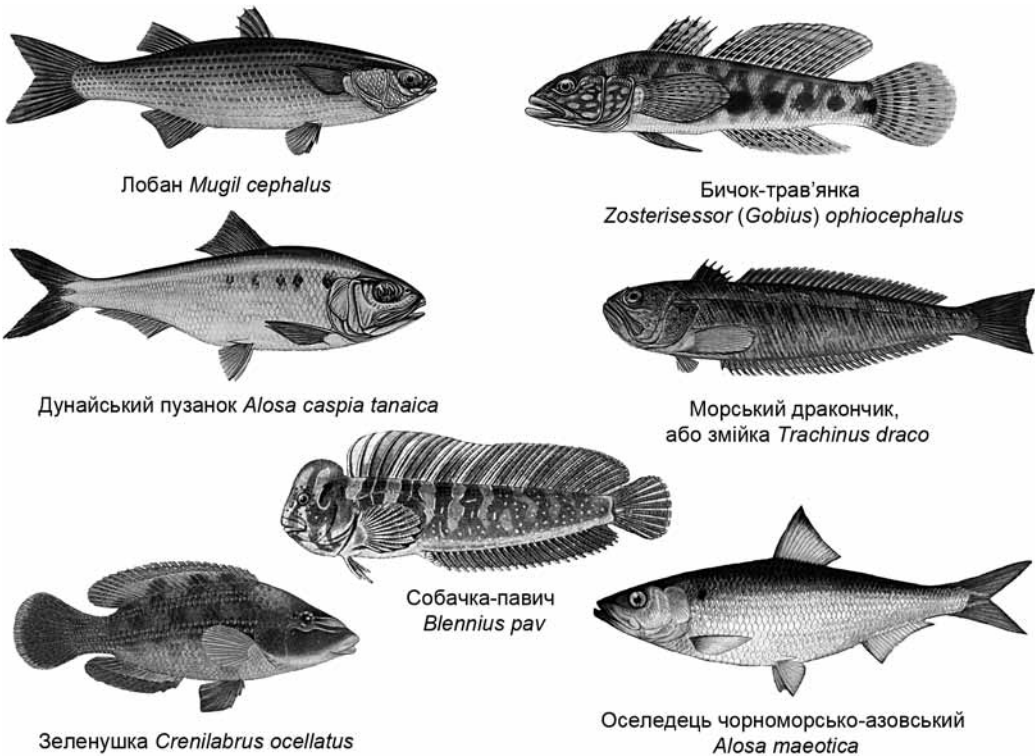


Рис. 4.58. Риби Чорного моря

Серед прісноводних риб найбільш відомим є, напевно, карась, точніше – карась сріблястий *Carassius auratus*, який повсюдно витіснив корінного мешканця наших водойм, золотистого карася *Carassius carassius* (рис. 4.59). Останні дослідження свідчать, що за морфотипом сріблястого карася криється щонайменше чотири види,

серед яких, наприклад, є поліплоїд, популяції котрого складені лише зі самок. Також усім відомий короп, або сазан *Cyprinus carpio*, багато порід якого розводять у ставкових господарствах. Останні півстоліття разом із коропом культивують рослиноїдних білого амура *Stenopharyngodon idella*, товстолобика *Hypophthalmichthys molitrix*. Комбіноване зариблення ставів видами різної трофічної орієнтації допомагає ефективніше використовувати їхні площі.

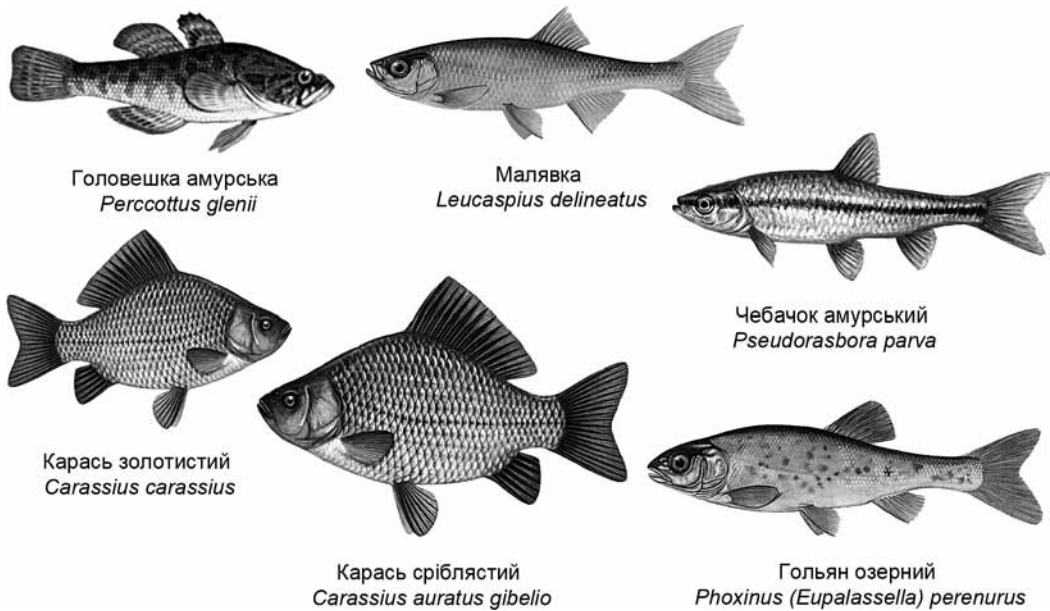


Рис. 4.59. Риби малих водойм

Об'єктами промислу на природних водоймах є лящ *Abramis brama*, судак *Sander lucioperca*, щука *Esox lucius*. Частина інших видів скромніша. Варто згадати, що у 50-х роках ХХ ст. у Дністрі основним об'єктом промислу був підуст, який тепер – доволі рідкісна риба.

Велике значення у процесах саморегуляції прісних водойм мають дрібнотілі види, статеве дозрівання яких настає вже на другий рік життя. Вони здатні швидко реагувати зміною чисельності на екологічні негаразди, не надто вибагливі до складу і якості кормових об'єктів, не викликають зацікавлення рибалок. У річках із гірським формуванням стоку це – гольян звичайний (рис. 4.60); у рівнинних ріках і струмках – гірчак, щипавка звичайна (рис. 4.61).

У складі прісноводної іхтіофауни України є види, не місцеві за походженням – алохтонні, або адвентивні; батьківщина більшості з них – Східна Азія. Найбільш успішно пристосувалися до нових умов популяції сріблястого карася, головешки амурської, або ротана, чебачка амурського. У перші роки після проникнення у водойму зазвичай спостерігається спалах чисельності «прибульця», пов'язаний із запізненням у формуванні механізмів її регуляції.



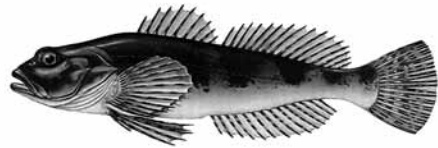
Форель райдужна *Oncorhynchus mykiss*



Бистрянка *Alburnoides bipunctatus*



Форель струмкова *Salmo trutta m. fario*



Бабець строкатоногий *Cottus poecilopus*



Гольян звичайний *Phoxinus phoxinus*



Підуст *Chondrostoma nasus*

Рис. 4.60. Риби гірських потоків



Колючка триголкува  
*Gasterosteus aculeatus*



Минь *Lota lota*



Йорж звичайний  
*Gymnocephalus cernua*



Пічкур світлоплавцевий  
*Gobio albipinnatus*



Окунь *Perca fluviatilis*



Верховодка *Alburnus alburnus*



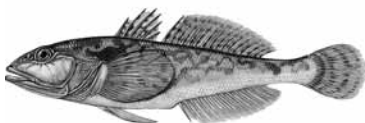
Щипавка звичайна *Cobitis taenia*



Плоскирка, густера  
*Abramis (Blicca) bjoerkna*



Плітка *Rutilus rutilus*



Бабка *Neogobius fluviatilis*



Гірчак *Rhodeus sericeus amarus*



Вусач звичайний *Barbus barbus*

Рис. 4.61. Риби річок України

Вода Чорного й Азовського морів помірно солонна – 13–17‰. Ця обставина зумовлює поширення прісноводних сазана, ляща, плітки, судака у морських біоценозах. У той же час морські й пригирлові види бичків, морських голок, морських коників та інших риб дедалі частіше виловлюють у віддалених ділянках річкових басейнів.

Костисті риби мають дуже велике практичне значення для людини. У світі мільйони людей зайняті ловом, розведенням і обробкою риби, будівництвом суден і виготовленням рибальського спорядження. У деяких країнах населення харчується головним чином рибою, і добробут його залежить переважно від розмірів улову. Вудженням риби й підводним полюванням захоплюються сотні тисяч людей, яким цей чудовий спорт дає здоров'я й відпочинок. Ще більша кількість акваріумістів, що створюють барвистий тихий світ у скляних стінах своїх акваріумів. Крім продуктів харчування, риби слугують сировиною для одержання ліків (риб'ячий жир), корму для худоби і птахів (кормове борошно), добрива для полів (туки), технічного жиру, клею, шкіри й інших продуктів, необхідних для харчової та легкої промисловості.

Відповідно до міжнародних медичних норм, на рік людині необхідно 20 кг рибної продукції, та в перші роки нового сторіччя середньорічне споживання риби й рибної продукції в Україні становить лише 7–11 кг на душу населення, причому більше половини з цієї кількості – за рахунок імпорту з Норвегії, Польщі, Росії. За останні 50 років вилов риби в нашій країні зменшився у 10 разів, а кількість видів промислових риб скоротилася втричі. У 1930-ті роки тільки в Азовському морі відловлювали в середньому 160 тис. тонн риби, що у 2,5 разу більше, ніж увесь щорічний улов незалежної України. На даний час в Азовському морі виловлюють ненабагато більше 12 тис. тонн риби, 91% від якої припадає на малоцінних тільку й хамсу. Із 26 видів риб, які добувалися в Чорному морі, на сьогодні зберігають промислове значення тільки шість, а улови риби у внутрішніх водоймах упали в 2–3 рази. За таких обставин виняткового значення набувають проблеми збільшення продуктивності ставкового й садкового рибництва.

До Червоної книги України видання 1994 р. було внесено 34 види морських і прісноводних риб. Видання 2009 р. цього документу містить вже 79 видів. Така тенденція засвідчує погіршення умов існування риби і, в той же час, є наслідком кращого вивчення цих проблем.



### Питання для самоконтролю

1. Які класи охоплює відділ щелепнороті?
2. Назвіть головні риси організації класу Хрящові риби.
3. Які особливості будови шкірних покривів акул?
4. Назвіть функції плакоїдної луски.
5. Які особливості будови осевого скелету хрящових риб?
6. Які особливості будови скелету черепа акул?
7. Що таке гіостилія, амфістилія і аутостилія?
8. Скільки пар зябрових дуг у хрящових риб?

9. Яка особливість соматичної м'язової системи хрящових риб?
10. Які особливості травної системи акул?
11. Які особливості дихальної системи акул?
12. Які особливості кровоносної системи акул?
13. Які особливості видільної системи акул?
14. Який орган бере участь у регуляції водно-сольового балансу в організмі акул?
15. Які особливості розмноження хрящових риб?
16. Які особливості нервової системи акул?
17. Перелічіть органи чуття акул.
18. Яка функція електричного органа у ската?
19. Назвіть предків хрящових риб.
20. Які підкласи входять до класу Хрящові риби?
21. Перелічіть ряди, що належать до надряду Акули.
22. Перелічіть ряди, що належать до надряду Скати.
23. Перелічіть основні риси організації ряду Химероподібні.
24. Назвіть головні риси організації класу Костисті риби.
25. Які особливості будови шкірних покривів костистих риб?
26. Назвіть основні відмінності в будові космоїдної, ганоїдної, циклоїдної та ктеноїдної лусок.
27. Які особливості будови осьового скелету кісткової риби?
28. Які особливості будови скелету черепа кісткової риби?
29. Яка функція веберового апарату карася?
30. Скільки пар зябрових дуг у кісткових риб?
31. Які особливості будови плечового поясу кісткових риб?
32. Які особливості травної системи кісткових риб?
33. Які особливості дихальної системи кісткових риб?
34. Які особливості кровоносної системи кісткових риб?
35. Які особливості видільної системи кісткових риб?
36. Чим відрізняється водно-сольовий обмін у прісноводних кісткових риб і у морських риб?
37. Які особливості розмноження кісткових риб?
38. Чим відрізняються анадромні риби від катадромних?
39. Які особливості нервової системи кісткових риб?
40. Назвіть головні риси організації надряду Кистепері риби.
41. Назвіть головні риси організації надряду Дводишні риби.
42. Перелічіть ряди, що належать до надряду Дводишні риби.
43. Назвіть головні риси організації надряду Ганоїдні.
44. Перелічіть ряди, що належать до надряду Ганоїдні.
45. Перелічіть ряди, що належать до надряду Клюпеоїдні.
46. Перелічіть ряди, що належать до надряду Циприноїдні.
47. Перелічіть ряди, що належать до надряду Перкоїдні.
48. Назвіть представників іхтіофауни України.



## Розділ 5. НАДКЛАС ЧОТИРИНОГІ (НАЗЕМНІ ХРЕБЕТНІ) TETRAPODA, seu QUADRIPEDA. АНАМНІЇ (ANAMNIA) Й АМНІОТИ (AMNIOTA)

Надклас об'єднує хребетних, які перейшли до життя на суші, у повітрі; деякі протягом усього життя чи в окремі періоди тісно пов'язані зі водою, і лише окремі групи повторно перейшли до життя у воді, втратили зв'язок з сушею, однак зберегли здатність дихати атмосферним повітрям (морські змії, китоподібні). Тварини рухаються на суші за допомогою парних – передніх і задніх – членистих кінцівок із шарнірним зчленуванням, рух яких забезпечений добре розвинутими м'язами. У них інтенсифіковане дихання; газообмін між організмом і середовищем відбувається за допомогою легень. У земноводних зябра є личинковим органом дихання; у плазунів, птахів і ссавців вони закладаються на ранніх стадіях ембріонального розвитку у вигляді зябрових щілин, які швидко редукують. Виникло два кола кровообігу – легенево й тулубове, які повністю розмежовані лише у птахів і ссавців. Збільшені відносні розміри головного мозку і відбулося диференціювання його відділів. Органи чуття пристосовані до роботи в повітряному середовищі. З'явилися респіраторний і нюховий відділи носової порожнини, сформувалося середнє вухо, утворилися повіки, змінилася форма кришталика ока; органи бічної лінії зникли, збереглися вони лише у личинок і деяких дорослих земноводних.

До надкласу чотириногі належать чотири класи: **земноводні, або амфібії, Amphibia**, **плазуни або рептилії, Reptilia**, **птахи Aves** та **ссавці Mammalia**. Останні три класи об'єднані у групу *A m n i o t a* – первинноназемних хребетних тварин, зародки яких завдяки спеціальним оболонкам мають здатність розвиватися в повітряному середовищі. Вони відрізняються високим метаболізмом та іншим типом водно-солевого обміну. Земноводні за характером розвитку особин подібні до риб і тому належать до групи *A n a m n i a* – первинноводних хребетних, яйця яких розвиваються у воді. Із яйця виходить водна личинка, яка шляхом метаморфозу перетворюється на дорослу тварину.

Птахи і ссавці здатні більш-менш постійно підтримувати порівняно високу температуру тіла, тому вони належать до теплокровних (гомойотермних, або ендотермних) тварин, які за цією ознакою відрізняються від пойкилотермних, або екзотермних, хребетних.

Розвиток живого у морі привів до збільшення його різноманіття, а відтак – до конкуренції за ресурси. Наприкінці силуру – на початку девону відбувся каледонський цикл горотворення, який зумовив розчленування суші. Одночасно зменшилася площа водойм, вони обміліли і заросли макрофітами, у воді зменшився вміст кисню. Це зумовило появу в організмі пристосувань, за допомогою яких можна було дихати атмосферним повітрям.

Здатність до використання атмосферного повітря добре розвинулася у девонських кистеперих і дводишних риб. Подальше вдосконалення механізму дихання атмосферним повітрям, зміна способу полювання на здобич привели до того, що від прісноводних кистеперих риб сформувалися давні земноводні – іхтіогостеїди. Їхні рештки знайдені у відкладах середнього девону в Гренландії.

**Анамнії (Anamnia) і Амніоти (Amniota).** Риби та земноводні належать до різних надкласів хребетних тварин, цим і визначені принципові відмінності між ними. Водночас земноводні, як перехідний (амфібіотичний) клас, зберегли багато рис, притаманних риbam. На підставі цієї подібності надклас риби і клас земноводні об'єднують у групу анамній (не надаючи їй таксономічного значення); решта класів – плазуни, птахи, ссавці – формують групу наземних хребетних – амніот.

Більшості анамній властиве зовнішнє запліднення, однак для деяких хрящових риб і частини земноводних – внутрішнє. Яйце розвивається у воді, личинка, що вилупилася, веде водний спосіб життя, і лише у небагатьох земноводних виникають пристосування, які забезпечують розвиток яйця поза водою.

Амніоти – наземні хребетні тварини. Запліднення у них внутрішнє. У яйцекладних амніот яйце може розвиватись у повітряному середовищі. Амніоти, які вторинно перейшли до життя у водоймах, усе-таки відкладають яйця на суші (морські черепахи, крокодили та ін.) або в них розвивається живородіння (морські змії). Личинкової стадії немає, розвиток відбувається без метаморфозу. Різниця між анамніями й амніотами виявляється у будові яєць, характері ембріонального розвитку й особливостях будови дорослих особин.

## 5.1. КЛАС ЗЕМНОВОДНІ, або АМФІБІЇ АМРНІВІА

Земноводні, або амфібії, є першими наземними хребетними, які, однак, зберегли тісний зв'язок із водним середовищем. У більшості видів яйця (ікра) не мають щільних оболонок і можуть розвиватись лише у воді. Личинки, які вилупились із яєць, ведуть водний спосіб життя і згодом проходять метаморфоз (перетворення), під час якого формуються ознаки дорослих особин, пристосованих до життя на суходолі.

Дорослі земноводні мають парні кінцівки з шарнірними суглобами. Череп за допомогою двох потиличних виростків рухомо з'єднаний із шийним хребцем.



Піднебінно-квадратний хрящ зрісся з мозковою коробкою (аутостилчний череп), а верхній елемент під'язикової дуги – підвісок – перетворився на кісточку середнього вуха – стремінце. Тазовий пояс зчленований з поперечними відростками крижового хребця. Сформовані два кола кровообігу, які повністю не роз'єднані: серце має два передсердя, але шлуночок один. Очі закриті рухомими повіками. Органи бічної лінії у дорослих тварин зникли. Передній мозок збільшився і розділений на дві півкулі, зверху яких нагромаджені нервові клітини. У амфібій рівень метаболізму дещо вищий, ніж у риб. Шкіра без будь-яких кісткових або хрящових включень, містить велику кількість залоз, які виділяють слиз. Крізь шкіру проникають вода і гази. Органами виділення слугують тулубові (мезонефричні) нирки та шкіра. Температура тіла земноводних залежить від температури середовища (пойкілотермія).

Нині налічують близько 7 000 видів земноводних.

### 5.1.1. Особливості організації

**Зовнішній вигляд.** Сучасні земноводні мають короткий, сплюснений дорзовентрально тулуб із редукованим хвостом, задні кінцівки довші й міцніші від передніх (ряд безхвості); або ж тіло валькувате, видовжене, інколи трохи сплюснуте або стиснуте з боків, з невеликою головою, довгим хвостом і короткими кінцівками (ряд хвостаті); нарешті, серед представників класу трапляються тварини, позбавлені кінцівок, червоподібні, з маленькою головою (ряд безногі). Розміри земноводних різні: безхвості мають довжину 3–25 см; хвостаті – 10–30 см, окремі великі (японська велетенська саламандра до 1,6 м); безногі (червуги) досягають 30–120 см.

**Покриви.** Епідерміс багатощаровий, коріум тонкий, але сильно насичений капілярами. Шкіра у земноводних має численні багатоклітинні залози (рис. 5.1). Вони виділяють тонкий шар слизу, що покриває все тіло, зволожуючи шкіру і охороняючи її від висихання. Шкіра бере участь у газообміні. У ропух, які живуть у порівняно сухих місцях, слиз гусне й утворює на шкірі щільну плівку, завдяки якій знижується

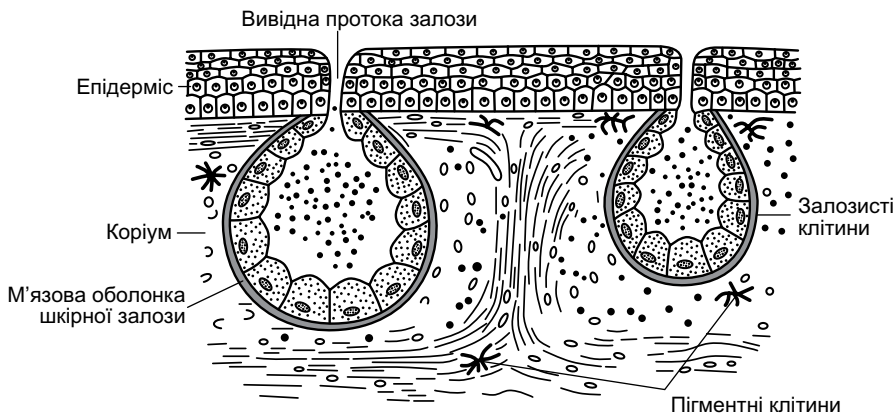


Рис. 5.1. Схема перерізу шкіри земноводних

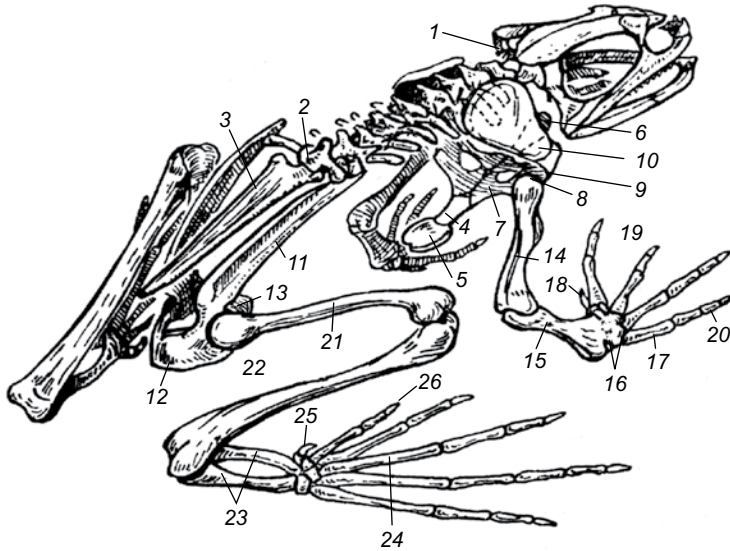
віддача вологи. Секрет шкірних залоз (кумок, ропух, деяких саламандр) має подразливий або отруйний речовини. У секреті містяться також речовини, які мають сигнальне значення, завдяки чому вони впливають на поведінку інших особин. У нижніх шарах епідермісу та в коріумі розміщені пігментні клітини, які зумовлюють видоспецифічне забарвлення. Таке забарвлення виконує різні функції: маскування (криптичне або захисне забарвлення); попередження та відлякування для видів із отруйними залозами (апосематичне забарвлення з яскравими кольоровими плямами); статевих відмін – у самців забарвлення досить часто стає яскравішим на початку розмноження, що полегшує зустріч зі статевозрілими самками і стимулює спарювання. Окремі види можуть змінювати інтенсивність забарвлення залежно від кольору фону, найліпше це виражено у деяких деревних жаб.

У наземних видів плоскі клітини зовнішнього шару епітелію зазнають зроговіння на кінцях пальців, утворюючи кігті (гладка шпоркова жаба *Xenopus laevis*, а також уссурійський кігтистий тритон *Onychodactylus fischeri*, який трапляється у Примор'ї). У коріумі безногих містяться дрібні кісткові луски – залишки кісткового покриву палеозойських земноводних. У безхвостих земноводних під шкірою розташовані великі лімфатичні лакуни (резервуари), у яких за сприятливих умов накопичується запас води.

**Рухова система та головні типи рухів.** Характер руху земноводних є досить одноманітним. Розрізняють два головні типи. Викопні й сучасні хвостаті земноводні зберегли тип руху, притаманний риbam, – за допомогою сильних бічних згинів усього тіла, але з опорою на короткі ноги під час руху по землі. У разі коротких кінцівок бічні згини тулуба збільшують довжину кроку, а згини хвоста допомагають зберігати рівновагу. У воді кінцівки не відіграють подібної ролі. Безногі пересуваються за допомогою згинів усього тіла.

Безхвості земноводні на суші пересуваються стрибками, піднімаючи тіло у повітря різким поштовхом обох задніх кінцівок. Коротконогі види (ропухи), крім стрибків, можуть крокувати, послідовно переставляючи кінцівки. У воді безхвості енергійно плавають за допомогою задніх кінцівок (стиль «брас», але без участі передніх кінцівок). Рух стрибками привів до вкорочення і дорзовентрального сплюснення тулуба, зникнення хвоста, видовження задніх кінцівок, вироблення низки специфічних рис у будові скелета (зменшення кількості хребців, їхнього міцного з'єднання, видовження клубових кісток та ін.).

**Скелет** земноводних складається з хребта, або осевого стовбура, черепа, кінцівок і їхніх поясів. Хребет ділять на чотири відділи: шийний, тулубовий, крижовий і хвостовий (рис. 5.2). Шийний і крижовий відділи мають по одному хребцю. Шийний забезпечує деяку рухливість голови щодо тулуба, крижовий слугує для зчленування з тазовим поясом. Тулубових хребців у безхвостих амфібій 7; усі хвостові хребці (їх 12) зливаються в єдину кістку – уростиль. Хвостаті мають 13–62 тулубових і 22–36 хвостових хребців; загальна кількість хребців у безногих сягає 200–300.



**Рис. 5.2.** Скелет жаби:

1 – шийний хребець; 2 – поперековий хребець; 3 – уростиль; 4 – грудина; 5 – хрящова задня частина грудина; 6 – передгрудина; 7 – коракоїд; 8 – прокоракоїд; 9 – лопатка; 10 – надлопатковий хрящ; 11 – клубова кістка; 12 – сиднична кістка; 13 – лобковий хрящ; 14 – плечова кістка; 15 – передпліччя (променева + ліктьова кістки); 16 – зап'ясток; 17 – п'ясток; 18 – зачатковий I палець; 19 – II палець; 20 – V палець; 21 – стегно; 22 – гомілка (велика і мала гомілкові кістки); 23 – передплесно; 24 – плесно; 25 – рудимент додаткового пальця (*praehallux*); 26 – I палець

У примітивних земноводних (безногих, частково хвостатих, гладконогих і безхвостих) хребці, як і у риб, амфіцельні; між тілами хребців і у хребцях зберігаються залишки хорди. У справжніх саламандр і частини безхвостих (круглоязикові й піпові) хребці опістоцельні (тіла хребців спереду випуклі, ззаду вгнуті), у решти безхвостих – процельні (спереду вгнуті, ззаду випуклі). Над тілами хребців добре виражені верхні дуги, які утворюють канал для спинного мозку. Тулубові хребці мають добре розвинуті поперечні відростки, до яких у хвостатих приєднані дуже короткі ребра. Поперечні відростки шийного хребця розвинуті слабо. Хвостові хребці хвостатих несуть нижні дуги, утворюючи (як і у риб) гемальний канал.

Череп дорослих земноводних містить багато хрящів. Порівняно з костистими рибами, у сучасних земноводних кісток менше, тоді як у давніх вимерлих видів покривних кісток було більше. У потиличному відділі осьового черепа розвинуті парні бічні потиличні кістки (*occipitale laterale*) (рис. 5.3), що мають потиличні виростки. Два потиличні виростки зчленовані з шийним хребцем, – характерна риса амфібій і ссавців, у рептилій і птахів є один виріст. У слуховому відділі є одна пара кісток – передньовушна (*prooticum*). В очному відділі хвостатих амфібій містяться парні очно-клиноподібні кістки (*orbitosphenoideum*); у безхвостих вони злиті в одну кільцеподібну клиноподібно-нюхову кістку (*sphenethmoideum*). Решта мозкової коробки хрящова. Незначна кількість покривних кісток. Склепіння черепа утворюють

парні тім'яні кістки, у безхвостих вони злиті в парні лобово-тім'яні кістки (*frontoparietale*). Спереду є парні носові кістки (*nasale*), а у хвостатих ще 1–2 пари передлобових кісток (*praefrontale*). У слуховому відділі формується покривна луската кістка (*squamosum*). Дно черепа вкрите крупним парасфеноїдом (*parasphenoideum*), спереду якого розміщені парні покривні кістки піднебінні (*palatinum*) і леміші (*vomer*); у хвостатих вони злиті в парні піднебінно-лемішеві кістки (*vomeropalatinum*). На лемішах, а у хвостатих і на піднебінних кістках містяться дрібні зуби.

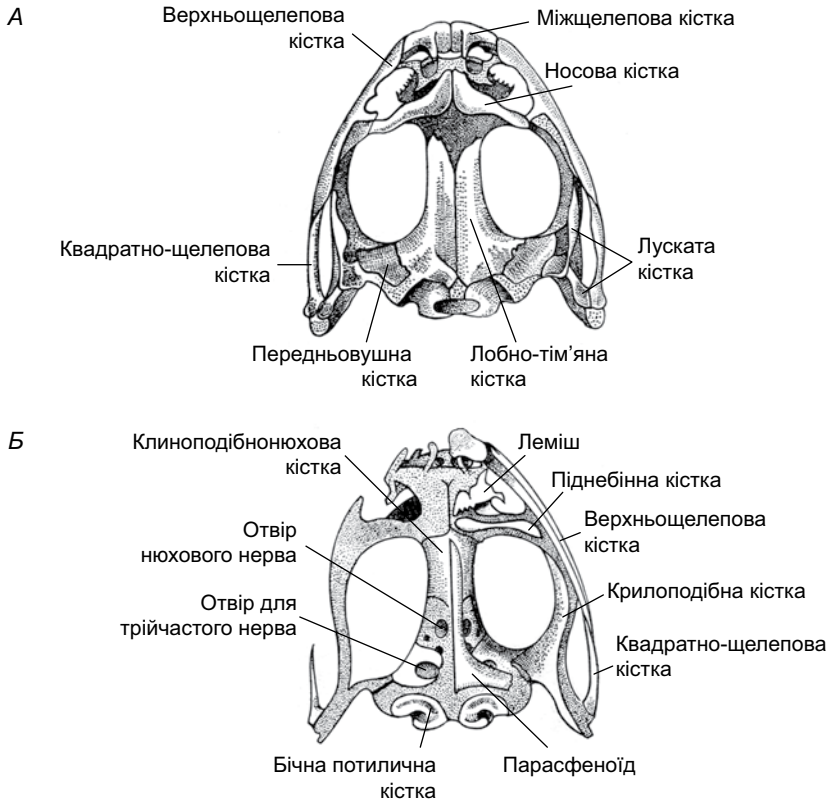


Рис. 5.3. Череп жаби: А – вигляд зверху; Б – вигляд знизу

У вісцеральному відділі черепа піднебінно-квадратний хрящ зберігається протягом усього життя. Переднім і заднім кінцями він приростає до черепної коробки (аутостилія) (див. рис. 5.3). До піднебінно-квадратного хряща прилягають парні покривні кістки – передщелепна (*praemaxillare*) і верхньощелепна (*maxillare*). На згаданих щелепних кістках містяться дрібні зуби; у частини видів, наприклад, жаб, вони редукуються. Задня ділянка піднебінно-квадратного хряща зверху вкрита покривною квадратно-вличною (*quadrato-jugale*) та лускатою кістками, а знизу – крилоподібною кісткою (*pterygoideus*). У деяких хвостатих земноводних задня ділянка піднебінно-квадратного хряща костеніє, утворюючи маленьку квадратну

кістку (*quadratum*). Первинна нижня щелепа – меккелів хрящ – залишається хрящовою і лише її передній кінець костеніє в маленькі парні підборіддево-щелепні кістки (*mento-mandibulare*). За ними, прикриваючи меккелів хрящ, містяться покривні зубні кістки (*dentale*), які у сучасних земноводних позбавлені зубів. Задня частина меккелевого хряща обросла видовженою покривною кутовою кісткою (*angulare*) і кількома дрібними додатковими покривними кісточками. Суглобовим відростком меккелів хрящ з'єднаний із заднім кінцем піднебінно-квадратного хряща, утворюючи щелепний суглоб.

Повна редукція зябрової покривки призвела до втрати під'язиковою дугою її головних функцій.

Парні кінцівки у земноводних за морфологією та функцією чітко відрізняються від парних плавців риб. Вони мають лише внутрішній скелет і побудовані за типом систем важелів, з'єднаних шарнірними суглобами. Ускладнення будови поясів забезпечує кінцівкам міцну опору, укріплюючи їхній зв'язок з тулубом. Обидві пари кінцівок побудовані за єдиною схемою, спільною для всіх наземних хребетних (рис. 5.4):

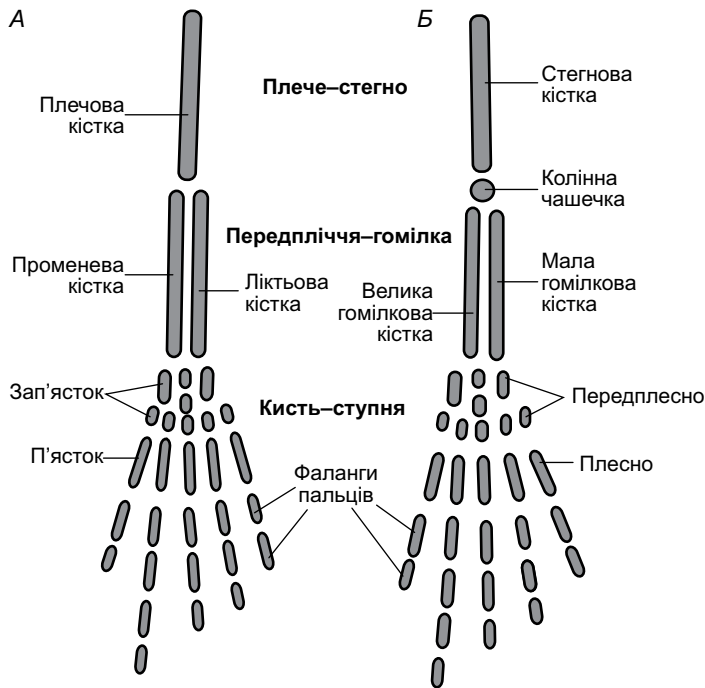


Рис. 5.4. Схема будови парних кінцівок наземних хребетних: А – передня кінцівка; Б – задня кінцівка

#### Передня кінцівка

- I. Плече; утворене плечовою кісткою (*humerus*).
- II. Передпліччя (*antebrachium*); складається з двох кісток – променевої (*radius*) і ліктьової (*ulna*).

III. Кисть (*manus*) поділяється на:

- а) зап'ясток (*carpus*), складається з 9–10 кісток, розташованих у три ряди;
- б) п'ясток (*metacarpus*), складається з п'яти видовжених кісток, розташованих в один ряд;
- в) фаланги пальців (*phalanges digitorum*); звичайно розвивається п'ять пальців; кожен із них має кілька фаланг.

Задня кінцівка

I. Стегно; утворене стегновою кісткою (*femur*).

II. Гомілка (*arus*); складається із двох кісток: великої гомілкової (*tibia*) і малої гомілкової (*fibula*).

III. Ступня (*pes*) поділяється на:

- а) передплесно (*tarsus*), що складається з 9–10 кісток, розташованих у три ряди (три; один–два; п'ять);
- б) плесно (*metatarsus*) з п'яти видовжених кісток, розташованих в один ряд;
- в) фаланги пальців (*phalanges digitorum*); звичайно розвивається п'ять пальців, кожен утворений кількома фалангами.

Пояс передніх кінцівок (плечовий) у земноводних має вигляд напівкільця у товщі тулубових м'язів. У безхвостих скостеніла лопатка (*scapula*) і коракоїд (*coracoideum*) утворюють суглобову ямку для зчленування з головкою плеча (рис. 5.5). До лопатки приєднаний широкий надлопатковий хрящ (*cartilago suprascapularis*), який слугує місцем прикріплення м'язів спини. Перед коракоїдом є тонкий паличкоподібний хрящ – прокоракоїд. Знизу його прикриває тоненька покривна кістка – ключиця (*clavicula*). Ззаду від місця злиття коракоїдів розташована кісткова грудина (*sternum*), яка має на кінці хрящове розширення. Перед ключицями є невеликий передгрудинник (*episternum*); передня його частина хрящова, а задня костеніє. Грудної клітки у земноводних немає. Хвостаті земноводні мають короткі ребра, які не доходять до грудини.

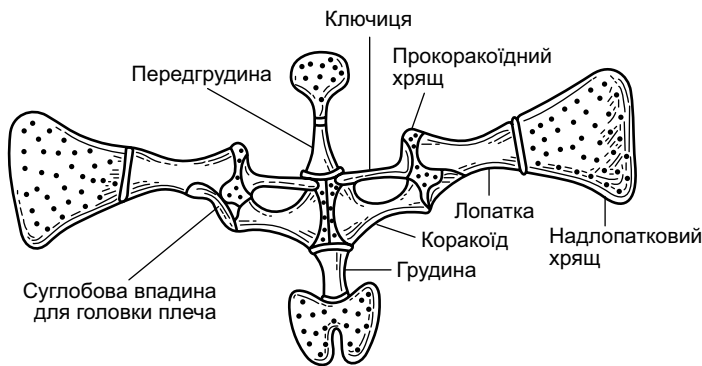


Рис. 5.5. Плечовий пояс жаби (крапками позначений хрящ)

Тазовий пояс складається із трьох елементів (рис. 5.6), що з'єднані один з одним і утворюють вертлужну ямку – місце приєднання головки стегна; у безхвостих пояс майже повністю костеніє. Довгі клубові кістки (*ilium*) приєднані до поперечних

відростків крижового хребця; сідничні кістки (*ischium*) зростаються одна з одною, знизу є лобковий хрящ (*cartilago pubis*). У хвостатих земноводних сідничні та клубові кістки – великих розмірів.

**М'язова система** земноводних значно відрізняється від м'язової системи риб. Частина тулубових м'язів має метамерну будову. Однак простежено виразне диференціювання: відособлені ділянки м'язових сегментів зливаються у стрічкоподібні м'язи. Суттєво більшою є маса м'язів кінцівок, представлена складною системою антагоністів, що згинають і розгинають суглоби. Ускладнені і спеціалізовані м'язи ротової порожнини (жувальна, язика, дна ротової порожнини), яка не лише бере участь у захопленні та проковтуванні їжі, а й забезпечує вентиляцію ротової порожнини і легень.

**Травна система.** Усі сучасні земноводні в дорослому стані – хижаки. Вони поїдають різних дрібних безхребетних: комах і їхніх личинок, багатоніжок, павуків, ракоподібних, черв'яків тощо. Водні види можуть ловити молодь риби, а великі – земноводних і їхніх личинок, пташенят водоплавних птахів, а також дрібних гризунів, що потрапили у воду. Безногі червуги ведуть рийний спосіб життя, живляться ґрунтовими безхребетними, окремі види селяться у термітниках і мурашниках, поїдають їхніх жителів. Способи добування їжі порівняно одноманітні. Безногі земноводні, повільно пересуваючись, розшукують здобич за допомогою нюху і дотику, хвостаті – за допомогою зору і нюху. Здобич схоплюють щелепами; деякі види хвостатих земноводних здобич «приклеюють» до язика (наприклад, печерна саламандра) (рис. 5.7). Під час добування їжі безхвості земноводні орієнтуються переважно завдяки зору і зрідка – нюху. Розшукують здобич, пересуваючись повільними стрибками або, частіше, чатуванням, захоплюють її, викидаючи липкий язик, або щелепами; деякі види – гладка шпоркова жаба, зелена ропуха – інколи засовують здобич у рот пальцями передніх лапок. Жаби, які добре скачуть (види роду *Rana* та ін.), здатні ловити також комах на льоту. Малорухливі ропухи живляться переважно комахами, що повзають (жуки, мурашки, гусінь та ін.).

У земноводних ротовий отвір широкий, веде у ротоглоткову порожнину, що переходить до стравоходу. В передній частині піднебіння у ротоглотковій порожнині відкриваються парні хоани – внутрішні отвори ніздрів, а неподалік щелепного суглоба є отвори евстахієвих труб, що ведуть у порожнину середнього вуха. У кутах рота самців деяких жаб розміщені резонатори, або голосові мішки, які посилюють звук. Дно задньої частини ротоглоткової порожнини підтримують хрящі гортанної щілини. У слизовій оболонці даху ротоглоткової порожнини є слинні залози, які виділяють слизистий секрет, що не містить травних ферментів: він змочує порожнину і полегшує проковтування здобичі. Змочена слиною їжа переміщується у стравохід скороченням м'язів дна ротоглоткової порожнини, проковтуванню допомагають очі, які всовуються в ротоглоткову порожнину.

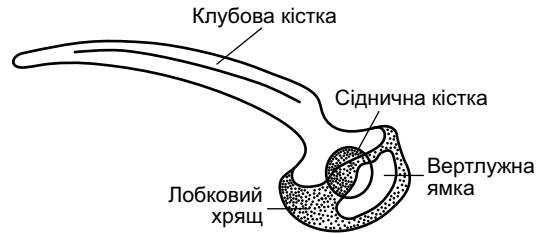


Рис. 5.6. Тазовий пояс жаби збоку

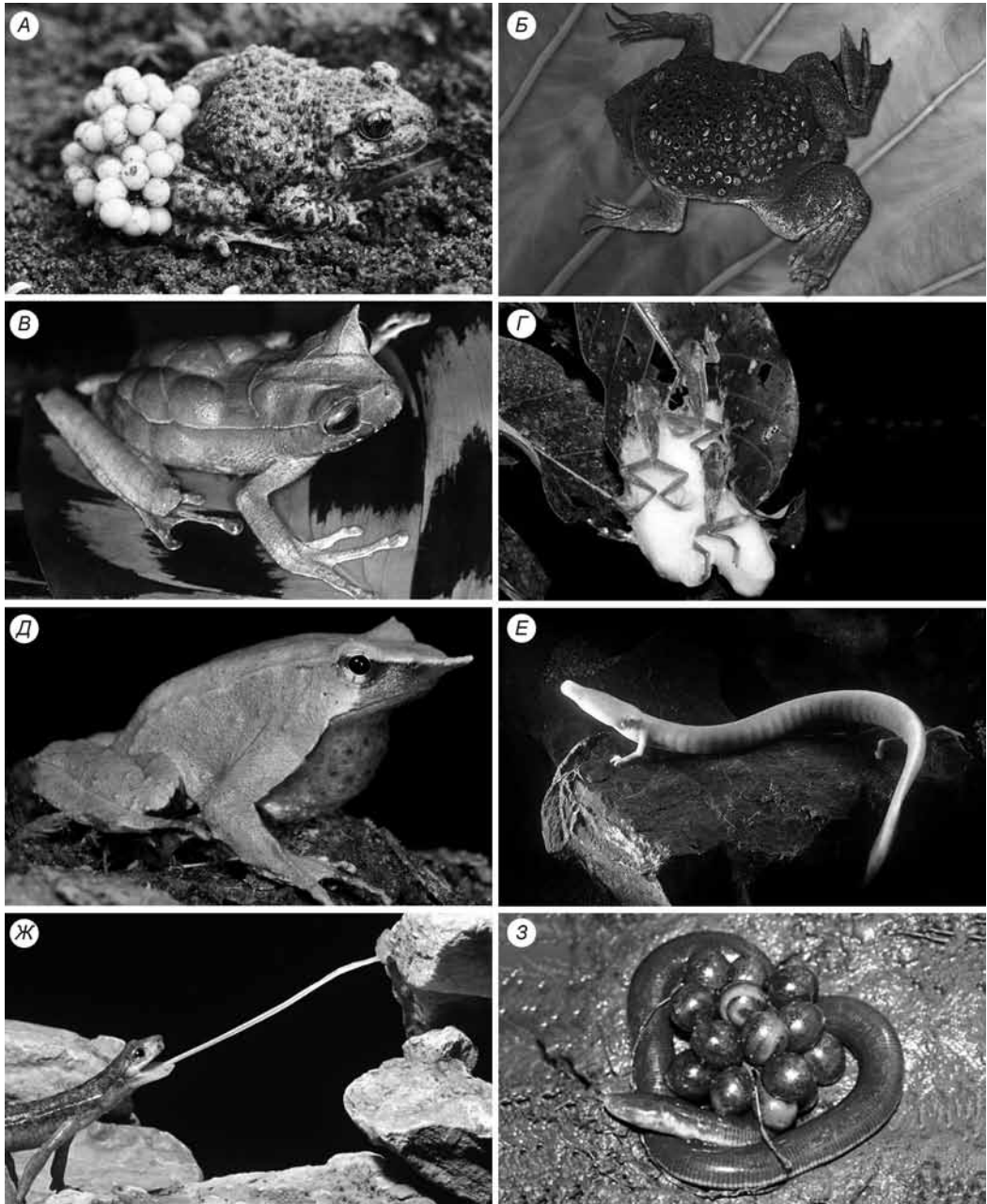
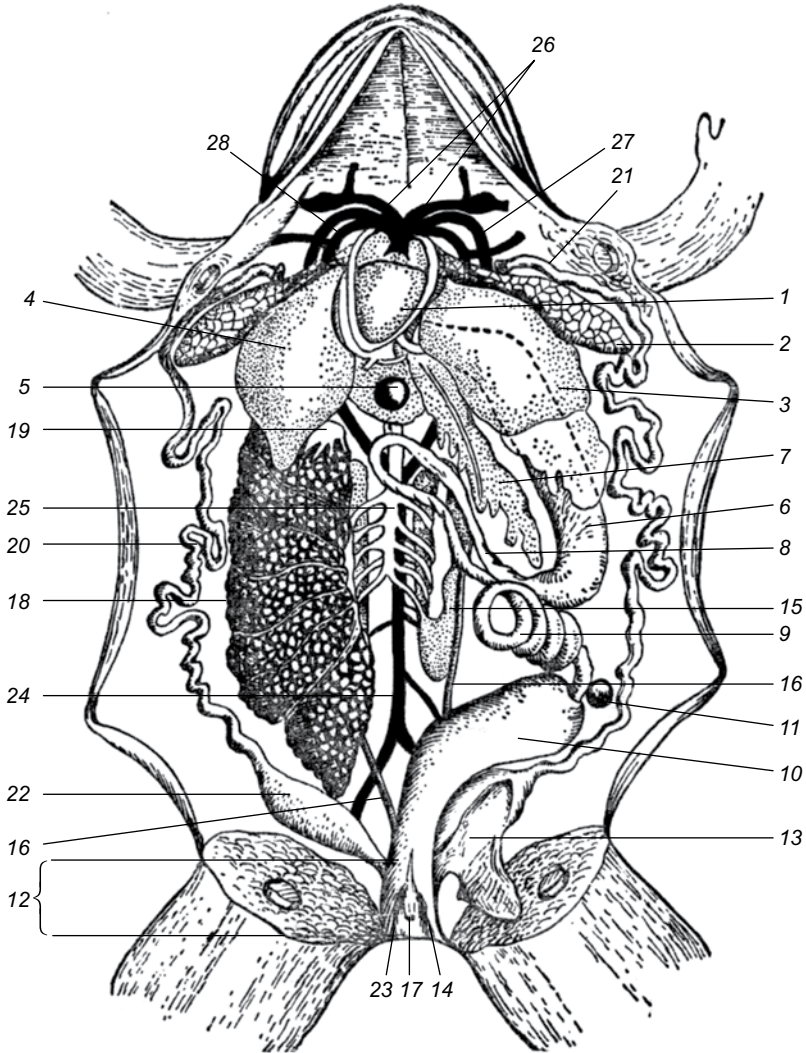


Рис. 5.7. Земноводні:

А – самець жаби-повитухи *Alytes obstetricans* з кладкою ікри; Б – самка суринамської піпи *Pipa pipa* з виводковими комірками на спині; В – самка сумчастої квакші *Gastrotheca marsupiata* з ікрою у виводковій сумці; Г – гніздо яванської веслонової жаби *Rhacophorus*; Д – самець жаби *Rhinoderma darwini* з пуголівками у горловому мішку, які метаморфізують; Е – європейський протей *Proteus anguinus*; Ж – європейська печерна саламандра *Hydromantes genei*; З – самка рибозмія цейлонського *Ichthyophis glutinosus*, що обкрутила грудку ікринок, відкладених у норі



Стравохід (*esophagus*) короткий, сильно розтягується, впадає у шлунок (*gaster*) (рис. 5.8, б), він має товсті м'язові стінки. Від шлунка відходить дванадцятипала кишка (*duodenum*), яка непомітно переходить у тонку кишку (*ileum*), що впадає у пряму кишку (*rectum*). Пряма кишка відкривається клоакою (*cloaca*). Трилопатева печінка (*hepar*) має в центральній лопаті жовчний міхур (див. рис. 5.8, 5); жовчна



**Рис. 5.8.** Розтята самка жаби трав'яної:

1 – серце; 2 – легені; 3 – ліва лопать печінки; 4 – права лопать печінки; 5 – жовчний міхур у центральній лопаті печінки; 6 – шлунок; 7 – підшлункова залоза; 8 – дванадцятипала кишка; 9 – тонка кишка; 10 – пряма кишка; 11 – селезінка; 12 – клоака (розтята); 13 – сечовий міхур; 14 – отвір сечового міхура; 15 – нирка; 16 – сечопровід; 17 – парні отвори сечопроводів у клоаці; 18 – правий яєчник (лівий видалений); 19 – жирове тіло; 20 – правий яйцепровід; 21 – лівий яйцепровід; 22 – матковий відділ яйцепроводу; 23 – отвір яйцепроводу в клоаці; 24 – спинна аорта; 25 – задня порожниста вена; 26 – загальні сонні артерії; 27 – ліва дуга аорти; 28 – шкірно-легенева артерія

протока впадає у дванадцятипалу кишку. Між шлунком і дванадцятипалою кишкою є підшлункова залоза. Біля нижнього кінця шлунка розміщена селезінка (*lien*) – орган кровотворення та депо крові.

У шлунку виділяється фермент пепсин, а у підшлунковій залозі – трипсин, амілаза й ліпаза.

**Дихальна система.** Характерною особливістю земноводних є наявність багатьох органів дихання. У поглинанні кисню і виділенні вуглекислоти беруть участь: у личинок – шкіра, зовнішні та внутрішні зябра; у дорослих – легені, шкіра та слизова оболонка ротоглоткової порожнини. У деяких видів дорослих хвостатих земноводних збереглися зовнішні зябра та недорозвинені або редуковані легені.

Дорослі земноводні дихають парними легенями, що мають вигляд порожнистих мішків, внутрішні стінки яких комірчасті (у деяких хвостатих їх немає).

Вентиляція легень відбувається завдяки рухам дна ротоглоткової порожнини. Під час її опускання повітря через відкриті ніздрі потрапляє в ротоглоткову порожнину, пізніше зовнішні отвори ніздрів закриваються, відкривається гортанна щілина і повітря з легень під тиском м'язів стінок тіла та внутрішніх органів переходить до ротоглоткової порожнини, де змішується з атмосферним повітрям. Дно ротоглоткової порожнини поступово піднімається, притискається до піднебіння, а змішане повітря нагнітається в легені. Потім гортанна щілина закривається і залишки змішаного повітря через ніздрі виходять назовні. У підсумку повітря в ротоглотковій порожнині оновлюється і кров у капілярах слизової оболонки насичується киснем.

**Кровоносна система.** Личинки земноводних мають одне коло кровообігу: у серці є одне передсердя та один шлуночок; є артеріальний конус, розгалужений на чотири приносні зяброві артерії.

Серце дорослих земноводних трикамерне: два передсердя та один шлуночок (рис. 5.9). До правого передсердя прилягає товстостінна венозна пазуха, від шлуночка відходить артеріальний конус. Отже, серце має п'ять відділів. Обидва передсердя відкриваються до шлуночка загальним отвором; тут розташовані атріовентрикулярні клапани, які в разі скорочення шлуночка не пропускають кров назад у передсердя. Шлуночок має м'язові вирости стінок, які утворюють ряд з'єднаних одна з одною камер, що перешкоджає змішуванню крові. Артеріальний конус відходить від правого боку шлуночка; всередині розташований довгий спіральний клапан.

Від артеріального конуса самостійними отворами починаються три пари артеріальних дуг. Першими від артеріального конуса відходять права і ліва шкірно-легеневі артерії (*arcus pulmocutanea*) (рис. 5.10) – гомологи четвертої пари зябрових дуг личинок; вони розпадаються на легеневу та шкірну артерії. Другими відходять системні дуги (корені) аорти (*arcus aortae*) – гомологи другої пари зябрових артерій личинок. Вони, відділяючи потилично-хребетну і підключичну артерії, що забезпечують кров'ю м'язи тулуба та передніх кінцівок, зливаються під хребетним стовбуром у спинну аорту (*aorta dorsalis*). Спинна аорта відділяє потужну кишково-брижову артерію (*arteria mesenterica*) (забезпечує кров'ю травну трубку); по інших

розгалуженнях спинної аорти кров тече до решти органів і в задні кінцівки. Останніми від артеріального конуса відходять загальні сонні артерії (*arteria carotis communis*) – гомологи першої пари зябрових артерій. Кожна з них розпадається на зовнішні та внутрішні артерії (*arteria carotis externa et interna*).

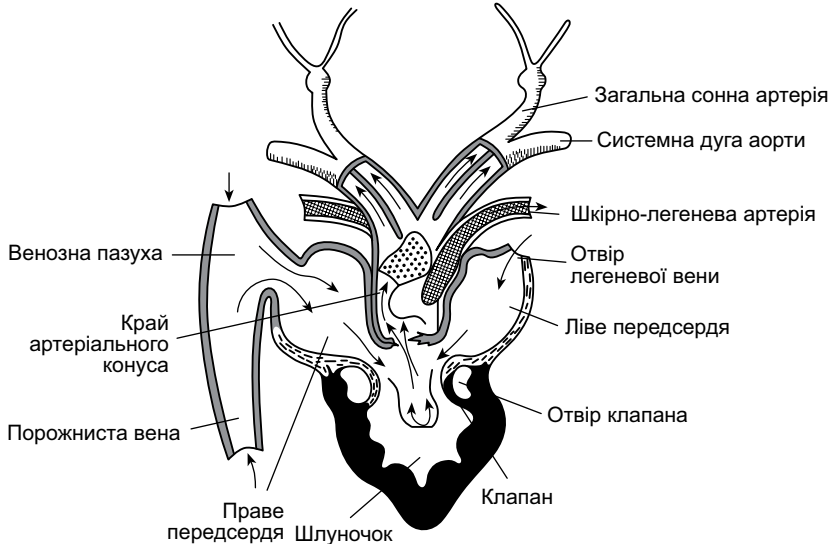
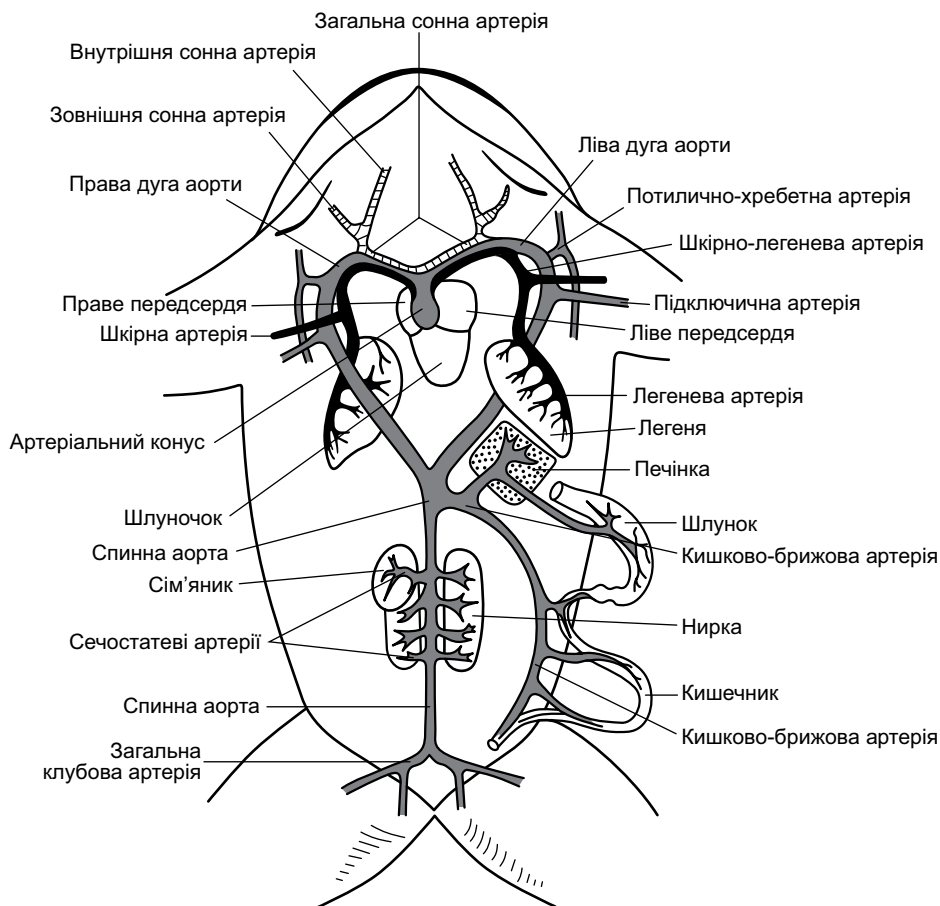


Рис. 5.9. Розріз серця жаби

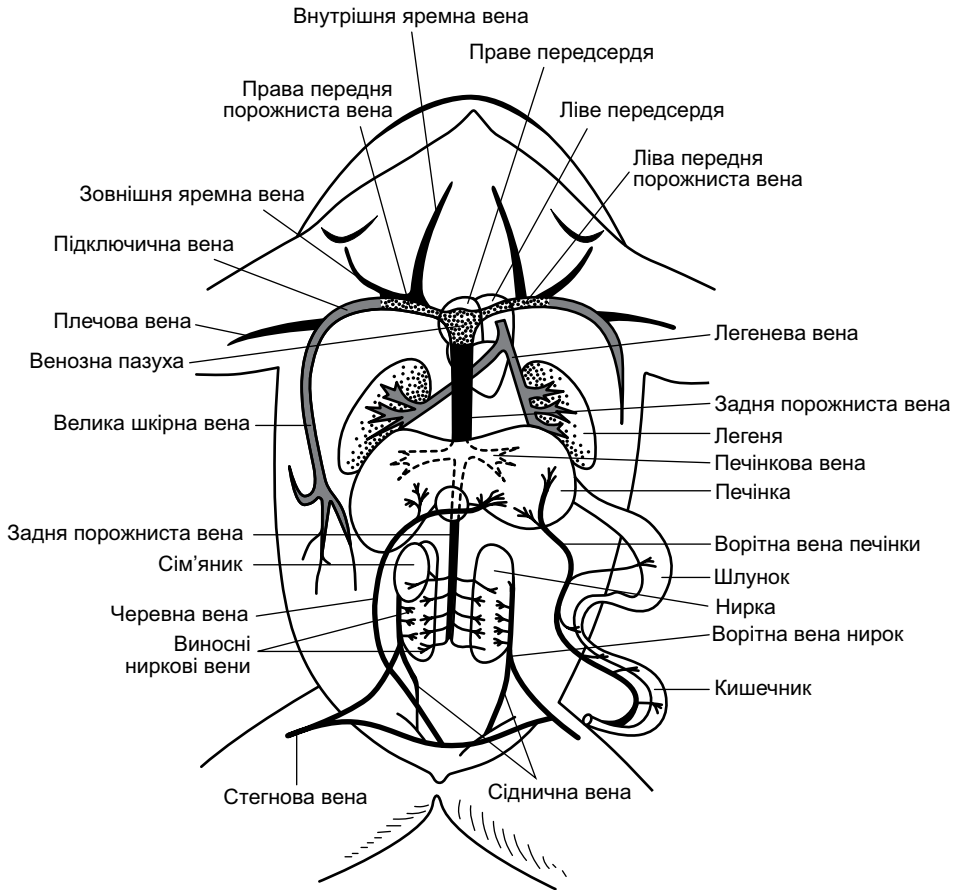
Венозну кров із заднього відділу тіла і задніх кінцівок збирають стегнові (*venae femorales*) та сідничні (*venae ischiadica*) вени, які зливаються у парні клубові або ворітні вени нирок (*venae portae renales*) (рис. 5.11), які розпадаються в нирках на капіляри, тобто утворюють ворітну систему нирок. Від правої та лівої стегнових вен відходять вени, що зливаються в непарну черевну вену (*vena abdomilalis*), яка проходить по черевній стінці до печінки, тут вона розпадається на капіляри. Венозна кров від усіх відділів кишечника і шлунка збирається у велику ворітну вену печінки (*vena portae hepatis*), яка розпадається у печінці на капіляри (у всіх земноводних ворітна система печінки утворена черевною і ворітними венами). Капіляри нирок зливаються в численні виносні вени, які впадають у непарну задню порожнисту вену (*vena cava posterior*); до неї впадають вени від статевих залоз. Задня порожниста вена проходить через печінку (кров із неї до печінки не потрапляє) і впадає у венозну пазуху. З печінки венозна кров печінковими венами надходить у задню порожнисту вену.

Артеріальна кров, яка окиснилась у шкірі, збирається у велику шкірну вену (*vena cutanea magna*), що разом із плечовою веною, яка несе венозну кров із передньої кінцівки, впадає в підключичну вену (*vena subclavia*). Підключичні вени зливаються зі зовнішніми і внутрішніми яремними венами (*venae jugularis externa et interna*) у праву та ліву передні порожнисті вени (*venae cava anterior dextra et sinistra*) і впадають у венозну пазуху. Порожнистими венами з усіх відділів тіла проходить венозна кров, а шкірними венами до серця – артеріальна. Із венозної пазухи кров



**Рис. 5.10.** Схема артеріальної системи жаби (артеріальна кров показана штрихуванням, змішана – сірим, венозна – чорним кольором)

надходить у праве передсердя. Артеріальна кров із легень збирається в легеневі вени (*venae pulmonales*) і впадає в ліве передсердя. Під час легеневого дихання у правому передсерді збирається змішана кров. Ліве передсердя заповнює артеріальна кров з легень. Під час одночасного скорочення передсердь кров надходить у шлуночок, де її перемішуванню заважають вирости стінок: у правій частині шлуночка кров більше венозна, а в лівій – артеріальна. Артеріальний конус відходить від правої частини шлуночка. Тому в разі скорочення шлуночка в артеріальний конус спочатку надходить більше венозна кров, яка заповнює шкірно-легеневі артерії. У разі тривалого скорочення шлуночка тиск в артеріальному конусі підвищується, спіральний клапан зрушується, відкриваються отвори дуг аорти, в які надходить змішана кров із центральної частини шлуночка. Коли шлуночок повністю скоротився, у конус надходить найбільш артеріальна кров з лівої половини шлуночка. Ця кров не може пройти в шкірно-легеневі артерії та дуги аорти, тому що вони заповнені



**Рис. 5.11.** Схема венозної системи жаби (більш артеріальна кров показана сірим кольором, змішана – крапками, венозна – чорним кольором)

кров'ю. Напір крові, максимально стискаючи спіральний клапан, відкриває устя сонних артерій, куди потече, прямуючи в голову, артеріальна кров. Зменшення припливу кисню до головного мозку може супроводжуватися зниженням загального рівня обміну речовин і впаданням тварини в оціпеніння.

**Видільна система і водно-сольовий обмін.** Вихід на сушу земноводних суттєво позначився на характері водно-сольового обміну та на виведенні з організму продуктів азотистого обміну. Личинки земноводних мають пронефричні нирки (переднирки). Під час метаморфозу розвиваються парні мезонефричні (тулубові) нирки. Нирки мають вигляд ущільнених тіл, що лежать з боків хребетного стовпа в ділянці поперекового хребця (рис. 5.12). Від кожної нирки відходить сечовід (вольфів канал), який впадає у клоаку. На дні клоаки є отвір, що веде в сильно розтягнутий сечовий міхур (*vesica urinaria*). На черевній поверхні нирок розташовані надниркові залози – залози внутрішньої секреції (*glandula suprarenalis*). Нирки через ниркові

артерії отримують артеріальну кров з спинної аорти; значна кількість венозної крові проходить у нирки через ворітні вени нирок. Продукти білкового розпаду в дорослих земноводних виводяться переважно у вигляді сечовини (у личинок – у вигляді аміаку). У разі наповнення сечового міхура сечовиною скорочуються м'язи його стінок і концентрована сеча виходить у клоаку, а звідти – викидається назовні. Частина продуктів розпаду виділяється крізь шкіру. Важлива роль шкіри у водному обміні. За високої вологості (під час пересування через покриту рососою траву) шкіра земноводних всмоктує воду, яка накопичується у підшкірних лімфатичних порожнинах. Завдяки цьому протягом короткого часу маса тварини зростає на 20–50%.

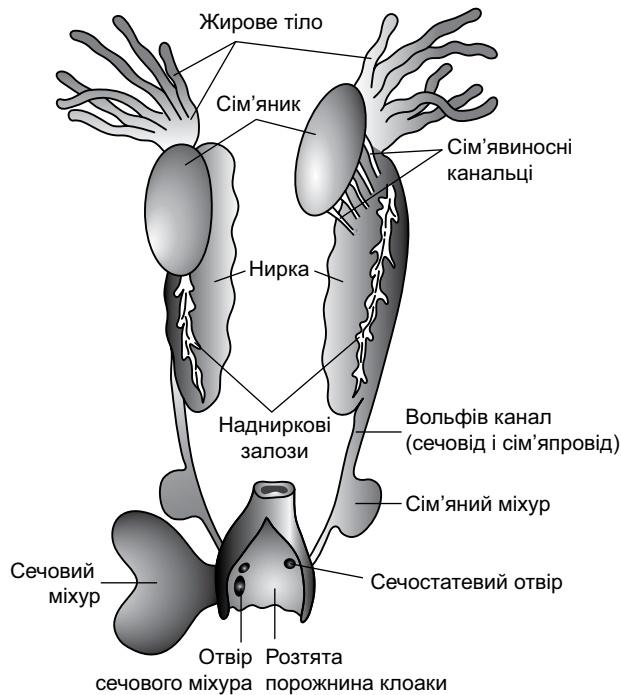


Рис. 5.12. Сечостатеві органи самця жаби

В особин видів, які пристосувалися до життя у сухіших біотопах (ропухи), завдяки ущільненню і частковому зроговінню шкіри випаровується значно менше води. Трав'яна жаба *Rana temporaria*, що заселяє зволожені біотопи, з кожного 1 см<sup>2</sup> шкіри втрачає до 30 мм<sup>3</sup> води, а в пустелі зелена ропуха *Bufo viridis* – лише 10 мм<sup>3</sup>. Протеї, які ведуть водний спосіб життя, гинуть у разі втрати 30–35% води, жителі вологих біотопів (різні види жаб) – у разі втрати 40–50% води, а деякі квакші, що живуть на деревах, – аж 70%. Водний обмін речовин регулюють гормони гіпофіза та кортикоїдні гормони (гормони надниркових залоз), які змінюють проникність шкіри і стінок сечового міхура для води, інтенсивність фільтрації в нирках, реабсорбцію води та іонів солей у ниркових каналцях.

**Статева система, особливості розмноження.** Земноводні роздільностатеві, мають парні статеві залози. Яєчники (*ovarium*) зернистої структури, підвішені на брижі, до весни заповнюють майже всю порожнину тіла. Біля яєчників розташовані багатолопатеві жирові тіла, в яких нагромаджуються запасні речовини для формування статевих продуктів під час зимової сплячки. Тонкі видовжені яйцепроводи (*oviduct*) – це мюллерові канали. Кожен яйцепровід лійкою, розташованою в ділянці серця, відкритий у порожнину тіла; нижня частина лійки розширена і відкривається у клоаку. Функцію сечоводу виконують вольфові канали. Зрілі яйця через розрив стінок яєчника випадають у порожнину тіла, де їх підхоплюють краї лійки, далі рухаються по яйцепроводах і покриваються слизовими білковими оболонками – виділеннями залоз стінок яйцепроводу, і нагромаджуються у відділах матки. Сім'яники (*testes*) круглі (див. рис. 5.12) – разом із жировими тілами звисають на брижі біля передніх країв нирок. Із кожного сім'яника виходить кілька тонких сім'яиносних каналців, що проходять у нирку і тут відкриваються у вольфів канал. У самців земноводних вольфів канал одночасно виконує функції сечоводу і сім'япроводу. В нижній частині вольфового каналу утворюється здуття – сім'яний міхур (*vesicula seminalis*), який різко збільшується перед розмноженням і слугує резервуаром для сперматозоїдів. Вольфові канали отворами відкриті у клоаку. У самців хвостатих земноводних рудименти мюллерових каналів збереглися у вигляді тоненьких трубочок.

У безхвостих земноводних запліднення зовнішнє. За допомогою мозолів на кисті передніх кінцівок самець притримує самку. Самки відкладають ікру, а самці відразу скроплюють її сім'яною рідиною. У частини хвостатих земноводних запліднення також зовнішнє, але своєрідне. Наприклад, у родини кутозубів самка відкладає ікру в слизовий мішок, на який самець кладе сперматофор – пакет сперматозоїдів, облямованих слизовою оболонкою. Для більшості хвостатих земноводних запліднення внутрішнє. Самець тритонів відкладає сперматофор, а самка захоплює його краями клоаки, тут оболонка розчиняється і сперматозоїди проникають у нижні ділянки яйцепроводу, де й запліднюють яйцеклітини. У безногих земноводних запліднення також внутрішнє: самець притискає вивернуту клоаку до зовнішнього отвору клоаки самки, вводячи в неї сім'яну рідину.

Більшість земноводних відкладає ікру у воду, в якій розвивається зародок. Личинка, яка вилупилась до метаморфозу, веде водний спосіб життя. У жаб, квакш та інших безхвостих земноводних кожна ікринка обгорнута слизовою оболонкою, що сильно набухає у воді. Відкладені ікринки заклеюються в кулястий пакет. У ропух кладка яєць має вигляд тонких слизових шнурів, у кумок – невеликих грудок, а тритони відкладають поодинокі яйця, загорнені у листки водяних рослин.

Самець повитухи намотує джгуту ікри на задні кінцівки і носить їх до вилуплення пуголовків. Філомедузи та деякі інші види тропічних деревних жаб відкладають ікру в листя, притримуючи задніми лапками, пізніше збивають кладку в пінистий пакет. Суринамська піла відкладає яйця у шкірні комірочки на спині (див. рис. 5.7, Б), в яких відбувається повний розвиток личинок.

Небагатьом видам земноводних властиве яйцеживородіння.

Плодючість різних видів земноводних коливається в широких межах. Наприклад, зелені ропухи відкладають до 5–10 000 ікринок, трав'яна жаба – 800–4 000, сіра ропуха – 1 200–7 000, тритони – від 100 до 500–600. Самка ринодерми Дарвіна відкладає лише 20–30 яєць, а червуга, яка охороняє кладку, – 5–15.

У безхвостих земноводних сформована личинка вивільняється від оболонки і за допомогою присоски (рис. 3.13, 18) прикріплюється до водних рослин. У хвостатих земноводних личинка вилуплюється сформованою, має ліпше розвинений хвіст і зовнішні зябра.

Тривалість личинкового періоду різна у різних видів, вона залежить від погодних умов і географічного розташування регіону (клімат). У жаби трав'яної *Rana temporaria* пуголовки в районі Києва завершують метаморфоз через 35–40 днів, біля Москви – через 45–55 днів, а біля Архангельська – через 60–70 днів. За несприятливих погодних умов (холодне літо), а саме – у північних частинах ареалу та в горах, пуголовки зимують у водоймах, завершують метаморфоз наступного літа. Такі випадки зареєстровані під Москвою для часничниці звичайної *Pelobates fuscus* та жаби озерної *Pelophylax ridibundus*.

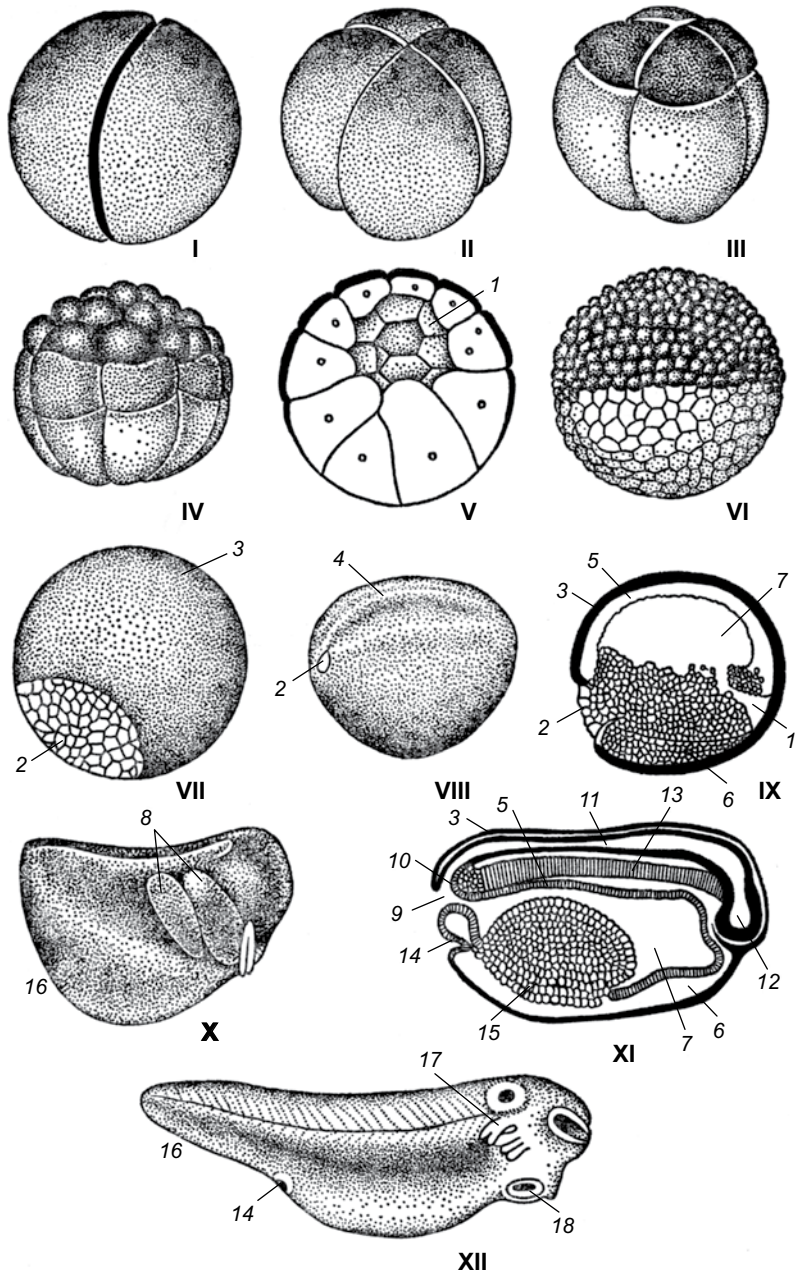
У деяких хвостатих земноводних трапляється неотенія – здатність личинок до статевого розмноження. Вона добре вивчена у амбістоми тигрової *Ambystoma tigrinum*, яка живе в Північній Америці. Личинки досить швидко завершують метаморфоз у мілких, добре нагрітих водоймах із низьким вмістом кисню у воді. Після досягнення довжини 5–9 см вони покидають водойми. У холодних водоймах із високим вмістом кисню личинки добре ростуть без метаморфозу; досягають довжини 20–25 см, згодом у них розвиваються статеві залози і вони починають статеве розмноження. Згаданих личинок розводять у лабораторіях і називають їх аксолотлі.

Можливо, деякі сиренові Sirenidae, протеї Proteidae і амфіуми Amphiumidae – це неотенічні личинки якихось саламандр, у яких під час еволюції повністю зникла доросла фаза. Причиною цього могла бути висока смертність дорослих особин під впливом несприятливих погодних умов (похолодання, обледеніння та ін.), хижаків та інших чинників середовища. У безхвостих і безногих земноводних несприятливі погодні умови можуть спричинити довгу затримку метаморфозу під час росту личинки.

**Нервова система.** Перехід до наземного способу життя супроводжувався перебудовою центральної нервової системи й органів чуття. Відносні розміри головного мозку земноводних порівняно з рибами помітно не збільшилися. Безхвості мають мозок трохи більший, ніж хвостаті. У сучасних земноводних помітно збільшені відносні розміри переднього мозку, розділеного на дві півкулі (рис. 5.14) зі самостійною порожниною – бічним шлуночком – у кожній із них.

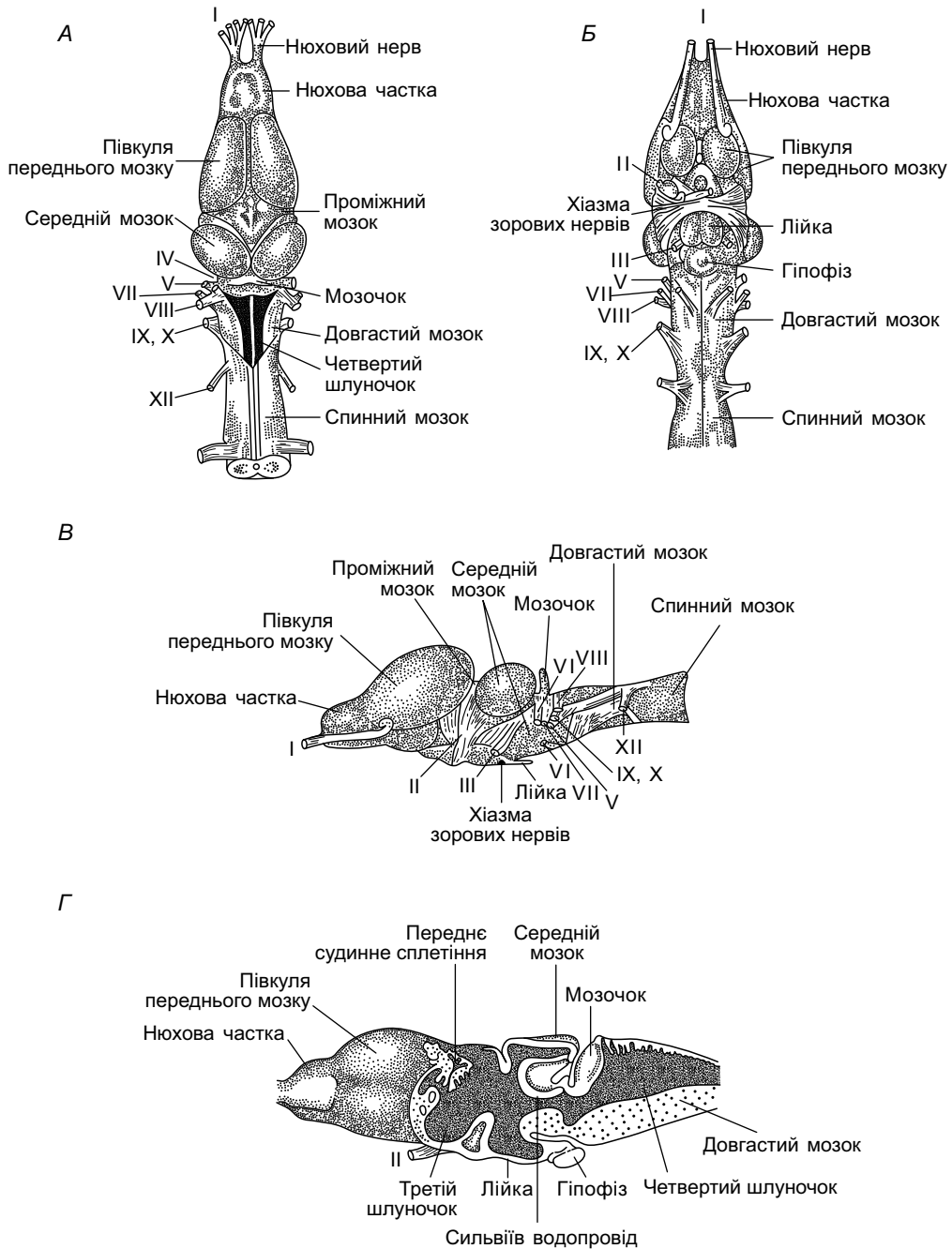
Скупчення нервових клітин утворюють не лише смугасті тіла (*corpora striata*) на дні бічних шлуночків, а й також тонкий шар у покрівлі півкуль – первинний мозковий купол архіпаліум (*archipallium*). Нюхові частки слабо відмежовані від півкуль. Проміжний мозок лише злегка прикритий сусідніми відділами. Зверху на ньому розміщений епіфіз. Від дна проміжного мозку відходить лійка, до якої прилягає добре





**Рис. 5.13.** Розвиток яйця жаби, за У. Паркером. Загальний вигляд і стадії V, IX, XI – у перерізі, стадія XII – зародок перед вилупленням:

1 – бластоцель; 2 – жовтковий корок; 3 – ектодерма; 4 – медулярна борозна; 5 – ентодерма; 6 – мезодерма; 7 – порожнина первинної кишки; 8 – ямка на місці майбутніх зябрових щілин; 9 – гастропор; 10 – нервово-кишковий канал; 11 – спинний мозок; 12 – головний мозок; 13 – хорда; 14 – місце майбутньої клоаки; 15 – жовчні клітини; 16 – хвіст; 17 – зовнішні зябра; 18 – присосок



**Рис. 5.14.** Головний мозок жаби, за У. Паркером:  
 А – зверху; Б – знизу; В – збоку; Г – у поздовжньому перерізі; I–X – головні нерви; XII – під’язиковий нерв

розвинутий гіпофіз. Середній мозок менший, ніж у костистих риб. Мозочок малий і має вигляд невеликого валика за середнім мозком на передньому краї ромбоподібної ямки – порожнини четвертого шлуночка. Від головного мозку земноводних, як і у риб, відходить десять пар головних нервів. Спинний мозок злегка сплющений, має плечове і поперекове потовщення, що пов'язане з відгалуженням могутніх нервових сплетінь, які іннервують передні й задні кінцівки. Симпатична нервова система у багатьох земноводних представлена двома стовбурами з боків черевної сторони хребтного стовбура. Ганглії цих стовбурів з'єднані зі спинномозковими нервами.

**Органи чуття** забезпечують орієнтування земноводних у воді та на суші. Для личинок і дорослих особин, що живуть у воді, важливу роль відіграють органи бічної лінії, нюх, терморцепція, смак, слух і зір. Для видів земноводних із наземним способом життя провідну роль в орієнтації відіграє зір.

Органи бічної лінії розкидані по всьому тілу на поверхні шкіри. У шкірі є дотикові тільця (скупчення чутливих клітин, до яких підходять нерви).

Усі земноводні в епідермальному шарі шкіри мають вільні закінчення чутливих нервів. Вони сприймають температурні, больові й тактильні відчуття. У ротовій порожнині та на язиці містяться чутливі клітини, оплетені нервовими закінченнями. Можливо, вони не виконують функції «смакових» рецепторів, а слугують органами дотику, дають змогу відчувати положення харчового об'єкта в ротовій порожнині. Про слабкий смак у земноводних свідчить поїдання ними комах із різким запахом і їдкими виділеннями (мурашки, клопи, туруни та ін.).

Нюх у земноводних відіграє помітну роль. Для його забезпечення є парні нюхові мішки. Зовнішні ніздрі відкриваються і закриваються за допомогою спеціальних м'язів. Внутрішніми ніздрями (хоанами) кожен мішок з'єднаний з ротовою порожниною. Об'єм нюхових мішків і площа, зайнята нюховим епітелієм, особливо велика у безногих (червуг) і у частини безхвостих (ропухи, деякі квакші) земноводних. Орган нюху функціонує лише в повітряному середовищі; у воді зовнішні ніздрі закриті. Значна роль нюху в орієнтації та пошуках їжі у рийних червуг. Хвостаті й безхвості земноводні розпізнають запах, властивий конкретному біотопові, а також запах їжі. Відчуття нюху змінюється в різні сезони: дуже високе воно навесні.

Органи зору добре розвинені у більшості наземних земноводних. Земноводні, що живуть у ґрунті (червуги) і підземних водах (європейський протей *Proteus anguinus*, підземна саламандра *Typhlotriton spalaeus* і кілька інших видів), мають маленькі очі, які слабо просвічують крізь шкіру або їх не видно. Очі личинок не мають повік. Під час метаморфозу утворюються рухомі повіки – верхня і нижня – та миготлива перетинка, відокремлена від нижньої повіки. У сітківці наявні палички і колбочки; у видів із присмерковою та нічною активністю переважають палички. У багатьох земноводних розвинуте сприйняття кольору.

Орган слуху земноводних, порівняно з рибами, значно ускладнений. Перетинчастий лабіринт у земноводних, який міститься у капсулі внутрішнього вуха, змінився мало. Виник новий відділ – середнє вухо, у якому розміщений апарат, що посилює

сприйняття звукових коливань. Порожнина середнього вуха утворилась із рудимента зябрової щілини, розташованої між щелепами і під'язиковою дугою. Зовнішній отвір середнього вуха затягнутий тонкою пружною перетинкою. У порожнині міститься паличкоподібна кісточка – стремінце (*stapes*), яке одним кінцем впирається в барабану перетинку, а іншим – в овальне вікно, закрите меншою перегородкою.

Порівняльно-анатомічні й палеонтологічні дані засвідчують, що стремінце утворилося з гіомандибуляра, або підвіска – верхнього елемента під'язикової дуги. Вузкий канал – євстахієва труба (*tuba Eustachii*) – з'єднує порожнину середнього вуха з ротовою порожниною, вирівнює тиск і запобігає розривам барабанної перетинки під час сильних звуків.

### 5.1.2. Походження, еволюція земноводних

У верхньому девоні від прісноводних кистеперих риб відокремилися перші земноводні – іхтіостегіди – *Ichthyostegalia*. Можливо, вже у цей період вони започаткували два підкласи земноводних – тонкохребцеві та дугохребцеві, які панували у наземній фауні кам'яновугільного періоду та витіснили прісноводних кистеперих риб із мілководних водойм. Палеозойських земноводних, незалежно від їхньої таксономічної належності, звичайно називали стегоцефалами, або панцирноголовими. Вони були вкриті суцільним панциром із покривних кісток (шкірних). У панцирі були тільки отвори для ніздрів, очниць і тім'яного органа. У деяких стегоцефалів тіло покривала рибоподібна луска, у інших шкірні скостеніння зберігалися на нижньому боці тіла, утворюючи черевний панцир (захист черева під час лазіння по суші). У багатьох видів тазовий пояс не був з'єднаний з хребетним стовпом, а пояс передніх кінцівок деколи зберігав зв'язок із потиличним відділом черепа. Парні кінцівки були порівняно слабшими.

Дугохребцеві земноводні (підклас *Apsidospondyli*) палеозойської ери об'єднано у надряд лабіринтодонтів *Labyrinthodontia*, названих так тому, що зовнішня поверхня їхніх зубів мала складчастість, яка на поперечному розпилі зуба утворювала лабіринт емалевих петель. До цього надряду належать чотири ряди. Наприкінці девону ряд іхтіостегід дав початок багатьом групам земноводних; від нього відділилася гілка до рептилій. Ряд рахітомові *Rachitomi* та відокремлений від нього в карбоні ряд стереоспондильних амфібій *Stereospondyli* були представлені видами різного розміру (найбільші досягали 5 м довжини). Можливо, вони жили на берегах величезних рік і озер, здобич (переважно рибу) очікували на мілководді. У частини видів, які мали велику голову, тяжкий тулубовий хвіст був помітно вкорочений. Лабіринтодонти почали вимирати наприкінці палеозою (у пермі) й лише небагато їх збереглося до середини тріасу. Ймовірно, від якихось примітивних рахітомових виникли стрибаючі (безхвості) земноводні – надряд *Salientia*. У відкладах нижнього тріасу знайдено залишки примітивних безхвостих (довжина – близько 10 см, тулубових хребців до 15, короткі ребра, стегно довше від гомілки, можливо, був короткий

хвіст); їх об'єднано в ряд Proanura. Види, які трапляються десь зі середньої юри (тулубових хребців близько 10, голіпка не коротша від стегна), належать до ряду безхвості Anura, як і всі сучасні безхвості земноводні.

Наприкінці девону – на початку карбону від якихось іхтіостегід, або примітивних рахітомових, відділився ряд антракозаври Anthracosauria (або емболомери). За способом життя (досить великі рибоїдні хижаки) і загальними рисами будови вони були подібні на примітивних рахітомових, відрізнялися від них лише деякими деталями будови хребців, черепа (вирізки на його задньому краю, формування одного потиличного виросту). У середині карбону від них відділилися сеймуриаморфи Seymouriamorpha, які еволюціонували, набуваючи дедалі більшої наземності й рухливості. Деякі зоологи та палеонтологи схильні зачислювати їх до класу земноводних, виділяючи в підклас батрахозаврів Batrachosauria.

Від іхтіостегід наприкінці девону відокремилися тонкохребцеві земноводні – підклас Lepospondyli. Палеозойських лепоспондильних стегоцефалів поділяють на три ряди. Ряд мікрозаурія Microsauria представлений дрібними формами (до 50 см довжини), які зовні нагадували сучасних тритонів і саламандр. Від якихось, можливо, пермських мікрозаурій відділилися сучасні ряди земноводних: хвостаті Urodela (залишки відомі зі середини крейдового періоду) і безногі Apoda (викопні залишки поки що не виявлені). Ряд нектридів Nectridea об'єднує великих (завдовжки до 100 см) тритоноподібних земноводних, які вели переважно водний спосіб життя. Ряд аїстопода Aistopoda охоплює дрібних тварин (довжина 20–50 см) зі змієподібним тілом і редукованими кінцівками. Вважали, що вони вели водний спосіб життя; тепер висловлюють, можливо, обґрунтованіше припущення, що втрата кінцівок була пов'язана з перебуванням у густих трав'яних заростях берегів водойм. Останні два ряди вимерли, не залишивши потомків.

Отже, адаптивна радіація палеозойських амфібій відбулася в кам'яновугільному і частково в пермському періодах. У пермському періоді більшість груп вимерла та лише окремі форми деяких груп дожили до середини тріасу. Можливо, таке швидке вимирання зумовлене біотичними, а не кліматичними причинами. У нижній пермі, як і в карбоні, на більшій частині суші переважав теплий і вологий клімат. Лише у верхній пермі та в тріасі, тобто після вимирання більшості палеозойських земноводних, він став сухішим і жаркішим. Сеймуриаморфні та примітивні земноводні зберігали значні амфібійні риси, заселяли такі ж біотопи, як і земноводні. Маючи велику рухливість і, можливо, складну поведінку, сеймуриаморфи відокремилися від них у верхньому карбоні-пермі, інші групи рептилій поступово витіснили (шляхом харчової конкуренції та прямого переслідування) земноводних із освоєних ними місць перебування. Довше протрималися земноводні з переважно водним способом життя, проте й вони у тріасі відступили перед натиском рептилій, деякі форми яких у цей час заселили водні біотопи, вторинно перейшовши до водного або напівводного способу життя.

### 5.1.3. Систематика й характеристика представників сучасних рядів класу Amphibia

Земноводні на сьогодні є найнечисленнішим класом хребетних. У трьох його рядах налічують 6 771 вид. Систематика класу порівняно проста.

Система земноводних Н.П. Наумова, Н.Н. Карташова (1979)	Система земноводних Д.Р. Фроста та ін. (2011)
Загальна кількість сучасних видів – 2 500	Загальна кількість сучасних видів – 6 771 (7023 за <a href="http://amphibiaweb.org/">http://amphibiaweb.org/</a> , 2012)
Підклас Дугохребцеві Apsidospondyli	
† Надряд Лабіринтодonti Labyrinthodontia	Ряд безхвості Anura
† Ряд Іхтіостегалії Ichthyostegalia	Родина Allophrynidae
† Ряд Рахітомові Rhachitomi	Родина жаби-повитухи Alytidae
† Ряд Стереоспондильні Stereospondyli	Родина пахучі жаби Aromobatidae
† Ряд Антракозаври Anthracosauria	Родина пискучі жаби Arthroleptidae
Надряд Стрибальні Salientia	Родина кумкові Bombinatoridae
† Ряд Примітивні безхвості Proanura	Родина короткоголові Brachycephalidae
Ряд Безхвості Anura (Ecaudata)	Родина Brevicipitidae
Родина Leiopelmatidae	Родина ропухи Bufonidae
Родина круглязикові Discoglossidae	Родина Calyptocephalellidae
Родина піпові Pipidae	Родина скляні жаби Centrolenidae
Родина часничниці Pelobatidae	Родина Ceratobatrachidae
Родина Leptodactylidae	Родина рогаті жаби Ceratophryidae
Родина Rhinophrynidae	Родина Ceuthomantidae
Родина Ateleopodidae	Родина Craugastoridae
Родина ропухи Bufonidae	Родина Cycloramphidae
Родина квакші Hylidae	Родина деревні жаби Dendrobatidae
Родина Pseudidae	Родина круглязикові Dicroglossidae
Родина дереволази Dendrobatidae	Родина Eleutherodactylidae
Родина Microhylidae	Родина Heleophrynidae
Родина жаби Ranidae	Родина Hemiphractidae
Родина Polypedatidae	Родина Hemisotidae
Родина Rhinodermidae	Родина Hylidae
Родина Myobatrachidae	Родина райкові Hylodidae
Родина Hyperoliidae	Родина Hyperoliidae
Підклас Тонкохребцеві Lepospondyli	Родина Leiopelmatidae
† Ряд Нектридія Nectridia	Родина Leiuperidae
† Ряд Аїстопода Aistopoda	Родина Leptodactylidae

† Ряд Мікрозаурія Microsauria	Родина Limnodynastidae
Ряд Хвостаті Urodela (Caudata)	Родина Mantellidae
Родина амбістомові Ambystomatidae	Родина Megophryidae
Родина амфіуми Amphiumidae	Родина Micrixalidae
Родина критозябреці Cryptobranchidae	Родина Microhylidae
Родина кутозуби Hynobiidae	Родина Myobatrachidae
Родина безлегеневі саламандри Plethodontidae	Родина Nasikabatrachidae
Родина протеї Proteidae	Родина Nyctibatrachidae
Родина справжні саламандри Salamandridae	Родина часничницеви Pelobatidae
Родина сиренові Sirenidae	Родина Pelodytidae
Ряд Безногі Apoda	Родина Petropedetidae
Родина справжні червуги Caeciliidae	Родина Phrynobatrachidae
Родина рибозмії Ichthyophiidae	Родина піпові Pipidae
Родина водні червуги Typhlonectidae	Родина Ptychadenidae
	Родина Puxicephalidae
	Родина справжні жаби Ranidae
	Родина Ranixalidae
	Родина Rhacophoridae
	Родина Rhinophrynidae
	Родина Scaphiropodidae
	Родина Sooglossidae
	Родина Strabomantidae
	Ряд хвостаті Caudata
	Родина амбістомові Ambystomatidae
	Родина амфіумові Amphiumidae
	Родина критозябреці Cryptobranchidae
	Родина кутозуби Hynobiidae
	Родина безлегеневі саламандри Plethodontidae
	Родина протеї Proteidae
	Родина Rhyacotritonidae
	Родина саламандрові Salamandridae
	Родина сиренові Sirenidae
	Ряд безногі земноводні Gymnophiona
	Родина справжні червуги Caeciliidae
	Родина рибозмії Ichthyophiidae
	Родина водні червуги Rhinatrematidae

Примітка: † – вимерлі систематичні групи.

### 5.1.3.1. Ряд Безхвості *Anura, seu Ecaudata*

Ряд охоплює 5 966 видів. Загальний вигляд і будова однотипні: широка голова переходить у короткий слабо сплющений тулуб; хвоста немає; задні кінцівки у дві-три рази довші, ніж передні. Така будова забезпечує рух стрибками. Ряд розділений на 49 родин. Найпримітивніші безхвості мають амфіцельні (двояковгнуті) хребці, короткі ребра та рудименти хвостових м'язів.

**Родина гладконогі *Leiopelmatidae*** об'єднує два роди, що налічують шість видів дрібних жаб, які живуть у гірських потоках Нової Зеландії та Північної Америки.

**Родина повитухи *Alytidae*** об'єднує два роди: *Discoglossus* (сім видів, представники поширені у Європі й Азії) та *Alytes* (п'ять видів, поширені у Європі та Південно-Західній Африці) (рис. 5.7, А).

**Родина кумкові *Bombinatoridae*** налічує вісім видів. Кумки *Bombina* живуть у дрібних добре прогрітих водоймах, мають зуби на верхніх щелепах і круглий, без вирізки язик. У нашій фауні це тварини завдовжки 4–8 см. Задні кінцівки їх порівняно короткі, тулубових хребців не менше восьми, опістоцельні. В Україні трапляються представники роду *Bombina* двох видів. Один вид – кумка звичайна, або червоночерева, *Bombina bombina*; сягає довжини до 5 см; тіло сплющене, овальне; поширена в Центральній і Східній Європі, в Україні трапляється всюди, окрім гірських територій. Заселяє озера, стариці, канали; забарвлення черевця кумки синювато-чорного кольору з окремими яскраво-оранжевими плямами. Самці мають внутрішні резонатори. Шкірні залози виділяють секрет фриноліцин, який є досить отруйним. Інший вид – кумка гірська, або жовточерева *Bombina variegata* – заселяє територію Середньої, Південної та Східної Європи. В Україні трапляється у Карпатах на території Львівської, Івано-Франківської, Чернівецької та Закарпатської областей. Тіло зверху має темне забарвлення, знизу – лапки та черевце оранжеві або жовті з темними плямами.

**Родина піпові *Pipidae*** охоплює 33 види, що живуть у водоймах Африки, Південної Америки. Сюди належить гладка шпоркова жаба *Xenopus laevis*, яка має довгі пальці задніх лап, сполучені плавальною перетинкою, три з них закінчуються гострими роговими кігтиками. На тілі є органи бічної лінії. Водний спосіб життя ведуть також піпи тропічних районів Пд. Америки. Найбільша – піпа суринамська *Pipa pipa* – має 20 см у довжину (рис. 5.7, Б). Цікавим є спосіб розвитку личинок піпи. Перед розмноженням шкіра на спині самки піпи набрякає; за допомогою сильно випуклої клоаки самка відкладає собі на спину 40–100 ікринок, які самець черевцем втискає у шкіру. Довкола кожної ікринки утворюється шкіряста комірочка, зверху прикрита кришкою загуслого слизу. Через 80 днів після метаморфозу маленькі жаби, піднявши кришку на цих комірках, виходять назовні та починають вести самостійне життя.

**Родина часничницеви *Pelobatidae***. Нечисленна група дрібних жаб (довжина 5–8 см). У Європі поширені чотири види, з них один – жаба земляна *Pelobates fuscus* є в усіх ландшафтах України; трапляється у піщаних ґрунтах, на оброблюваних



землях, луках, у заболочених місцях, лісах тощо. Вдень і на зимівлю закопується у ґрунт на глибину до 1 м. Заселяє Азію, Європу, Північну Америку. Має на п'ятці виріст у вигляді масивної рогової пластинки, яка допомагає рити ґрунт.

**Родина справжні жаби Ranidae.** Це численна група, що об'єднує понад 347 видів, поширених майже на всіх материках, окрім Австралії, Нової Зеландії та великої частини Південної Америки. Особливо багато їх в Африці, тут живе сучасна величезна жаба-голіаф *Conraua goliath*, завдовжки до 25 см і масою понад 3 кг. Рід зелені жаби охоплює близько 22 видів. Частина з них заселяє зволожені місця і з водою пов'язана лише в період розмноження. Одна з найбільших наших жаб – озерна жаба *Pelophylax ridibundus* – досягає 17 см довжини, переважно веде водний спосіб життя. Їстівна жаба *Pelophylax kl. esculentus* має меншу довжину до 10 см. Поширена по всій території України, крім степової зони. Зимує на дні водойм у мулі. Живиться комахами, моллюсками, тритонами, мальками риб і зрідка пташенятами. Під час розмноження у самців значно розвинені резонатори, які виступають з куточків рота у вигляді сірих мішків. Самки відкладають близько 5–10 тис. ікринок. Ікринки важкі й легко занурюються у воду, прикріплюються до підводних рослин. Рід бурі жаби *Rana* охоплює близько 48 видів. Трав'яна жаба *Rana temporaria* поширена у Європі, Західному Сибіру та на Далекому Сході. На території України трапляється в Карпатах, Поліссі й Лісостепу. Населяє змішані та хвойні ліси, заплави річок тощо. Досягає довжини 18 см, у неволі живе до 18 років. Навесні активна вночі і вдень, з підвищенням температури ховається під каменями, у траві, пеньках, під великими деревами, де є багато вологи. Живиться різними безхребетними, зокрема комахами. Самка відкладає 1,5–4,0 тис. ікринок. Восени, значно пізніше від інших видів, впадає у сплячку. До родини справжні жаби належить також жаба прудка *Rana dalmatina*, яка заселяє передгір'я Закарпаття, і найбільший за розміром вид земноводних Північної Америки – жаба-бугай *Lithobates catesbeianus* завдовжки 20 см. Озерну та деяких інших жаб використовують у їжу і навіть розводять на спеціальних фермах.

**Родина веслоногі жаби Rhacophoridae** поширена у тропіках Азії та Африки, більшість її видів веде деревний спосіб життя. Види з роду *Rhacophorus* між пальцями передніх і задніх кінцівок мають добре розвинуті перетинки (рис. 5.7, Г). Під час стрибків з гілки на гілку жаби максимально розчепірюють пальці, ущільнюють тіло та скачуть на 10–12 м.

**Родина квакші Hylidae** поширена в теплих районах усіх континентів, налічує 901 вид деревних жаб. Особини на кінцях пальців мають розширення – диски, своєрідні присоски, за допомогою яких вони лазять по деревах. У багатьох видів квакш виражена турбота про потомство. Поширені в Австралії, Америці. В Україні трапляється один вид – квакша звичайна, або жаба деревна, *Hyla arborea*, досягає довжини 5 см. Заселяє всі ландшафтні зони, окрім степу, особливо часто трапляється в Лісостепу, на Поліссі, в лісових районах Карпат.

Представники цієї родини – південноамериканські філомедузи *Phyllomedusa* – відкладають ікру в листя на деревах над водоймами, куди після вилуплення потрапляють личинки.

**Родина Hemiphractidae** охоплює 94 види. У самок квакш сумчастих *Gastrotheca marsupitata* (рис. 5.7, В) та в інших видів складки шкіри на спині утворюють виводкову сумку, де самець відкладає запліднену ікру, і тут відбувається її розвиток.

У представників родини **дереволазів Dendrobatidae** дуже отруйний слиз; відкладену ікру охороняє самець.

**Родина Cyclorhamphidae.** Маленька, довжиною близько 3 см, ринодерма Дарвіна *Rhinoderma darwinii* веде водний спосіб життя. Самці цього виду виношують відкладену самками ікру в спеціальних горлових мішках (див. рис. 5.7, Д).

**Родина Ропухи Bufonidae.** Представники родини поширені на всіх материках і континентах, окрім полярних областей, загальна кількість видів – 558. Близько 50 видів австралійських ропух населяють різні пустельні райони Австралії. В Україні живе три види. Ззовні особини покриті бородавчастою шкірою, багатою на залози, які виділяють отруйний секрет. Не мають зубів, кінцівки майже однакові. Звичайна ропуха *Bufo bufo* є найбільшою серед безхвостих, досягає 20 см довжини. Заселяє Карпати, Закарпатську рівнину, Полісся, лісостепову зону, рідше – передгір'я і північні схили кримських гір, долини Дніпра, Дністра. Живиться наземними малорухливими комахами (жуки, гусінь нічної совки, молюски, дощові черви, хрущі, буряковий довгоносик). Зелена ропуха *Bufo (Pseudepidalea) viridis* має менші розміри тіла (до 140 мм), ікру відкладає у вигляді драглистих шнурів до 3–5 метрів завдовжки. Одна самка може відкласти до 6 000 ікринок. Поширена на всій території України, хоча частіше трапляється у її східній частині. Очеретяна ропуха *Bufo (Epidalea) calamita* заселяє біотопи північно-західних районів Волинської області та деякі райони Полісся. Трапляється в садах, лісах, на полях, луках. Активна вночі.

Усі ропухи за очима на спинному боці голови мають великі білявушні отруйні залози – паротиди. Секрет цих залоз, подразнюючи слизову оболонку, змушує хижака, який схопив ропуху, виплюнути її. Ага *Rhinella marina*, поширена у Південній Америці, має довжину тіла до 25 см. Її отрута дуже сильна: собака, схопивши ропуху, швидко вмирає. Місцеві жителі використовують цю отруту для виготовлення отруйних стріл. Ропуха південна *Anaxyrus terrestris* сягає 7–8 см довжини; заселяє сухі піщані ділянки південного сходу США.

### 5.1.3.2. Ряд Хвостаті Urodela, seu Caudata

Цей ряд об'єднує близько 619 сучасних видів. У представників ряду голова непомітно переходить у видовжений тулуб, хвіст із боків завжди сплющений; передні й задні кінцівки майже однакової довжини, в деяких видів вони розвинені слабо, а в сирен задня пара редукована. Повзають або плавають, змієподібно вигинаючи тіло і хвіст. Багато хвостатих земноводних перейшли до водного способу життя. Мають добре виражені шкірні залози. Поширені переважно у Північній півкулі. Не живуть в Австралії. В Африці трапляється чотири види (і близько 800 видів земноводних інших рядів), декілька видів заселяє північ Південної Америки. Звичайні в гірських районах, де мало безхвостих земноводних. Ряд об'єднує дев'ять родин.

Найпримітивнішими є родини критозябреці *Cryptobranchidae* і кутозуби *Hynobiidae*. Представники цих родин мають амфіцельні хребці, у них зовнішнє запліднення. Японська велетенська саламандра *Andrias japonicus* має довжину тіла до 1,6 м, живе в гірських потоках Східного Китаю та Японії, а критозябреці *Cryptobranchus alleganiensis* – 70 см, мешкає в гірських річках південного сходу Північної Америки. До родини кутозуби належить сибірський кутозуб *Salamandrella keyserlingii*, який досягає довжини 8–9 см; заселяє зону вічної мерзлоти, дуже стійкий до низької температури (до  $-6^{\circ}\text{C}$ ); при  $0^{\circ}\text{C}$  є активним; проживає на лісистих берегах водойм від Комі та Північного Уралу до Камчатки, Сахаліну, Північно-Східного Китаю.

**Родина амбістомові *Ambystomatidae*** об'єднує 37 видів, що поширені у Північній і Центральній Америці. Найбільше відома тигрова амбістома *Ambystoma tigrinum*. Дорослі особини заселяють береги водойм, удень ховаються. Досягають довжини 15–23 см. Водні личинки багатьох амбістом – аксолотлі – здатні досягати розмірів дорослих особин і не проходять метаморфоз, розмножуються статевим способом (неотенія) (рис. 5.7, Ж).

**Родина сиренові *Sirenidae***. Представники цієї родини заселяють Північну Америку. Це неотенічні личинки, можливо, амбістом, у яких у процесі еволюції зникла доросла стадія. Мають дуже малі та слабкі передні кінцівки, протягом усього життя зберігаються зовнішні зябра та зяброві щілини. Дихають зябрами та добре розвиненими легенями; живуть у болотах, живляться безхребетними і дрібними земноводними (рис. 5.15, Д).

**Родина протесвіх *Proteidae*** охоплює шість видів неотенічних личинок і, можливо, якихось вимерлих саламандр. Один із них – європейський протей *Proteus anguinus* (рис. 5.15, В) – живе у підземних водоймах Балканського півострова. Має вугроподібне червонувате тіло завдовжки 25–30 см з маленькими кінцівками і трьома пальцями на передніх і двома – на задніх лапах. З боків голови розташовані три пари перистих зовнішніх зябер. Хвіст короткий, стиснутий з боків. Очі маленькі або заховані під шкірою. Запліднення внутрішнє, самка відкладає до 80 яєць, проте всі вони, крім двох, у нижній частині яйцепроводів розсмоктуються (лізуються). Продукти лізису використовуються двома личинками, що розвиваються. За довжини близько 1 см личинки виходять назовні та ведуть самостійне життя.

Американський протей *Necturus maculosus* заселяє переважно холодні озера сходу Північної Америки. Активний протягом року, вмерзає в лід за низьких температур, з відтаванням оживає.

**Родина амфіумові *Amphiumidae*** представлена трьома видами, один із них – амфіума *Amphiuma teians* (рис. 5.15, Г). Вона має вугроподібне (89–100 см довжини) тіло. Передні кінцівки слабо розвинуті, закінчуються 2–3-ма пальцями. Очі прикриті шкірою. У дорослих редуковані зовнішні зябра, однак збережена одна пара зябрових щілин; розвинуті легені. Хребці амфіцельні. Подібна до справжніх саламандр, протягом життя зберігає личинкові риси. Заселяє озера, болота південного сходу Північної Америки.



Рис. 5.15. Види хвостатих амфібій:

А – тритон звичайний *Lissotriton vulgaris*; Б – саламандра плямиста *Salamandra salamandra*; В – протей *Proteus anguinus*; Г – амфіума *Amphiuma means*; Д – сирена *Siren intermedia*; Е – амбістома *Ambystoma maculatum*; Ж – аксолотль *Ambystoma tigrinum*

**Родина справжні саламандри Salamandridae** налічує 89 видів. У представників родини добре розвинені повіки; хребці опістоцельні; у дорослих функціонують легені, зовнішні зябра редуковані, зяброві щілини зарослі. Поширені у Європі, Азії, Північній Африці та Північній Америці. Саламандри мають незграбне тіло, великий хвіст без кіля. Довжина тіла – 10–28 см. Саламандри плямиста *Salamandra salamandra* (див. рис. 5.15, Б) і чорна *Salamandra atra* заселяють береги гірських потоків і зволожені гірські ліси, багато видів яйцеживородні, запліднення внутрішнє. Забарвлення саламандри плямистої чорне з яскраво-жовтими плямами. В Україні саламандра плямиста заселяє букові та гірські смерекові ліси Львівської, Івано-Франківської, Закарпатської областей, а також гірську частину Чернівецької. Живе вдень у сховищах, уночі полює. Пересувається повільно і незграбно. Запліднення відбувається у воді й на суші. Самка «народжує» до 20–40 личинок. Саламандра кавказька *Mertensiella caucasica* розмножується, відкладаючи у воду запліднені яйця.

В Україні налічують сім видів саламандрових. Форма тіла ящіркоподібна; личинки дихають зовнішніми зябрами. Найбільше поширений звичайний тритон *Lissotriton vulgaris* (див. рис. 5.15, А), трапляється в Карпатах, лісостеповій, лісовій зонах, у долинах річок степової зони; досягає 8 см, інколи навіть 11–12 см. Карпатський тритон *Lissotriton montandoni* поширений у Карпатах, часто трапляється на висоті 1 000 м над рівнем моря, досягає 8 см, ендемік. Гребінчастий тритон *Triturus cristatus* має довжину тіла 15–18 см. Гірський, або альпійський, тритон *Ichthyosaura alpestris* заселяє гірські водойми, влітку переходить у зволожені місця. Трапляється у північно-західній частині Карпат, піднімається до висоти 500–1500 м над рівнем моря. Хвіст тритонів трохи довший від тулуба або однакової з ним довжини. Влітку тритони живуть у стоячій або у воді з повільною течією. Вони досить швидко плавають за допомогою хвоста, можуть 2–3 хв перебувати зануреними у воду. Періодично линяють, скидають шкіру у вигляді рукавиці й тут же її поїдають. Розмножуються лише у воді. Метаморфоз триває три місяці. Живляться різноманітною тваринною їжею, переважно комахами та іншими безхребетними.

**Родина безлегеневі саламандри Plethodontidae** найчисленніша в ряді – близько 418 видів (рис. 5.7, Ж). Для них характерна редукція легень і втрата малого кола кровообігу. Частина видів живе в гірських потоках, решта – у печерах і вологих лісах. Мають висунутий язик із розширенням на кінці для відловлювання комах. Заселяють Північну Америку, деякі проникають у Південну Америку, лише два види печерних саламандр трапляються в гірських районах Південної Європи.

### 5.1.3.3. Ряд Безногі Gymnophiona

Цей ряд налічує три родини зі 186 видами. Представники ззовні нагадують великих червів або змій із довжиною тіла 30–120 см. У них видовжене червоподібне тіло з кільцевими перетяжками, без парних кінцівок, із хвостом (рис. 5.16). Усі безногі, за винятком двох південноамериканських родів, ведуть підземний спосіб життя, риють нори у зволоженому ґрунті й у рослинній підстилці. Це спеціалізована

група тварин: має видовжену форму тіла без кінцівок і поясів; рот розташований знизу; очі зачаткові, нема барабанної перетинки, слуховий нерв рудиментарний; добре розвинені органи нюху; запліднення внутрішнє, клоака вивертається, відіграючи роль копулятивного органа.

Живляться комахами, червами та іншими безхребетними ґрунту. Яйця розвиваються поза водою, лише остання стадія личинки пов'язана з водою. Заселяють



Рис. 5.16. Червуга кільчаста

Південну Америку, Тропічну Африку та Південну Азію. Поширеним є рибозмій цейлонський *Ichthyophis glutinosus* (рис. 5.7, 3), який скручує тіло навколо своєї кладки, забезпечуючи її вологою. Деякі види живородні. Прогресивними особливостями представників безногих, як і хвостатих, є внутрішнє запліднення і турбота про потомство. Кільчаста червуга *Siphonops annulatus* (рис. 5.16) поширена у Північній Бразилії, Перу,

Еквадорі, досягає 40 см довжини, живе у ґрунті на берегах річок і озер. Самка відкладає п'ять яєць у норі під пеньками.

## 5.2. КЛАС ПЛАЗУНИ, або РЕПТИЛІЇ, REPTILIA

Плазуни – перший клас справжніх первинноназемних хребетних (Amniota). Вони відкладають великі, багаті на жовток і білок яйця, покриті щільною пергаментною оболонкою. Запліднення лише внутрішнє. Ембріональний розвиток відбувається в повітряному середовищі з утворенням зародкових оболонок – амніона, серози й алантоїса, личинкової стадії немає. Молода тварина, яка вилупилася з яйця, відрізняється від дорослих лише розмірами. Суха шкіра плазунів майже не має залоз. Зовнішні шари епідермісу роговіють: у шкірі утворюються рогові луски та щитки. Дихання тільки легеневе. Утворюються повітроносні шляхи – трахеї та бронхи. Дихання відбувається завдяки рухам грудної клітки. Серце трикамерне. Від розділеного неповною перегородкою шлуночка самостійно відходять три кровоносні стовбури: дві дуги аорти і легенева артерія. Сонні артерії, що забезпечують артеріальною кров'ю голову, відходять лише від правої дуги аорти. Велике і мале кола кровообігу повністю не розділені, проте ступінь їхнього відокремлення вищий, ніж у земноводних. Виділення і водний обмін забезпечують метанефричні (тазові) нирки, збільшені відносні розміри головного мозку, особливо завдяки збільшенню півкуль і мозочка.

Скелет кістковий, з окремими хрящовими елементами. Осьовий скелет (хребет) розділений на п'ять відділів. Видовжена шия і два перші спеціалізовані шийні хребці (атлас і епістрофей) забезпечують високу рухливість голови. Череп має один потиличний виріст і добре розвинені покривні кістки та скроневі ямки, що їх

обрамлюють кісткові дуги. Кінцівки наземного типу з інтеркарпальним та інтертарзальним з'єднаннями. Пояс передніх кінцівок з'єднаний з осьовим скелетом через ребра, тазовий пояс зчленований із поперечними відростками двох крижових хребців.

Плазуни заселяють різні наземні місця переважно в теплих, часто в помірних широтах; частина видів знову перейшла до водного способу життя. Загальний рівень життєдіяльності помітно вищий, ніж у земноводних, хоча температура тіла змінна і значно залежить від температури навколишнього середовища (пойкілотермія).

### 5.2.1. Особливості організації плазунів

**Зовнішній вигляд.** Форма тіла плазунів різноманітніша, ніж земноводних. Це пов'язано зі способами пересування. Змієподібні плазуни (змії, безногі ящірки) втратили кінцівки, проте успішно пересуваються в підстилці, у трав'яних заростях, кронах дерев, а також добре плавають.

По твердому субстрату пересування особин відбувається за допомогою кінцівок і піднімання тіла над землею. Це дало змогу ящіркам (агами, круглоголовки) перейти до швидкого чотириноного пересування, а згодом – до двоногого бігу. У тварин, які ведуть деревний спосіб життя, видовжилися задні кінцівки, які допомагають стрибати по гілках, у деяких розвинулася шкірна складка з боків тіла, що допомагає у плануванні (летючі дракони).

У класі рептилій сформувалися різні типи пересування по ґрунті, у воді та в повітрі. Пристосування до руху в різних середовищах було головною умовою прогресивного розвитку плазунів. Його основою слугувало використання всіх потенційних можливостей механічної схеми, складеної центральним внутрішнім опорним скелетом, парними кінцівками і зв'язаними з ними м'язами.

**Покриви.** Верхні шари багат шарового епідермісу плазунів роговіють: у клітинах накопичуються зернятка білка кератину, що витісняють цитоплазму і ядро. Під цим мертвим шаром розташований нижній мальпігієвий шар, який складається із живих епідермальних клітин, які здатні до поділу (рис. 5.17). Унаслідок розростання рогового шару утворюються щитки, луски, рогові зернятка, горбики, шипи, кігті. Під роговими лусками деяких видів плазунів у мезодермальному шарі шкіри – коріумі – залягають кісткові пластинки. У черепаха вони зливаються в кістковий панцир, що приростає до хребта.

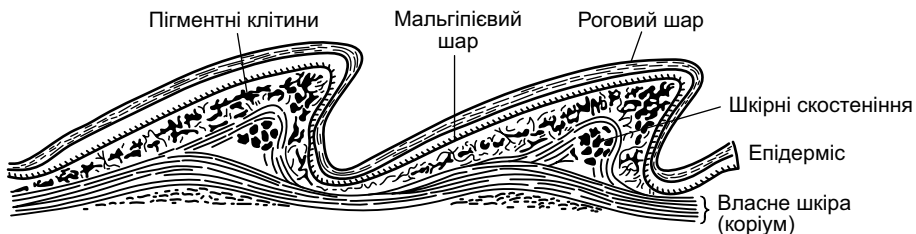


Рис. 5.17. Поздовжній переріз шкіри ящірки (за О. Бючлі)

У мальпігієвому шарі й у верхніх частинах коріума розташовані пігментні клітини. Шкіра забезпечує надійний захист від випаровування води, механічних пошкоджень і проникнення хвороботворних мікроорганізмів. Водночас вона втратила здатність до газообміну, випаровування води та виділення продуктів метаболізму. Шкіра щільно прилягає до тіла. Роговий покрив змінюється шляхом линьки: повного або часткового скидання старого рогового чохла і формування нового. Багато видів линяє кілька разів у рік.

**Пересування** плазунів є різноманітним. Перебування в густих заростях трав, кронах дерев, лісовій підстилці зумовило перехід особин до повзання, що зумовило втрату кінцівок. Такі особини пересуваються завдяки вигинанню тіла (змієподібний рух). Ця форма руху є ефективною також у водному середовищі. Поява складок шкіри по боках тіла є передумовою для планування тварин. Отже, плазуни пересуваються різноманітними способами (рис. 5.18).

**Скелет.** Хребетний стовбур плазунів розподіляють на п'ять відділів: шийний, грудний, поперековий, крижовий і хвостовий.

Під час добування їжі та орієнтування важливим для плазунів було формування гнучкої шиї та посилення рухливості голови. Рухливість голови забезпечена наявністю двох перших шийних хребців – атласа, або атланта (*atlas*), і епістрофея (*epistropheus*). Атлас має вигляд кісткового кільця, що розділене щільною зв'язкою на верхню і нижню половини; через верхній отвір головний мозок з'єднаний зі спинним; передня поверхня нижньої половини зчленована з потиличним виростком черепа, а ззаду в нижній отвір входить зубоподібний відросток другого шийного хребця – епістрофея.

Рух шиї зумовлений кількістю і будовою хребців шийного відділу; вони є різними в різних групах. Гатерії мають хребці амфіцельні (риб'ячого типу) із залишками хорди між ними. У крокодилів і більшості лускатих хребці процельні (передньовгнуті). Частина шийних хребців несе короткі ребра. Складні рухи шиї черепах забезпечені різноманіттям хребців: задні хребці процельні; передні – опістоцельні (задньовгнуті), а середні – амфіцельні.

До грудних хребців причленовані довгі ребра, черевні кінці яких за допомогою хрящових відділів прикріплені до грудини, утворюючи закриту грудну клітку (немає грудної клітки у змій). До грудини причленований плечовий пояс. Поперекові хребці також несуть ребра, які не доходять до грудини. До крижового відділу, який складається з двох хребців, прикріплений тазовий пояс. Хвостовий відділ допомагає зберегти рівновагу під час пересування, а інколи слугує і рушієм руху (у водних змій, крокодилів і деяких водних ящірок). У ящірок, здатних до аутономії, хвостові хребці можуть розламуватися посередині, тут є тонкі хрящові прошарки, що розділяють тіло хребця на дві частини.

Загальна кількість хребців у різних видів плазунів може бути 50–80 (7–10 шийних, 16–25 грудинно-поперекових, 2 крижових, 15–40 хвостових), 140 (у товстих і коротких змій), 435 (у змій із довгим тілом).







**Рис. 5.18.** Форма тіла та характер руху деяких сучасних плазунів (без дотримання масштабу):  
**Повільна хода:** А – степова черепаха. **Біг:** Б – ящірка прудка; В – василіск звичайний; Г – плачоносна ящірка. **Планерувальні стрибки:** Д – летючий дракон. **Лазіння по скелях:** Е – гекоп каспійський. **Лазіння по деревах:** Ж – агама степова; З – хамелеон; І – бумсланг африканський. **Лазіння по землі:** К – жовтопуз; Л – амфісбена; М – змія-стріла. **Плавання:** Н – алігатор міссісіпський; О – ігуана морська; П – морська змія – пеламіда двоколірна; Р – морська черепаха бісса

Парні кінцівки та їхні пояси. Плечовий пояс плазунів подібний до пояса земноводних, проте в ньому розвинуті скостеніння коракоїдів (*coracoideum*) на місці з'єднання з лопаткою (*scapula*) утворюють суглобну ямку – місце для приєднання головки плеча (рис. 5.19). Зверху до лопатки приріс потовщений надлопатковий хрящ (*cartilago suprascapularis*), а спереду до коракоїда – хрящовий прокоракоїд (*cartilago procoracoidea*). Коракоїд і прокоракоїд кожного боку зрощені з непарною кістковою грудиною (*sternum*); через грудну клітку пояс передніх кінцівок прикріплений до осьового скелета. Знизу до грудини приросла хрестоподібна покривна кістка – надгрудинник (*episternum*). Парні покривні ключиці (*clavicula*) з'єднують передній кінець надгрудинника з дорзальною частиною кожної лопатки.

Тазовий пояс складається із двох безіменних кісток; кожна з них утворена злиттям трьох тазових кісток – клубової (*ilium*), сідничної (*ischium*) і лобкової (*pubis*). Вони разом утворюють вертлюжну ямку, яка разом із головою стегна формує суглоб (рис. 5.20). Клубові кістки з'єднані з поперечними відростками крижових хребців. У всіх сучасних плазунів таз закритий: праві та ліві лобкові й сідничні кістки одна з одною з'єднані по середній лінії симфізом – хрящовою перемичкою.

Парні кінцівки у різних видів і груп плазунів відрізняються залежно від тих чи інших способів пересування. Однак їм властива загальна схема будови парних кінцівок наземних хребетних (рис. 5.19).

Форма черепа плазунів залежить головню від характеру живлення та способів здобування їжі. Череп має витягнуті щелепи, які утворюють довге рило. Така форма щелеп дає змогу відривати шматки тіла від великої здобичі. Одночасно збільшена маса жувальних м'язів. Череп майже повністю складається з кісток (рис. 5.21). Потиличний відділ сформований із чотирьох кісток (*occipital*) хондрального походження: верхньопотиличної, основної і двох бічних.

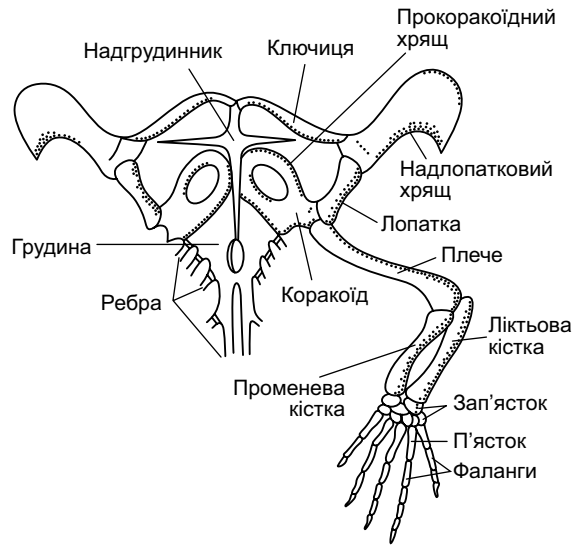


Рис. 5.19. Плечовий пояс і передня кінцівка ящірки *Lacerta*

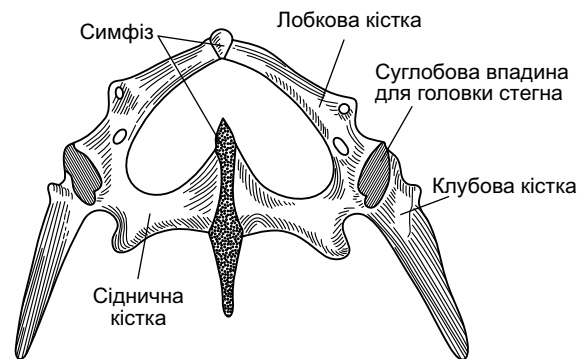
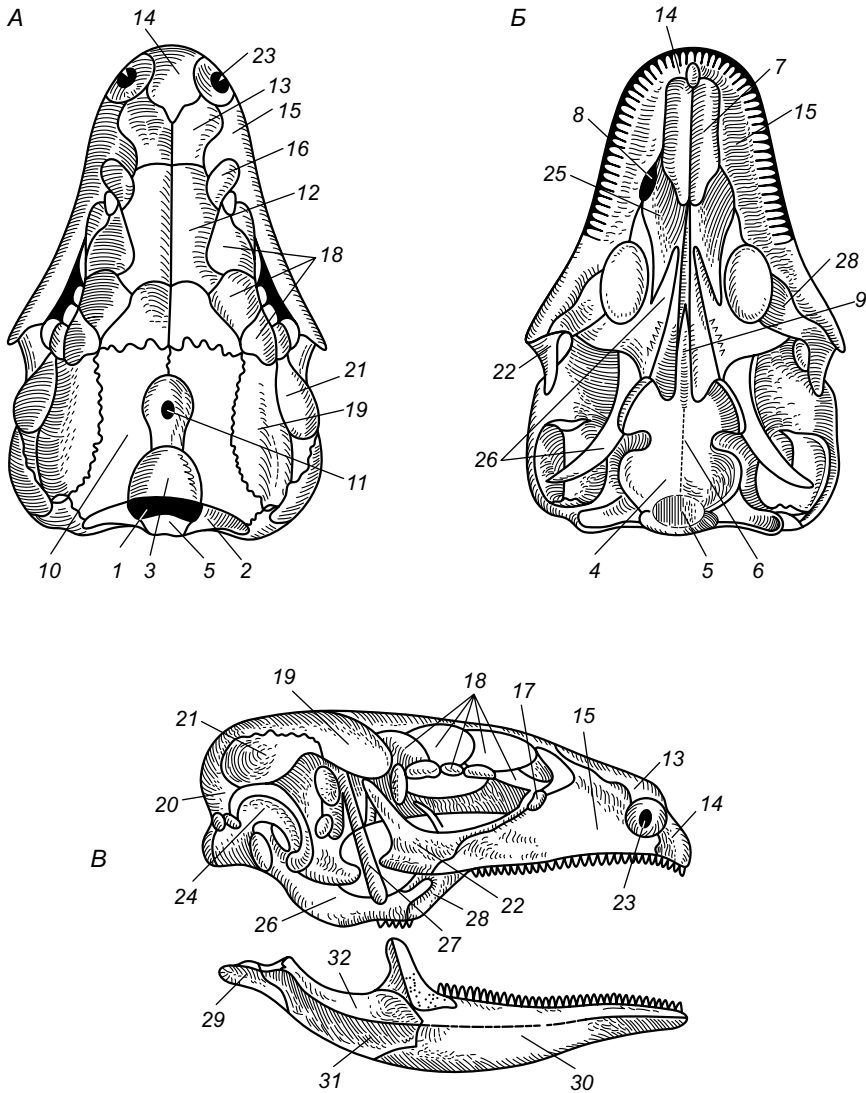


Рис. 5.20. Тазовий пояс ящірки



**Рис. 5.21.** Череп ящірки *Lacerta*, за У. Паркером.

А – вигляд зверху; Б – вигляд знизу; В – вигляд збоку:

1 – потиличний отвір; 2 – бічна потилична кістка; 3 – верхня потилична кістка; 4 – основна потилична кістка; 5 – потиличний виросток; 6 – основна клиноподібна кістка; 7 – леміш; 8 – хоана; 9 – парасфеноїд; 10 – тім'яна кістка; 11 – міжтім'яна кістка з отвором для тім'яного органа; 12 – лобова кістка; 13 – носова кістка; 14 – міжщелепна кістка; 15 – верхньощелепна кістка; 16 – передлобова кістка; 17 – слізна кістка; 18 – надочні кістки; 19 – задньолобова, або заочна, кістка; 20 – луската кістка; 21 – надскронева кістка; 22 – скронева кістка; 23 – ніздря; 24 – квадратна кістка; 25 – піднебінна кістка; 26 – крилоподібна кістка; 27 – верхньокрилоподібна, або стовпчаста кістка; 28 – поперечна кістка; 29 – зчленівна кістка; 30 – зубна кістка; 31 – надкутова кістка; 32 – вінцева кістка

Вони облямовують потиличний отвір, знизу якого розміщений єдиний потиличний відросток, утворений основною і двома бічними потиличними кістками. Покривна основна клиноподібна кістка (*basisphenoideum*) розташована перед основною потиличною і утворює дно черепа. Спереду до неї приріс невеликий парасфеноїд (*parasphenoideum*) і розташовані парні леміші (*voter*), збоку від яких є хоани. У ділянці слухової капсули містяться три вушні кістки (*otici*) – передньовушна (є самостійна), задньовушна (зростається з бічною потиличною), верхньовушна (зростається з верхньопотиличною). У нюховому відділі кісток немає, він є хрящовим.

Дах черепа утворений парними покривними кістками: носовими (*nasalia*), передлобовими (*praefrontalia*); лобовими (*frontalia*) і задньолобовими (*postfrontalia*); далі є тім'яні (*parietalia*) та непарна міжтім'яна (*interparietale*) кістки; міжтім'яна кістка має отвір для тім'яного органа. Боки черепа формують покривні кістки: парні міжщелепні (*intermaxillare*) (у частини видів вони злиті), парні верхньощелепні (*maxillare*), надочні (*supraorbitale*), виличні (*iugale*), квадратно-виличні (*quadratoiu-gale*) і лускаті (*squamosum*). Від задньої частини піднебінно-квадратного хряща відходять парні хондральні окостеніння – квадратні кістки (*quadratum*). Передню частину піднебінно-квадратного хряща замінюють покривні кістки, які утворюють дно черепа: парні піднебінні (*palatini*) та крилоподібні (*pterygoidei*). Поперечні кістки (*transversi*) з'єднують крилоподібні з верхньощелепними, а у ящірок і гатерій, крім того, верхньокрилоподібні, або стовпчасті (*epipterygoidei*) кістки зв'язують крилоподібні кістки з тім'яними.

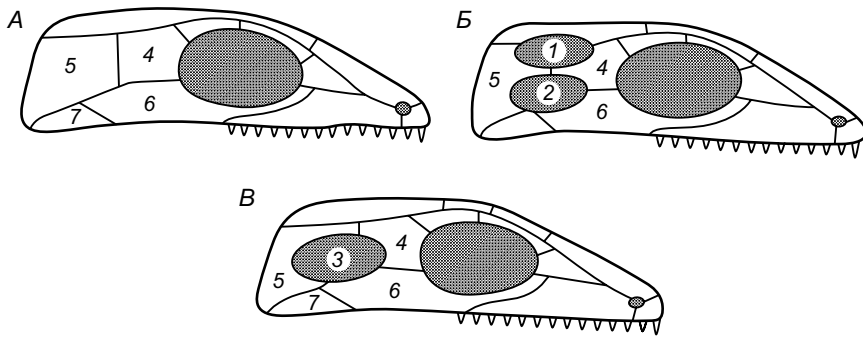
У черепах, крокодилів розростання піднебінних відростків міжщелепних і верхньощелепних кісток, а також піднебінних кісток приводить до утворення вторинного кісткового піднебіння, яке розділяє ротову порожнину на верхній (носоглотковий) і нижній (власне ротову порожнину) відділи.

Нижня щелепа утворилася шляхом зкостеніння меккелевого хряща, замінюваного зчленівною кісткою (*articulares*), яка причленовується до квадратної, і низки шкірних кісток: зубної (*dentale*), кутової (*angulare*), надкутової (*supraangulare*), вінцевої (*coronare*), а інколи ще кількох кісточок.

Верхній відділ під'язикової дуги (гіомандибуляре) перетворився на слухову кісточку середнього вуха – стремінце (*stapes*). Під'язиковий апарат складається з хрящової пластинки (гомолога копули) і трьох пар різків, гомологічних гіюїдам і залишкам зябрових дуг.

Еволюція жувальних м'язів супроводжувалася перебудовою даху і частково бічних стінок первинно суцільного стегального черепа, властивих предкам плазунів (рис. 5.22).

Змінилася також структура кісткової тканини. Загальний тип трубчастих кісток кінцівок зберігся, проте товстостоволкниста кісткова тканина, властива земноводним, змінилася на тонковолкнисту кістку, яка є міцнішою. Кістки кінцівок набули остеонної структури і зонарної (шарової) будови. Кістковий елемент – остеон – це кісткова трубка, стінки якої сформовані тонкими, але міцними кістковими пластинками, а порожнина кісткової тканини зайнята кровоносною судиною і нервом.



**Рис. 5.22.** Схема еволюційних перетворень стегального черепа у плазунів (за Е. Ґудричем):  
 А – стегальний череп; зі змінами властивий анапсидам; Б – діапсидний череп з двома скроневи ямками; В – синапсидний череп з однією бічною скроневою ямкою;  
 1 – верхня скронева ямка; 2 – нижня скронева ямка; 3 – єдина бічна скронева ямка; 4 – задньо-лобова (заочна) ямка; 5 – луската кістка; 6 – вилична кістка; 7 – квадратно-вилична кістка

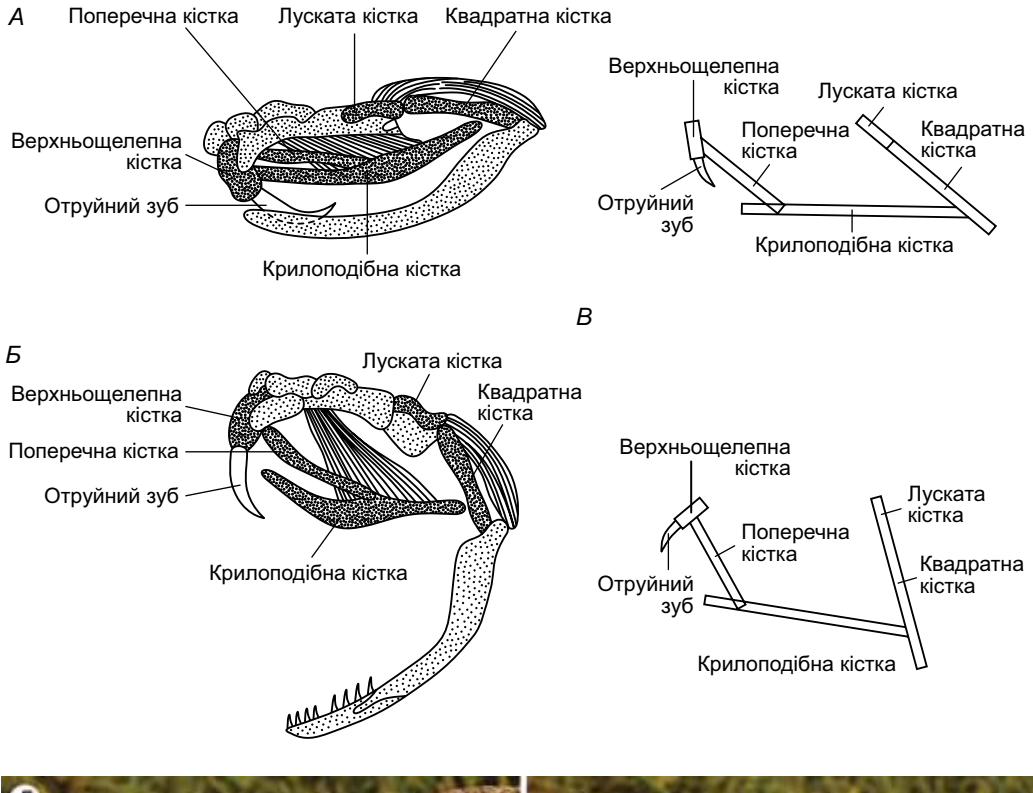
**М'язова система.** М'язова система плазунів, порівняно з м'язами амфібій, суттєво змінена. Вихідне метамерне розташування м'язів збереглося лише у розміщенні м'язів, які з'єднують розташовані поряд хребці, та в м'язовій системі черевної стінки. На черепі у скроневи ямках розвинута могутня жувальна м'язова система, яка надає руху щелепам. Поява рухомого шийного відділу супроводжувалася формуванням шийних м'язів, особливо добре розвинених у особин видів із видовженими та гнучкими шиями. Стрічкоподібні м'язи беруть участь у згинанні тіла та русі кінцівок. У плазунів з'явилися зачатки підшкірних м'язів, які змінюють положення рогови лусок. Така м'язова система добре розвинена у змії і безногих ящірок, вона бере участь у переміщенні тіла, забезпечуючи координовані рухи черевних щитків.

Унаслідок переходу плазунів на легеневе дихання поліпшилася вентиляція легень. З'явилася грудна клітка, якій надають руху спеціальні міжреберні м'язи. Зміцніли також м'язи черевного пресу.

**Травна система.** Сучасні плазуни є переважно хижаками. Більшість живиться дрібними наземними і водними тваринами, запаси яких у природі великі й більш-менш сталі; поїдає також дрібних хребетних – риб, земноводних, мишоподібних гризунів та ін. Водні й навколоводні черепахи та змії полюють на водних безхребетних і рибу. Переважно головоногими моллюсками живляться морські змії, наприклад, *Pelamis platurus*. Крокодили і великі змії нападають на велику здобич. Наземні й водні черепахи, тропічні агами й ігуани є рослиноїдними плазунами.

Їжу рептилії захоплюють щелепами, на яких є численні гострі зуби. Зуби прирастають до щелеп і піднебінних кісток (плевродонтні й акродонтні зуби); лише у крокодилів і викопних звірозубих плазунів основа зубів занурена у спеціальні комірки – альвеоли (текодонтні зуби). У сучасних плазунів зуби однотипні; лише у частини змії розвинуті спеціалізовані отруйні зуби. Крокодили і черепахи здатні

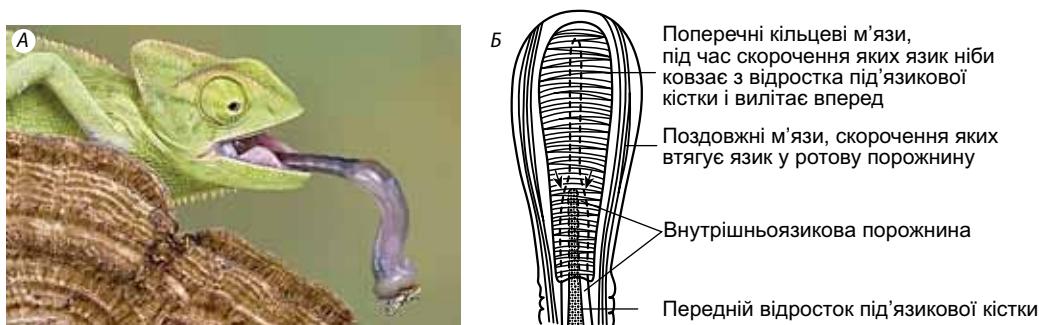
відривати від великої здобичі окремі шматки. Більшість видів проковтує їжу повністю. Черепахи, у яких немає зубів, зрізають рослини гострими краями рогового покриву щелеп. Будова щелепного апарату змій дає змогу широко відкривати пащу (рис. 5.23) і проковтувати здобич, яка перевищує діаметр змії. Тому в черепі змій зникли скроневі дуги, а щелепний апарат перетворився на шарнірно-важелеву систему.



**Рис. 5.23.** Щелепний апарат гримучої змії: А – закрита; Б – відкрита паща; В – схема розміщення основних важелів; Г – процес живлення яйцевої змії

У ротовій порожнині рептилій розташовані слинні залози, слизовий секрет яких змочує їжу і полегшує її заковтування. У отруйних змій і окремих видів ящірок деякі слинні залози перетворилися на отруйні, секрет яких стікає каналом або поверхневою борозною отруйних зубів. Частина залоз набула здатності виробляти травні ферменти (вміст їх у слині плазунів незначний).

На дні ротової порожнини розміщений м'язистий язик, який тварина здатна далеко висувати. Ящірки та змії мають роздвоєний язик, який використовують як орган нюху, а разом із яacobсоновим органом – і як хеморецептор. У хамелеонів язик, який вони можуть раптово викидати, на кінці розширений і слугує для захоплення дрібної рухомої здобичі (комахи та ін.) (рис. 5.24).



**Рис. 5.24.** Будова язика хамелеона, за Дж. Смітом:

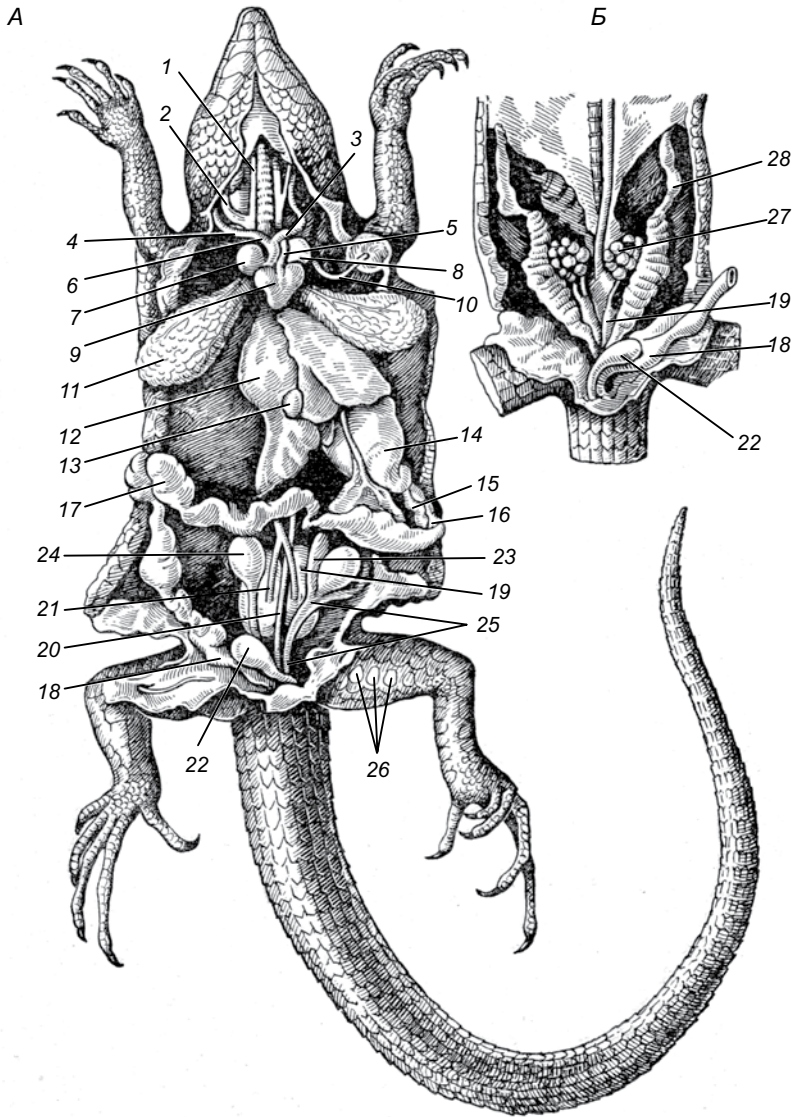
А – положення язика під час захоплення їжі; Б – механізм викидання язика

Добре виражений стравохід. У змій він має міцні м'язи, які проштовхують велику здобич до шлунка. Відмежований від стравоходу шлунок має м'язові стінки. Кишечник довший, ніж у земноводних. На межі між тонкою і товстою кишками відходить первинна сліпа кишка; вона краще розвинена у рослиноїдних (стєпова черепаха та ін.). Кишечник відкривається у клоаку (рис. 5.25). Підшлункова залоза розміщена у першій петлі кишечника. Велика печінка має жовчний міхур, протока якого відкрита в кишечник поряд із підшлунковою залозою.

Перетравлення плазунами великої здобичі відбувається нормально лише за високої температури середовища; затримка травлення за низьких температур може призвести до отруєння і загибелі тварини. Плазуни (черепахи, змії) здатні до тривалого голодування. Деякі змії та черепахи можуть жити в неволі 1–2 роки без їжі. Ящірки в активному стані можуть бути без їжі багато тижнів.

**Дихальна система.** Зародок, що розвивається у яйці плазунів, онтогенетично відповідає стадії личинки земноводних; він дихає за допомогою кровоносних капілярів жовткового мішка, а згодом – алантоїса. Шкіра плазунів покрита роговими утвореннями і не бере участі в диханні. Головними органами дихання після вилуплення із яйця слугують парні легені; у змій права легеня більша (у амфібій – ліва). Легені мають мішкоподібну будову, однак їхня внутрішня структура набагато





**Рис. 5.25.** Внутрішні органи ящірки: А – самець, Б – самка; 1, 2 – зовнішня (1) і внутрішня (2) яремні вени; 3, 4 – ліва (3) і права (4) сонні артерії; 5, 6 – ліва (5) і права (6) дуги аорти; 7, 8 – праве (7) і ліве (8) передсердя; 9 – шлуночок серця; 10 – ліва підключична артерія; 11 – легеня; 12 – печінка; 13 – жовчний міхур; 14 – шлунок; 15 – підшлункова залоза; 16 – дванадцятипала кишка; 17 – товста кишка; 18 – пряма кишка; 19 – нирка; 20 – спинна аорта; 21 – виносні вени нирок; 22 – сечовий міхур; 23 – придаток сім'яника; 24 – сім'яник; 25 – сім'япровід; 26 – стегнові пори; 27 – яєчник; 28 – яйцепровід

складніша, ніж у земноводних (рис. 5.26). Вентиляцію легень забезпечує робота грудної клітки за допомогою міжреберних і черевних м'язів. Складна будова легень у черепаха, які здатні засвоювати кисень навіть у разі слабкої вентиляції легень, пов'язана з утворенням панцира.

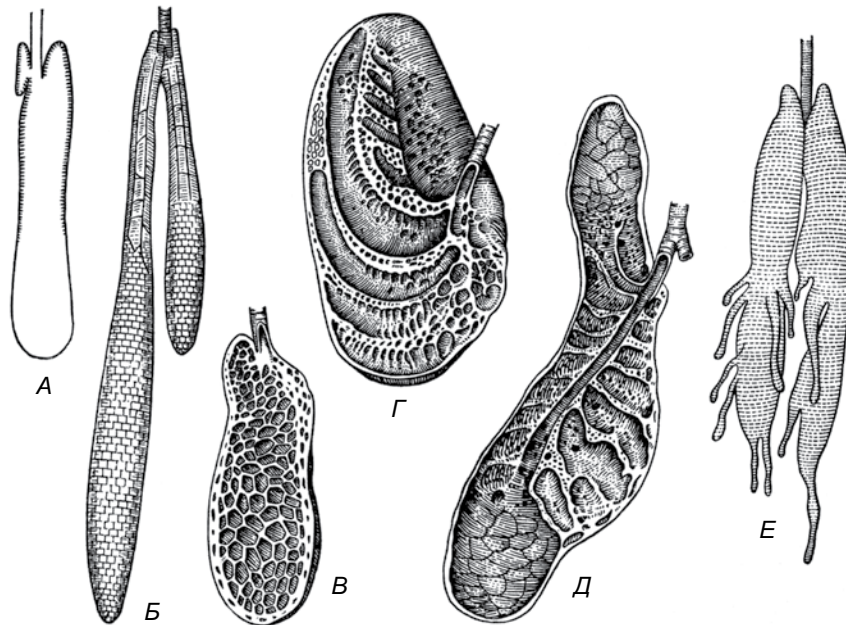


Рис. 5.26. Легені плазунів (за С. Рітчелом):

А – амфісбени (переріз); Б – анаконди (вигляд зверху); В – гатерії (переріз); Г – варана (переріз); Д – алігатора (переріз); Е – хамелеона (вигляд знизу); відростки – подібні до повітряних мішків

Новий спосіб дихання зумовив перебудову дихальних (повітряноносних) шляхів: утворилися неспадна дихальна трубка – трахея, стінки якої підтримують еластичні хрящові кільця. Вхід до трахеї (із гортанної камери) облямований перснеподібним і парними черпакуватими хрящами; в роту порожнину камера відкрита гортанною щілиною. На задньому кінці трахея розділена на два бронхи, що впадають у легені й розгалужені там на дрібніші трубки; стінки бронхів також зміцнені кільцями. Ритм дихання змінюється залежно від зовнішньої температури і стану тварини. Наприклад, у ящірки *Sceloporus* частота дихання при 15°C становить 26 дихальних рухів за 1 хв, а при 25–35°C – уже 37.

**Кровоносна система.** У плазунів серце трикамерне. Передсердя розділене повною перегородкою; кожне відкрите у шлуночок самостійним отвором, який містить клапан із півмісяцевих складок. Шлуночок має неповну перегородку, яка розділяє його на дві частини: у період систоли перегородка доходить до спинної стінки шлуночка, на короткий час повністю розділяє його, що приводить до розділення потоків крові з різним вмістом кисню. Венозна пазуха злита з правим передсердям.

Артеріальний конус редукований, від різних ділянок шлуночка відходять самостійно три судини: від правої частини шлуночка, що несе венозну кров, – легенева артерія, розділена на праву й ліву; від лівої частини шлуночка, що несе артеріальну кров, – права дуга аорти, від якої відділені сонні й підключичні артерії; від середини шлуночка – ліва дуга аорти (рис. 5.27). Ліва і права дуги аорти обгинають серце і зливаються у спинну аорту. У легеневій артерії тече венозна кров, а у правій дузі аорти і в сонних і підключичних артеріях, що відходять від неї, – артеріальна. У ліву дугу аорти надходить змішана кров. Тому по спинній аорті тече змішана кров з переважанням артеріальної.

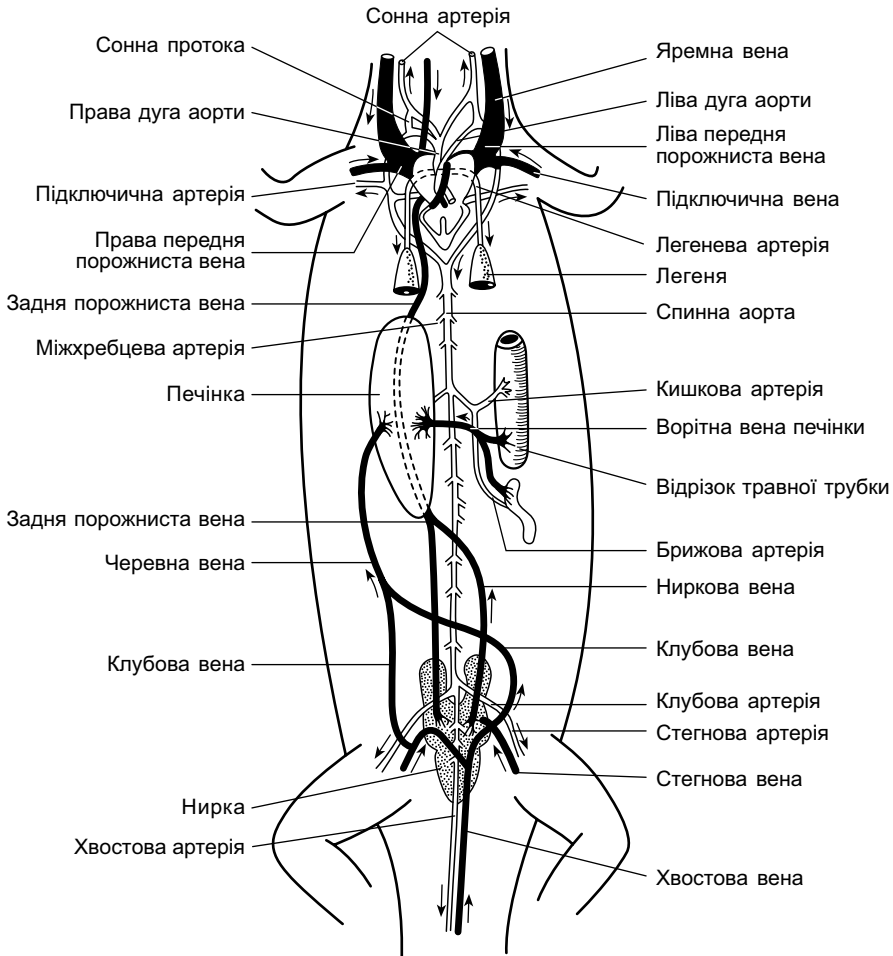


Рис. 5.27. Схема кровоносної системи ящірки (за С. Огньовим зі змінами)

Венозна система плазунів подібна до венозної системи земноводних. Хвостова вена (рис. 5.27) в ділянці таза розділена на дві клубові, або тазові, вени, до яких прилягають вени від задніх кінцівок. Клубові вени розгалужені на ворітні вени

нирок і злити в черевну вену. Черевна вена разом із ворітною веною печінки, що несе кров від кишечника, розділена в печінці на капіляри. У печінці відбувається детоксикація продуктів розпаду білків, починається синтез продуктів виділення, відкладаються запаси глікогену та проходять процеси кровотворення. Капіляри ворітної системи печінки зливаються в печінкові вени, які впадають у задню порожнисту вену. Від голови кров несуть парні яремні вени, з'єднані з підключичними; вони утворюють праву і ліву передні порожнисті вени, які впадають у праве передсердя. У ліве передсердя входить легенева вена, яка сформувалася внаслідок злиття правої та лівої легеневої вен (несуть артеріальну кров).

Кількість крові та вміст гемоглобіну в організмі плазунів лише дещо більший, ніж у земноводних.

**Видільна система і водно-сольовий обмін.** Серед пристосувань, що дали змогу плазунам перейти до наземного способу життя, важливою є заміна мезонефричної (тулубової) нирки (круглороті, риби, земноводні) метанефричною (тазовою) і пов'язана з цим перебудова водно-сольового обміну. Унаслідок цього змінився склад продуктів азотистого обміну, які виводяться з організму. Кінцевими продуктами є декілька речовин – аміак, сечова кислота, сечовина, креатин, креатинін та ін. Метанефрична тазова нирка відрізняється не лише положенням (розташована в тазовій ділянці), а й мікроструктурою. У неї спрощений гломерулярний апарат і ускладнена будова ниркових (нефронних) канальців. Клубочки метанефросу мають 2–3 капілярні петлі, тому менше здатні до фільтрування. З огляду на це зростає значення ниркових канальців, де відбувається не лише реабсорбція води і солей натрію, а й виділення їх секреторними клітинами сечовини та сечової кислоти. Унаслідок цього концентрація зазначених речовин на виході з канальця стає у 20 разів вищою, ніж у крові. Канальці видовжені й розділені на зігнутий проксимальний, проміжний, зігнутий дистальний і збірний відділи. У перших трьох відділах відбуваються секреторні процеси й обернене всмоктування води і цінних для організму низькомолекулярних сполук (цукрів, вітамінів, амінокислот тощо), останній відділ має простий канал, через який виходить секрет. Збагачена продуктами виділення кінцева сеча стікає з нирок через сечоводи в клоаку й сечовий міхур, де завершується поглинання води, після чого максимально концентрована сеча виводиться з організму. Інтенсивність фільтрування й реабсорбція речовин у канальцях, клоаці й сечовому міхурі залежать від ступеня проникності їхніх стінок. Реабсорбцію регулюють антидіуретичні й деякі інші гіпофізарні гормони.

Тазові нирки зародків розвиваються позаду тулубових нирок із зачатків, які надалі редукуються. Метанефричні нирки у рептилій мають вигляд двох компактних тіл, розташованих біля спинної стінки тазової ділянки. У ході їхнього розвитку від задньої частини вольфових каналів (мезонефричних проток) відшнуровується пара самостійних сечоводів. Вони впадають у клоаку зі спинного боку. У видів, у виділенні яких переважають сечовина й інші розчинні речовини, добре розвинений сечовий міхур, що відкривається у клоаку з черевного боку. Види, у сечі яких переважає сечова кислота, мають слабше розвинений сечовий міхур (крокодили, змії, деякі ящірки). Морські черепахи і деякі інші плазуни, які змушені використовувати

солону воду для пиття, мають особливі залози, що виводять надлишок солей з організму. У черепах ці залози розташовані в очній ямці. Секрет сольових залоз морських плазунів уміщує семивідсотковий розчин кухонної солі, тому вони справді «плачуть гіркими сльозами», вивільняючись від надлишку солей. Морські ігуани, які живляться насиченими сіллю водоростями, мають сольові залози у вигляді так званих носових залоз, протоки яких відкриваються в носову порожнину. Солі виділяються у вигляді крапель, що витікають із носових отворів.

**Статева система і розмноження.** Статеві залози розміщені в порожнині тіла з боків хребта. Сім'яники – це парні овальні тіла, з'єднані зі сім'япроводами. Правий і лівий сім'япроводи відкриваються у відповідні сечоводи. Самці всіх плазунів, окрім гатерії, мають спеціальні копулятивні органи: у крокодилів і черепах – непарний, а у ящірок і змій – парні вирости задньої стінки клоаки, які під час запліднення вивертаються назовні (рис. 5.28).

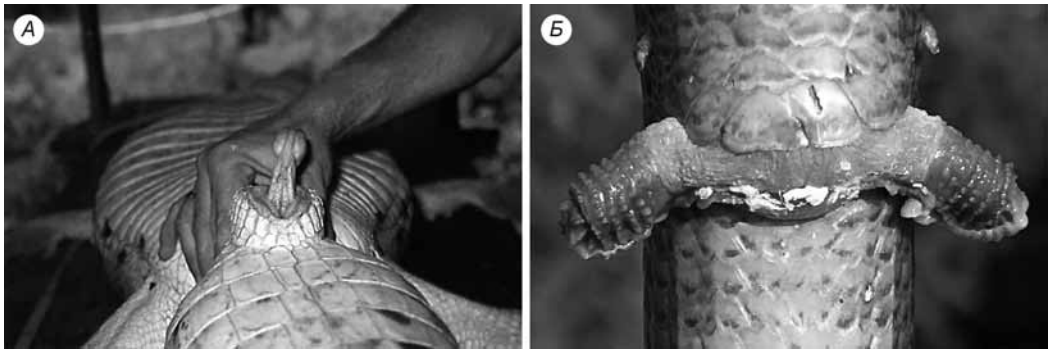


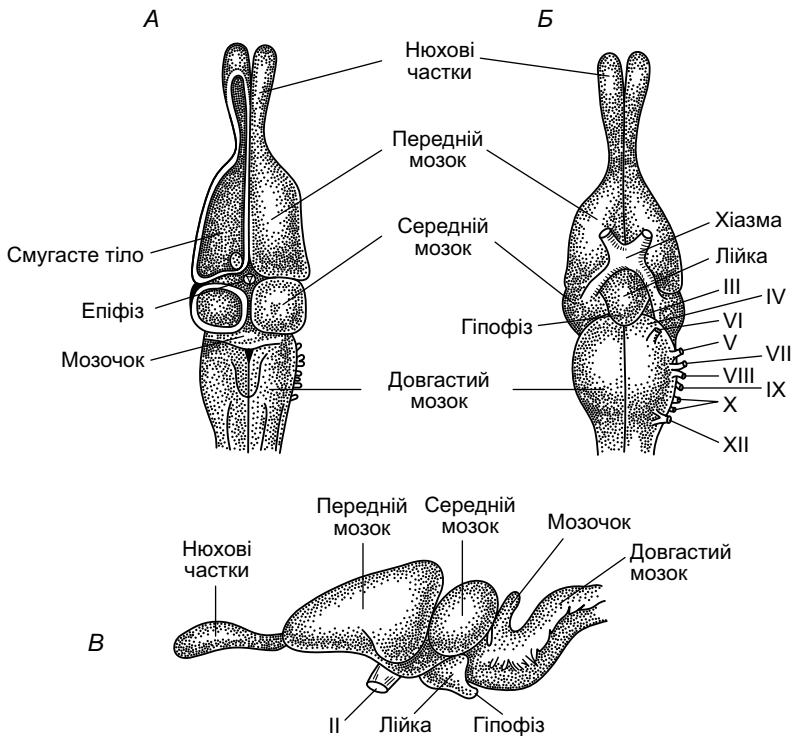
Рис. 5.28. Вип'ячені копулятивні органи самця: А – крокодила; Б – ящірки *Pseudopus apodus*

Парні яєчники мають вигляд зернистих овальних тіл. Від них відходять мюллерові канали, які починаються миготливими лійками, розташованими біля яєчників, а закінчуються отворами у клоаці. Запліднення відбувається у верхньому відділі яйцепроводу. Виділення секреторних залоз середньої частини яйцепроводу утворює довкола яйцеклітини (жовтка) білкову оболонку, погано розвинену у змій і ящірок та добре розвинену у черепах і крокодилів. Зі секрету, що його виділяють клітини стінок нижньої частини яйцепроводу (матки), формуються зовнішні оболонки яйця.

Більшість плазунів закопує відкладені яйця в ґрунт у добре прогрітих місцях; частина видів відкладає яйця в купи рослинного сміття або під гнилі пеньки, використовуючи тепло, що утворюється під час гниття. Деякі крокодили риють ями й засипають яйця рослинними рештками; самки тримаються біля гнізда й охороняють кладку. Деякі дрібні ящірки також охороняють свої кладки (варани та ін.). Самки пітонів обкручують кладку яєць своїм тілом, охороняють і обігрівують її. В такому «гнізді» температура на 6–12°C вища, ніж у навколишньому середовищі. Самки крокодилів розкопують кладку після вилуплення малят, полегшуючи їм вихід на поверхню; самки частини видів охороняють молодь і на початку їхнього самостійного життя.

Невеликій кількості видів сучасних лускатих властиве яйцеживородіння або, зрідка, живородіння (гадюка звичайна, веретільниця).

**Нервова система й органи чуття.** Головний мозок плазунів відрізняється від головного мозку земноводних; зокрема, у плазунів передній мозок більший, що пов'язане з розвитком мозкового склепіння півкуль і збільшенням смугастих тіл (*corpora striata*), які й становлять більшу частину маси переднього мозку (рис. 5.29). У мозковому склепінні чітко помітно первинне склепіння, або архіпаліум, яке займає велику частину покрівлі півкуль, а також зачаток неопаліуму. Нюховий центр плазунів порівняно з амфібіями складніший і диференційований. Проміжний мозок згори прикритий півкулями переднього мозку. У його покрівлі розташовані епіфіз (ендокринна залоза) і тім'яний орган, здатний сприймати світлові сигнали.



**Рис. 5.29.** Головний мозок ящірки, за У. Паркером:  
 А – зверху; Б – знизу; В – збоку; II–XII – головні нерви

Зорова кора середнього мозку розвинена більше, ніж у амфібій. Мозочок плазунів великий, що відповідає значному ускладненню й інтенсивності їхнього руху. Довгастий мозок утворює згин у вертикальній площині, що характерний для всіх амніот. Він координує головні вегетативні функції (дихання, кровообіг, травлення та ін.). Від головного мозку відходить 11 пар головних нервів.

У спинному мозку чітко помітний поділ білої (провідних шляхів) і сірої (нервових клітин) речовини. Це свідчить про посилення контролю центрів головного мозку над рефлекторними механізмами спинного мозку.

Орган зору пристосований до роботи у повітряному середовищі. Око захищене зовнішніми повіками і миготливою перетинкою. Змії та деякі ящірки (гекони, сцинки, частина безногих ящірок) мають зрощені повіки, які утворюють прозору оболонку. У нічних видів очі збільшені, мають вертикальну зіницю. Сльозові залози захищають око від висихання. Акомодация ока досягається переміщенням кришталика і зміною його кривини за допомогою поперечно-посмугованого війчастого м'яза. Відчуття кольорового зору для більшості плазунів зміщене в жовто-оранжеву ділянку спектра. На відміну від земноводних, аналіз і синтез зорових образів відбувається не на сітківці, а переважно у зоровій півкулі середнього мозку.

У просторовій орієнтації та спілкуванні плазунів зір відіграє важливу роль. Ямкоголові змії *Crotalidae*, пітони *Pythonidae* й африканські гадюки *Bitis* мають особливі органи термічного відчуття – терморецептори, і навіть термолокатори. Термолокатори ямкоголових змій – парні ямки, розташовані з боків морди між ніздрями й очима, у пітонів подібні неглибокі ямки є на верхньогубних щитках.

Орган слуху плазунів подібний до органа слуху жаб. Він складається зі середнього вуха з барабанною перетинкою та однією слуховою кісточкою – стремінцем, яке передає коливання перетинки на кругле віконце, що відділяє порожнину внутрішнього вуха. У внутрішньому вусі відокремлений завиток (равлик Ладена), який слугує апаратом аналізу і кодування акустичних сигналів. Цей завиток має просту будову й у більшості видів є мішкоподібним виростом. Плазуни сприймають звуки в діапазоні 20–6 000 Гц, однак більшість добре чує в діапазоні 60–200 Гц. Крокодили краще сприймають звуки частотою 100–3 000 Гц. Змії мають поганий слух; вони позбавлені барабанної перетинки, сприймають переважно звуки, які поширюються у ґрунті або воді (так званий сейсмічний слух). Так само сприймають звук і змієподібні ящірки.

Більшість плазунів безголоса. Звуки змій (шипіння, хрип, стук хвостових брязкалець) і деяких ящірок (скрип лусок) частіше мають попереджувальне значення. Голосні ревучі звуки властиві крокодилам (під час охорони території або пошуку особин іншої статі).

Важливу роль в орієнтації та спілкуванні рептилій відіграють хеморецептори. Органи нюху відкриті назовні парними ніздрями, а в порожнину рота – щілиноподібними хоанами. Багато ящірок за допомогою нюху знаходять їжу, викопують її з піску з глибини до 6–8 см. Варани, полози і гадюки за допомогою нюху можуть розрізняти особин свого або чужих видів. Черепахи, ящірки, крокодили мають спеціальні пахучі залози, секретом яких мітять зайняту територію, запобігаючи вторгненню на неї інших особин.

## 5.2.2. Походження та еволюція плазунів

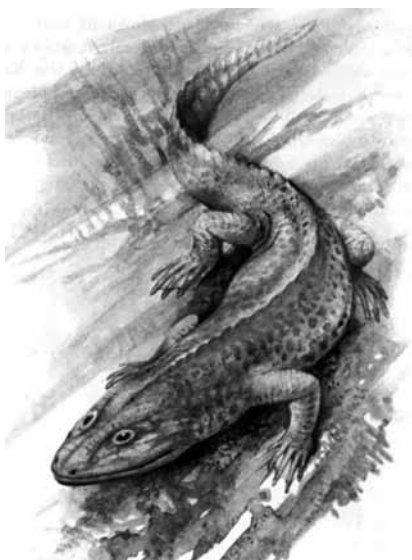


Рис. 5.30. Амфібія *Diplovertebron*, близька до групи сеймуриаморф

Наприкінці палеозою склалися умови, які сприяли розвиткові наземних тварин, зокрема плазунів. Відділення плазунів від земноводних предків почалось раніше, можливо, у середньому карбоні, коли від примітивних емболотрих стегоцефалів – антракозаврів, подібних до *Diplovertebron* (рис. 5.30), відокремилися форми, що мали пристосування до наземного життя, хоча й пов'язаного з вологими біотопами і водоймами. Живилися дрібними водними і наземними безхребетними, були рухливими, мали трохи більший мозок. Можливо, у них уже почалося зроговіння покриттів.

У середньому карбоні від подібних форм виникла нова гілка – сеймуриаморфи *Seymouriamorpha*. Їхні залишки виявлені у верхньому карбоні – нижній пермі. Вони є перехідними між земноводними і плазунами; деякі палеонтологи зачисляють їх до амфібій. Хребці цих тварин забезпечували велику гнучкість і міц-

ність хребта; намітилось перетворення двох перших шийних хребців у атлант і епістрофей. Для наземних тварин це давало значні переваги в просторовій орієнтації, здобуванні рухомого корму та захисті від ворогів. Скелет кінцівок і їхніх поясів повністю скостенів. Череп мав потиличний відросток (рис. 5.31).

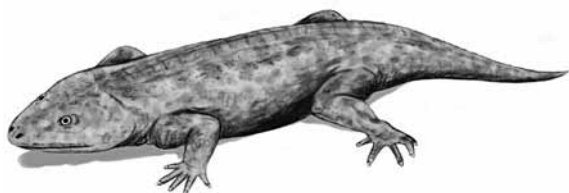


Рис. 5.31. Сеймурія

Не з'ясовано, коли виникли розмноження і розвиток яйця у повітряному середовищі. Вважають, що це відбулось у карбоні під час становлення котилозаврів *Cotylosauria*. Склепіння черепа в них була суцільною і складалася з кісток, характерних для сучасних плазу-

нів. Утворились атлант і епістрофей. Кінцівки у деяких форм піднімали тіло над землею. Траплялися дрібні, подібні до ящірок форми, які живилися різними хребетними, а також великі (довжиною до 3 м) рослиноїдні. Частина котилозаврів вела напівводний спосіб життя, інші, можливо, стали справжніми наземними жителями.

Теплий і зволожений клімат карбону сприяв розвиткові земноводних. Наприкінці карбону – на початку пермі інтенсивне гороутворення (підняття гір Уралу, Карпат, Кавказу, Азії й Америки – герцинський цикл) супроводжувалось розчленуванням рельєфу, посиленням зональних контрастів (похолодання у високих широтах), зменшенням площі зволжених біотопів. Це сприяло становленню наземних хребетних.



Котилозаври досягли розквіту в пермі, вимерли уже в середині тріасу, можливо, під дією конкурентів – різних прогресивних груп плазунів, що відділилися від них. У пермі від котилозаврів відділилися також черепахи Chelonia.

У верхньому карбоні від котилозаврів виникли два підкласи плазунів, які перейшли жити у водне середовище. Зокрема, це ряд мезозаври, який охоплював дрібних крокодилоподібних тварин із довгими і тонкими зубами (рис. 5.32). Мезозаври жили у водоймах, живилися, ймовірно, рибою; могли виходити на сушу. Ряд іхтіозаврів з'явився у тріасі; рештки представників трапляються у відкладах верхньої крейди. У морях мезозойської ери вони займали нішу сучасних китоподібних і за зовнішнім виглядом нагадували рибу або дельфінів (веретеноподібне тіло, витягнуті щелепи, озброєні численними зубами, великий дволопатеви хвіст; парні кінцівки – ласти). Довжина їхнього тіла сягала від 1 до 14 м. Живилися водними безхребетними і рибою; великі іхтіозаври поїдали дрібніших.

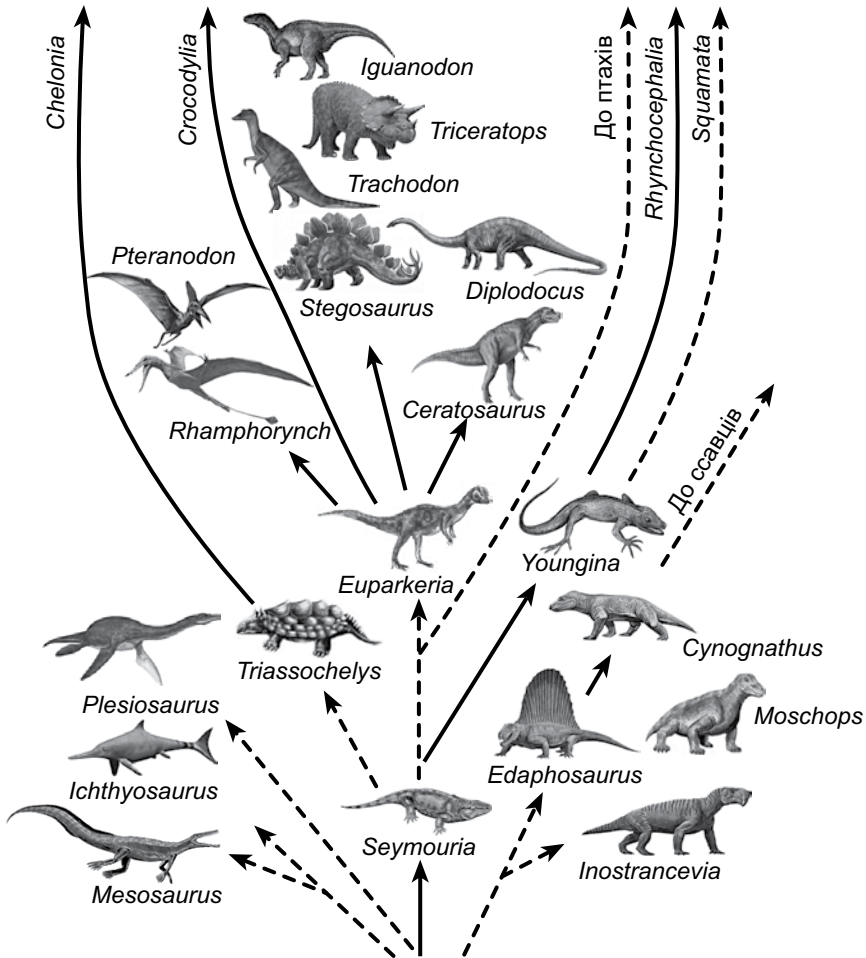


Рис. 5.32. Еволюція плазунів: вимерлі представники головних груп (без дотримання масштабу)

У пермі від котилозаврів відділилася велика гілка діапсидних плазунів, у черепі яких утворилися дві виличні ямки. Ця група пізніше розпалася на два підкласи: лепідозаврів і архозаврів. Тоді ж виникли дзьобоголові *Rhynchoccephalia*. Вони мали великі виличні ямки, невеликий дзьоб на кінці верхніх щелеп і гачкоподібний відросток на ребрах. Дзьобоголові вимерли наприкінці юри, проте гатерії збереглися до нашого часу. Лускаті *Squamata* стали численними й різноманітними у крейді. Наприкінці періоду від ящірок виникли змії. Розквіт лускатих припадав на кайнозойську еру, хоча й сьогодні до них належить більшість плазунів.

Найрізноманітнішим за формою та екологічною спеціалізацією в мезозойську еру був підклас *Archosauria*. Архозаври заселяли сушу, водойми і завойовували повітря. Вихідною групою архозаврів були текодонти *Thecodontia* (або псевдозухії), які відособилися від еозухій, можливо, у верхній пермі й досягли розквіту в тріасі. Вони нагадували ящірок і мали довжину від 15 см до 3–5 м. Більшість із них вела наземний спосіб життя, задні кінцівки були довші, ніж передні. Решта текодонтів перейшла до напівводного способу життя; від них наприкінці тріасу виникли крокодили *Crocodylia*.

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

У верхньому тріасі від хижих псевдозухій, що пересувалися переважно на задніх кінцівках, відособилися дві групи: ящеротазові *Saurichia* і птахотазові *Ornithischia* динозаври. Згадані групи розвивалися паралельно; у юрському і крейдовому періодах вони дали надзвичайну різноманітність видів розмірами від кролика до велетнів масою 30–50 т. Заселяли сушу і прибережні зони водойм. Наприкінці крейди вимерли. Більша частина ящеротазових були хижаками, мали великі розміри (до 10–15 м). Їхні щелепи були озброєні великими зубами; на пальцях задніх кінцівок мали міцні кігті. Частина ящеротазових живилася рослинною їжею і пересувалася на обох парах кінцівок. До них належали найбільші наземні рептилії – диплодоки *Diplodocus*. Вони мали довгий хвіст, довгу рухливу шию з маленькою головою; довжина тіла сягала 30 м, а маса – 20–25 т.

Птахотазові динозаври, ймовірно, були рослиноїдними. Частина з них пересувалася на задніх кінцівках, передні лапи були вкороченими. У цій групі траплялись і велетні завдовжки 10–15 м (ігуанодони *Iguanodon*).

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

Отже, під час адаптивної радіації наприкінці пермі – на початку тріасу існувала багатоманітна фауна плазунів у складі 13–15 рядів. Протягом мезозою (близько 150 млн років тому) вони посідали панівне становище у водних і наземних біотопах.

Наприкінці крейди на Землі розпочався новий могутній цикл гороутворення (альпійський), який супроводжувався значними перетвореннями ландшафтів і перерозподілом морів та суші, зростанням загальної сухості клімату, збільшенням його контрастів як за сезонами року, так і за природними зонами. Одночасно змінювалася рослинність: панування саговиків і хвойних змінювалося домінуванням флори покритонасінних, плоди і насіння яких мали вищу кормову цінність. Такі зміни не змогли не позначитися на тваринному світі, оскільки в цей час уже сформувалися два нові класи теплокровних хребетних – птахи і ссавці. Плазуни, які дожили до цього часу, не могли пристосуватися до змінених умов життя; у їхньому вимиранні активну роль відіграла дедалі більша конкуренція з дрібнішими, проте активними птахами і ссавцями. Представники цих класів мали здатність до терморегулювання тіла, високий рівень метаболізму та більш складну поведінку, що привело до збільшення їхньої чисельності і значення в угрупованнях. Вони швидко й ефективно пристосувалися до життя у змінених ландшафтах, швидше освоювали нові місця перебування, інтенсивно використовували нові корми.

Розпочалася сучасна кайнозойська ера, в якій панівне становище посіли птахи і ссавці, а серед плазунів збереглися тільки малі й рухливі лускаті (ящірки та змії), добре захищені черепахи і невелика група водних архозаврів – крокодилів.

### 5.2.3. Систематика й характеристика представників сучасних рядів класу *Reptilia*

Сучасна фауна плазунів налічує близько 9 600 видів.

Система плазунів Н.П. Наумовима, Н.Н. Карташова (1979)	Система плазунів Пінчера-Донозо Д. та ін. (2013)
Загальна кількість видів 6 300	Загальна кількість видів 9 546
Підклас анапсида Anapsida	Підклас Anapsida
Ряд Черепахи Testudines	Ряд Testudines
Підряд Прихованошиї черепахи Cryptodira	Підряд Cryptodira
Родина кайманові черепахи Chelydridae	Родина Chelydridae
Родина мулові черепахи Kinosternidae	Надродина Testudinoidea
Родина мексиканські черепахи Dermatemydidae	Родина Emydidae
Родина великоголові черепахи Platysternidae	Родина Testudinidae
Родина прісноводні черепахи Emydidae	Родина Geoemydidae
Родина сухопутні черепахи Testudinidae	Родина Platysternidae
Підряд морські черепахи Chelonioidea	Надродина Trionychoidea

Підряд м'якотілі черепахи Trionychoidea	Родина Carettochelyidae
Родина двокігтеві черепахи Carettochelydae	Родина Trionychidae
Родина трикігтеві черепахи Trionychidae	Надродина Kinosternoidea
Підряд бокошиї черепахи Pleurodira	Родина Dermatemydidae
Родина пеломедузові Pelomedusidae	Родина Kinosternidae
Родина змійошиї Chelidae	Надродина Chelonioida
Підряд безщиткові черепахи Athecae	Родина Cheloniidae
Родина безщиткові черепахи Dermochelyidae	Родина Dermochelyidae
Підклас лепідозаври Lepidosauria	Підряд Pleurodira
Ряд дзьобоголові Rhynchocephalia	Родина Chelidae
Ряд лускаті Squamata	Надродина Pelomedusoidea
Підряд ящірки Sauria	Родина Pelomedusidae
Інфраряд геконоподібні Gekkota	Родина Podocnemididae
Родина гекони Gekkonidae	Підклас Lepidosauria
Родина лусконогі Pygopodidae	Ряд Rhynchocephalia
Родина червоподібні ящірки Dibamidae	Підряд Sphenodontida
Інфраряд ігуаноподібні Iguania	Родина Sphenodontidae
Родина ігуани Iguanidae	Ряд Squamata, seu Sauria (Lacertilia)
Родина агами Agamidae	Інфраряд Iguania
Родина хамелеони Chamaeleontidae	Родина Agamidae
Інфраряд сцинкоподібні Scincomorpha	Родина Chamaeleonidae
Родина сцинкові Scincidae	Надродина Iguanoidea
Родина нічні ящірки Xatusiidae	Родина Corytophanidae
Родина справжні ящірки Lacertidae	Родина Crotaphytidae
Родина тейїди Teiidae	Родина Dactyloidea
Родина поясохвости Cordylidae	Родина Hoplocercidae
Інфраряд веретільницеподібні Anguimorpha	Родина Iguanidae
Родина веретільницеви Anguidae	Родина Leiocephalidae
Родина безногі ящірки Anniellidae	Родина Leiosauridae
Родина ксенозаври Xenosauridae	Родина Liolaemidae
Інфраряд вараноподібні Varanomorpha	Родина Opluridae
Родина варани Varanidae	Родина Phrynosomatidae
Родина отрутозуби Helodermatidae	Родина Polychrotidae
Родина безвухі варани Lanthanotidae	Родина Tropiduridae
Підряд амфісбени Amphisbaenia	Інфраряд Gekkota
Родина трогонофіси Trogonophidae	Родина Gekkonidae
Родина справжні амфісбени Amphisbaenidae	Родина Carphodactylidae
Родина двоногі Bipedidae	Родина Diplodactylidae
Підряд змії Ophidia, seu Serpentes	Родина Eublepharidae

Інфраряд червоподібні змії Scolecophidia	Родина Phyllodactylidae
Родина сліпуни Typhlopidae	Родина Sphaerodactylidae
Родина вузькороті змії Leptotyphlopidae	Родина Pygopodidae
Інфраряд нижчі змії Henophidia	Інфраряд Scincomorpha
Родина удавові Boidae	Родина Cordylidae
Родина валькуваті змії Anilidae	Родина Gerrhosauridae
Родина щитохвості змії Uropeltidae	Родина Gymnophthalmidae
Родина променисті змії Xenopeltidae	Родина Teiidae
Родина бородавчасті змії Archosauridae	Родина Lacertidae
Інфраряд вищі змії Cenophidia	Родина Scincidae
Родина вужові Colubridae	Родина Xantusiidae
Родина аспідові змії Elapidae	Інфраряд Diploglossa
Родина морські змії Hydrophidae	Родина Anguidae
Родина гадюкові змії Viperidae	Родина Anniellidae
Родина ямкоголові змії Crotalidae	Родина Xenosauridae
Підклас архозаври Archosauria	Інфраряд Dibamia
Ряд крокодили Crocodylia	Родина Dibamidae
Родина алігатори Alligatoridae	Інфраряд Platyota (Varanoidea)
Родина справжні крокодили Crocodylidae	Родина Helodermatidae
Родина гавіали Gavialidae	Родина Lanthanotidae
	Родина Varanidae
	Надродина Shinisauroidea
	Родина Shinisauridae Amphisbaenia
	Родина Amphisbaenidae
	Родина Bipedidae
	Родина Blanidae
	Родина Cadeidae
	Родина Rhineuridae
	Родина Trogonophiidae Ophidia (Serpentes)
	Надродина Acrochordoidea
	Родина Acrochordidae
	Надродина Uropeltidae
	Родина Anomochilidae
	Родина Cyliodrophiidae
	Родина Uropeltidae
	Надродина Pythonoidea
	Родина Loxocemidae
	Родина Pythonidae
	Родина Xenopeltidae

	Надродина Booidea
	Родина Boidae
	Надродина Colubroidea
	Родина Colubridae
	Родина Lamprophiidae
	Родина Elapidae
	Родина Homalopsidae
	Родина Pareatidae
	Родина Viperidae
	Родина Xenodermatidae
	Надродина Typhlopoidea (Scolocophidia)
	Родина Anomalepididae
	Родина Gerrhopilidae
	Родина Typhlopidae
	Родина Leptotyphlopidae/Glauconiidae
	Родина Xenotyphlopidae
	Родина Aniliidae/Ilysiidae
	Родина Bolyeriidae
	Родина Tropidophiidae
	Ряд Crocodylia
	Підряд Eusuchia
	Родина Crocodylidae
	Родина Alligatoridae
	Родина Gavialidae

### 5.2.3.1. Підклас Анапсида Anapsida

#### 5.2.3.1.1. Ряд черепахи Testudines

Сучасні види черепах мають панцир, що обгортає тіло згори, з боків і знизу. Панцир складається зі спинного (карапакс) і черевного (пластрон) щитів, з'єднаних за допомогою сухожилля або кістковою перемичкою. Карапакс утворений кістковими пластинками шкірного походження, з якими зрослися ребра і тулубовий відділ хребта. Пластрон утворений із кісткових пластин, гомологічних ключицям, і черевних ребер. Зверху панцир укритий роговими щитками, а у м'якошкірих черепах – м'якою шкірою. Панцир наземних черепах високий, куполоподібний, у прісноводних і, особливо, морських – сплющений, обтічний. Шийний і хвостовий відділи хребта рухомі; інша його частина приросла до карапакса. Лопатки й коракоїди вільні. На щелепах немає зубів, проте вони вкриті роговим чохлам, що утворює гострі різучі краї. Добре розвинені м'язи кінцівок і шиї, тулубові м'язи деградовані. Легені великі,

мають складну будову. Їхня вентиляція забезпечена, подібно до амфібій, коливаннями дна ротової порожнини за допомогою під'язикового апарата шляхом активного його розтягування під дією плечових і тазових м'язів. Додатковими органами дихання у водних черепах слугують густо обплетені капілярами вирости глотки й парні анальні міхури (вирости клоаки). Головний мозок порівняно зі спинним невеликий. Зір і нюх розвинуті добре, слух – гірше. Поширені у тропічній і прилеглих частинах помірної зони. Заселяють моря, прісні водойми, болота і суходільні біотопи, зокрема пустелі. Ряд налічує понад 300 видів і складається з 14 родин, що об'єднані у два підряди (згідно зі сучасною системою Пінчера-Донозо Д. та ін.).

**Надродина Testudinoidea** охоплює чотири родини прісноводних і сухопутних черепах. Вони, втягуючи голову під панцир, згинають шию S-подібно у вертикальній площині. Прісноводні черепахи Emydidae мають дрібні й середні розміри; населяють водойми Африки, Південної Європи, Азії, Америки. Болотяна черепаха *Emys orbicularis* має ширший ареал: заселяє степову зону, Крим, Кавказ; любить стоячі водойми. Азіатські прісноводні черепахи Geoemydidae поширені переважно в Азії, Європі та Північній Америці. Каспійська черепаха *Mauremys caspica* живе у Північно-Західній Африці, на Піринецькому і Балканському півостровах, у Туреччині та Сирії, Ірані й Закавказзі. Сухопутні черепахи Testudinidae представлені дрібними (довжина близько 12 см), великими і навіть такими велетенськими видами, як слонова галапагоська черепаха *Chelonoidis nigra* з панциром завдовжки до 150 см і масою до 400 кг. Поширені в Африці, Південній Європі, Азії, Південній Америці. Середньоазіатська черепаха *Testudo horsfieldii* мешкає у глинистих і піщаних пустелях Середньої Азії та Казахстану.

**Надродина Trionychoidea. Родина м'якотілі (м'якошкірі) черепахи Trionychidae.** Її представники не мають рогового покриву на слабкорозвиненому кістковому панцирі, вкритому м'якою шкірою; між пальцями розвинуті плавальні перетинки. Налічує 31 вид; поширені у прісних водоймах Східної Азії, Африки і Північної Америки. Китайський тріонікс *Pelodiscus sinensis* трапляється на Далекому Сході; живиться рибою і безхребетними.

**Надродина Chelonioidae. Родина Безщиткові черепахи Dermochelyidae.** Панцир цих черепах складається з багатокутних кісткових пластинок, з'єднаних одна з одною, але не зв'язаних із внутрішнім скелетом. Немає рогового покриву; тіло вкрите шкірою, лише в молодих особин є дрібні рогові луски. Єдиний представник – шкіряста черепаха *Dermochelys coriacea* завдовжки до 2 м і масою 600 кг. Кінцівки перетворені на ласти. Заселяє тропічні частини океанів; Гольфстрім інколи заносить її до берегів Європи.

**Родина морські черепахи Cheloniidae** налічує лише чотири види. Черепахи високо спеціалізовані, пристосовані до життя в морях, через що кінцівки перетворені на ласти. Заселяють екваторіальні води, зрідка запливають у помірні широти. Зелена (супова) черепаха *Chelonia mydas* має панцир завдовжки 80–120 см, масу до 200–400 кг, корм добуває у прибережних водах, під час розмноження мігрує на відстань до 2 тис. км, можливо, орієнтується або за хімізмом морських течій, або, за сонцем і зірками. У кладці налічують 70–200 кулястих яєць діаметром до 5 см,

захищених пергаментною оболонкою. Чисельність супової черепахи дуже зменшилася через надмірне винищення. М'ясо має високі смакові якості, його навіть завозять до Європи й Америки. Дрібніший вид – черепаха бісса, або каретта, *Eretmochelys imbricata*, подібна до супової. Довжина її – 60–80 см, заселяє прибережну зону тропічних морів обох півкуль. Важливий об'єкт промислу. У галантерейній промисловості використовують рогові пластинки, які вкривають панцир.

**Підряд бокошийні черепахи Pleurodira.** Хребці їхнього шийного відділу мають довгі поперечні відростки, до яких прикріплені потужні м'язи – бічні згиначі шії. Під час втягування голови під панцир шия черепахи згинається в горизонтальній площині (вбік). Заселяють прісні водойми тропіків; налічують 79 видів. Усі добре плавають і пірнають.

### 5.2.3.2. Підклас Лепідозаври *Lepidosauria*

#### 5.2.3.2.1. Ряд дзьобоголові, або хоботноголові, *Rhynchocephalia*

Ряд представлений двома видами найдавніших плазунів. Один з них гатерія, або туатара північна – *Sphenodon punctatus* (рис. 5.33). Вид з'явився близько 165 млн років тому. Раніше ця тварина населяла обидва острови Нової Зеландії; тепер збереглася тільки на кількох дрібних прибережних островах.



Рис. 5.33. Гатерія

Тулуб і голова вкриті дрібними зернистими лусочками – примітивним типом рогових лусок; уздовж хребта тягнеться кіль із трикутних рогових пластинок. У виличній ділянці розміщені чотири ямки – пара верхніх і пара бічних (діапсидний тип). Хребці амфіцельні. Такі ж хребці властиві рибам і амфібіям. Гатерії мають черевні ребра у вигляді дрібних кісток шкірного походження, розташованих під шкірою на черевному боці тіла. Ймо-

вірно, це залишки черевного панцира предків наземних тварин – стегоцефалів. Тім'яне око добре розвинене, має рогівку, кришталик і сітківку. Копулятивного органа немає. У серці є венозна пазуха. Довжина тіла – 50–75 см. Активні вночі; вдень ховаються в норах, малорухливі. Найчастіше заселяють щілини між камінням або нори альбатросів та інших океанічних птахів. Часто живуть разом із господарем нори, не зачіпаючи ні яєць, ні птаха. Живляться дрібними безхребетними тваринами, інколи поїдають ящірок і яйця дрібних птахів. Статевої зрілості досягають у віці 20 років. Мають низький температурний оптимум активності: від 6 до 18°C. Гатерії відкладають у викопану в ґрунті ямку 8–15 яєць. Ембріональний розвиток триває 12–15 місяців. Нині поширення гатерії обмежене; як вид, якому загрожує зникнення, вона перебуває під охороною закону.



### 5.2.3.2.2. Ряд лускаті Squamata

Це найбільша група плазунів, що налічує близько 9 193 видів і об'єднує три підряди (ящірки, змії, амфісбени).

**Підряд ящірки Sauria** – це численна група плазунів, яка налічує близько 5 600 видів. За формою тіла, розмірами й екологічними особливостями простежена значна різноманітність. Ящірки заселяють усю Земну кулю, зокрема, ліси, степи, навіть безводні пустелі. Розміри плазунів коливаються від 3,5 см до 4,0 м (маса – до 150 кг). Багато видів ящірок здатні до автотомії хвоста, який пізніше відростає. Шкіра вкрита роговими лусками. Шкірні залози розташовані лише на стегнах; їхні виділення слугують хімічними сигналами, які використовують під час розмноження і розподілу території. У денних форм непоганий зір; деякі здатні розрізняти кольори. У частини видів є тім'яне око. Добре розвинений слух, оскільки середнє вухо має барабанну перетинку. Окремі ящірки видають звуки. Більшість є хижаками. Живляться різними безхребетними, ящірки більшого розміру – дрібними ссавцями, птахами, їхніми яйцями, зміями, жабами та ін. Ящірки відкладають яйця овальної або видовженої форми, інколи – округлі або слабко зігнуті. Частина видів – яйцеживородні.

**Родина хамелеони Chamaeleonidae** охоплює 195 видів, що пристосувалися до деревного способу життя. Тіло хамелеонів стиснуте з боків, з добре вираженим гострим кілем на спині. Довжина тіла коливається від 7 до 50 см. Чотири пальці зрослися попарно і мають вигляд хапальних «клешень», які щільно обхоплюють гілки дерев. Довгий закручений хвіст може обвиватися навколо гілок. Шкіра вкрита дрібними роговими лусками. Мозок хамелеонів за структурою подібний до мозку крокодилів і птахів. Великі очі оточені війчастими повіками, вкриті лускою, з невеликим отвором, через який видно зіницю. Праве й ліве око рухаються незалежно і можуть повертатися на 180° по горизонталі й на 90° по вертикалі. Це забезпечує велике поле зору і добру орієнтацію нерухомої тварини під час добування їжі. Язик має потовщення на кінці, тварина може викидати його з рота майже на довжину тулуба і схоплювати здобич. Рухаються хамелеони надзвичайно повільно і плавно. Зміну забарвлення й рисунка забезпечує хроматофорний світлозаломлювальний апарат шкіри, що має важливе пристосувальне значення; це стало приводом до використання слова «хамелеон» як взірця нестійкості. Різні відтінки виявляються внаслідок комбінації пігментів. У шкірі містяться хроматофори з темно-коричневими, жовтими і червонуватими пігментами. Зелені тони зумовлені заломленням променів у поверхневому шарі шкіри, де міститься багато кристаликів гуаніну. Зміна забарвлення залежить від зовнішніх подразників і світла, температури, вологи, а також стану організму. Хамелеони заселяють ліси, частина живе в норах; живляться безхребетними, переважно комахами. Яйця вкриті пергаментоподібною оболонкою. Самка викопує ямку в землі, кладе 15–80 яєць і засипає їх землею. Розвиток яєць триває 3–10 місяців, невелика кількість африканських видів є яйцеживородними. Самки можуть народжувати малят на деревах. Самець запліднює декілька самок.

Найбільших розмірів досягає пантеровий хамелеон (50 см завдовжки); інші хамелеони завдовжки 4,0–4,5 см. Хамелеон звичайний *Chamaeleo chamaeleon* має

довжину тіла 25–30 см. Більшість хамелеонів живе на Мадагаскарі та в Африці, небагато видів населяє Індію, Цейлон, Малу і Передню Азію; хамелеон звичайний поширений також у південній Європі.

Ящірки з **родини агам Agamidae** заселяють пустелі Середньої Азії, Африки, Австралії. Усього їх понад 400 видів. Мають акродонтні зуби. Розміри – 20–40 см. Живуть у лісі на деревах, на скелях, у степах. Живляться тваринною і рослинною їжею. Представниками є агама степова *Trapelus sanguinolentus*, дракон летючий *Draco volans*.

**Родина гекони Gekkonidae** налічує 917 видів – завдовжки від 3,5 до 35,0 см. Заселяють тропічні й субтропічні райони. Трапляються у Криму, на Кавказі, в Середній Азії. Є нічними ящірками. Пальці мають пристосування для утримування на вертикальних поверхнях (скелях, стінах будівель), нижня поверхня пальців оснащена розширеними пластинками з поперечними рядами щіточок із дрібних мікроскопічних багатoverшинних волосків довжиною 80–90 мкм. Представники – гекон середземноморський *Mediodactylus kotschyi*, гекон сцинковий *Teratoscincus scincus*.

**Родина ігуан Iguanidae** включає хижі й рослиноїдні види. Деревні форми мають стиснуте з боків тіло, наземні – сплюснене дорзовентрально. Розміри коливаються від 10 см до 2 м. Налічує 38 видів, які трапляються від Південної Канади до Південної Аргентини. Типовий представник – ігуана звичайна *Iguana iguana*.

**Родина сцинкові Scincidae** об'єднує ящірок, поширених повсюди, крім Арктики й Антарктики. Налічують приблизно 1 553 видів. Мають округлі луски, що за формою нагадують риб. Представник – сцинк колючий *Egernia depressa*.

**Родина справжні ящірки Lacertidae** налічує 310 видів. Вона охоплює ящірок із видовженим тулубом, вираженим шийним відділом, довгим хвостом і добре розвиненими кінцівками. На голові тварин є великі щитки. Повіки розділені. Барабанна перетинка міститься ззовні або у заглибині. Язик роздвоєний. Зуби плевродонтні. Розміри тіла коливаються від 12 до 90 см. Більшість із них – яйцекладні. Кількість яєць – 1–18, інкубаційний період – 50–70 днів. Трапляються у Європі, Азії та Африці. Я щ і р к а з е л е н а *Lacerta viridis* досягає 30 см довжини, заселяє територію Середньої та Південної Європи і частково Малу Азію. В Україні трапляється у південних областях; у напрямку на північ і північний схід доходить до Києва і Полтави. Надає перевагу сухих сонячним підвищенням, зарослям кущів, окремим деревам. Живиться комахами й іншими безхребетними. Я щ і р к а п р у д к а , або з в и ч а й н а , *Lacerta agilis* живе в Середній і Північній Європі, південна межа ареалу в Західній Європі пролягає в Альпах. Трапляється в Північній Туреччині, Північно-Західному Ірані. Довжина тіла з хвостом досягає 30–32 см. Має різне забарвлення і рисунок. Заселяє узлісся, відкриті галявини, поля, сухі луки. Живиться комахами. Період розмноження – кінець квітня; самка рие неглибоку ямку в м'якому ґрунті, відкладає 6–16 яєць і засипає їх землею. У середині липня з'являються молоді особини ящірок. Я щ і р к а ж и в о р о д н а *Zootoca vivipara* з довжиною тіла 14–16 см заселяє Європу, Азію; в Україні трапляється на Поліссі, Карпатах, частково в Лісостепу, її немає у Степу і Криму. Полубляє зволожені ділянки лісу, береги лісових річок, струмків

та озер, сфагнові болота у соснових лісах. У Карпатах заселяє навіть біотопи на висоті 2 000 м над рівнем моря. Яйця перебувають у яйцепроводах самки до трьох місяців, молоді особини ящірок вилуплюються через декілька хвилин або відразу після відкладання яєць. Самка «народжує» 5–8, інколи до десяти малят. Народження малят припадає на кінець липня – початок серпня. Спочатку малята сидять у щілинах скель, ґрунту і живляться залишками жовткового мішура. Під час похолодання і вночі ящірки ховаються в неглибокі нори під корінням дерев. Зимують у теплих глибоких сховищах. Під час відлиг або теплих зим ящірка живородна стає активною. Я щ і р к а к р и м с ь к а *Podarcis taurica* заселяє Балканський півострів, Південну Молдову, причорноморські райони, південний захід України. У Криму трапляється в біотопах цілинного степу і в гірській частині півострова. Під час спеки впадає у сплячку. У травні–червні відкладає 2–6 яєць, а у серпні–вересні з’являються молоді особини. Я щ і р к а с к е л ь н а *Darevskia saxicola* заселяє гори Кавказу, Середньої Азії, Південного Уралу, трапляється на Південному березі Криму. Живиться комахами. У серпні самка відкладає до шести яєць. Я щ у р к а п і щ а н а (р і з н о б а р в н а) *Eremias arguta* поширена у північно-східній частині Румунії, Передкавказзі, Казахстані, Середній Азії.

**Родина веретільниці *Anguidae*** об’єднує як безногих, так і тих, що мають кінцівки. Це яйцекладні або яйцеживородні плазуни. Налічують 119 видів. Представником є веретільниця ламка *Anguis fragilis*, довжина тіла – 58–60 см. Не має ніг, тулуб циліндричний, змієподібний, поступово звужується до хвоста. Хвіст ламкий, закінчується тупо. Шийний відділ малопомітний. Ареал широкий – Північна Африка (Алжир), Європа, Західна Азія (Туреччина, Північний Іран); в Україні – степова частина Криму, Полісся, Карпати і Лісостеп. Нечисленний вид; заселяє біотопи різних лісів, зокрема, зволожені місця. Найтипівішими місцями перебування веретільниці в Україні є узлісся, галявини та чагарники листяних і мішаних лісів. Живиться дощовими червами, комахами, слимаками, гусінню. Від спарювання до народження малят минає 81–94 дні, молодь з’являється наприкінці серпня – на початку вересня в кількості 8–12 (зрідка до 25). На початку осені ящірки впадають у сплячку і можуть зимувати групами. Представник – жовтопуз *Pseudopus apodus*, досягає довжини 115 см. Уздовж його тіла є шкірні складки. Молоді особини смугасті, дорослі – оливково-бурі. Заселяє південь Балканського півострова, Кавказ, Малу Азію, Південний Казахстан, частину Узбекистану, Таджикистану, Киргизстан, Іран, Південний берег Криму. Живиться комахами, молюсками, дрібними хребетними. Наприкінці травня самка відкладає до десяти яєць.

**Родина варани *Varanidae*** об’єднує найбільших і високоорганізованих ящірок, що мають кінцівки п’ятипалого типу. Зуби у них плевродонтні. Налічують 73 види. Поширені в Африці, Південній Азії, на Малайському архіпелазі, в Австралії. Варани ведуть деревний або наземний спосіб життя. Дрібні види мають довжину тіла 20 см, комодський варан *Varanus komodoensis* – до 3–4 м і масу тіла до 150 кг. Сірий варан *Varanus griseus* заселяє Північну Африку, Південно-Західну та Середню Азію; його маса – 3,5 кг, довжина – до 1,5 м; живиться безхребетними, гризунами, птахами, зміями (навіть отруйними).

**Родина отрутозуби Helodermatidae** об'єднує два види отруйних ящірок. Перший – жилацьє *Heloderma horridum* трапляється в Північно-Західній Мексиці, на південному заході США, головним чином у штаті Арізона, на південному сході Невади і південному заході Юти, другий – ескорпіон *Heloderma suspectum*, мешкає вдовж узбережжя Каліфорнійської затоки, у західній і південно-західній Мексиці, південно-східній Гватемалі. Ящірки мають справжній отруйний апарат, отрута небезпечна для людини.

**Підряд амфісбени Amphisbaenia. Родина справжні амфісбени Amphisbaeniidae** налічує 165 видів. Червоподібне тіло вкрите роговою лускою з поперечними кільцями, чим нагадує червів. Без кінцівок, лише в деяких збереглися короткі передні кінцівки з редукованими пальцями. Голова має своєрідну форму, вкрита міцними роговими щитками, що пов'язано з пристосуванням до риття. Механізм руху подібний до механізму руху дощових червів. Здатні рухатись уперед і назад. Очі розташовані під шкірою. Більшість видів яйцекладна, деякі яйцеживородні. Розміри тіла коливаються від 25 до 70 см, поверхнею землі пересуваються змісподібними рухами. Заселяють Африку, Західну Азію, Центральну і Південну Америку. Живуть у гніздах термітів, мурашниках. Представник – амфісбена біла *Amphisbaena alba*.

**Підряд змії Ophidia, seu Serpentes.** Це безногі плазуни, що пристосувалися до пересування в густому рослинному покриві, кронах дерев і кущів. Живляться, порівняно зі своїми розмірами, великими тваринами, заковтуючи їх цілком. Гострі зуби загнуті назад і призначені для захоплення й утримання здобичі. Отруйні види мають борозенчасті або трубчасті зуби, що вводять секрет отруйних залоз у тіло жертви. Поясів кінцівок немає, у деяких збереглися рудименти таза і задніх кінцівок. Кількість хребців коливається від 141 до 435 (рис. 5.34). Замкненої грудної клітки немає, що дає змогу проковтувати велику здобич. Орган слуху спрощений (немає барабанної перетинки). Звуки з повітря змії сприймають слабо, більше розвинений сейсмічний слух. Підряд налічує більше 3 300 видів. Щорічно змії линяють 2–4 рази, скидаючи роговий покрив епідермісу. Головний мозок невеликого розміру.



Рис. 5.34. Розмір сітчастого пітона *Python reticulatus*

**Родина сліпуни Typhlopidae** налічує 252 види дрібних неотруйних змії. Тіло тварин вкрите гладенькою лускою, зовні нагадують дощових червів і ведуть підземний спосіб життя. Заселяють Центральну і Південну Америку, Південну Африку, Південну Азію, острови Індійського океану й Австралію. Звичайний сліпун *Typhlops vermicularis* живе на Балканах, у Малій Азії, Єгипті, Близькому Сході (Афганістан і Пакистан), у Закавказзі та Середній Азії.

**Родина удавові Boidae** об'єднує найбільших змії – удавів; налічує 53 види, яким притаманні рудименти задніх кінцівок. Мають строкате забарвлення. Живуть

переважно в густих зволжених лісах із ріками й озерами. Заселяють зарості чагарників і боліт. Здобич душать, обвиваючись навколо неї тілом. Удав звичайний *Boa constrictor* має довжину тіла 3–5 м. Його ареал – від Мексики через усю Тропічну й Екваторіальну Америку до центральних районів Аргентини. Живиться різними хребетними. На Кавказі та в Середній Азії живе удавчик піщаний *Eryx miliaris*; досягає 1 м довжини. Найбільша у світі змія – анаконда *Eunectes murinus* завдовжки до 11 м заселяє тропіки Південної Америки.

**Родина пітони Pythonidae.** Великі пітони насиджують кладку. Найвідомішим є пітон сітчастий *Python reticulatus*, що посідає друге місце у світі після анаконди, довжина його тіла – 10 м. Ареал широкий (Південно-Східна Азія, Південні Філіппіни). Заселяє густі ліси, береги річок, трапляється біля селищ. Він добре плаває і лазить по деревах. Живиться плазунами, птахами, ссавцями. Самка відкладає 10–103 яйця, з яких вилуплюються змії завдовжки 60 см.

**Родина вужових Colubridae** об'єднує 1 772 отруйних і неотруйних сучасних видів. У плазунів немає кінцівок, наявний тазовий пояс; зуби трубчасті, є лише права легеня. Серед них трапляються великі види завдовжки 3,5 м і дрібні змійки завдовжки 10–15 см. Тіло зверху вкрите одноманітними гладенькими лусочками, знизу – витягнутими щитками. Щитки на голові великі. У окремих видів голова плавно переходить у тулуб, у інших межа виражена чітко. Забарвлення однотонне: коричневе, буре, іноді строкате. Одні види пов'язані з водою, інші – зі сушею, частина живе на деревах або веде рийний спосіб життя. Живляться молюсками, червами, комахами, ракоподібними, рибами, земноводними, плазунами, птахами, ссавцями. Яйцеживородні або яйцекладні. Яйця – від одного до кількох десятків – відкладають у землю, трав'яну підстилку, дупла дерев або у спеціально викопане гніздо. У родині виділяють сім підродин. До підродини вужі справжні *Natricinae* належить 213 видів, в Україні – лише два. Вуж звичайний *Natrix natrix* – типовий представник української герпетофауни. Довжина його тіла сягає 160 см. Самці менші від самок. Не мають отруйних зубів. З боків голови розміщені дві світлі плями. Заселяє зарості чагарників, береги боліт, проточні струмки, річки, канали, заплавні луки. Зрідка трапляється у сухих соснових лісах і степах, що віддалені від води. Живиться різними комахами, рибою, земноводними, деякими ссавцями (миші, полівки). Самка відкладає 5–6 (до 20) яєць у перегній, пріле листя, трухляві пеньки. В одне місце можуть відкладати яйця кілька самок. Через 30–35 днів вилуплюються молоді особини; досягнувши довжини 10–12 см, починають самостійне життя. Зимують групами по 15–20 тварин щорічно в тих самих сховищах. Після зимової сплячки прокидаються в березні–квітні. Вуж водяний *Natrix tessellata* трапляється на півдні нашої країни. Відрізняється світлим оливково-сірим з червонуватими плямами забарвленням, довжина тіла – 150–155 см. Заселяє водойми або їхні береги. Полює на жаб, пуголовків, тритонів, рибу, інколи на мишей. Певної шкоди завдає рибогосподарствам. Самка у червні–липні відкладає 6–23 яєць у неглибокі ямки, які прогриваються сонцем. Зимують групами в старих норах лисиць, борсуків від кінця вересня до кінця квітня.

До підродини Colubrinae належать полози. Зубів вони не мають. Здобич упольовують, притискаючи її тілом до землі. Довжина деяких видів перевищує 2 м. Заселяють Південну Європу, Тропічну Азію, більшу частину Америки. Відомо близько 30 видів полозів, в Україні – п'ять. Звернемо увагу на три з них. Полоз жовточеревий *Dolichophis caspius*, завдовжки до 2 м – найбільший у Європі плазун. Трапляється у степовій частині України й у Криму. Уникає вологих місць. Живиться комахами, пташенятами, гризунами. Самка у липні відкладає 12 яєць. Леопардовий полоз *Zamenis situla* належить до роду полоз-заменіс. Довжина його тіла – до 1 м. Заселяє лише південні райони Криму, переважно кам'янисті схили. До цього ж роду належить полоз лісовий, або ескулапова змія, *Zamenis longissimus*.

До родини вужових належить також мідянка звичайна *Coronella austriaca*. Це дрібна змія (до 65 см), яка трапляється у Середній і Південній Європі. Заселяє переважно чагарники, листяні ліси. Неотруйна, хоча її часто вважають отруйною і знищують. Уникає зволжених місць; заселяє всю територію України. Полює на ящірок. Самка в серпні відкладає до 15 яєць або народжує стільки ж молодих особин.

До родини **аспидових Elapidae** належить 351 вид. Найвідоміші кобри *Naja* й аспіди *Elaps*, *Dendroapsis*, *Micrurus* та ін. Згадані види отруйні, мають великі отруйні зуби. Заселяють тропічні й субтропічні області всіх континентів, крім Європи. Найнебезпечніші отруйні змії. В Австралії лиховісну славу має тайпан прибережний *Oxyuranus scutellatus*, змія до 3,0–3,5 м довжини; в Азії – королівська кобра *Ophiophagus hannah* та індійська кобра *Naja naja*.

Підродина морські змії *Hydrophiinae* налічує 63 види. Заселяє тропічні райони Тихого й Індійського океанів. Відрізняється маленькою головою, сплющеним із боків тілом. Отрута морських змій у декілька разів токсичніша, ніж отрута наземних. Це наслідок пристосування до живлення рибами, які порівняно стійкі до дії отрут. Багато видів яйцеживородні та зовсім не виходять на сушу.

**Родина гадюкові Viperidae** об'єднує 311 видів плазунів поширених у Європі, Африці, Азії. Гадюка звичайна *Vipera berus* досягає 60–70 см довжини (на півночі трапляються особини завдовжки понад 1 м). Має сіро-бурувате чи іржаво-червоне забарвлення з темною зигзагоподібною смугою вздовж хребта. Трапляються цілком чорні гадюки. Поширена на Поліссі, в Лісостепу. Живиться дрібними гризунами. Яйцеживородний вид; у серпні–вересні самка відкладає 5–14 яєць, інколи до 18. В окремих випадках розвиток відбувається у тілі матері; самка народжує малят завдовжки 10–12 см. Спочатку малята живуть завдяки жировим запасам, однак уже в такому віці можуть ужалити. Активні вночі. Вдень ховаються від сонця в затієних і зволжених місцях. У жовтні – на початку листопада спускаються у зимові сховища, облаштовані на глибині до 2 м. В одній норі може зимувати до 300 особин. Від зимової сплячки прокидаються наприкінці березня. Живе гадюка звичайна 14–15 років, можливо, й більше. Її ворогами є сови, зміїєди (з родини яструбових), тхори, бореуки, лисиці, їжаки. Укуси гадюки небезпечні для людини. Гадюка степова *Vipera ursinii* досягає довжини 60 см. Самці трохи менші від самок. Ареал виду невеликий. Трапляється на Кавказі, в Казахстані, Середній Азії. У межах України

заселяє степову і, частково, лісостепову зони. Спина сіра, з темною зигзагоподібною смугою. Черево чорне з білими цяточками або сірого кольору з чорними плямами. Заселяє відкриті місця. Живиться комахами, мишоподібними гризунами, пташенятами видів, які гніздяться на землі. Самка народжує 5–10 малюків. Зимують у норах гризунів. Живе степова гадюка до 7–8 років. Її вороги – шуліка чорний, сови, орли степові, луні, лелеки, ворони, тхір степовий, борсук, лисиця та ін. Цей вид також отруйний, однак менше, ніж гадюка звичайна. Гюрза *Macrovipera lebetina* подібна до гадюки; довжина її тіла – до 2 м. Заселяє територію Південного Туркменістану, Закавказзя, частину Узбекистану, захід Таджикистану і крайній південь Казахстану. Укус дуже небезпечний. Ефа піщана *Echis carinatus* має довжину 70 см, також дуже отруйна.

**Родина ямкоголові змії Crotalidae** налічує 216 видів, із них відомі щитомордники, гримучі змії. Найвідомішою є гримуча змія смугаста *Crotalus horridus*, яка досягає 2 м довжини. Укус може бути смертельним.

Отрута змій складається з протеолітичних білків (розкладають інші білки), що згортають кров і ферменти. У аспідових і морських змій в отруті переважають нейротоксини, у гадюкових – токсини загальної дії.

### 5.2.3.3. Підклас Архозаври Archosauria

#### 5.2.3.3.1. Ряд крокодили Crocodylia

Організацією ряд нагадує вимерлих плазунів – динозаврів. Анатомічно близькі до сучасних птахів. Крокодили з'явилися близько 150 млн років тому. Це найбільш високоорганізована група сучасних плазунів, пристосованих до напівводного способу життя. Тіло сплюснуте дорзо-вентрально, хвіст стиснутий з боків і допомагає під час плавання. Передні кінцівки мають п'ять пальців, задні – чотири. Тіло вкрите великими роговими щитками, під якими лежать кісткові пластинки. Зуби містяться в альвеолах на міжщелепних, верхньощелепних і зубних кістках. Крокодилам властиве вторинне кісткове піднебіння. Серце чотирикамерне, проте артеріальна і венозна кров частково змішуються. Заселяють прісні й солоні водойми. Живляться рибою, інколи – водяними ссавцями. Розмножуються яйцями. Кладка – 10–100 яєць, які закопують у пісок або ями з перегниваючими рослинними рештками. Самки охороняють кладку. Статевої зрілості досягають на 8–10-му році; живуть до 80–100 років. На крокодилів полюють задля шкіри. Окремі види небезпечні для людини. Ряд налічує 3 родини і 25 видів.

До **родини алігатори Alligatoridae** належить вісім видів. Алігатор місісіпський *Alligator mississippiensis* заселяє прісні водойми Північної Америки; алігатор китайський *Alligator sinensis* трапляється в р. Янцзи (Китай); каймани родів *Caiman*, *Melanosuchus*, *Paleosuchus* – у Центральній і Південній Америці.

**Родина крокодилові Crocodylidae** охоплює 16 видів, які поширені у Тропічній Азії, Африці, Америці, Австралії, на островах Індійського і Тихого океанів.

Представник – крокодил нільський *Crocodylus niloticus*. Статевої зрілості досягає на двадцятому році життя. Поширений в Африці та на Мадагаскарі.

**Родина гавіали *Gavialidae*** з одним видом – гавіал гангський *Gavialis gangeticus* заселяє річки з повільною течією, озера, багатководні болота. На сушу виходить для розмноження або для переселення з водойми, яка пересихає, в іншу. У разі підсихання водойм крокодили закопуються в намул і впадають у сплячку. Статевої зрілості досягають у 8–10-річному віці.

#### 5.2.4. Значення рептилій

Плазуни відіграють важливу роль у природі й житті людини. Вони є невід’ємними компонентами більшості наземних і водних біоценозів. Рептилії є кормом для багатьох хутрових тварин – тхорів, лисиць тощо. У Південній Америці, Азії, Африці населення замість кішок утримує чимало неотруйних змій, які живляться дрібними гризунами. Наземні черепахи в окремих районах Середньої Азії завдають шкоди баштанам, насадженням фісташки та іншим культурам. В окремих рибних господарствах шкідниками є водні вужі, які поїдають молодь риб. Наземні черепахи, деякі ящірки та змій є переносниками кліщів.

У країнах із теплим кліматом серйозну небезпеку для людини становлять отруйні плазуни, такі як гримучі змій, кобри, гадюки, морські змій.

Раніше, до застосування сироваток, смертність від укусів кобри становила до 20–30%, а від гадюк – 5–6%. Сироватки отримують шляхом поступового збільшення концентрації отрути, яку вводять коням, а тоді беруть у них кров і виготовляють сироватку. Є моновалентні сироватки – від укусу певного виду змій конкретного регіону, а також полівалентні – проти отрути кількох видів. З огляду на різке скорочення популяцій отруйних змій, організують спеціальні серпентарії. Одним із перших і найбільших серпентаріїв є розплідник у Бразилії біля Санта-Паулу. Тут учені виготовляють різні типи сироваток, які рятують життя тисячам людей. Аналогічні серпентарії є в Індії, Індонезії та інших країнах.

Отруту змій використовують як основу для виготовлення лікувальних засобів (лахазис, віпразид та ін.). Згадані препарати застосовують для лікування ревматизму, радикуліту, спазмів судин серця, бронхіальної астми тощо.

М’ясо великих ящірок і, особливо, черепах використовують у їжу. Це стало причиною того, що слонова і грецька черепахи були майже знищені у XVIII–XIX ст. Роговий панцир черепах бісса широко використовують для виготовлення шкатулок, гребінців тощо. Зі шкіри великих ящірок, змій, особливо крокодилів здавна виготовляли взуття і галантерейні вироби.

Зменшення чисельності багатьох видів рептилій зумовило розробку низки програм щодо їхньої охорони та раціональної експлуатації у спеціальних господарствах.



### 5.3. КЛАС ПТАХИ AVES

Птахи – це вкриті пір'ям гомойотермні амніоти, передні кінцівки яких перетворені на крила. За багатьма морфологічними ознаками птахи подібні до плазунів, однак мають багато специфічних рис організації, які відрізняють їх від інших класів хребетних.

Пір'я, що вкриває тіло птаха, виконує теплоізоляційну функцію, забезпечує обтічність і сприяє польоту. Перетворення передніх кінцівок на крила супроводжувалося перебудовою скелета й м'язів кінцівок і плечового пояса. Перебудова скелета, м'язів задніх кінцівок і тазового пояса забезпечує птахам можливість ходити на двох кінцівках по твердому субстрату, а також плавати. Кістки птахів є пневматизованими, що разом зі зменшенням маси збільшує їхню міцність порівняно з кістками плазунів. Хребці гетероцельного типу забезпечують значну рухомість шиї та голови. Інтенсифікація зору та слуху, прогресивний розвиток головного мозку розширюють можливості орієнтації у просторі, поліпшують координацію складних рухів та ускладнюють поведінку. Наявність здатного до складних рухів дзьоба сприяє різноманітній харчовій спеціалізації та розширює спектр використовуваних кормів.

Птахи мають виразно відокремлений м'язовий шлунок, подовжений порівняно з плазунами кишечник, що зумовлює краще засвоєння їжі. Також особливістю організації птахів є наявність пов'язаної з легеньми системи повітряних мішків, яка забезпечує інтенсифікацію дихання. Для птахів характерне повне розділення великого та малого кола кровообігу, що сприяє кращому, ніж у плазунів, постачанню до тканин кисню й поживних речовин та виведенню вуглекислого газу і продуктів розпаду.

Інтенсивніші порівняно з плазунами дихання, кровообіг і травлення забезпечують високий рівень обміну речовин. Це разом із теплоізолювальним покривом забезпечує сталість температури тіла, що підвищує стійкість до коливань температури зовнішнього середовища, а отже, розширює можливості для розселення у різних кліматичних зонах.

Для птахів характерна турбота про потомство – насиджування яєць і вигодовування пташенят, що скорочує тривалість ранніх етапів онтогенезу та знижує ембріональну й постембріональну смертність.

Гомойотермія, висока рухливість, складна й різноманітна поведінка дали змогу птахам широко розселитися по Земній кулі й заселити практично всі наземні біотопи. Частина видів успішно освоїла і наземно-водний спосіб життя. Однак досконала спеціалізація до польоту зумовлює обмеження адаптивної радіації класу птахів: серед них, на відміну від ссавців, які не мають такої вузької спеціалізації, відсутні види із підземним і суто водним способом життя.

#### 5.3.1. Особливості організації

**Зовнішній вигляд.** Морфологічна мінливість птахів частково обмежена, адже типові обриси тіла якнайліпше відповідають вимогам аеродинаміки. Трапляються відхилення й відмінності переважно кількісні – у розмірах кінцівок, голови, дзьоба,

у формі та забарвленні оперення тощо. Форма й оснащення задніх кінцівок і дзьоба залежать від способу життя: хижі мають міцні кігті й гачкуваті дзьоби; у водоплавних і водно-болотних розвинуті плавальні перетинки й облямівки на пальцях (рис. 5.35); зерноїдні та комахоїдні відрізняються за товщиною дзьоба тощо. Для визначення виду птаха зазвичай достатньо порівняти перелічені зовнішні ознаки. Іноколи необхідно використати лінійку або інші вимірювальні інструменти; ще рідше – порівняти з еталонними звуками або елементами особливості поведінки. Щоб уникнути помилок під час роботи з текстовими визначниками, необхідно знати топологію частин тіла й елементів оперення (рис. 5.36).

**Покриви.** У птахів шкіра складається з двох шарів клітин – тонкого епітеліального (епідерміс) і сполучнотканинного (коріум, або власне шкіра).

Епідерміс походить з ектодерми і має два шари клітин: верхній тонкий роговий і нижній ростовий, або м а л ь п і г і є в и й шар. У сполучнотканинному шарі клітин (мезодермального походження) розрізняють підепітеліальний шар, утворений щільною волокнистою сполучною тканиною, та пухкий, або сітчастий, підшкірний шар. Підепітеліальний шар багатий на гладенькі м'язові волокна, які рухають контурні пера. Підшкірний шар пухкіший у нижній частині, чим і пояснюють значну рухливість шкіри птахів. Саме у цьому шарі шкіри нагромаджуються жирові відклади. Порівняно товсту шкіру мають стрижі, хижі, качкові, а дуже тонку – голуби, сови, дрімлюги та зозулі.

Рогові утвори властиві усім птахам. Один із характерних – р а м ф о т е к а, чохол на щелепах. Рамфотека виникає внаслідок сильного розростання епідермального рогового шару і досягає в окремих місцях кількох міліметрів.

У проксимальній частині рамфотеки в більшості птахів є шар м'якої та дещо потовщеної шкіри, у якому відкриваються ніздрі. Це так звана в о с к о в и ц я. У хижих птахів восковиця різко відмежована від твердого дзьоба, у голубів перехід між цими частинами непомітний.

Для дистальної частини дзьоба характерний сильний, але нерівномірний розвиток рогового шару, унаслідок чого виникають зубці, вирости, що зумовлює різну форму дзьоба. Зубці, виступи та валики рамфотеки слугують для захоплення та подрібнення їжі. У ембріонів на дистальному кінці дзьоба виникають зроговілі розростання епітелію – так звані яйцеві зуби, які слугують для пробивання шкаралупи яйця. Через деякий час після вилуплення яйцевий зуб зникає.

Рамфотека постійно росте і зношується. Сезонна зміна рамфотеки відбувається повністю лише у тетерукових. Часткова зміна і линька рамфотеки характерна для гусей і пеліканів.

Розростання епітеліального покриву ніг на ділянках гомілки, пальців, а іноді й на передплесні у формі щитків і лусок утворює так звану п о д о т е к у. Щитки особливо розвинені на передній і задніх частинах гомілки та верхньому боці пальців. У більшості видів птахів вони надійно захищають ноги від ушкоджень.

За гістологією кігті птахів мають будову, подібну до будови рамфотеки дзьоба. Розвиваються кігті у глибокій складці шкіри пальців, і морфологічно їх можна вважати дистальними щитками або лускою покривів пальців.

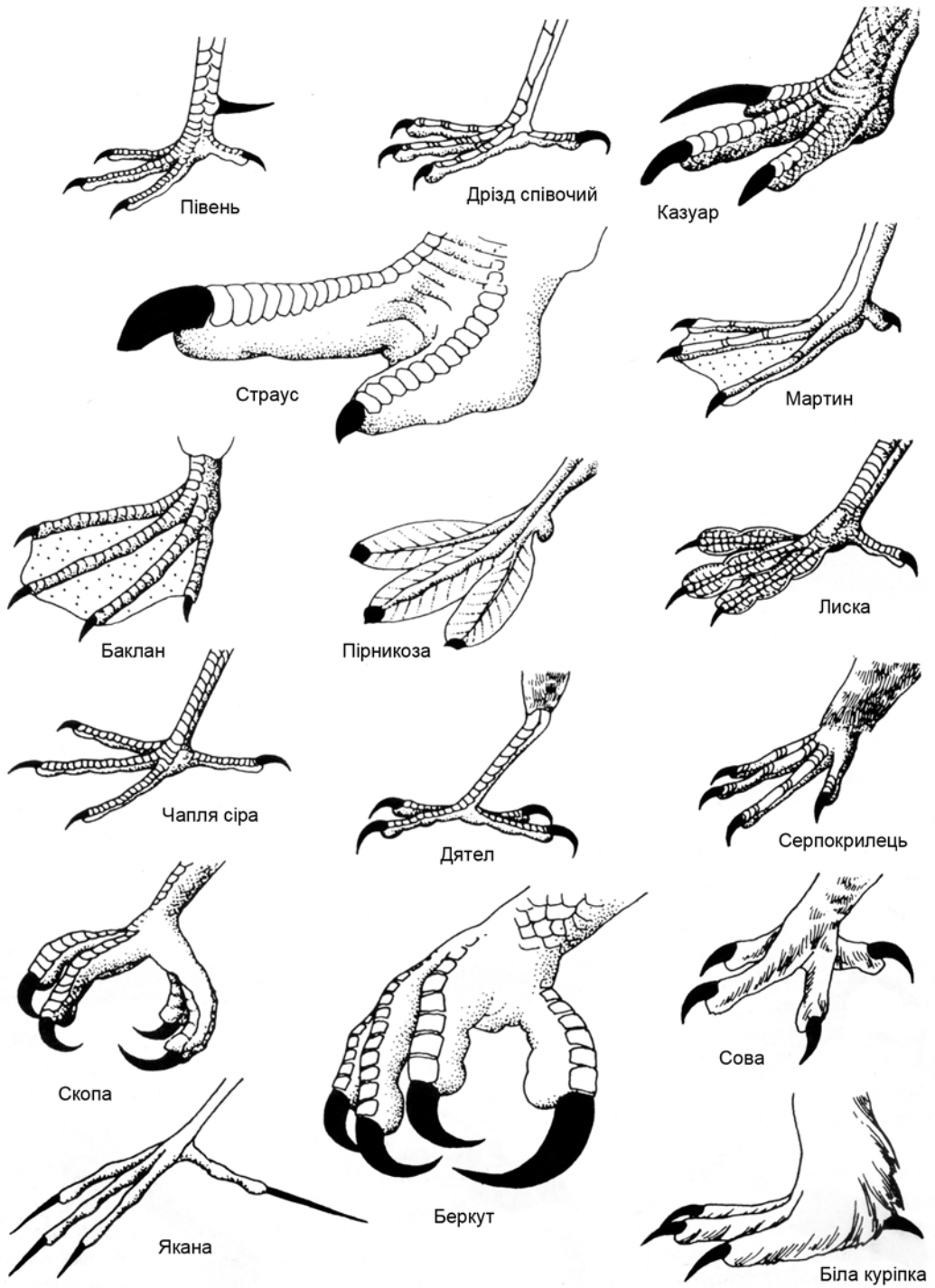


Рис. 5.35. Лапи птахів

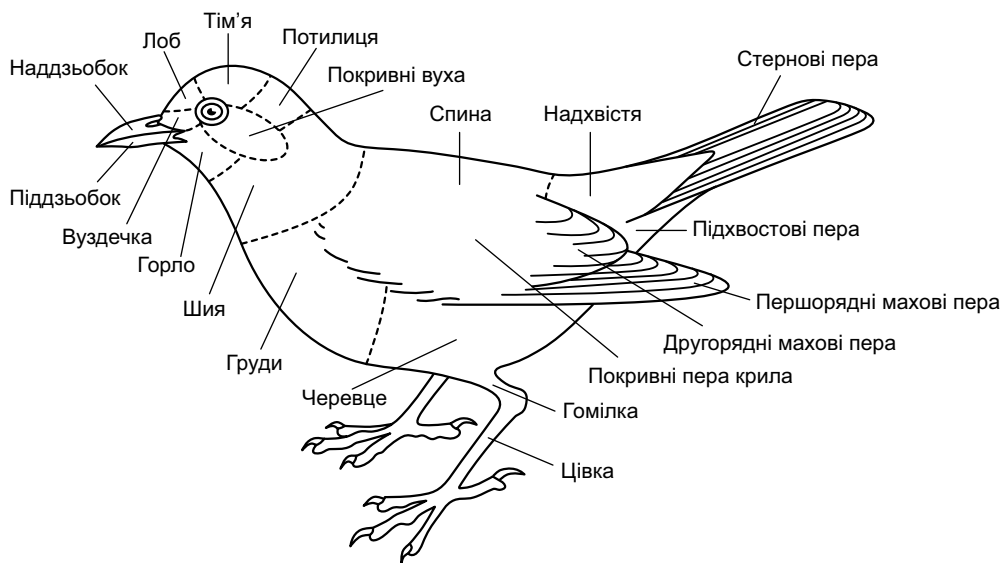


Рис. 5.36. Морфологія птаха

Кігті слугують для захоплення, утримання або умертвіння здобичі. Вони допомагають пересуватися у кроні та на різноманітних поверхнях. Кігті бувають загнуті й прямі, тупі й загострені.

У окремих видів птахів на виступах кісток кінцівок розвиваються так звані шпори – гострі рогові шипи, які слугують для захисту й нападу. У півнів і фазанових шпори розміщені на плесні, у паламедеїв, яканів і деяких видів гусей вони утворюються на кістках крила.

Найхарактернішим роговим утвором птахів є пір'я. Зачаток пера виникає на 5–7 день розвитку ембріона у вигляді горбка сполучнотканинного шару шкіри, зовні вкритого епідермісом. Із ростом горбок відхиляється назад, а основна його частина занурюється вглиб шкіри, утворюючи піхву майбутнього пера і його сосочок, багатий на кровоносні судини, через які відбувається живлення пера під час його росту (рис. 5.37). Ектодермальна частина, розростаючись, розділяється на поздовжнє потовщення – майбутній стрижень – і два поздовжні кілі цього потовщення, які потім розпадаються на борідки опахала. Зовні зачаток пера вкритий тонким роговим чохлаком, який згодом руйнується. Після цього опахала вивільняються і ліва та права його половини розсуваються в боки.

На місці первинних пер згодом виростають вторинні (у смітних курей це відбувається в ембріональному стані). Вторинне перо розвивається в тій же піхві, а вершина його заходить в основу первинного пера і виштовхує його. Це частково нагадує зміну шкірних покривів у плазунів. Під час линьки в основі пера утворюється новий сосочок, а старий відмирає.

Пір'я у більшості видів птахів укриває лише окремі ділянки шкіри, так звані п т е р и л і ї. На інших ділянках пер нема, ці ділянки називають а п т е р і я м и.

Таке розташування пір'я властиве літаючим птахам, оскільки полегшує скорочення м'язів, рухомість шкіри та зменшує тертя пер. Аптерій не мають безкільові, пінгвіни та паламедеї.

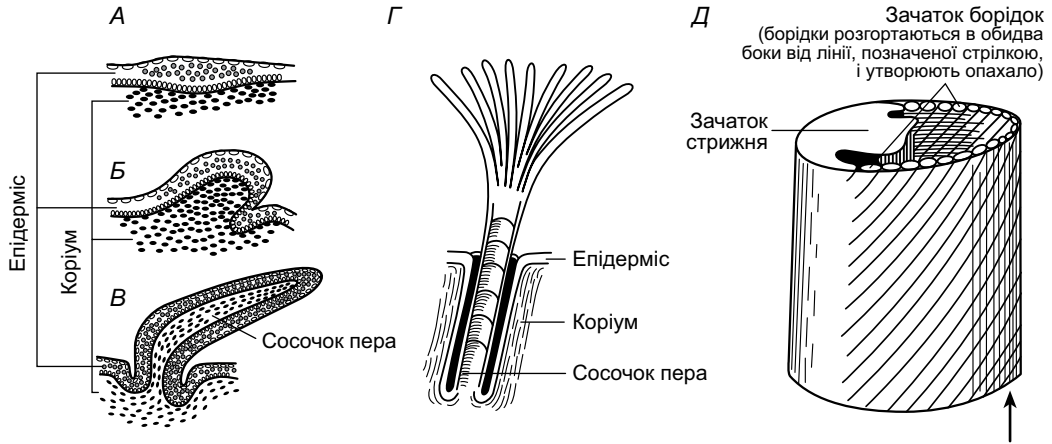


Рис. 5.37. Схема розвитку пера (за Р. Гессе): А–Г – розрізи зачатків різного віку; Д – схематизований переріз зачатка контурного пера

Пера птахів відрізняються за функцією та будовою. Зовні тіло вкрите контурними перами, що складаються з порожнистого стрижня, до якого більш або менш симетрично прикріплені дві бічні пластинки опахала (рис. 5.38).

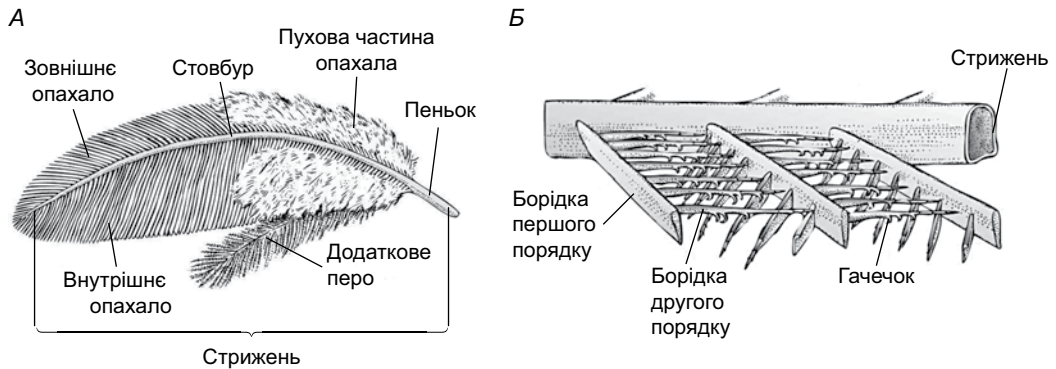


Рис. 5.38. Будова контурного пера: А – зовнішній вигляд; Б – будова борідок

Нижню частину стрижня, заглиблену в шкіру, називають пеньком, довшу верхню частину стрижня, до якого прикріплені опахала, – стовбуром.

Опахало складається з численних довгих борідок першого порядку, на яких сидять борідки другого порядку, зчеплені між собою дрібними гачечками.

Контурні пера є основою оперення. Вони оберігають птахів від втрати тепла та механічних впливів і утворюють гребеневу лопать крила та стернову площину

хвоста. Пера, що розташовані на кістках пальців і зап'ястку й утворюють лопать крила, називають маховими. У більшості птахів махових пер є 10–12.

Стернові пера прикріплені до пігостіля, тобто до дистальних частин хвостових хребців. Їхня кількість здебільшого відповідає кількості злитих у пігостиль хребців і становить 5–6 пар.

Особливо добре розвинені стернові пера у птахів, які користуються ними для повзання по деревах, наприклад, у дятлів, підкоришників. У таких птахів стернові пера мають досить твердий стрижень і жорстке, звужене на кінці опахало. Стернові пера в основі прикриті верхніми та нижніми покривними перами хвоста.

Під контурними перами розміщені дрібні пухові пера, які відіграють важливу роль у збереженні тепла. Стрижень пухового пера тонкий, борідок другого порядку немає, тому опахала не утворюють зімкнутої пластинки. Є випадки, коли стрижень пухового пера настільки вкорочений, що борідки відходять від його вершини одним пучком. Таке перо називають власне пухом. Пухові пера і пух особливо сильно розвинені у водоплавних, а також у наземних птахів, які живуть у зонах із низькими температурами.

Ниткоподібні пера – це досить своєрідні утвори з довгим і тонким стовбуром, майже без борідок. Вони розміщені від одного до десяти навколо контурного пера або пуху, утворюючи з ним одну пір'яну групу.

Щиткові пера, як видозміна контурних пер, розміщені навколо протоки куприкової залози та мають подовжений стовбур і невелику кількість борідок на вершині. На ці пера птах витискує секрет куприкової залози, знімаючи його дзьобом для змащування пір'я.

Щетинкові пера, які мають стрижень без опахал, розміщені на голові, навколо рота, біля очей. Вони особливо добре розвинені у птахів, які ловлять здобич у повітрі (мухоловки, ластівки, дрімлюги). Пера оточують рот птаха, полегшуючи хапання здобичі, а також виконують функції органів чуття і дотику.

У хижих і деяких інших птахів на лобі біля дзьоба є дрібні пера, що нагадують вібриси ссавців, роль яких така ж, як і щетинкових пер.

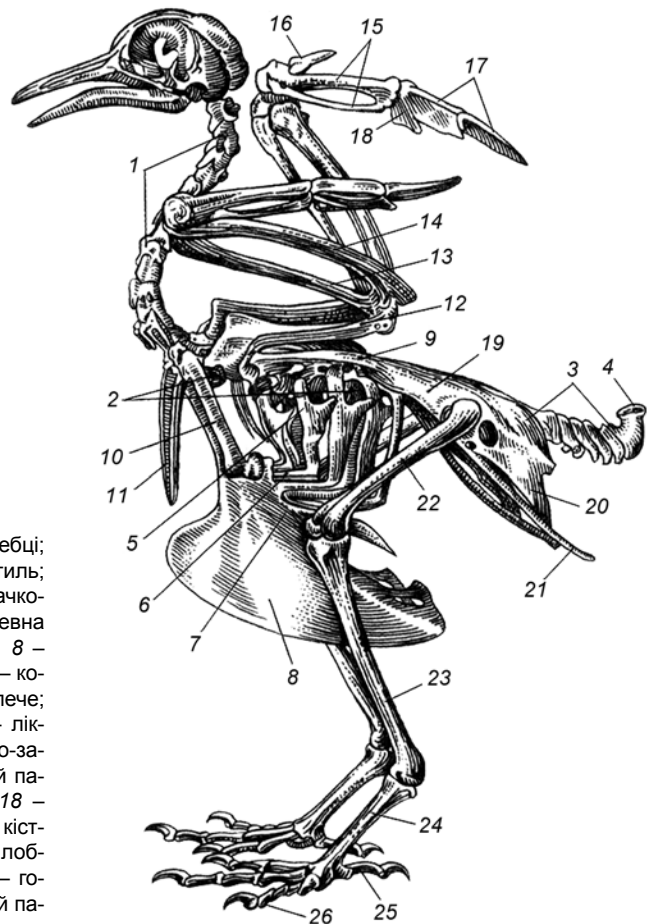
Забарвлення оперення визначене як пігментами, так і структурними особливостями пера.

Повністю сформоване перо птахів є відмерлим утвором, у якому обмін речовин не відбувається. Сосочок такого пера неживий. Пера птахів зношуються, вицвітають. Бліді й безбарвні частини пера, а також махові та стернові пера зношуються особливо інтенсивно. Тому робота шкірних сосочків, із яких розвивається перо, періодично поновлюється. Старе перо випадає, а на його місці виростає нове, тобто відбувається линька. Процес линьки залежить від циклу дії щитоподібної та статевих залоз. Найінтенсивніша линька у дорослих птахів відбувається після періоду розмноження. Найменше часу зберігається оперення пташенят.

Періодичність линьки у різних птахів різноманітна. Багато птахів линяє один раз на рік, здебільшого після періоду розмноження з одночасною зміною дрібних і великих пер, деякі види – двічі на рік, восени і навесні перед гніздуванням (обмежене зміною лише дрібних пер або їх частини).

Курикова залоза – єдина шкірна залоза у більшості птахів. Розміщена над останніми хвостовими хребцями в основі стернових пер. Залоза здебільшого складається з двох частин трубчасто-альвеолярного типу і є видозміною сальних залоз. Вивідна протока має вигляд голого виступу, або оточеного щіточковими перами. Жировий секрет залоза продукує в епітеліальних клітинах каналців у формі дрібних крапель. Виділення секрету назовні відбувається внаслідок натискування дзьобом або під дією кільцевих м'язів залози. Функція залози – виділення жирового секрету для змащування пера, що захищає його від намокання.

**Скелет** птахів (рис. 5.39) має низку особливостей, пов'язаних із пристосуванням до польоту, що виявляються, по-перше, у видозміні кінцівок і їхніх поясів, по-друге, у легкості й міцності всього скелета. Легкість і міцність скелета, а також морфологічні пристосування до польоту поєднані зі збереженням слідів спорідненості зі скелетом плазунів.



**Рис. 5.39.** Скелет голуба:

1 – шийні хребці; 2 – грудні хребці;  
3 – хвостові хребці; 4 – пігостиль;  
5 – спинна частина ребра з гачко-  
подібним відростком; 6 – черевна  
частина ребра; 7 – грудина; 8 –  
кіль грудини; 9 – лопатка; 10 –  
коракіод; 11 – вилокка; 12 – плече;  
13 – променева кістка; 14 – лік-  
тьова кістка; 15 – п'ястково-за-  
п'ясткова кістка; 16 – перший па-  
лець; 17 – другий палець; 18 –  
третій палець; 19 – клубова кіст-  
ка; 20 – сіднична кістка; 21 – лоб-  
кова кістка; 22 – стегно; 23 – го-  
мілка; 24 – цівка; 25 – перший па-  
лець; 26 – четвертий палець

Порівняно з черепом плазунів, череп птахів має більші розміри мозкової коробки, досить великі очні ямки, які відсувають мозок назад, суцільну міжочну перетинку, яка зазнає часткового або повного скостеніння; відрізняється також редукцією верхньої скроневої дуги та ямки, значним видовженням передньої частини черепа завдяки кращому розвитку міжщелепних кісток і зменшенню розміру щелепних кісток, редукцією зубів і утворенням рогових чохлаів на щелепах.

За розвитком в онтогенезі у черепі птахів, як і інших хребетних, розрізняють кістки хондрального (розвиваються з хряща первинного черепа) і шкірного походження. Кістки шкірного походження ще називають накладними.

Структура піднебінно-щелепного апарата різних птахів неоднакова. Це зумовлене типом їжі, способом її добування та подрібнення.

Хребет подібний до хребта плазунів, однак масивніший і міцніший. Він складається з таких відділів: шийного (11–12 хребців), грудного (3–10 хребців), поперекового, хребці якого належать до складних крижів і цілком зрослися між собою, з клубовими кістками та крижовими хребцями. З крижовими хребцями зрослася й частина хвостових. Унаслідок цього утворилися складні крижі (*synsacrum*), що складаються з великої кількості хребців (10–22). Проте справжніх крижових хребців, як і у плазунів, лише два. Складні крижі мають важливе пристосувальне значення, оскільки тіло птахів опирається тільки на задні кінцівки. Вільних хвостових хребців у птахів 6–9; хвостовий відділ закінчується вертикальною кістковою пластинкою – куприковою кісткою, або пігостилем (це кілька зрослих хвостових хребців). Куприк слугує опорою для прикріплення стернових пер. Хребет птахів, за винятком шийного відділу, малорухливий і зовсім не пристосований до обертових рухів. Шийний відділ, навпаки, надзвичайно рухливий. Завдяки специфічній будові двох перших хребців (атланта й епістрофея), птахи можуть повертати голову на 180°, а сови – навіть на 270°. Загальна кількість хребців у птахів коливається від 39 до 63. Найбільше їх у лебедів.

Хребці мають сидлоподібні зчленівні поверхні, їх називають гетероцельними. Вони складаються з тіла (*corpus vertebrae*), дуги (*arcus superior*), двох пар зчленівних відростків (*processus articulari*), двох пар поперечних відростків (*processus transversi*), остистого відростка (*processus spinosus*). Грудні хребці птахів відрізняються від шийних тим, що несуть рухомі ребра (їх немає лише на задніх хребцях).

Грудина – це широка або видовжена пластинка. У більшості груп є кіль, розвиток і розміри якого залежать від потужності рухів передніх кінцівок, оскільки до кіля прикріплені м'язи, що надають руху крилам.

Пояс передніх кінцівок унаслідок пристосування до польоту має низку особливостей. Він складається з лопатки, коракоїдів і вилочки, які сходяться проксимальними кінцями та формують площадку для приєднання плечової кістки.

Кисть у птахів зазнала найбільших змін. Зап'ясток редукований. Його проксимальні частини зрослися у дві кісточки, а дистальні зрослися з п'ястком. П'ясток складається з двох видовжених кісток, зрощених як у проксимальному, так і в дистальному відділах, що утворюють п'ястково-зап'ясткову кістку. З пальців зберглися



тільки другий, третій і четвертий. Третій палець має дві фаланги, а другий і четвертий – по одній. Фаланги у деяких птахів (куликів, мартинів, фламінго) закінчуються кігтями. З огляду на наявність особливих м'язів, сухожилків і перетинок кістки крила з'єднані між собою так, що все крило перебуває у різних площинах, його відділи перебувають під деяким кутом один до одного. Відділи крила можуть рухатись лише в одному напрямку, складаючи і розпрямляючи його. Під час польоту крило рухається як одне ціле, досягаючи великої стійкості.

Та з утворений трьома кістками: клубовою, сідничною та лобковою, які сходяться біля вертлюжної западини.

Задня кінцівка складається з порівняно короткої стегнової кістки, на якій майже під прямим кутом до її осі розміщена кулеподібна суглобна головка для з'єднання з тазом.

Гомілка утворена з двох типових кісток, проте розвинута лише велика гомілкова кістка, а мала зазнає редукування і приросла до неї. До дистальної частини гомілки приріс проксимальний ряд кісточок передплесна. Зростання тут повне (на відміну від плазунів), і у дорослого птаха зовсім не помітні шви.

Частину кінцівки, що лежить за гомілкою, називають цівкою. Вона утворена внаслідок зростання дистального ряду кісток передплесна та плесна. Тому гомілковостопне зчленування у птахів, як і у плазунів, розміщене між двома рядами кісток передплесна, а не між передплесном і гомілкою. З огляду на це, таке зчленування правильніше називати інтертарзальним (міжпередплесновим). Пальців у птахів буває 2–4.

**М'язова система** птахів відрізняється від м'язів плазунів за розміщенням, об'ємом, щільністю, рухомістю, забарвленням і довжиною сухожилків. Найбільші м'язи розміщені ближче до центру маси тіла, що забезпечує стійкість у повітрі. Зокрема, найбільші м'язи – це великий грудний і підключичний, або малий грудний, розташовані на тулубі та прикріплені до кіля грудини; досягають 10–20% загальної маси тіла. Причому вся ця маса м'язів, яка забезпечує рух крил, є не на спині, а на грудях. Великі м'язи ніг також розміщені ближче до тулуба; дистальні частини кінцівок містять сухожилки. Із морфологічних особливостей м'язів птахів треба назвати такі: м'язова тканина щільна й тонковолокниста, її клітини багаті на ядра, загальна поверхня яких через малий розмір і значне видовження має високий показник співвідношення до об'єму, зумовлюючи інтенсивний обмін між речовиною ядра та клітини.

М'язову систему птахів, як і інших хребетних, поділяють на два відділи – вісцеральний і соматичний. Вісцеральна м'язова система утворена з пластинок целома перших трьох зябрових дуг і розділена на три групи. Перша група розвивається з бластами щелепної дуги, м'язи цієї групи беруть участь у закриванні дзьоба. Друга формується з бластами другої дуги, це жувальні м'язи та м'язи, які відкривають дзьоб і втягують язик. Третя виникає з бластами третьої дуги й охоплює м'язи, які висовують язик із ротової порожнини.

Соматичні м'язи поділяють на такі відділи: м'язи очей, м'язи кінцівок, хвоста, голови і тулуба.

**Травній системі** птахів, як і іншим органам, властиві риси пристосування до повітряного способу життя. Птахи не мають зубів, і їхню функцію виконують рогові чохла, якими вкриті щелепи, а також м'язовий шлунок. Для птахів характерна висока швидкість перебігу травних процесів, що зменшує час перебування в організмі харчових мас, та висока інтенсивність перетравлення і засвоєння їжі.

На відміну від плазунів, у птахів є воло як розширення стравоходу (рис. 5.40). Шлунок відмежований від кишечника з боку як пілоричної, так і кардіальної частин. Середній відділ кишечника довший, ніж у плазунів, і утворює більше звивів. Є дванадцятипала кишка. Внутрішня поверхня середньої кишки має не лише складки, як у плазунів, а й ворсинки. Сліпі відростки розтягнуті ліпше, ніж у плазунів, і частково беруть участь у травленні. У клоаці птахів є фабрицієва сумка.

Загалом кишковий канал птахів поділяють на такі три відділи: передній – від ротової порожнини до місця впадіння проток печінки й підшлункової залози; середній – від кінця першого відділу до місця впадіння сліпої кишки (охоплює дванадцятипалу кишку, з'єднану протоками з печінкою і підшлунковою залозою, та тонку кишку); задній – від кінця середнього відділу до анального отвору. У задньому відділі розрізняють сліпу кишку (у деяких птахів її немає), пряму кишку і клоаку, в яку відкриваються протоки сечостатевої системи і в якій розташована фабрицієва сумка.

Ротова порожнина птахів є порожниною дзьоба, роговий чохол якого переходить у слизову оболонку, що вистилає внутрішню поверхню порожнини. Склепіння ротової порожнини має невелику заглибину, форма якої відповідає формі язика. Середньою лінією тягнеться щілина хоан. На дні порожнини є язик, розміри і форма якого досить різноманітні й залежать від характеру поживи та способів її добування.

У ротову порожнину відкриваються протоки слинних залоз, розташованих під язиком, на слизовій оболонці піднебіння. Слинних залоз немає у рибоїдних птахів, натомість у зерноїдних, дятлів, ластівок і серпокрильців вони значно розвинуті (ластівки і серпокрильці використовують слину для будувannya гнізда).

Стравохід – це розтяжна трубка, розташована між глоткою і шлунком, яка лежить із дорзального боку трахеї (див. рис. 5.40).

Шлунок птахів складається з двох добре розмежованих відділів: залозистого і м'язового. Залозистий шлунок має тонкі стінки з великою кількістю трубчастих залоз, розсіяних або розміщених у вигляді залозистих полів на його внутрішній поверхні. Тут відбувається розщеплення білків до пептонів під дією пепсину. Шлунковий сік не розчиняє кістки, дентин, хітин, шерсть і деякі інші тканини. Вони у вигляді спресованих грудочок, так званих пелеток, виходять через рот. За залозистим шлунком міститься м'язовий, стінки якого порівняно тонкі у рибоїдних і хижих птахів і досить товсті й м'язисті у рослиноїдних. Тут їжу перетирають не лише кутикулярна оболонка, а й так звані гастроліти (проковтнуті камінці, тверді зерна, кісточки ягідних порід тощо). У хижих і рибоїдних птахів у м'язовому шлунку відбувається перетравлення їжі під впливом шлункового соку, який надходить із залозистого шлунка. У птахів, що живляться плодами, ягодами та м'ясом, м'язовий шлунок недорозвинений.

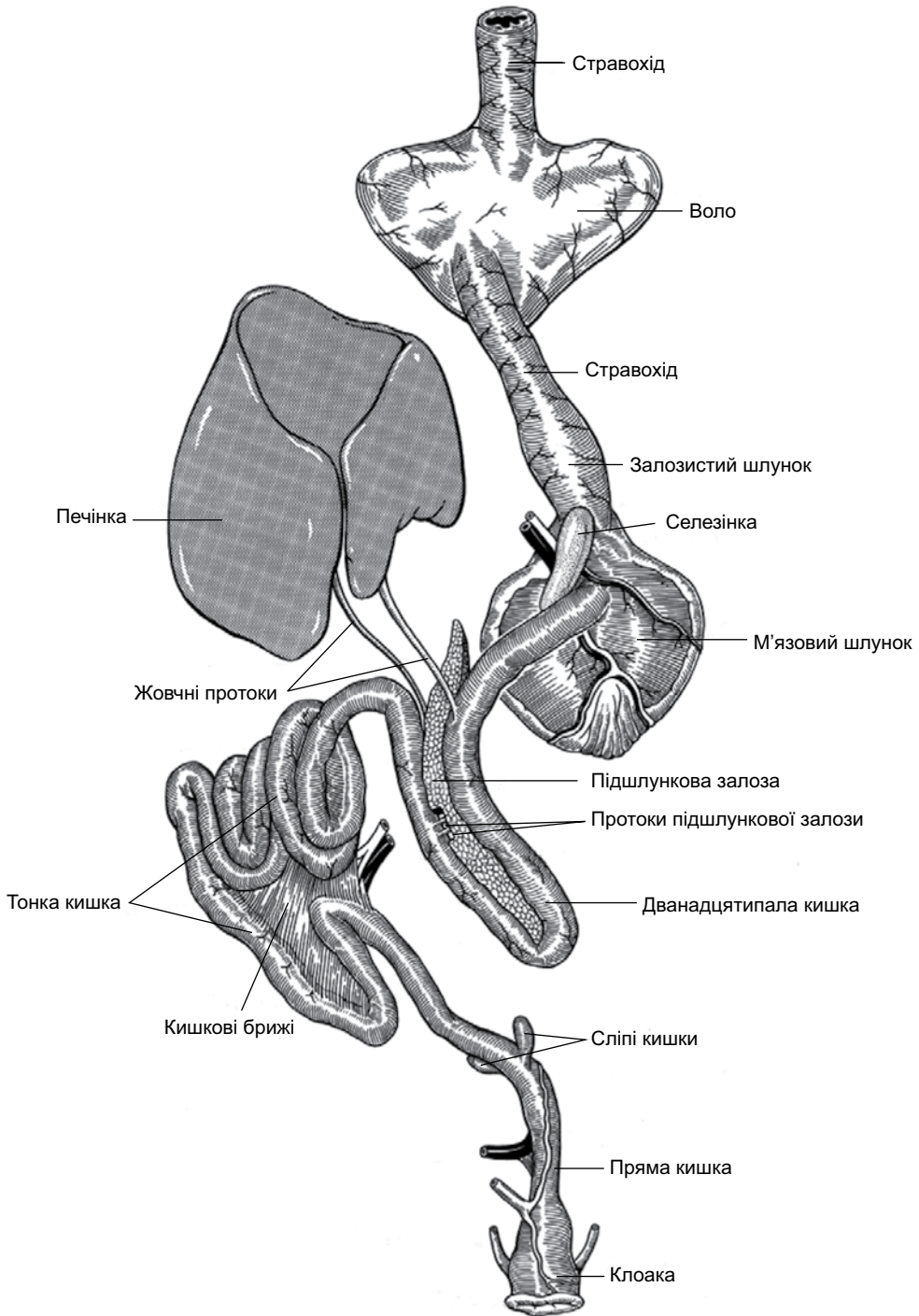


Рис. 5.40. Травна система голуба

Тонка кишка бере початок від пілоричної частини м'язового шлунка так званою дванадцятипалою кишкою, у першій петлі якої розташована щільна підшлункова залоза, і тягнеться до місця впадіння сліпої кишки. Довжина тонкої кишки у птахів значно перевищує її довжину у рептилій. Кишка утворює 3–4 петлі, які у деяких птахів закручені в спіраль. У дванадцятипалу кишку відкриваються протоки печінки та підшлункової залози. Діаметр її дещо більший, ніж власне тонкої кишки. Всисна поверхня тонкої кишки збільшується завдяки наявності згорток слизової оболонки та ворсинок.

Переходить тонка кишка у коротку товсту, відкриту безпосередньо у клоаку. На межі цих двох відділів кишечника містяться сліпі кишки, які у птахів мають різну будову і в одних видів слугують для травлення, а в інших є лімфатично-епітеліальним органом або виконують ці дві функції одночасно. Найбільше розвинені сліпі кишки в африканського страуса (до 72 см), нанду (120 см), тинаму (17 см), а також у пірникоз, деяких куликів, сиворакші, качок, сов, зозулі, журавлів, куроподібних і воронових. У всіх цих птахів сліпі кишки виконують і харчову, і лімфатичну функції.

Товстий відділ кишечника усіх птахів (крім страусів) короткий і слабо диференційований на товсту та пряму кишки.

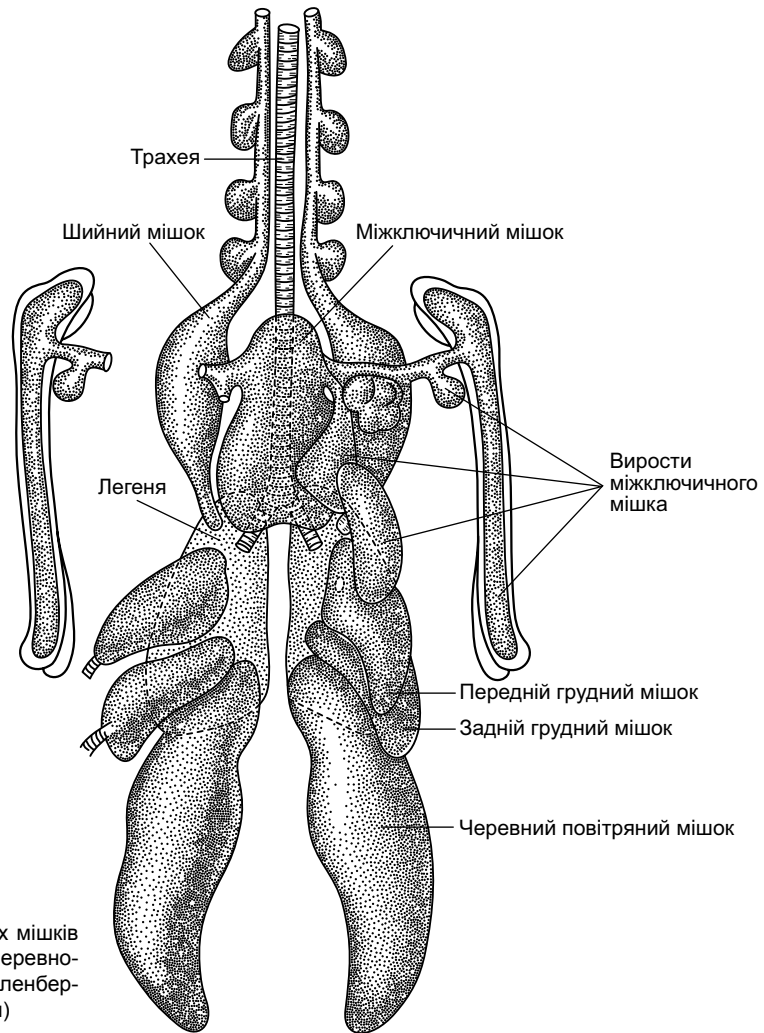
Клоака птахів є мішкоподібним розширенням, у верхній частині якого відкрита пряма кишка, у середній – статеві та сечові протоки. Задній відділ клоаки відкритий на черевному кінці тулуба отвором, через який виводяться назовні фекалії, сеча та статеві продукти. На дорзальній поверхні заднього відділу клоаки розміщена фабрицієва сумка.

Печінка – це велика залоза, яка виконує декілька функцій. Вона є травною залозою, виділяючи у кишечник жовч, яка завдяки лужній реакції нейтралізує шлунковий сік, емульгує жири, активує ліпазу підшлункової залози, розчиняє жирні кислоти і збуджує перистальтику кишки. Печінка є також важливим кровоочисним органом, що нейтралізує шкідливі продукти розпаду, утворюючи сечовину та сечову кислоту. І, нарешті, вона слугує запасним резервуаром для вуглеводів, які відкладаються в ній у вигляді глікогену. Печінка має складну мережу жовчних капілярів, які містяться між печінковими клітинами і сполучені в більші жовчні ходи, які впадають у вивідні печінкові протоки. Ці протоки сполучені в один канал, що має сліпий виріст – жовчний міхур, який слугує резервуаром для жовчі.

Підшлункова залоза лежить у петлі дванадцятипалої кишки. Розмір підшлункової залози обернено пропорційний до розміру жовчного міхура. Найбільша вона у зерноїдних, найменша – у м'ясоїдних птахів. Сік підшлункової залози містить травні ферменти і трипсиноген, який у сполученні з ентерокиназою утворює трипсин, ерептазу, діастазу, ліпазу.

**Дихальна система** птахів дуже своєрідна та більше, ніж будь-яка інша система внутрішніх органів, пристосована до польоту. Складається з повітропроводних шляхів, легень і повітряних мішків (рис. 5.41).

Дихальне горло, або трахея, – це довга гнучка трубка з великої кількості кісткових кілець. Лише у безкільових і райських птахів, а також у самців глушців і тетеруків трахея має хрящові кільця навіть у дорослих особин.



**Рис. 5.41.** Схема повітряних мішків птахів; вигляд з черевно-го боку (за В. Елленбергером і Г. Баумом)

Легені птахів є щільними губчастими тілами, що прикріплені до спинної стінки грудної клітки. Нижня частина легень укрита плеврою, яка утворює незамкнені плевральні порожнини.

Бронхи в легенях розгалужені. Альвеол немає, зате досить розвинені анастомози між розгалуженням бронхів. Частина бронхів, що є в легенях, втрачає хрящові півкільця і проходить через легені у вигляді перетинчастих еластичних каналів. Початкова частина цих каналів розширюється в ампули, що мають низку отворів, сполучених із легеневидами трубочками (*parabronchii*), які розгалужуються на бронхіоли, а потім на густу мережу повітряних капілярів, де й відбувається газообмін. Із повітряними капілярами переплетені кровоносні капіляри. Малу розтяжність легень компенсує система повітряних мішків, які тісно пов'язані з пневматичними порожнинами скелета.

Частина бронхів, що виходить за межі власне легень, розширюється у величезні тонкостінні повітряні мішки, об'єм яких у багато разів перевищує об'єм легень. Повітряні мішки розташовані між різними внутрішніми органами, а відгалуження їх проходять між м'язами під шкірою і заходять у пневматичні кістки. Для птахів найхарактерніші такі повітряні мішки: парні шийні, непарний міжключичний, 2–3 пари грудних, одна пара великих черевних.

Повітряні мішки під час польоту захищають організм від перегрівання, бо порівняно холодне повітря, яке міститься у мішках, контактує з усіма внутрішніми органами і частково з м'язами тіла. Крім того, вони нагрівають периферичні частини тіла під час великих морозів, коли птахи мають роздуте тіло і розпушене оперення. Повітряні мішки також пневматизують скелет птахів і зменшують тертя між органами під час польоту.

**Кровоносна система.** Серце у птахів чотирикамерне і складається з двох передсердь і двох шлуночків. Права венозна частина серця має тонші стінки, ніж ліва артеріальна. Розміри серця у птахів великі, у багатьох видів його маса досягає близько 1% від загальної маси тіла. У вівчариків вона становить 2% маси тіла, у колібрі – 2,5%. Окиснена кров із легень проходить по венах у ліве передсердя, а з нього – у лівий шлуночок, звідки відходить права (єдина) дуга аорти, від якої відгалужуються парні безіменні артерії. Дуга повертає праворуч і продовжена до хвостового відділу у вигляді спинної аорти. Від спинної аорти відгалужені артерії до внутрішніх органів, а у ділянці таза відокремлені великі стеговні та сідничні артерії. Безіменні артерії розгалужені на сонні, по яких артеріальна кров надходить до голови, підключичні, що несуть кров до передніх кінцівок, і грудні, по яких кров надходить до м'язів груднини.

З правого шлуночка спільним стовбуром відходять парні легеневі артерії. Отже, у птахів, на відміну від плазунів, зі серця виходять лише два артеріальні стовбури – права дуга аорти і стовбур легневих артерій. Оскільки у птахів немає лівої дуги аорти, по якій венозна кров виливається у спинну аорту, то артеріальна і венозна кров не змішуються. Повне відокремлення венозної та артеріальної крові – характерна ознака кровоносної системи птахів.

Із хвостової ділянки кров по хвостових венах надходить у ворітні вени нирок. Однак не вся кров потрапляє у капілярну сітку ворітної системи, частина її проходить через нирки по спеціальних судинах. Судини неповної ворітної системи нирок, з'єднані зі стеговними венами, утворюють парні клубові вени. Ці вени, зливаючись, формують задню порожнисту вену, яка у птахів переважно є найбільшою судиною кровоносною системи, головним венозним стовбуром тулубної ділянки тіла. Від хвоста і внутрішніх органів венозна кров збирається в куприково-брижову вену, а від черевної стінки тіла – у надкишкову вену. Ці вени зливаються у ворітну вену печінки. З печінки кров по печінкових венах надходить у нижню або задню порожнисту вену, яка впадає у праве передсердя. Плин артеріальної крові з лівого шлуночка по правій дузі аорти і її розгалуженнях, яка надходить у всі органи тіла та повертається як венозна кров у праве передсердя, називають великим колом кровообігу. Плин венозної крові, що з правого шлуночка по венах надходить до легень і, окиснюючись, повертається по артеріях як артеріальна кров до лівого передсердя, – малим колом кровообігу.

У птахів лімфатична система незамкнена і складається з лімфатичних судин, синусів, залоз, а також кровотворних органів, зокрема селезінки. Лімфатичні судини тісно пов'язані з кровоносними. Головна функція лімфатичної системи – вбирати лімфу з тканини (лімфатичних судин кишечника – вбирати перетравлену їжу). У деяких лімфатичних судинах є клапани, які забезпечують рух в одному напрямку. Великі лімфатичні судини проходять здебільшого поряд із великими кровоносними судинами. Лімфатичні залози у птахів розвинуті слабо.

Температура тіла птахів досить висока, у середньому  $42^{\circ}\text{C}$ , а в деяких горобиних навіть  $45,5^{\circ}\text{C}$ ; дещо нижча у водоплавних – до  $39,5^{\circ}\text{C}$ , а у пінгвіна іноді – до  $37,4^{\circ}\text{C}$ . Зазвичай у самок температура тіла вища, ніж у самців. Летальна температура тіла у деяких птахів така: максимальна –  $46,8^{\circ}\text{C}$ , мінімальна –  $21,9^{\circ}\text{C}$ .

**Видільна система** птахів за будовою дуже подібна до органів виділення плазунів (рис. 5.42). У ембріонів птахів відбувається закладання тулубової нирки (*mesonephros*), яку з часом заміщує, як і в інших амніот, тазова нирка (*metanephros*). Нирки розміщені у великих заглибинах складних крижів, вони видовжені й досить великі. Надниркові залози у вигляді невеликих парних утворів жовтуватого кольору розташовані поблизу передньої частини нирок. Від черевного боку кожної нирки відходить сечовід, який відкривається у середній відділ клоаки, на особливих парних сосочках завжди окремо (на відміну від плазунів) від статевих проток. Сечового міхура у дорослих птахів нема, проте у ембріонів він є, утворюючись як розширення алантоїса, і рудимент його зберігається у молодих птахів. Сеча птахів багата на продукти білкового обміну і складається переважно зі сечової кислоти, а не зі сечовини, як у ссавців.

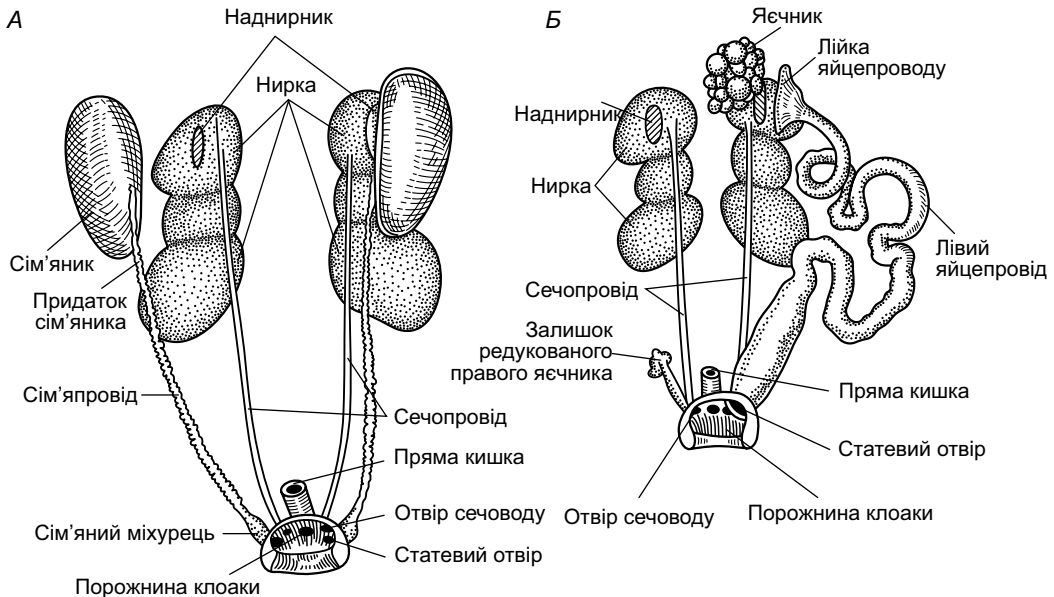


Рис. 5.42. Сечостатеві органи голуба: А – самця; Б – самки

**Статева система.** Парні сім'яники розташовані біля верхнього кінця нирок і прикріплені брижами до стінок тіла. Переважно у птахів лівий сім'яник значно більший і яскравіше забарвлений, ніж правий. Розмір сім'яників змінюється залежно від біологічного стану організму. Напередодні періоду розмноження об'єм сім'яників значно збільшується. Наприклад, у зяблика – в 1 125 разів, у шпака – в 1 500 разів.

У більшості самок птахів статеві системи утворені лівим яєчником і лівим яйцепроводом. Найчастіше правий яєчник не має яйцепроводу і розвинутий лише у деяких лунів, яструбів, сов, норців, папуг, пастушків, лелек, глухарів і куріпок і домашніх качок. Дозрілі яйцеклітини з правого яєчника проходять через лівий яйцепровід.

Редуцію правого яєчника пояснюють порівняно великими розмірами яйця, його тривалим рухом (до 48 год) по яйцепроводу та потребою зменшення розміру деяких внутрішніх органів для полегшення ваги тіла.

Яйцепровід – це довга трубка, нижній кінець якої відкритий у клоаку, а верхній – у порожнину тіла поблизу яєчника. Дозріле яйце потрапляє з порожнини тіла в лійку яйцепроводу і просувається в нижні відділи. Перший відділ яйцепроводу майже по всій довжині багатий на білкові залози, які обгортають яйце товстим шаром білка. У цьому відділі яйце перебуває від трьох до шести годин. У другому відділі відбувається вкривання яйця двома пергаментоподібними підшкаралупними обкладками. Третій відділ, так звана матка, має товсті м'язисті стінки та численні залози, які утворюють вапняну шкаралупу яйця, пігменти і тонку надшкаралупну оболонку. У цьому відділі яйце перебуває 12–20 год. Четвертий відділ – піхва – короткий, має потужні м'язисті стінки та багато слизових залоз, які полегшують просування вже повністю сформованого яйця у клоаку і назовні. Період проходження яйця яйцепроводом у курки становить 24 год, у голуба – 41 год.

Сформоване яйце птахів – досить складний утвір. Власне яйцеклітиною є лише та частина яйця, яку в побуті називають жовтком. Усі інші складові частини є головно його оболонками, що продуковані не яєчником, а яйцепроводом. Яйце птахів дуже багате на жовток, який потрібен для живлення зародка і розміщений на так званому зародковому диску (анімальний полюс яйця, що складається з протоплазми і ядра). Утворення зародкового диска і перша стадія дроблення яйця відбуваються ще до його відкладення, оскільки запліднення настає у верхньому відділі яйцепроводу до утворення білкових оболонок. Інша частина жовтка складається з дрібненьких жовткових міхурців «жовтого» жовтка (розмір міхурців – від 0,025 до 0,1 мм), маса якого прошарована яйцевою плазмою, або «білим» жовтком. Шари обох видів жовтка розташовані концентрично. Зовні весь жовток має тонку оболонку (*tunica acventitis*). Склад жовтка неоднаковий у різних груп птахів (відрізняється вміст води, жирів і протеїнів).

**Нервова система й органи чуття.** Головний мозок птахів відрізняється від мозку плазунів більшими загальними розмірами, великими півкулями та зоровими частками, величезним мозочком і дуже малими нюховими частками. Мозкові згини виражені дуже різко. Як і у плазунів, більша частина півкуль переднього мозку утворена смугастими тілами (*corpus striatum*), тобто його дном, а не покрівлею,



як у ссавців. Нервова система птахів складається з центральної та периферичної. До центральної належать головний (*cerebrum encephalon*) і спинний (*medulla spinalis*) мозок. Периферична нервова система представлена черепно-мозковими та спинно-мозковими нервами, які пов'язані між собою перехідними нервами потиличної ділянки. За функціями периферичні нерви поділяють на вісцеральні (рухові), доцентрові (чуттєві), а також нерви, що іннервують внутрішні органи і поєднують у собі ці дві функції (симпатичні).

С п и н н и й м о з о к є продовженням довгастого мозку у вигляді вузької трубочки. Порожнина мозку вистелена епітеліальним шаром (епендимою). Навколо неї міститься сіра речовина, а по периферії мозку – біла мозкова речовина. Сіра мозкова речовина складається з опорних зірчастих і нервових клітин. Із відростків нервових клітин починаються спинномозкові нервові корінці. У поперечному розрізі сіра речовина має форму літери «х», утворюючи два спинні та два черевні відроги; перші мають рухові клітини, другі – чутливі нервові клітини. Біла речовина, яка складається лише з нервових волокон, оточених мієліновою оболонкою, займає всю периферію і розділена відрогами сірої речовини на так звані стовпи: спинні стовпи лежать між спинними відрогами мозку; черевні – між черевними, а бічні – з боків мозку.

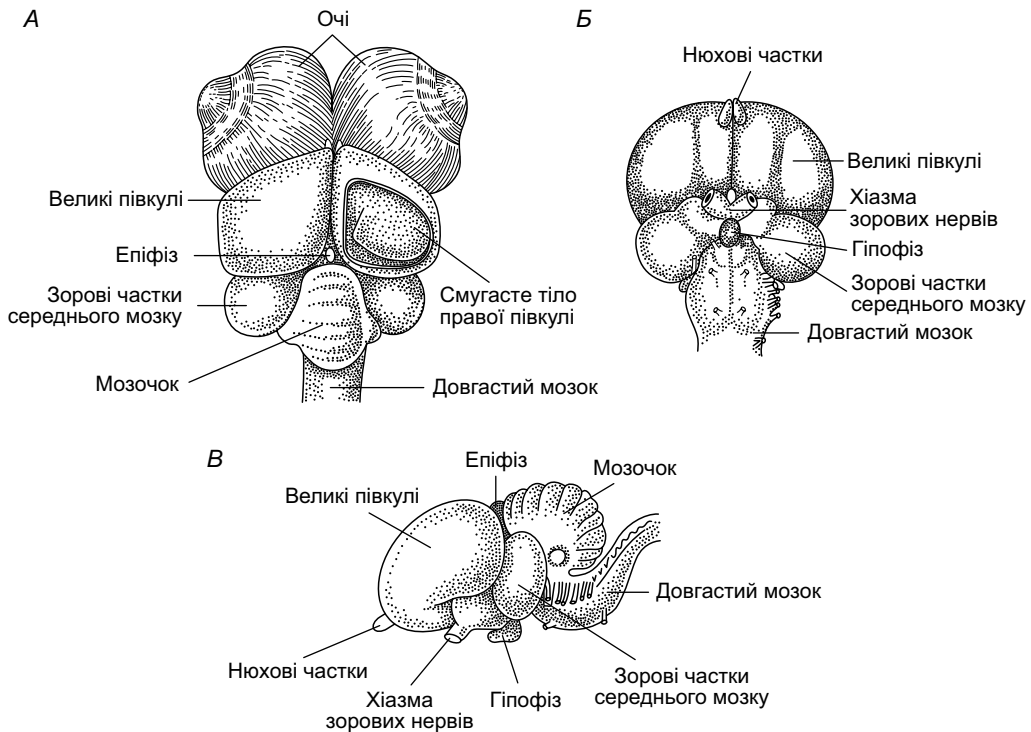
Спинний мозок утворює два потовщення: одне – у плечовій, інше – у поперековій ділянці. Ці потовщення пов'язані зі сильним розвитком складної системи нервів, які іннервують передні та задні кінцівки птахів. Від спинного мозку двома корінцями відходять спинномозкові нерви: черевні корінці з руховими волокнами та спинні, які мають як рухові, так і чутливі волокна. Розташування спинномозкових нервів метамерне і тісно пов'язане з розташуванням м'язів та органів птаха.

Симпатична нервова система утворена вісцеральними гілками спинномозкових нервів, має велику кількість гангліїв і не має осьових циліндрів. У нервах, які є у її складі, спинномозкові центри розташовані у вигляді маленьких зірчастих клітин сірої речовини між плечовим і поперековим потовщеннями. Волокна симпатичної нервової системи, як і всієї вегетативної нервової системи, входять у той чи інший периферичний нервовий вузол і закінчуються на його нервових клітинах. Відростки цих нервових клітин – аксони – уже безпосередньо іннервують залози, гладеньку м'язи серця, скелетні м'язи. Донедавна вважали, що симпатична нервова система іннервує лише внутрішні органи. Проте, як засвідчили дослідження академіка Л.А. Оберлі, подразнення симпатичних волокон впливає і на скелетні м'язи, збільшуючи силу скорочення втомленого м'яза, підвищуючи його збудливість і змінюючи механічні властивості. Пізніше також з'ясовано, що подразнення симпатичних нервових волокон змінює збудливість рецепторів, а також різних відділів центральної нервової системи.

Гілка нерва симпатичної нервової системи, яка відходить від першого грудного ганглія, іннервує серце; сусідні розгалуження іннервують шлунок, печінку та інші внутрішні органи. Периферичні гілки симпатичної системи, які відходять у ділянці крижів, іннервують товсті кишки, нирки, статеві органи та клоаку птахів.

Головний мозок птахів досягає значних розмірів порівняно з мозком плазунів, у ньому розрізняють передній, проміжний, середній, малий, або мозочок, і довгастий мозок.

Передній, або великий, мозок (*cerebrum*) найбільший за розміром і поздовжньою борозною розділений на дві півкулі (рис. 5.43). Поверхня півкуль гладка, майже без борозен. Так зване мозолисте тіло, яке з'єднує обидві півкулі, розвинуте погано. Значні розміри півкуль мозку зумовлені переважно потужним розвитком смугастих тіл (*corpus striatum*). Дуже слабо розвинута кора півкуль, яка є тоненькою оболонкою, що вкриває тіло, і отже, представлена головно первинними нервовими склепіннями (*archipallium*). Нюхові частки (*lobi olfactorii*) у птахів дуже малі. Найвищого розвитку досяг передній мозок папуг, дятлів і горобиних, у яких маса півкуль утричі більша від усіх інших частин мозку.



**Рис. 5.43.** Головний мозок голуба (за Т. Паркером): А – вигляд згори з очними яблуками (відпрепарована покрівля правої півкулі); Б – вигляд знизу; В – вигляд збоку

Проміжний мозок (*diencephalon*) птахів має порівняно малі розміри і майже цілком прикритий півкулями переднього мозку. На вентральному боці його міститься так звана лійка та нижній придаток мозку – гіпофіз, а також хіазма зорових нервів. Боки проміжного мозку утворені внутрішніми частинами зорових часток і зоровими горбами. Дорзальна частина утворена слабкорозвинутим мозолистим тілом. Над проміжним мозком розташований епіфіз. Третій мозковий шлунок розміщений під зоровими горбами, він дуже малий, однак розділений на дорзальний і вентральний відділи. Характерною особливістю мозку птахів є також утворення

ядер під зоровими горбками, які передають збудження від спинного та довгастого мозку до півкуль переднього мозку.

Середній мозок (*mesencephalon*) – це дві відведені в боки лопаті (зорові частки, *lobi optici*), з дорзального боку прикриті півкулями переднього мозку. Значний розвиток цього відділу мозку зумовлений великим розміром очей птахів, у ньому досягає значного розвитку сіра речовина, створюючи досконалий асоціативний зоровий апарат. Для птахів (як і для ссавців) характерний тісний зв'язок кінцевих волокон зорових нервів із корою мозку, що забезпечує утворення асоціацій, які є для птахів вищою формою нервової діяльності.

Малий мозок, або мозочок (*cerebellum*) у птахів досягає значних розмірів. Більшу його частину становить середня частка – черв'як (*vermis*) із характерними поперечними борознами. Бічні частки мозочка малі. Розподіл сірої та білої речовини досить складний і нагадує розгалужену деревоподібну фігуру – «дерево життя» (*arbor vitae*), навколо якої розташований шар гангліозних клітин і великих гангліїв (шар Пуркін'є); великі ганглії оточені шаром малих сірих гангліозних клітин. Зі середнім мозком мозочок пов'язаний так званими передніми ніжками. Мозочок є органом, що координує складні рухи птахів, тобто виконує функцію підтримання рівноваги та узгодження роботи м'язів зі зміною положення тіла птаха.

Довгастий мозок (*medulla oblongata*) з'єднаний зі спинним. Зверху в ньому є заглибина – ромбоподібна ямка, або четвертий мозковий шлуночок, яку прикриває мозочок. Від довгастого мозку бере початок більшість черепних нервів. Крім того, у довгастому мозку утворюється велике сплетіння волокон X, IX, VII пар нервів.

У птахів є 12 пар черепно-мозкових нервів, хоч XI пара ще не цілком диференційована:

- I пара – нюхові чутливі нерви (*nervus olfactorius*);
- II – зорові чутливі нерви (*nervus opticus*), заходять в око і розгалужуються переважно в сітківці;
- III – окорухові нерви (*nervus oculomotorius*), іннервують очне яблуко і його м'язи;
- IV – блоковий нерв (*nervus trochlearis*), іннервує косий м'яз ока;
- V – трійчастий змішаний нерв (*nervus trigeminus*), розділений на три великі гілки: верхньощелепну, яка іннервує шкіру голови, піднебіння та верхню щелепу; нижньощелепну, що іннервує шкіру, слизову оболонку ротової порожнини та нижню щелепу, та глибокий очний нерв, який іннервує шкіру передньої частини голови;
- VI – відвідний нерв (*nervus abducens*), іннервує м'яз, який втягує очне яблуко, та м'язи мигальної перетинки. У птахів цей нерв розвинутий погано;
- VII – лицьовий нерв (*nervus facialis*), іннервує стінки зовнішнього слухового проходу та м'яз вуха;
- VIII – слуховий нерв (*nervus acusticus*), іннервує відділ внутрішнього вуха;
- IX – язиково-глотковий нерв (*nervus glossopharyngeus*), іннервує гортань, м'язи язика та стравохід;

- X – блукаючий нерв (*nervus vagus*), іннервує внутрішні органи і частину кишкового тракту;
- XI – додатковий нерв (*nervus accessorius*), іннервує трапецієподібний м'яз;
- XII – під'язиковий нерв (*nervus hypoglossus*), іннервує м'язи язика, верхню і нижню гортань.

**О р г а н и ч у т т я.** Шкірні органи чуття, або органи дотику, особливо добре розвинуті на неоперених ділянках епідермісу, піднебінні та язиці.

У птахів, як і в усіх хребетних, є смакові бруньки, розташовані на м'якому піднебінні, під язиком та у глотці. Вони складаються з довгих циліндричних клітин, що мають тонкий і короткий чутливий волосок.

Для більшості птахів характерні незначні розміри нюхових часток мозку та проста будова носової порожнини, а тому нюх розвинутий погано. Дещо ліпший нюх мають птахи, що добувають поживу на землі, – кулики, качкові, ківі та ін. Нюхові рецептори розміщені в нюхових мішках, які захищені кістками ростральної частини черепа, і представлені волокноподібними нюховими клітинами, що їх підтримують циліндричні опорні клітини.

Носова порожнина спереду відкрита ніздрями, а ззаду сполучена з ротовою порожниною через хоани. Вона розділена сагітально на праву і ліву частини носовою хрящовою або частково скостенілою перегородкою. Перегородка може бути суцільною (у пінгвінів, дрімлюг і багатьох горобцеподібних, у яких ніздрі не сполучені одна з одною) або перфорованою.

З органів чуття птахів найбільше розвинені органи зору, які мають важливе значення для орієнтування. Розміри очей досить великі. Очі птахів, як і інших хребетних, розвиваються з так званих очних міхурів – бічних виступів мозкового міхура, який утворює всі частини ока.

**Б у д о в а о к а.** Нижня стінка очного міхура, зближаючись із верхньою, утворює бокал, або вторинний очний міхур, отвір якого називають зіницею. Ектодерма голови, прилягаючи до міхура, формує зачаток кришталика. Передня стінка міхура перетворюється в епітелій кришталика, а внутрішня дає зачаток стінки. У сформованому оці птахів спереду, між рогівкою і кришталиком, розташована передня камера, яка разом із рогівкою, кришталиком і склистим тілом заломлює промені (рис. 5.44). Задньою межею передньої камери є райдужна оболонка, яка обмежує зіницю ока. За райдужною оболонкою розташований кришталик, а за ним – задня камера ока, внутрішні стінки якої утворені судинною оболонкою та сітківкою. Сітківка ока птахів має досить складну будову й утворена з дев'яти послідовно розміщених шарів. Товщина сітківки більша у денних птахів. У складі сітківки є чутливі клітини, ганглії та опорні клітини, які пронизують усі її шари. У сітківці є світлочутливі клітини – палички та колбочки, нерівномірно розташовані по її вертикалі. Колбочки менш чутливі, вони беруть участь у сприйнятті кольорів. Палички чутливіші, однак у сприйнятті кольорів участі не беруть; локалізовані в бічних частках сітківки. На місці входу зорового нерва в сітківку колбочок і паличок нема, це місце називають сліпою плямою сітківки. Найважливішою ділянкою сітківки є так звана жовта пляма (незначна заглибина сітківки) – місце найяснішого бачення. Пляма має червоний,

оранжевий або жовтий колір і заповнена переважно колбочками. Вони розміщені досить густо, і їхня кількість у деяких хижаків у 5–6 разів більша, ніж у людини. Зовні задня камера вкрита склерою, яка виконує функцію скелета ока. Для ока птахів характерна наявність так званого гребінця – багатошарової пластинки судинної оболонки. Гребінець багатий на кровоносні судини і сильно пігментований. Найбільшого розвитку він досягає у горобцеподібних. Уважають, що він регулює внутрішній тиск ока, живить склисте тіло і сітківку, можливо, збільшує гостроту зору. Остаточно функція гребінця ще не з'ясована.

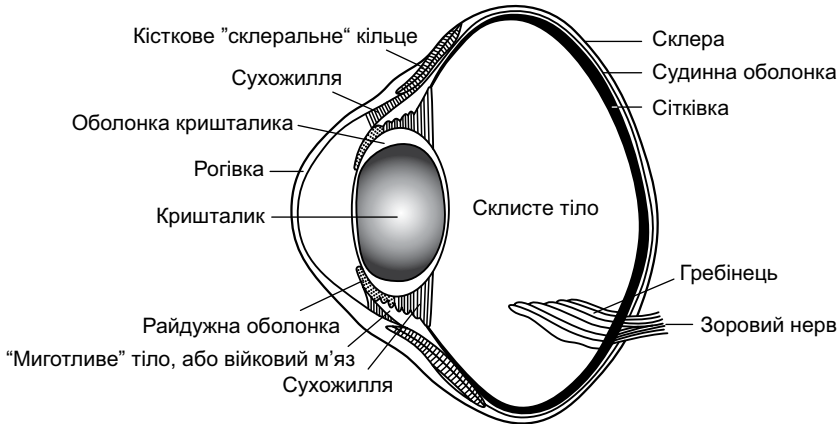


Рис. 5.44. Схема ока птаха

Акомодація ока птахів полягає у зміні форми кришталика і рогівки та зміні відстані між рогівкою і кришталиком. Зміна форми кришталика відбувається під дією війкового м'яза (*musculus ciliaris*).

Загальне поле зору птахів становить близько 300°, тобто латеральне поле зору кожного ока – 150° (у людини – 100°). Однак поле бінокулярного зору дорівнює лише 30° (у людини 150°). У сов, очі яких розташовані фронтально, поле бінокулярного зору досягає 60°, а латеральні поля зору для кожного ока – лише 80°. Таке порівняно мале латеральне поле зору зумовлене нерухомістю очей сов. Отже, у більшості птахів рух обох очей і зорове сприймання є незалежними, зорові поля теж незалежні. Поля можуть зближуватися, розходитися і навіть збігатися, але від руху голови.

Гострота зору у птахів досить висока, а мінімальне сприйняття відмінностей об'єкта перевищує його в чотири рази порівняно з людським. Деякі соколи бачать невеликих птахів на відстані 1 000 м.

З огляду на слабкий розвиток органів дотику вважають, що сприйняття форми у птахів – посереднє, однак за зоровим сприйняттям птахи посідають перше місце серед хребетних тварин.

Органи слуху птахів добре розвинені. Одночасно вони є й органами рівноваги. Слуховий апарат має три відділи: зовнішнє вухо, або слуховий прохід, середнє вухо, яке є гомологом бризкальця (*spiraculum*), і внутрішнє вухо.

Власне зовнішнього вуха, або вушної раковини, у птахів немає, проте у багатьох видів біля отвору слухового проходу є шкіряста складка.

У середньому вусі розташовані барабанна перетинка і слухова кісточка – стовпчик (*columella auris*), які відіграють роль звукопровідних органів. Стовпчик складається з головки і стремінця. Головка стовпчика впирається у барабанну перетинку, коливання якої передається по стовпчику через перетинку круглого вікна до внутрішнього вуха. Завдяки наявності слухової кісточки удосконалене передавання звукових хвиль до внутрішнього вуха і поліпшений слух.

Внутрішнє вухо птахів є органом, який сприймає звук і зміну положення тіла у просторі. Елементами, що виконують ці функції, є грушоподібні чутливі клітини, зв'язані із закінченнями слухового нерва. Чутливі клітини супроводяться опорними клітинами. Волоски чутливих клітин містяться в ендолімфатичній рідині, яка заповнює внутрішнє вухо; тут же розташовані й отоліти.

Складається внутрішнє вухо з перетинчастого лабіринту і зовнішньої скелетної капсули (кісткової); капсула повторює форму і конфігурацію шкірястого лабіринту. Порожнина перетинчастого лабіринту заповнена рідиною – ендолімфою, а простір між перетинчастим і кістковим лабіринтами – перилімфою. Внутрішній лабіринт утворений трьома півколовими каналами з трьома ампулами та вестибулярною частиною, або присінком, у якому розрізняють круглий мішечок (*sacculus*), овальний мішечок (*utriculus*) та закрутку. Із цим відділом через овальне віконце стремінце з'єднує порожнину середнього вуха. Закрутка оточена кістковою капсулою, заповнена перилімфою. Найсуттєвішою її частиною є основна перетинка (*membrana basilaris*), ступінь диференціації якої визначає гостроту слуху та здатність розпізнавати тони звуку.

### 5.3.2. Походження та еволюція птахів

Палеонтологічних матеріалів, що стосуються походження птахів, є мало, тому уявлення про ранні етапи еволюції цього класу тварин існують, головню, у вигляді гіпотез. За найпоширенішими уявленнями, птахи відокремились від архозаврів – численної та різноманітної групи діапсидних плазунів, які існували в мезозойському еру. Безпосередніми предками птахів вважають найдавнішу групу архозаврів – псевдозухій, або текодонтів, від яких походять інші групи архозаврів. Псевдозухії мали невеликі розміри і нагадували ящірок, вели наземний спосіб життя. У частини видів задні кінцівки були трохи довшими, ніж передні, і під час пересування ці тварини, очевидно, спиралися тільки на задні кінцівки.

Є низка гіпотез про те, як відбувалась еволюція псевдозухій у напрямі до птахів. За першою гіпотезою, деякі псевдозухії поступово переходили до життя на деревах, і політ розвинувся в них як стрибок-планерування з використанням усіх чотирьох кінцівок. Розростання рогових лусок з обох боків тіла, хвоста і заднього краю кінцівок дало змогу подовжити стрибки з гілки на гілку.

Згідно з другою гіпотезою, здатність птахів до польоту пов'язують із походженням від двоногих предків, що добре бігали та стрибали і перейшли до польоту з землі. Подальша спеціалізація та відбір привели до формування скелетно-м'язової структури, розвитку оперених крил і відповідних перетворень в інших системах органів, що забезпечило можливість спочатку планерувального, а потім активного польоту. Оперення тіла, можливо, розвивалося спочатку як пристосування до термоізоляції, а пізніше забезпечило й обтікання тіла. Воно сформувалося ще перед появою здатності до польоту. У деяких псевдозухій на тілі були подовжені луски з поздовжнім гребенем і дрібними поперечними ребрами. Можливо, з них шляхом розділення й утворилося перо.

Якщо дотримуватися першої гіпотези, то реконструкцію шляхів виникнення польоту у птахів легко уявити. Однак у цьому випадку причини виникнення такої своєрідної дихальної системи і покриву не мають переконливого пояснення.

На підставі другої гіпотези можна сказати, що побудова можливих шляхів виникнення польоту інша. Відомо, що вже серед архозаврів, які були поширені на всій Земній кулі від початку тріасового періоду, траплялися представники, що активно заселяли відкриті простори. Про це свідчать залишки форм, пристосованих до бігу та стрибків за допомогою лише задніх кінцівок. Така форма пересування могла бути найвигіднішою за умов відкритого ландшафту. У будь-якому випадку зв'язок птахів із двоногими рептиліями, що ходили та стрибали по землі, є безсумнівним.

За третьою гіпотезою, предки птахів були рептиліями, що жили на деревах, однак могли бігати. У них одночасно розвинулося пристосування до лазіння по деревах і відбулося перетворення передніх кінцівок на крила.

Є також уявлення, що об'єднує попередні гіпотези. Згідно з цим уявленням, давні предки птахів були біпедальними рептиліями, що перейшли до лазячого способу життя, а пізніше – до планерувального польоту.

Крім цих уявлень, була висунута ще одна гіпотеза формування організації птахів. Відомо, що перехід до біпедальності (ходіння на задніх кінцівках) спричинює редукцію передніх кінцівок. Така редукція не могла привести до виникнення крил – органа, що здатний відірвати тіло тварини від землі за умов рівнинного ландшафту. Однак у горах передні кінцівки рептилій, що були частково редуковані під час переходу до біпедальності, тварини могли спочатку використовувати для балансування під час бігу зі схилів гір. Подібне балансування під час бігу застосовує велика кількість сучасних птахів, зокрема, страуси, дрохви, журавлі, улари. Зокрема, улари часто використовують балансування під час бігу вгору крутими схилами. Пізніше таке балансування могли використовувати під час планерування згори вниз, що надалі зумовило виникнення польоту завдяки маховим рухам передніх кінцівок. Такий вид польоту потребував збільшення швидкості метаболізму, посилення газообміну і, відповідно, подальшого прогресивного розвитку органів дихання та кровообігу. Біг схилами з балансуванням передніми кінцівками приводив до редукції хвоста, який за такого руху був зайвою противагою. Задні ж кінцівки з розвитком здатності до польоту на цьому етапі не зазнавали редукції.

Для захисту від підвищеної сонячної радіації та знижених температур у горах для бігаючих і планеруючих біпедальних рептилій був необхідним легкий ефективний покрив. Поява такого покриття стала можливою завдяки дії на їхній організм підвищеного ультрафіолетового опромінення, яке є сильним мутагеном. Унаслідок чого відбулося формування рогових лусок. Ефект мутагенної дії за умов високогір'я міг бути посиленим завдяки сумарній дії підвищених доз ультрафіолетового і фонового гамма-опромінення.

Можна припустити, що своєрідні абіотичні чинники високогір'я – низький парціальний тиск кисню і підвищена сонячна радіація – сприяли виникненню своєрідних органів дихання та покриття.

Доведено, що серед хребетних тварин лише птахи мають високу толерантність до дії чинників великих висот: зниженого парціального тиску кисню, гіпобарії, гіперінсоляції, гіперрадіації. Птахи можуть досягати висоти понад 11 тис. м над рівнем моря.

Вважають, що відокремлення птахів від рептилій відбулося вже наприкінці тріасового – на початку юрського періоду (190–170 млн років тому). У відкладах юрського періоду (вік близько 150 млн років) знайдені відбитки пір'я і п'ять відбитків скелета різного ступеня збереження й оперення найдавнішого з відомих нам птахів – археоптерикса (*Archaeopteryx lithographica*). За розмірами археоптерикс приблизно відповідає сороці. Його зачисляють до окремого підкласу ящерохвостих птахів *Archaeornithes*, оскільки, на відміну від сучасних птахів, він мав довгий, утворений приблизно з 20 хребців, хвіст. До бічних поверхонь кожного хребця були прикріплені парні пера. Добре розвинене оперення крил, оперене і все тіло. Плече подібне до пташиного, три добре розвинені вільні пальці закінчуються гострими кігтями. Ключиці зрощені у вилочку, лопатка шаблеподібна. Задня кінцівка пташиного типу, однак із примітивними рисами – розвинена мала гомілкорова кістка, не закінчене утворення цівки. Як і в багатьох плазунів, у археоптерикса були черевні ребра. Череп рептильного типу, але з деякою подобою дзьоба, складений зі збільшених кісток, має очниці. На верхній і нижній щелепах у альвеолах розміщено зуби. Очевидно, археоптерикси були здатні лише перепурхувати з гілки на гілку або планерувальним польотом перелітати від дерева до дерева. Для переміщення у кронах дерев вони, очевидно, використовували добре розвинені рухливі пальці крил. Незважаючи на велику кількість рис, що роблять їх подібними на рептилій, археоптерикси, без сумніву, – птахи. Археоптерикса вважають примітивною, однак спеціалізованою бічною гілкою давніх птахів. Предками сучасних птахів, очевидно, були ще примітивніші ящерохвості птахи.

З погляду теорії гірського походження птахів археоптерикса можна вважати мешканцем гірських лісів незначних абсолютних висот. Якщо він мав повітряні мішки, то, ймовірно, у нерозвиненому стані. Припускають, що ця гілка відокремилася після виникнення у рептилій на значних висотах гір примітивного пір'яного покриття. Це, можливо, відбувалося одночасно з розвитком специфічної дихальної системи. Згодом ці тварини заселили ліси нижніх поясів гір.



Сучасні птахи належать до підкласу справжніх, або віялохвостих, птахів Neornithes: у них хвостовий відділ хребта різко вкорочений, а останні хвостові хребці зли-ті в одну кісточку – пігостиль, до якого віялом кріпляться пера. Сформований типо-вий пташиний скелет крила, на грудині є кіль, завершилося утворення цівки, зникли черевні ребра тощо. Примітивних віялохвостих птахів юрського періоду наразі не виявлено, хоча, без сумніву, у той період вони вже існували. Найдавніші рештки ві-ялохвостих птахів виявлені у відкладеннях крейдового періоду (вік приблизно 80–90 млн років). Їх зачисляють до двох надрядів. Гесперорніси *Hesperornis* sp. були великими, завдовжки до 1 м, водоплавними та пірнальними птахами, що нагадува-ли гагар. Вони втратили здатність до польоту: передні кінцівки і їхній плечовий пояс сильно редуковані, грудина без кіля. Іхтіорніси *Ichthyornis* sp. та інші були роз-міром з голуба. Скелет крила в них типово пташиний, на грудині добре розвинений кіль. Ці птахи, без сумніву, були здатні літати. Від сучасних птахів крейдового періо-ду відрізнялися наявністю дрібних зубів на верхній та нижній щелепах і дуже малим об’ємом мозкової порожнини. Імовірно, це бічні спеціалізовані гілки примітивних віялохвостих птахів. Наприкінці крейдового – у третинному періодах кайнозойської ери, приблизно 70–40 млн років тому, відбулася інтенсивна адаптивна радіація вія-лохвостих птахів і виникла більшість сучасних рядів. На жаль, палеонтологічні рештки цього часу нечисленні й не дають уявлення про характер і темпи еволюції птахів. Різке збільшення кількості видів птахів і формування сучасних рядів збіглося за часом з інтенсивною еволюцією покритонасінних рослин і комах: зростання по-тенційних харчових ресурсів сприяло утворенню нових харчових зв’язків, забезпе-чуючи інтенсивне видоутворення птахів.

### 5.3.3. Систематика й характеристика представників головних рядів класу Aves

Система птахів Н.П. Наумова, Н.Н. Карташова (1979)	Система птахів Дж. Ф. Клементса та ін. (2011)
† Підклас I. Ящерохвості, або давні птахи <i>Archeaornithes</i>	Ряд Страусоподібні <i>Struthioniformes</i>
Підклас II. Віялохвості, або справжні птахи <i>Neornithes</i>	Ряд Тинамуподібні <i>Tinamiformes</i>
† Надряд Зубасті птахи <i>Odontognathae</i>	Ряд Пінгвіноподібні <i>Sphenisciformes</i>
† Надряд Іхтіорніси <i>Ichthyornites</i>	Ряд Гагароподібні <i>Gaviiformes</i>
Надряд Плаваючі <i>Impennes</i>	Ряд Пірникозоподібні <i>Podicipediformes</i>
Ряд Пінгвіноподібні <i>Sphenisciformes</i>	Ряд Буревісникподібні <i>Procellariiformes</i>
Надряд Типові, або Новопіднебінні птахи <i>Neognathae</i>	Ряд Пеліканоподібні <i>Pelecaniformes</i>

Ряд Страусоподібні <i>Struthioniformes</i>	Ряд Лелекоподібні <i>Ciconiiformes</i>
Ряд Нандуподібні <i>Rheiformes</i>	Ряд Фламінгоподібні <i>Phoenicopteriformes</i>
Ряд Казуароподібні <i>Casuariiformes</i>	Ряд Гусеподібні <i>Anseriformes</i>
Ряд Епіорнісоподібні <i>Aepyorithiformes</i>	Ряд Соколоподібні <i>Falconiformes</i>
Ряд Моаподібні <i>Dinornithiformes</i>	Ряд Куроподібні <i>Galliformes</i>
Ряд Ківіподібні <i>Arterygiformes</i>	Ряд Журавлеподібні <i>Gruiformes</i>
Ряд Тинамуподібні <i>Tinamiformes</i>	Ряд Сивкоподібні <i>Charadriiformes</i>
Ряд Гагароподібні <i>Gaviiformes</i>	Ряд Рябкоподібні <i>Pterocliiformes</i>
Ряд Пірникозоподібні <i>Podicipediformes</i>	Ряд Голубоподібні <i>Columbiformes</i>
Ряд Буревісникоподібні <i>Procellariiformes</i>	Ряд Папугоподібні <i>Psittaciformes</i>
Ряд Пеліканоподібні <i>Pelecaniformes</i>	Ряд Зозулеподібні <i>Cuculiformes</i>
Ряд Лелекоподібні <i>Ciconiiformes</i>	Ряд Совоподібні <i>Strigiformes</i>
Ряд Фламінгоподібні <i>Phoenicopteriformes</i>	Ряд Дрімлюгоподібні <i>Caprimulgiformes</i>
Ряд Гусеподібні <i>Anseriformes</i>	Ряд Серпокрильцеподібні <i>Apodiformes</i>
Ряд Соколоподібні <i>Falconiformes</i>	Ряд Птахи-миші <i>Coliiformes</i>
Ряд Куроподібні <i>Galliformes</i>	Ряд Трогоноподібні <i>Trogoniformes</i>
Ряд Журавлеподібні <i>Gruiformes</i>	Ряд Сиворакшеподібні <i>Coraciiformes</i>
Ряд Діатримоподібні <i>Diatrymiformes</i>	Ряд Якомароподібні <i>Galbuliformes</i>
Ряд Сивкоподібні <i>Charadriiformes</i>	Ряд Дятлоподібні <i>Piciformes</i>
Ряд Рябкоподібні <i>Pterocliiformes</i>	Ряд Горобиноподібні <i>Passeriformes</i>
Ряд Голубоподібні <i>Columbiformes</i>	
Ряд Папугоподібні <i>Psittaciformes</i>	
Ряд Зозулеподібні <i>Cuculiformes</i>	
Ряд Совоподібні <i>Strigiformes</i>	
Ряд Дрімлюгоподібні <i>Caprimulgiformes</i>	
Ряд Серпокрильцеподібні <i>Apodiformes</i>	
Ряд Колібріподібні <i>Trochiliformes</i>	
Ряд Птахи-миші <i>Coliiformes</i>	
Ряд Трогоноподібні <i>Trogoniformes</i>	
Ряд Сиворакшеподібні <i>Coraciiformes</i>	
Ряд Одудоподібні <i>Upupiformes</i>	
Ряд Дятлоподібні <i>Piciformes</i>	
Ряд Горобиноподібні <i>Passeriformes</i>	

Примітка: † – вимерлі систематичні групи.

Нижче подано коротку характеристику сучасних рядів птахів (у дужках – кількість видів згідно зі сучасною систематикою Clements et al., 2011).

### 5.3.3.1. Надряд Плаваючі *Impennes*

#### 5.3.3.1.1. Ряд Пінгвіноподібні *Sphenisciformes*

Надряд Плаваючі містить лише один ряд – Пінгвіноподібні, 16 (17) видів, що живуть сьогодні. Поширені у Південній півкулі, більшість видів – на островах Субантарктики, в Антарктиді. Не літають, добре плавають і пірнають. Передні кінцівки перетворені на ласти – органи поступального руху під час плавання та пірнання, короткі задні кінцівки виконують функцію стерна, пальці з'єднані перетинками. На землі стоять і ходять, тримаючи тіло вертикально. Кістки крил сплюснені, суглоби малорухомі, пояс передніх кінцівок і кіль груднини добре розвинені. Пера густо сидять у шкірі, добре прилягають одне до одного, чим запобігають проникненню води і вітру. У сполучній тканині шкіри значні відкладення жиру, що виконують функцію теплоізоляції.

Живляться у морі дрібною рибою, ракоподібними, моллюсками. Гніздуються колоніями, що можуть налічувати десятки тисяч пар, які зберігаються кілька років. Відкладають 1–2 яйця у короткі нори, тріщини скель або просто на землю. Насиджують яйця по черзі обидва партнери. Пташенята вилуплюються зрячі, вкриті густим коротким пухом, батьки годують їх 3–6 місяців. Поза періодом розмноження кочують у морі, лише інколи виходять для відпочинку на сушу. Дрібні види пінгвінів мають масу 1,5–3,0 кг, найкрупніший пінгвін імператорський *Aptenodytes forsteri* – до 40 кг (рис. 5.45, 1).

### 5.3.3.2. Надряд Типові, або Новопіднебінні птахи *Neognathae*

#### 5.3.3.2.1. Ряд Страусоподібні *Struthioniformes*

Представлений лише одним видом – африканським страусом *Struthio camelus*, який нині живе у пустелях і напівпустелях Африки (рис. 5.45, 2). Найкрупніший із птахів, його маса сягає 75–100 кг. Не літає, швидко бігає. Скелет крила вкорочений, вилочка редукована, грудина не має кіля. Задня кінцівка має лише два пальці. Пір'я рівномірно вкриває все тіло. Махові й стернові пера відіграють роль прикраси. Самець чорний із білими маховими і стерновими перами, самки коричнево-бурі. Живляться грубою рослинною їжею, яку перетирають у м'язовому шлунку.

Звичайно біля самця тримаються 2–5 самок, які відкладають яйця масою близько 1,5 кг у загальне гніздо. Вночі кладку висиджує самець, удень – самки по черзі. Через 6–7 тижнів вилуплюються зрячі, покриті пухом пташенята, які здатні знаходити корм самостійно. Пташенята кочують разом із дорослими птахами. Статевозрілими стають у віці 3–5 років.

#### 5.3.3.2.2. Ряд Нандуподібні *Rheiformes*

Два види страусоподібних птахів, що населяють савани та напівпустелі Південної Америки. Від африканських страусів відрізняються меншими розмірами – їхня

маса 20–25 кг. Забарвлення буре, на задніх кінцівках – по три пальці. Зі самцем тримаються 2–6 самок, відкладають до 20–30 яєць у гніздову ямку, яку викопує самець. Кладку висиджує тільки самець протягом шести тижнів, він же водить виводок. Статевозрілими птахи стають у віці 2–3 роки. Характерним представником ряду є страус нанду *Rhea americana* (рис. 5.45, 3).

#### 5.3.3.2.3. Ряд Казуароподібні *Casuariiformes*

Нелітаючі страусоподібні австралійські птахи. У степах і чагарникових пустелях Австралії живуть ему *Dromaius novae-hollandiae* – коричнево-бурі птахи, маса яких досягає 40–55 кг. Живляться вегетативними частинами рослин, можуть завдати шкоди посівам. Самка відкладає 8–10 яєць, самець висиджує і водить пташенят. Поза сезоном розмноження тримаються зграями в кілька десятків птахів. У лісах Нової Гвінеї та Північно-Східної Австралії живуть три види казуарів *Casuarus* sp. (рис. 5.45, 4). Це великі, масою до 80–90 кг, чорні птахи, що мають голі яскраво забарвлені в синій або червоний колір ділянки шкіри на голові та шиї. На голові розвинений роговий виріст – шолом. Тримаються поодинокі або нечисленними групами, живляться плодами. Самка відкладає 3–5 яєць, які насиджує самець, він же водить виводок.

#### 5.3.3.2.4. Ряд Ківіподібні, або Безкрилі, *Apterygiformes*

Найдрібніші зі страусоподібних безкільових птахів, мають масу лише 2–3 кг. Три (п'ять) види роду Ківі *Apteryx* живуть у лісах і чагарникових заростях Нової Зеландії (рис. 5.45, 5). Скелет крила та плечовий пояс сильно редуковані, дзьоб довгий і тонкий; на відміну від усіх інших птахів, ніздрі розташовані на кінці дзьоба. Ведуть сутінковий спосіб життя. Живляться безхребетними. Самка відкладає одне, зрідка два яйця масою до 450 г. Висиджує і водить пташенят переважно самець. Статевозрілими птахи стають у віці 3–5 років.

Згідно зі сучасною систематикою, ряд *Struthioniformes*, окрім африканського страуса включає в себе *Rheiformes*, *Casuariiformes* та *Apterygiformes* у ранзі родин (*Rheidae*, *Casuariidae*, *Dromaiidae* та *Apterygidae*).

#### 5.3.3.2.5. Ряд Тинамуподібні *Tinamiformes*

Наземні птахи лісів і степів Південної Америки, подібні на куріпок. Усього 47 видів. На грудині добре розвинений кіль, скелет крила і плечовий пояс типово пташині. Крила короткі й широкі. Короткі стернові пера прикриті покривними перами хвоста. Здатні до активного польоту, однак злітають неохоче, коли тікають від ворога. Живляться різноманітною рослинною і тваринною їжею. Самки відкладають по 2–3 кладки, які насиджують самці, вони ж водять виводки. Пташенята вилуплюються зрячі, покриті пухом, одразу ж покидають гніздо і самі шукають поживу. Дорослі птахи лише гріють, захищають пташенят і допомагають знаходити корм. Характерним представником ряду є тинаму чубатий *Eudromia elegans* (рис. 5.45, 6)

### 5.3.3.2.6. Ряд Гагароподібні Gaviiformes

Ряд охоплює п'ять видів водних птахів, які поширені у помірних і північних широтах Північної півкулі. Одним із цих видів є гагара арктична *Gavia pacifica* (рис. 5.45, 7). Тіло і шия цих птахів видовжені, вузька голова несе прямий тонкий дзьоб. Ноги відставлені назад, спрямовані вперед три пальці з'єднані перетинкою. Дуже добре плавають і пірнають, по суші практично не ходять, політ швидкий. Живляться рибою і водними безхребетними, за якими пірнають на глибину до 25 м. Самка відкладає два яйця у примітивне гніздо біля води, насиджують обидва партнери. Пташенята вилуплюються вкриті пухом, можуть одразу добре плавати і пірнати. Батьки годують пташенят півтора місяця, доки ті не зможуть літати.

### 5.3.3.2.7. Ряд Пірникозоподібні Podicipediformes

Водні птахи, поширені по водоймах майже всієї Земної кулі. Усього 20 (19) видів. Кожен палець цих птахів має широку шкіряну облямівку і закінчується плоским кігтем. Оперення дуже густе. По землі не ходять. Дуже добре плавають і пірнають. Політ прямолінійний. Живляться водними безхребетними, дрібною рибою, земноводними. Гніздо, що плаває, будують у заростях очерету. Самка відкладає 4–6 яєць, які насиджують обидва партнери. Пташенята покриті густим пухом, забарвлення їх смугасте, плавають разом із батьками, відпочивають на спині або під крилами у батьків, самостійне життя починають у віці 5–6 тижнів, коли можуть літати. Характерним представником є пірникоза велика *Podiceps cristatus* (рис. 5.45, 8).

### 5.3.3.2.8. Ряд Буревісникоподібні Procellariiformes

Близько 80 (114) видів морських птахів, які все життя проводять у морі й виходять на сушу лише у період розмноження. Більшість видів гніздиться в Південній півкулі, частина видів зимує в морях Північної півкулі. З вигляду нагадують мартинів. Дуже добре літають, плавають, пірнати можуть лише з пікірування, у цьому разі занурюються у воду неглибоко. На відміну від інших птахів, ніздрі в них розташовані в рогових трубочках із боків дзьоба. Три пальці ноги з'єднані перетинкою. Живляться морськими безхребетними, рибою, мертвими тваринами, харчовим сміттям з кораблів. Гніздяться колоніями на морських узбережжях. Моногамні, самка відкладає лише одне яйце. Альбатроси *Diomedea* мають масу 8–10 кг і розмах крил до 3–4 м (рис. 5.45, 9). Пташенята здатні літати, починаючи з шести місяців. Інші буревісники зазвичай набагато дрібніші.

### 5.3.3.2.9. Ряд Пеліканоподібні Pelecaniformes

Різноманітні на вигляд водні птахи, усі чотири пальці яких з'єднані плавальною перетинкою. Усього налічують 50 (67) видів. Дзьоби цих птахів дуже різноманітні, оперення густе, тісно прилягає. Забарвлення самців і самок подібне. Характер польоту різний у різних групах – від повільного до стрімкого маневреного.

По землі ходять повільно і незграбно. Добре плавають. Деякі види добре пірнають, деякі – лише з пікірування. Моногамні. Гніздяться колоніями від десятків до тисяч пар на морських узбережжях або біля великих прісних водойм. Гніздо будують на землі, на виступах скель, на деревах. У кладці від одного до шести яєць, які насиджують обидва партнери. Пташенята вилуплюються сліпими і голими, залишаються у гнізді 6–15 тижнів, доки не зможуть літати. Батьки годують пташенят. Після вильоту молоді птахи кочують разом з батьками. Їжу знаходять у воді.

Рожевий пелікан *Pelecanus onocrotalus* – великий птах масою 9–14 кг з довгим плоским дзьобом і шкіряним мішком між гілками нижньої щелепи (рис. 5.45, 10). Живиться рибою, яку підхоплює мішком. Літає повільно, добре плаває, але не пірнає.

### 5.3.3.2.10. Ряд Лелекоподібні Ciconiiformes

Різні за розміром (масою від 100 г до 6 кг), довгодзьобі, довгошиї та довгоногі птахи, які живуть на берегах водойм і боліт. Близько 120 (117) видів. Оперення розріджене. Літають повільно. У повітрі витягнуті ноги далеко видаються за хвіст. Поширені майже всюди, за винятком високих широт. Живляться різноманітною тваринною їжею. Моногамні. Гніздяться колоніями, що часто налічують кілька видів, зрідка – окремими парами. Недбало побудовані гнізда розташовані в очереті, у розгалуженнях гілок дерев і кущів. У кладці 2–8 яєць. Пташенята вилуплюються голими, з ледь відкритими очима, або зрячими, вкритими пухом. Залишаються у гнізді або біля гнізда, доки не почнуть літати. Годують пташенят обидва партнери. Поза сезоном розмноження тримаються зграйками, деякі види – поодинокі.

**Родина Чаплеві Ardeidae** близько 60 видів. Дуже відрізняються за розмірами (маса – від 100 г до 3–4 кг), однак подібні за зовнішнім виглядом: конічний дзьоб із гострими краями, довга рухлива шия, задній палець за довжиною майже дорівнює переднім. Живуть на берегах водойм і на болотах. Здобич підстерігають, стоячи на мілководді, і схоплюють блискавичним рухом голови.

**Родина Лелекові Ciconiidae** відрізняється від чапель більшими розмірами (до 5–6 кг), грубим дзьобом, менш рухливою шиєю, вкороченим заднім пальцем. Гніздяться окремими парами. Поживу розшукують, повільно крокуючи лісовими галявинами, луками, берегами водойм. Білий лелека *Ciconia ciconia* гніздиться у селах і навіть у містах.

**Родина Ібісові Threskiornithidae** (маса 0,5–2,0 кг) мають довгий тонкий, зігнутий донизу або сплющений дзьоб із лопатоподібним розширенням на кінці. За допомогою таких дзьобів частину здобичі ловлять у намулі або ґрунті. Живляться на мілководді, гніздяться колоніями.

### 5.3.3.2.11. Ряд Фламінігоподібні Phoenicopteriformes

Представники родини Фламінігові *Phoenicopteridae* – великі (маса 2,5–4,5 кг) довгошиї та довгоногі птахи, довгий дзьоб сильно зігнутий. На краях дзьоба і язика розташовані рогові пластинки, що утворюють фільтрувальний апарат. Спрямовані

вперед пальці ноги з'єднані плавальною перетинкою. Живляться на мілководді, фільтруючи воду й намул і відціджуючи безхребетних та водорості. Гніздяться колоніями на мілководді солоних озер. Гнізда – купи висушеного намулу і черепашок заввишки до 0,5 м. Пташенята вилуплюються зрячими, вкритими пухом, починають літати у віці близько двох місяців. Налічують шість видів, поширені у тропіках і субтропіках. Представником північноамериканської фауни є фламінго червоний *Phoenicopterus ruber* (рис. 5.45, 11).

### 5.3.3.2.12. Ряд Гусеподібні *Anseriformes*

Близько 150 (162) видів водних птахів (маса від 200 г до 10 кг). Дзьоб звичайно більше або менше сплюснений, покритий м'яким роговим покривом із міцним потовщенням на кінці дзьоба. На краях дзьоба і м'ясистого язика розташовані поперечні рогові пластинки, що утворюють фільтрувальний апарат. Ноги короткі, спрямовані вперед пальці з'єднані плавальною перетинкою. М'язовий шлунок має міцну кутикулу. Оперення густе. Линька махових пер відбувається одночасно, тому ці птахи на 2–5 тижнів втрачають здатність літати. Політ швидкий. По землі ходять, перевалюючись. Дуже добре плавають, деякі види добре пірнають. У частини видів пари зберігаються до загибелі одного з партнерів (лебеді, гуси), кладку насиджує самка, самець охороняє ділянку гнізда; виводок водять обидва партнери. У багатьох качок пари утворюються тільки на час спарювання, насиджує і водить виводок лише самка, а самці збираються у зграї та відкочовують у райони линьки. Гніздо будують біля водойми на землі, деякі – у дуплах. Пташенята вилуплюються вкриті густим пухом, уже наступного дня добре бігають і плавають, а в частини видів – і пірнають. Живляться самотійно. Дорослий птах лише захищає пташенят і деколи зігріває. Поза сезоном розмноження тримаються зграйками.

Група, що об'єднує гусей і лебедів, налічує 21 вид. Це птахи масою від 1 до 10 кг. Самці й самки забарвлені однаково. Живляться переважно рослинною їжею на суші й мілководді. На зарослих великих водоймах гніздиться лебідь-кликун *Cygnus cygnus*.

**Родина Качкові *Anatidae*** об'єднують близько 120 видів. Самці більші від самок і яскравіше забарвлені (рис. 5.45, 12). Найбільше поширені річкові качки, що гніздяться біля водойм усіх типів. Маса – від 200 г до 1,5 кг. Живляться різноманітною їжею – проціджують воду й намул, відфільтровують безхребетних, їдять паростки і м'які кореневища водних рослин, на суші збирають жолуді й опале насіння. Під час добування корму не пірнають, а занурюють у воду тільки шию і передню частину тіла. Майже усі види гусеподібних є об'єктами спортивного полювання.

### 5.3.3.2.13. Ряд Соколоподібні *Falconiformes*

Ряд об'єднує близько 270 (313) видів (маса від 60 г до 12 кг) із характерною зовнішністю хижака. Поширені по всій Земній кулі і населяють усі наземні ландшафти. Дзьоб короткий, але сильний, з різко зігнутих донизу гострим кінцем. Біля основи дзьоба є восковиця – ділянка голої, часто яскраво забарвленої шкіри, на якій

відкриваються зовнішні ніздрі. Добре розвинена м'язова система грудей і задніх кінцівок. Міцні пальці закінчуються великими зігнутими кігтями. Очі великі. Стравохід і воло сильно розтягуються. Стінки м'язового шлунка порівняно слабкі. Найчастіше самки більші від самців, у деяких видів забарвлення самців яскравіше, ніж у самок. По землі ходять мало. Політ швидкий, вивірений, багато видів здатні до довгого ширяння. Живляться тваринною їжею. Активні вдень. Моногамні. У деяких видів пари зберігаються до загибелі одного з партнерів. Гніздяться окремими парами, активно охороняють гніздову ділянку, лише деякі види гніздяться групами. Гніздо – купу безладно накиданих гілок – розташовують у розгалуженнях гілок, на виступах скель або на землі. Крупні види відкладають 1–2 яйця, дрібні – до 4–7. Насиджують кладку і годують пташенят обидва партнери. Пташенята вилуплюються вкриті пухом, зрячі. У гнізді залишаються 1,5–2 місяці у дрібних видів і 3–4 – у крупних, доки не навчаться літати.

Ряд поділяють на **п'ять родин**: американські грифи Cathartidae, секретарі Sagittariidae, скопові Pandionidae, соколові Falconidae, яструбові Accipitridae.

**Родина Американські грифи Cathartidae** – своєрідна група з шести видів, які трапляються лише в Америці. Від решти хижих птахів відрізняються низкою дрібних деталей. Живляться падаллю, яку розшуковують у планерувальному польоті, живу здобич майже не ловлять. Чисельність цих птахів різко зменшується.

**Родина Яструбові Accipitridae** об'єднує близько 200 видів. Яструби або очікують на здобич, сидючи в укритті, або, пролітаючи вздовж узлісь, хапають наляканих тварин. Короткі крила і довгий хвіст забезпечують маневреність, що дає змогу яструбам переслідувати здобич, переважно птахів, у кронах дерев. Крупні хижаки – різні орли (рис. 5.45, 13). Виглядають здобич (зайців, крупних птахів), ширяючи високо в повітрі, і стрімко кидаються на неї, інколи підстерігають гризунів (ховрашків тощо), вичікуючи біля нір. Шуліки – типові поліфаги, поїдають комах, гризунів, дрібних птахів, різноманітну падаль, у тому числі й рибу. Здобич розшуковують, літаючи над полями, луками, водоймами, ходять по землі. Грифи живляться трупами тварин, які розшуковують, годинами ширяючи у повітрі на такій висоті, що із землі птаха (розмах крил сягає 3 м) майже не видно.

**Родина Соколові Falconidae.** Вони живляться тваринною їжею, падаль зазвичай не їдять. Основний спосіб полювання: стрімкий політ і кидок на здобич, що летить або біжить. Крупні соколи полюють на ссавців і птахів, нападають навіть на тварин, які більші від них (качки, зайці). Дрібні соколи живляться мишоподібними гризунами і крупними комахами, рідше ловлять дрібних птахів.

Ще досі в деяких районах крупних соколів, яструбів, беркута використовують як мисливських птахів для спортивного і навіть промислового полювання.

#### 5.3.3.2.14. Ряд Куроподібні Galliformes

Цей ряд налічує близько 250 (284) видів наземних або наземно-деревних птахів характерної курячої зовнішності. Населяють усі наземні ландшафти. Дзьоб короткий, опуклий. Крила короткі й широкі. Ноги сильні. Від стравоходу відокремлене об'ємне воло. М'язовий шлунок має товсті стінки й вистелений міцною кутикулою.



Для ліпшого перетирання їжі ковтають каміння, яке накопичується у м'язовому шлунку і відіграє роль жорен. Живляться рослинною їжею: вегетативними частинами рослин, плодами, насінням; також їдять різних безхребетних. У багатьох видів самці крупніші від самок і яскравіше забарвлені. Різниця в розмірах різних видів дуже велика – від 45 г до 8–10 кг.

**Родина Смітні кури Megapodiidae** живуть на островах Малайського архіпелагу і в Австралії. Задовго до початку розмноження самець рие яму і заповнює її рослинним сміттям. Висота такої купи може бути понад 1 м. Поступово в купі внаслідок гниття підвищується температура. Після цього самка відкладає яйця у вириті самцем ходи. Самець постійно перебуває біля гнізда: коли температура у гнізді підвищується, він розкопує яму, охолоджуючи кладку, а зі зниженням температури, навпаки, насипає зверху додатковий шар сміття. Інкубація кожного яйця триває близько двох місяців. Пташенята вилуплюються вкриті коротким пухом, мають маленькі крильця і можуть перепурхувати. Вони покидають гніздо, ховаються в чагарнику і починають вести самостійне життя.

**Родина Тетерукові Tetraonidae** населяє помірні та північні широти Північної півкулі, налічує 18 (19) видів. Ведуть наземно-деревний або наземний спосіб життя. Лісові види – глушець *Tetrao urogallus*, тетерук *Lyrurus tetrix* (рис. 5.45, 14). Влітку живляться на землі, а взимку – на деревах, де поїдають бруньки, сережки, ягоди і хвою. Спарювання цих полігамних птахів відбувається на току, висиджує і водить виводок лише самка. Пташенята добре опушені та зрячі, з першого дня живляться самостійно.

**Родина Фазанові Phasianidae** – найчисленніша родина ряду, налічує 175 (155) видів. Заселяють ліси, степи, пустелі, у горах проникають до межі вічних снігів. Корм збирають лише на землі. Частина видів полігамна, інші – моногамні, однак пари в багатьох зберігаються лише на період яйцекладки. Гнізда роблять на землі. Яйця насиджує тільки самка, у деяких видів виводок водять обидва партнери. Пташенята можуть літати у віці 1–2 місяці. Особливо різноманітні фазанові тропічної зони – фазани, павичі, аргуси, дикі кури, перепели, куріпки тощо.

**Родина Цесаркові Numididae** живуть в Африці на узліссях і в чагарникових заростях. Вони подібні до курей (маса близько 1 кг), однак пір'я крапчасте – на темному фоні яскраво-білі чіткі плями, на голові й шиї є ділянки голої, яскраво забарвленої шкіри. Літають мало і погано, лише в разі небезпеки залітають на дерева або скелі.

У південних районах Північної та в Центральній Америці живуть два види диких індичок, яких виділяють у **родину Індікові Meleagrididae**.

Практично всі види куроподібних є об'єктами спортивного, а місяцями і промислового полювання.

### 5.3.3.2.15. Ряд Журавлеподібні Gruiformes

Об'єднує близько 190 (207) видів, різноманітних за розміром (маса від 30 г до 16 кг), зовнішністю й екологічними особливостями. Ряд поділяють на вісім підрядів і 20 родин.

**Родина Триперсткові Turnicidae** налічує 15 (16) видів дрібних птахів (маса 30–100 г). Заселяють степи і луки теплих широт Східної півкулі. Розмноження своєрідне – токують самки, які потім відкладають кладку і знову починають токувати. Пташенят висиджують і водять самці. У віці один місяць пташенята вже самостійні.

До **родини Журавлеві Gruidae** належить 14 (15) видів довгоногих і довгошій птахів масою від 2 до 15 кг. Ці птахи мають прямий списоподібний дзьоб. Значно поширені по Землі, живуть на болотах, луках, деякі види – у степах. Пари зберігаються декілька років. Для цієї родини характерне складне токування – групові й парні «танці». Гніздо будують на землі, у кладці 1–2 яйця. Пташенята починають літати у віці 5–9 тижнів. Живляться переважно рослинною їжею. Яскравий представник ряду – журавель вінценосний *Balearica pavonina* (рис. 5.45, 15).

**Родина Пастушкові Rallidae** об'єднує 120 (135) видів (маса від 30 г до 2 кг). Живуть у рослинних заростях на берегах водойм, болотах і вологих луках. Швидко бігають, деякі добре плавають і пірнають. Літають неохоче. Гнізда будують на землі, відкладають 6–12 яєць. Насиджують і водять виводок обидва партнери. Пташенята вилуплюються зрячі, вкриті густим пухом.

**Родина Дрохвові Otididae** налічує 22 (26) види птахів, які нагадують куроподібних (маса 1–16 кг). Живуть у степах і напівпустелях Східної півкулі. Живляться різноманітною рослинною і тваринною їжею. Відкладають 1–5 яєць, пташенята вилуплюються зрячі, добре опушені, живляться самостійно.

### 5.3.3.2.16. Ряд Сивкоподібні Charadriiformes

Налічує 300 (356) видів водних або навколоводних птахів. Поділяється на три підряди.

**Підряд Кулики Charadrii** має 13 родин, які об'єднують 180 видів (маса від 20 г до 1 кг). Поширені по всій Земній кулі. Населяють тундри, луки, степи, береги водойм, небагато видів живе у лісах. Живляться різними безхребетними, яких збирають на суші й мілководді. Більшість видів моногамна. У кладці, зазвичай, чотири яйця. Пташенята вкриті пухом, з перших днів життя шукають поживу самі. Характерними представниками ряду є рід Кульонів *Numenius* (рис. 5.45, 16).

**Підряд Мартини Lari** об'єднує близько 90 видів (маса від 100 г до 3 кг), які поділяють на три родини. Дзьоб подовжений, іноді з гачком на кінці. Пальці ніг об'єднані перетинкою. Крила довгі, гострі. Їжу розшукують, літаючи над водою і пікіруючи на помічену здобич. Живляться дрібною рибою, різними безхребетними, деякі також ягодами. Моногамні, гніздяться колоніями. Відкладають 2–3 яйця, які насиджують обидва партнери. Пташенята зрячі, вкриті густим пухом.

**Підряд Алькові Alcae** охоплює одну родину, що об'єднує близько 20 видів морських птахів, які все життя, крім періоду розмноження, проводять у відкритому морі. Маса від 80 г до 1,2 кг. Усі види добре плавають і пірнають на глибину кількох десятків метрів, у воді рухаються, махаючи крилами (підводний політ). Моногамні, гніздяться колоніями, деякі види разом із мартинами й іншими утворюють «пташині базари». Характерним представником є тупик тихоокеанський *Fratrercula corniculata* (рис. 5.45, 17).

### 5.3.3.2.17. Ряд Рябкоподібні Pterocliiformes

**Родина Рябкоподібні Pteroclididae** об'єднує 16 видів (маса 300–500 г), які живуть у сухих степах і пустелях Африки й Південної Азії. Дзьоб маленький, без восковиці, ноги короткі. Гніздяться групами, відкладають три яйця. Пташенята вилуплюються зрячі, покриті пухом. Живляться зеленими частинами рослин, наземними безхребетними. Окрім періоду розмноження, кочують великими зграями.

### 5.3.3.2.18. Ряд Голубоподібні Columbiformes

Об'єднує близько 300 (308) видів переважно рослиноїдних птахів. У них добре розвинений zob. Оперення густе. Крила подовжені, гострі. Політ швидкий, маневрний. Добре ходять і бігають. Ряд поділяють на два підряди, представники яких дуже відрізняються одні від одних.

**Родина Голуби Columbidae** налічує 290 видів птахів середнього розміру, хоча трапляються і дрібні види (маса 30 г), і великі (до 3 кг). Дзьоб тонкий, подовжений, з гачком на кінці та восковицею, яка закриває ніздрі. Гніздяться поодинокі, інколи – групами. Гніздо роблять у вигляді купи гілок на деревах, інколи гніздяться в дуплах, в ущелинах скель. У кладці – два яйця. Пташенята вилуплюються голі, вкриті рідким пухом. Батьки годують їх «пташиним молочком»: відшарованими клітинами епітелію вола і лімфою. Частина видів у теплих районах робить 2–3 кладки на рік. Живляться різноманітною рослинною їжею, зрідка – тваринною. Яскравим представником ряду є голуб вінценосний *Goura scheepmakeri* (рис. 5.45, 18).

### 5.3.3.2.19. Ряд Папугоподібні Psittaciformes

Охоплює 325 (368) видів птахів, які живуть на деревах, масою від 10 г до 1 кг із характерною зовнішністю папуги – масивний дзьоб з гострим гачком і восковицею; сильні ноги, два пальці яких спрямовані вперед, а два – назад; об'ємне воло. У багатьох видів яскраве забарвлення, у деяких – довгі хвости (рис. 5.45, 19). У цих птахів високі асоціативні здібності, хороша пам'ять і здатність до звуковідтворення. Гніздяться, головню, у дуплах, відкладаючи 2–8 білих яєць. Пташенята вилуплюються голі й сліпі, вигодовують їх обидва партнери. Птахи тримаються зграями, живляться переважно рослинною їжею.

### 5.3.3.2.20. Ряд Зозулеподібні Cuculiformes

Має близько 130 (164) видів птахів масою від 20 г до 1 кг, поширених майже на всіх материках, проте більшість видів живе у тропіках. Дзьоб подовжений, злегка зігнутий. Два пальці ноги спрямовані вперед, два – назад. Живляться різними комахами й іншими тваринами. Більше половини видів – моногамні, будують примітивне гніздо, відкладають 2–6 яєць, які насиджують обидва партнери, обидва й годують пташенят. У окремих видів простежується гніздовий паразитизм – деякі види займають чужі гнізда, де висиджують кладку, інші підкидають яйця в чужі гнізда. Зокрема, до таких належить зозуля звичайна *Cuculus canorus* (рис. 5.45, 20).

### 5.3.3.2.21. Ряд Совоподібні *Strigiformes*

Налічує близько 140 (215) видів нічних хижих птахів, які населяють усі ландшафти Земної кулі. Дзьоб сильний, з великим гострим гачком на кінці, з восковицею, яка затулена жорстким пір'ям. Ноги сильні, пальці з міцними, зігнутими кігтями. Великі очі дивляться вперед, що збільшує поле бінокулярного зору. Дуже добре розвинений слух. М'яке пухнасте пір'я забезпечує безшумний політ. Живляться різноманітною тваринною їжею, під час полювання орієнтуються, головню, на слух, менше – на зір. Моногамні, займають гнізда інших птахів, в дуплах, ущелинах скель, норах гризунів. Насиджування кладки починають після першого яйця, тому в гнізді одночасно бувають і яйця, і пташенята різного віку. Насиджує самка, самець приносить їй їжу. Пташенята вилуплюються сліпі, але опушені, у гнізді залишаються 3–6 тижнів. Одним із характерних представників є синантропний вид – сипуха *Tyto alba* (рис. 5.45, 21).

### 5.3.3.2.22. Ряд Дрімлюгоподібні *Caprimulgiformes*

Близько 90 (120) видів масою від 50 до 700 г; ведуть присмерковий або нічний спосіб життя. Населяють ліси, степи, пустелі, головню, у тропіках. Дзьоб маленький, проте розріз рота великий: щелепний суглоб розміщений позаду ока (рис. 5.45, 22). Політ тихий, маневрений, поживу – різноманітних комах – ловлять на льоту, тільки деякі – на землі. Моногамні; у кладці 1–2 яйця, які відкладають у ямку на землі; деякі гніздяться в дуплах. Пташенят годують навіть після того, як вони почнуть літати.

### 5.3.3.2.23. Ряд Серпокрильцеподібні *Apodiformes*

Ряд поділяють на дві родини: серпокрильцеві *Apodidae* та деревні серпокрильці (*Hemiprocnidae*) (443).

**Родина Серпокрильцеві *Apodidae*** налічує близько 60 (100) видів дрібних птахів (маса 20–100 г) із маленьким дзьобом і довгими й вузькими крилами (рис. 5.45, 23). Розріз рота великий, ноги короткі. Політ стрімкий (до 120–170 км/год), маневрений, майже весь час птахи проводять у повітрі. Живуть у горах, лісах, у селах і містах біля людини. Живляться комахами, яких ловлять у повітрі, п'ють на льоту. Частина видів будує гніздо в дуплах, тріщинах скель, щілинах будівель тощо. Інші види будують гнізда зі слини, яка твердне на повітрі, і прикріплюють їх до гілок, скель, стін будівель. Дорослі особини чорного стрижа *Apus apus* у разі різкого похолодання (відсутність корму) можуть залишити пташенят, які впадають у заціпеніння. В такому стані вони здатні перебувати до 5–8 днів, доки не повернуться дорослі.

### 5.3.3.2.24. Ряд Колібріподібні *Trochiliformes*

**Родина Колібрієві *Trochilidae*** об'єднує 320 (339) видів дуже дрібних птахів (маса від 1,6 г). Поширені в Північній і Південній Америці. Дзьоб тонкий і довгий, часто зігнутий, м'язистий язик під час смоктання нектару згортається у трубочку. Забарвлення самців дуже яскраве, з металевим блиском; самки і молоді птахи забарвлені тьмяно. Політ швидкий. Добуваючи з квітів комах або висмоктуючи нектар,

колібрі можуть тривалий час тріпотіти у повітрі на одному місці (рис. 5.45, 24). Вночі, зі зниженням температури, впадають у заціпеніння. Пар не утворюють. Самка будує маленьке глибоке гніздо, насиджує кладку з 1–2 яєць і сама годує пташенят. Для деяких рослин відіграють роль запилювачів.

Згідно зі сучасною систематикою, ряд Trochiliformes у ранзі родини включено у ряд Apodiformes.

#### 5.3.3.2.25. Ряд Птахи-миші Coliiformes

Шість видів дрібних довгохвостих африканських птахів, які, як миші (звідси назва), бігають у заростях чагарників, розшукуючи собі поживу – комах, насіння, ягоди. Характерний представник птах миша строката *Colius striatus* (рис. 5.45, 25).

#### 5.3.3.2.26. Ряд Трогоноподібні Trogoniformes

Налічує 35 (40) видів. Населяють тропічні ліси обох півкуль. Живляться плодами, насінням, комахами. Мають яскраве забарвлення. Характерний представник трогон кубинський *Priotelus temnurus* (рис. 5.45, 26).

#### 5.3.3.2.27. Ряд Сиворакшеподібні Coraciiformes

Охоплює близько 200 (219) видів, різних за розміром (маса від 10 г до 4 кг), зовнішнім виглядом і екологічними особливостями. Більшість живе у тропіках. Забарвлення яскраве. Моногамні. Гніздяться у дуплах, ущелинах, норах, іноді групами. Пташенята вилуплюються голі, сліпі, у гнізді залишаються, доки не почнуть літати. Ряд поділяють на десять родин, **чотири підряди**: Рибалочкові Alcedines, Бджолоїдкові Meropes, Ракшеві Coracii, Птахи-носороги Bucerotes (рис. 5.45, 27).

#### 5.3.3.2.28. Ряд Дятлоподібні Piciformes

Об'єднує близько 400 (359) видів птахів масою від 6 до 300 г, які живуть переважно на деревах. Їжу збирають у кроні та на стовбурах, зрідка – на землі. Моногамні. Гніздяться у дуплах, деякі риють гніздові нори. Пташенята вилуплюються сліпі та голі, залишаються у гнізді, доки не почнуть літати. Ряд поділяють на шість родин, два підряди.

**Підряд Примітивні дятлоподібні Galbulae** налічує 170 видів, поширених у лісах і чагарникових заростях тропічної зони. Живляться плодами, насінням, різними комахами, у тому числі бджолами й осами, окремі види можуть перетравлювати віск. Деякі види – типові гніздові паразити. Роди Galbulidae та Bucerotidae сучасні систематики виділяють у окремий ряд Galbuliformes.

**Підряд Справжні дятли Pici** об'єднує близько 200 видів птахів із типовою зовнішністю дятлів. Поширені в помірних і тропічних широтах обох півкуль. Дзьоб прямий, міцний. Два пальці ноги спрямовані вперед, а два – назад, кігті міцні, сильно зігнуті. Тонкий і довгий язик може висуватися на довжину дзьоба, щетинки на ньому

дають змогу витягати комах зі щілин. Під час пересування по стовбурах дятли чіпляються за нерівності кори і спираються на жорсткий хвіст. Різних комах збирають на стовбурах і гілках, видовбують їх з-під кори. Також живляться насінням. Одним із найбільших представників є жовна чубата *Dryocopus pileatus* (рис. 5.45, 28).

### 5.3.3.2.29. Ряд Горобцеподібні *Passeriformes*

Це дуже великий ряд, який об'єднує близько 5 000 видів птахів (приблизно 60% усіх птахів, які живуть тепер). Поширені на всіх континентах, крім Антарктиди, мають різні розміри, зовнішність і екологічні особливості. Живляться тваринною та рослинною їжею. Найчастіше моногамні, однак трапляється й полігамія. Гнізда будують дуже старанно, у гілках, ущелинах скель, дуплах, на землі тощо. Пташенята вилуплюються сліпі, голі, залишаються у гнізді, доки не досягнуть розмірів дорослих і не вкриються пір'ям.

Ряд поділяють на **чотири підряди**, які налічують 50–70 родин.

**Підряд Рогодзьоби *Eurylaimi*** має 14 (15) видів лісових птахів, поширених в Африці й Південно-Східній Азії. За низкою особливостей нагадують ракшеподібних.

**Підряд Кричущі горобині**, або **Тиранові *Clamatores*** об'єднує близько 1 000 видів, які поширені у тропіках обох півкуль. Особливо різноманітні й численні у Південній Америці.

**Підряд Примітивні горобині *Menurae*** має лише чотири види, які трапляються у небагатьох районах Австралії. Птахи-ліри зовні нагадують фазанів (маса 500–800 г). Живуть у лісах, швидко бігають, літають зрідка. Токуючи, самець розправляє хвіст так, що він стає подібним до ліри. Полігамні; будує гніздо, насиджує єдине яйце і вигодовує пташеня лише самка.

**Підряд Співочі горобині *Passeres (Oscines)*** налічує близько 4 000 видів. Поширені в усіх широтах на всіх континентах, лише у Південній Америці за чисельністю і багатоманіттям видів поступаються кричущим горобиним. Розміри (маса від 4 г до 1,5 кг), зовнішність і звички цих птахів дуже різноманітні. У нижній гортані добре розвинені 5–7 пар голосових м'язів, а нижні кільця зростаються у кістковий барабан – резонатор. Нижче описано кілька родин цього підряду.

**Родина Жайворонкові *Alaudidae*** має близько 70 (96) видів, які живуть на відкритих ландшафтах. Задній палець закінчується довгим прямим кігтем. Живляться на землі безхребетними і насінням. Гнізда будують на землі. Самці співають у повітрі.

**Родина Ластівкові *Hirundinidae*** об'єднує близько 80 (83) видів гострокрилих птахів, які добре літають. Дзьоб маленький, однак розріз рота великий. Здобич – різних комах – ловлять у повітрі або на льоту схоплюють із гілок, каміння тощо. Гніздяться в норах на берегах річок, на узліссях, багато видів – у поселеннях людини. Частина видів будує гнізда з часточок ґрунту, скріплюючи їх липкою слиною, інші риють нори або гніздяться в дуплах.

**Родина Вороніві *Corvidae*** налічує близько 100 (119) досить крупних видів (маса від 50 г до 1,5 кг). Мають велику голову з великим дзьобом. Гніздяться на деревах, у тріщинах скель, у дуплах. Багато видів – усеїдні.











**Рис. 5.45.** Представники класу Aves: 1 – пінгвін імператорський *Aptenodytes forsteri*; 2 – страус африканський *Struthio camelus*; 3 – нанду *Rhea americana*; 4 – казуар *Casuarium casuarium*; 5 – ківі *Apteryx australis*; 6 – тинаму чубатий *Eudromia elegans*; 7 – гагара арктична *Gavia pacifica*; 8 – пірникоза велика *Podiceps cristatus*; 9 – альбатрос королівський *Diomedea epomophora*; 10 – пелікан рожевий *Pelecanus onocrotalus*; 11 – фламінго червоний *Phoenicopterus ruber*; 12 – мандаринка *Aix galericulata*; 13 – орлан білоплечий *Haliaeetus pelagicus*; 14 – тетерук *Lyrurus tetrix*; 15 – журавель вінценосний *Balearica pavonina*; 16 – кульон довгодзьобий *Numenius americanus*; 17 – тупик тихоокеанський *Fratercula corniculata*; 18 – голуб вінценосний південний *Goura scheepmakeri*; 19 – ара синьо-жовтий *Ara ararauna*; 20 – зозуля звичайна *Cuculus canorus*; 21 – сипуха *Tyto alba*; 22 – дрімлюга *Podargus strigoides*; 23 – серпокрилець білочеревий *Apus melba*; 24 – червоноволий колібрі *Archilochus colubris*; 25 – птах миша строката *Colius striatus*; 26 – трогон кубинський *Priotelus temnurus*; 27 – дворогий калао *Buceros bicornis*; 28 – жовна чубата *Dryocopus pileatus*; 29 – великий райський птах *Paradisaea apoda*; 30 – гульдова амадина *Chloebia gouldiae*

**Родина Райські птахи Paradisaeidae** об'єднує близько 40 (44) видів. Населяють густі ліси Нової Гвінеї, трапляються в Австралії. Самці забарвлені яскраво, мають оздобне пір'я, яке утворює комірці, чуби, пучки на боках або крилах (рис. 5.45, 29). У забарвленні самок переважають сіро-коричневі відтінки. Токують групами – 10–20 самців збираються у кроні дерева і розпушують пір'я, набувають різних поз, літають і знову з криками сідають. Про пташенят піклується лише самка.

**Родина Синицеві Paridae** налічує 65 (59) видів невеликих птахів, які гніздяться, головню, у дуплах. Кладки до 10–16 яєць висиджує самка, самець її годує, пташенят годують обидва партнери. Живляться комахами, ягодами, насінням.

**Родина Дроздові Turdidae** об'єднує близько 300 (176) видів птахів різних розмірів (маса 10–200 г) і зовнішності. Заселяють усі наземні ландшафти. Живляться безхребетними, насінням, ягодами. Багато видів – чудові співаки.

**Родина Кропив'янкові Sylviidae** налічує понад 400 (291) видів дрібних птахів (маса 6–40 г). Більшість видів поширена лише у Східній півкулі; населяють усі ландшафти. Багато видів – чудові співаки. Живляться різними безхребетними, ягодами. Перелітні.

**Родина Плискові Motacillidae** об'єднує близько 50 (66) видів дрібних птахів (маса 20–30 г) з характерною зовнішністю, які населяють відкриті ландшафти або узлісся.

**Родина Шпакові Sturnidae** охоплює близько 100 (114) видів, які населяють відкриті ландшафти й узлісся Східної півкулі, хоча шпак звичайний *Sturnus vulgaris* успішно акліматизувався у Північній Америці й на багатьох островах. Гнізда роблять в укриттях – дуплах, щілинах будівель тощо. Живляться на землі, на деревах і кущах, поїдають різних безхребетних, ягоди, насіння, паростки рослин. Корисні завдяки знищенню масових видів шкідливих комах.

**Родина В'юркові Fringillidae** об'єднує близько 500 (176) видів. Значно поширені, населяють різноманітні ландшафти – від тундри до гір. Багато видів – хороші співаки. Самці забарвлені яскравіше, ніж самки (рис. 5.45, 30). Живляться у кронах дерев, на траві й на землі – переважно насінням, однак поїдають і велику кількість комах. Пташенят вигодовують комахами.

### 5.3.4. Значення птахів

Птахи відіграють істотну роль у біосфері Землі й у житті людини. Важливе позитивне та негативне значення птахи мають для сільського господарства. Поїдаючи шкідливих для сільського та лісового господарства тварин (комах, гризунів) і насіння бур'янів, птахи можуть бути важливим регулятором їхньої чисельності, що дає змогу скоротити використання отрутохімікатів. Виявлено, що найстійкішими до шкідників є складні лісові насадження з багатим пташиним населенням. Для знищення шкідливих комах у лісах особливо корисні всі види синиць, підкоришники, повзики, мухоловки, кропив'янки, вивільги, вівчарики, дрімлюги, зозулі, дятли. На полях і луках найбільш корисні у боротьбі з комахами-шкідниками жайворонки, шпаки, ластівки, плиски, дрібні соколи, граки, куріпки, перепілки та багато інших.

Гризунів найінтенсивніше винищують хижі птахи та сови, а також воронові, мартини, лелеки. Птахи здатні швидко знаходити скупчення поживи – місця масового розмноження шкідників. Вони можуть використовувати і невластиві кормові об'єкти, якщо ті є в надлишку.

Велика кількість видів – представники гусеподібних, куроподібних, пастушкових та інших – є об'єктами спортивного або промислового полювання. У деяких районах Середньої Азії досі збереглося традиційне полювання з мисливськими птахами – соколами, яструбами, беркутами.

Птахи мають також естетичне значення – завдяки красі та дзвінким пісням вони слугують окрасою парків, садів, лісів, лук і водойм.

Крім користі, птахи можуть завдавати людям і певної шкоди. Зокрема, шпаки під час післягніздового кочування можуть у великих кількостях поїдати вишні та виноград, граки скльовують посіяне насіння й паростки на полях, горобці можуть знищити врожай проса і винограду.

Також птахи є переносниками низки небезпечних захворювань людини і домашніх тварин, під час перельотів вони сприяють перенесенню хвороб між континентами, зокрема, орнітозів, грипу, енцефаліту та деяких інших.

**Домашні птахи.** Важливе значення для людини має також розведення домашніх птахів, яке дедалі більше набуває рис промислового виробництва. На птахофабриках тварин утримують у клітках, а годування, збір яєць, підтримання певної температури й освітлення є механізованим і автоматизованим. У інкубатори одночасно закладають десятки тисяч яєць. Безперервно проводять селекційну роботу, яка забезпечує високу продуктивність птахівництва. Предком усіх домашніх курей були банківські, або чагарникові кури *Gallus sp.*, три види яких і нині живуть у лісах Індії та Південно-Східної Азії. Як домашніх тварин їх почали використовувати в Індії за кілька тисячоліть до нашої ери. У Європі вони з'явилися за I–II тисячоліття до нашої ери. Шляхом селекції нині виведено понад 100 порід домашніх курей, деякі з них досягають маси 5–7 кг, інші відрізняються високою яйценосністю – до 320–350 яєць на рік.

Як домашніх тварин використовують також індиків, які походять від американської дикої індички *Meleagris gallopavo*. Її приручили американські індіанці ще до нашої ери. Різні породи домашніх гусей були виведені від поширеної в Євразії гуски сірої *Anser anser* і гуски сухоносої *Anser cygnoides*. Домашні качки – нащадки поширеного у Північній півкулі крижня *Anas platyrhynchos*. Голуб сизий *Columba livia* був приручений в Індії та Єгипті приблизно за 5 тисяч років до нашої ери. Нині виведено понад 200 декоративних, поштових і м'ясних порід голубів.

Деяких птахів люди утримують у домітках для естетичного задоволення. Особливо популярні канарки завдяки надзвичайно гарним пісням; папуги завдяки яскравій зовнішності та здатності до відтворення різних звуків, зокрема, людської мови. Також удома нерідко утримують ткачків, шпаків, граків, сов та інших птахів, які приваблюють гарним оперенням, приємними піснями, рухливістю, жвавістю і стають справжніми домашніми улюбленцями.

## 5.4. КЛАС ССАВЦІ, або ЗВІРІ, MAMMALIA, seu THERIA

**Ссавці** – теплокровні (гомойотермні) амніоти; тіло вкрите волоссяним покривом; живородні; малят вигодовують молоком. Мають порівняно великий головний мозок; його передній відділ (півкулі) має «нову кору» – неопаліум – зі сірої мозкової речовини, що забезпечує високий рівень нервової діяльності і складну пристосувальну поведінку. Добре розвинені органи нюху, зору, чуття. Є зовнішнє вухо; у порожнині середнього вуха три кісточки: молоточок, ковадло і стремінце. Кажани, дельфіни й деякі інші ссавці для орієнтації використовують ультразвукову ехолокацію. Шкіра з численними сальними і потовими залозами, частина яких перетворена в молочні й пахучі залози. Череп синапсидний, зчленування з хребтом двома виростками; гетеродонтні зуби містяться в альвеолах; нижня щелепа лише з зубної кістки. Дихають легеньми, що мають альвеолярну структуру. Порожнина тіла розділена діафрагмою на грудний і черевний відділи. Кишкова трубка ускладнена, інколи утворюється багатокамерний шлунок, збільшується сліпа кишка. У рослиноїдних тварин розвинуте симбіотичне травлення. Серце чотирикамерне, два кола кровообігу, зберігається лише ліва дуга аорти, еритроцити без'ядерні. Нирки метанефричні. Поширені всюди; заселяють усі біотопи (грунт, водойми, приземні шари атмосфери). Дуже важливі компоненти майже всіх біоценозів. Мають важливе значення для людини: сільськогосподарські тварини, промислові види, носії небезпечних епідемічних захворювань людини і домашніх тварин, шкідники сільського та лісового господарства тощо.

### 5.4.1. Особливості організації ссавців

**Зовнішній вигляд.** Дуже різноманітні за розміром і зовнішнім виглядом. Найменший зі сучасних ссавців – багатозуб карликовий *Suncus etruscus* (з мідицеподібних) масою 1,2–1,7 г і довжиною тіла 3,8–4,5 см. Найбільший із наземних ссавців – африканський слон висотою 3,5 м і масою до 4–5 т, а серед водних – синій кит, окремі особини якого сягають довжини 33 м і маси 150 т (як 30–35 слонів). Тіло ссавців розділене на голову, шию, тулуб, парні кінцівки і хвіст.

У тюленевих, сирен і, особливо, китоподібних є обтічне тіло, кінцівки перетворюються на ласти; рибоподібного вигляду сиренам і китам надає шкірястий хвостовий плавець. Навколоводні ссавці (качконіс, хохуля, бобер, нутрія, видра) мають щільний волоссяний покрив, що протидіє намоканню, вкорочену шию, розвинуті плавальні перетинки між пальцями, більше або менше сплющений хвіст. У багатьох коне- і оленеподібних аналогічний вигляд: високі ноги, компактний тулуб, довга рухлива шия, що допомагає переміщатися на далекі відстані й уникати однакових ворогів – великих псоподібних. Схожі між собою за формою тіла зайцеподібні та мишоподібні. Пристосування до швидкого пересування на задніх кінцівках у відкритих біотопах привело до вироблення подібної форми тіла – слабкі передні й міцні задні кінцівки, довгий хвіст-противага: у кенгуру (сумчасті), африканських стрибунців

(мідицеподібні) та різних мишоподібних – тушканчиків, піщанок тощо. У рийних видів тіло набуває валькуватої форми, кінцівки і хвіст вкорочені (ховрахи, бабаки, полівки та ін.). У разі переходу до підземного способу життя поряд із валькуватим тулубом значного розвитку набувають передні кінцівки, що беруть участь у ритті ґрунту (сумчасті і звичайні кроти й ін.).

У деревних видів пристосуванням до пересування є короткі, але сильні, з гострими кігтями, кінцівки, довгий пухнастий хвіст, який допомагає під час стрибків (вивірки, куніці та ін.). Довгі кінцівки приматів забезпечують їм пересування у кронах дерев. Опосуми, деякі види мавп, деревні мурахоїди, ящури і їжатці використовують для хапання хвіст. У сумчастих летяг, звичайних летяг, шерстокрила шкірна складка з боків тіла дає змогу робити довгі планерувальні стрибки. Характерно, що серед сумчастих трапляються життєві форми, подібні до багатьох плацентарних ссавців.

Отже, представники різних рядів, що живуть у подібних умовах і виробили близький спосіб життя, можуть мати й подібну форму тіла (конвергентна подібність). Такі групи видів називають «життєвими формами», або екологічними типами.

**Покриви.** Порівняно товста шкіра, як у всіх хребетних, складається з двох шарів, багата на залози і має рогові утворення – волосся, кігті та ін. (рис. 5.46). Епідерміс багатошаровий. У його основі розташований мальпігієвий шар, утворений циліндричними або призматичними, живими, здатними до розмноження клітинами. Ближче до поверхні ці клітини втрачають ядра і здатність до поділу. Вони набувають плоскої форми, роговіють, утворюють мертвий зовнішній шар. Ці клітини злущуються з поверхні, поступово їх заміщують нові з клітин мальпігієвого шару. Забарвлення шкіри зумовлене пігментами, що у вигляді зерен меланіну містяться у клітинах росткового шару, у міжклітинних проміжках і у спеціальних пігментних клітинах (меланобласти, меланофори). Епідермальний шар досягає найбільшої товщини в місцях постійного тертя під час пересування тварини; тут можуть утворюватися мозолі (підшви лап, сідничні мозолі деяких мавп, мозолі на колінах верблюдів тощо).

Дерма (коріум) є глибоким шаром шкіри ссавців. Вона багата на колагенові й еластинові волокна, що переплітаються між собою й утворюють сітчасту структуру. У глибоких шарах дерми відкладається жирова тканина – підшкірна жирова клітковина, яка у деяких ссавців (кити, дельфіни) розвинена дуже добре, і це компенсує повну редукцію волосяного покриву.

Такі властивості дерми, як еластичність, міцність (завдяки еластиновим і колагеновим волокнам), погана теплопровідність (завдяки жировій клітковині), у поєднанні з механічною міцністю рогового шару епідермісу і його похідних роблять шкіру ссавців надійним засобом захисту тіла від пошкоджень і впливу несприятливих зовнішніх чинників. Крім того, у дермі розміщені базальні частини залоз, фолікули волосся, нервові структури, що забезпечують чутливість шкіри, добре розвинені судини, капілярна сітка, яка, проникаючи у верхній сосочковий шар дерми, забезпечує живлення епідермісу і терморегуляційну функцію шкіри. У дермі можуть розвиватися гладенькі м'язові волокна.

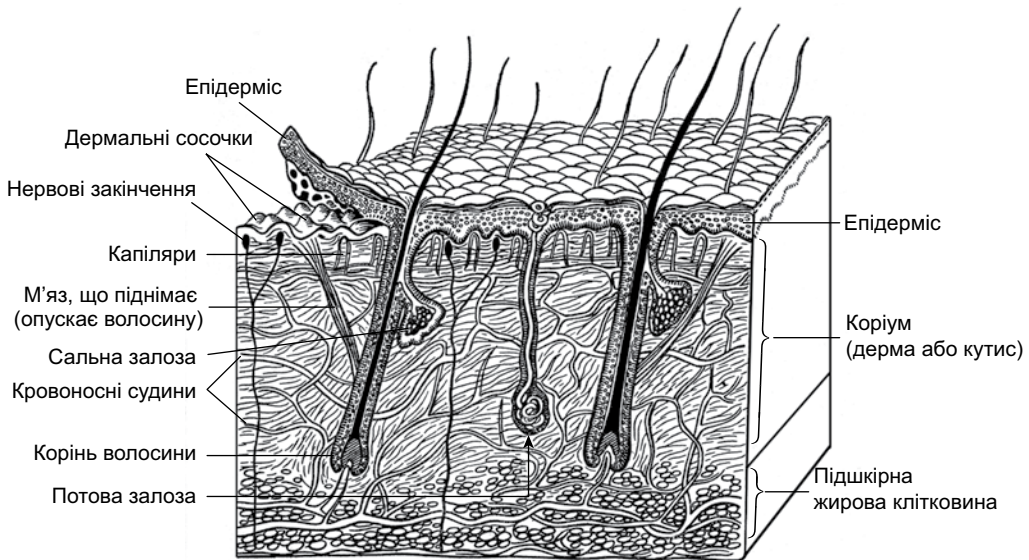


Рис. 5.46. Будова шкіри ссавців

Окрім волосся, специфічними для ссавців є молочні залози – видозмінені потові залози. Саме завдяки наявності молочних залоз цей клас хребетних отримав назву ссавці. У ссавців наявні потові, сальні й пахучі залози. Пахучі залози є похідними або потових, або сальних. Ці залози зазвичай складні; їхня базальна частина розміщена в коріумі, вивідні протоки відкриваються на поверхні шкіри або у волосяній сумці.

За будовою вивідних проток виділяють трубчасті й альвеолярні залози. Перший тип – трубчасті залози. До них належать потові залози, які переважно відкриваються на поверхню шкіри, інколи – у волосяну сумку. Внутрішній кінець потової залози має клубочок (див. рис. 5.46). У стінках таких залоз міститься одношаровий епітелій, епітеліальні клітини якого виділяють власне піт. Піт на 97–99% складається з води, у якій розчинені сечовина і креатин, леткі жирні кислоти й солі (вони є і в сечі). Отже, з потом виділяються продукти розпаду, проте основна функція потових залоз – терморегуляційна (піт випаровується й охолоджує тіло). Пото-виділення регулюють теплові центри головного та спинного мозку. Добре розвинені потові залози у приматів і копитних, порівняно слабо – у псових, котових, зайцеподібних і мишоподібних. У видів зі слабким розвитком потових залоз терморегуляція відбувається по-іншому. Наприклад, у собак під час перегріву тепловіддача посилюється завдяки пришвидшенню поверхневого дихання (поліпно́е) і випаровуванню води зі слини висунутого язика та слизової оболонки ротової порожнини. У сиренових, китоподібних, лінцівців, ящурів, кротів потових залоз немає.

Другий тип залоз – це альвеолярні залози, до яких належать сальні залози. Вони мають гронаподібну будову, а їхні протоки відкриваються у волосяній сумці.

Стінки залоз утворені багатошаровим епітелієм. У його клітинах відбувається жирове переродження з утворенням жирового секрету, що змашує поверхню шкіри та волосся, сприяючи збереженню еластичності й перешкоджаючи проникненню мікробів і грибків. Таких залоз немає у китоподібних, лінивців, деяких мідичеподібних.

Му с к у с н і з а л о з и – шкірні залози, виділяють пахучу речовину мускус, яка слугує, головню, для приваблювання самок і мічення території, видового розпізнавання. Вони є видозміною потових або сальних залоз, іноді бувають змішаної будови, поєднуючи альвеолярну і трубчасту будову. Пахучими залозами є а н а л ь н і з а л о з и багатьох псоподібних, особливо мустелових, мускусні залози кабарги, бобрів, хохулі й ондатри; п е р е д о ч н і з а л о з и багатьох оленеподібних (олені, антилопи, вівці), к о п и т н і з а л о з и козлів тощо. Сильний смердючий секрет анальних залоз американських скунсів, деяких тхорів слугує для самозахисту. Сукупність запахів секретів мускусних, сальних і потових залоз допомагає тваринам відрізнити особини свого виду від інших, полегшує зустріч самців і самок.

М о л о ч н і з а л о з и – видозмінені потові залози – розвинені у самок усіх ссавців. В однопрохідних молочні залози зберігають трубчасту будову й розташовані групами – залозистими полями: у качконосів на череві, у єхидни у виводковій сумці. У них сосків немає і протоки залоз відкриваються у волосяні сумки; малята злизують крапельки молока з волосся. У решти ссавців молочні залози мають складнішу, гроноподібну будову; протоки молочних залоз відкриваються на сосках. У частини видів соски двома рядами розташовані від передніх кінцівок до пахвини (мідичеподібні, хижі, мишоподібні), в інших є лише одна пара сосків (примати, сирени, слони, кажани) або тільки соски в пахвині. У більшості копитних молочні залози правого і лівого боків зливаються у розташоване в пахвині вим'я, що має два або чотири соски. Кількість сосків у різних видів ссавців варіює від 2 до 12 пар і приблизно відповідає кількості малят, які мають народитися.

Волосяний покрив – характерна особливість ссавців. У більшості звірів він розвинений на всіх ділянках тіла (його немає на губах, у деяких видів – на підшвах) і виконує термоізоляційну функцію, слугує рецептором дотику, захищає шкіру від пошкоджень і деяких паразитів, поліпшує аеро- та гідродинамічні властивості тіла, забезпечує видоспецифічність забарвлення. Лише у деяких ссавців (китоподібні, слони, носороги, бегемоти) волосяного покриву на тілі практично немає; на деякий час вони вкриваються зачатками волосся під час утробного розвитку в організмі самки.

Волосся ссавців розвивається з епідермального зачатка, який поступово занурюється в коріум (рис. 5.47). Із зовнішніх шарів епідермального зачатка формуються волосяна сумка і сальні залози; з внутрішніх шарів – власне волосина. Волосина росте завдяки розмноженню базальних клітин, що є в цибуліні – основі волосини. Поступово витіснені догори клітини волосини роговіють; уся волосина, окрім базального відділу, є мертвим утвором. Сформована волосина складається зі стовбура, що виступає над поверхнею шкіри, і кореня, що розміщений у шкірі. У стовбурі волосини серцевина має порожнисту будову і складається з плоских зроговілих клітин із прошарками повітря. Особливо велика кількість повітря характерна для волосин жителів територій із холодними зимами; це збільшує теплоізоляційні властивості



їхнього волосяного покриву. Пухку серцевину оточує щільний кірковий шар, утворений зроговілими, витягнутими по поздовжній осі волосини клітинами. Цей шар забезпечує міцність і пружність волосини, у ньому містяться пігменти. Зовні кірковий шар має шкірку з плоских і прозорих рогових клітин, покладених одна на одну, мов черепиця. Корінь волосини знизу розширений у цибулину, що складається з живих клітин. Сосочок коріума з кровоносними судинами впинається в цибулину знизу, постачаючи поживні речовини до її клітин. Корінь волосини міститься у волосяній сумці, яка є впинанням епідермального шару. Найближчий до волосини шар сумки називають волосяною піхвою, а зовнішній – волосяним мішком. До його нижньої частини прикріплені гладкі м'язи, скорочення яких змінює кут нахилу волосини. У волосяній сумці розташовані й закінчення чутливих нервів.

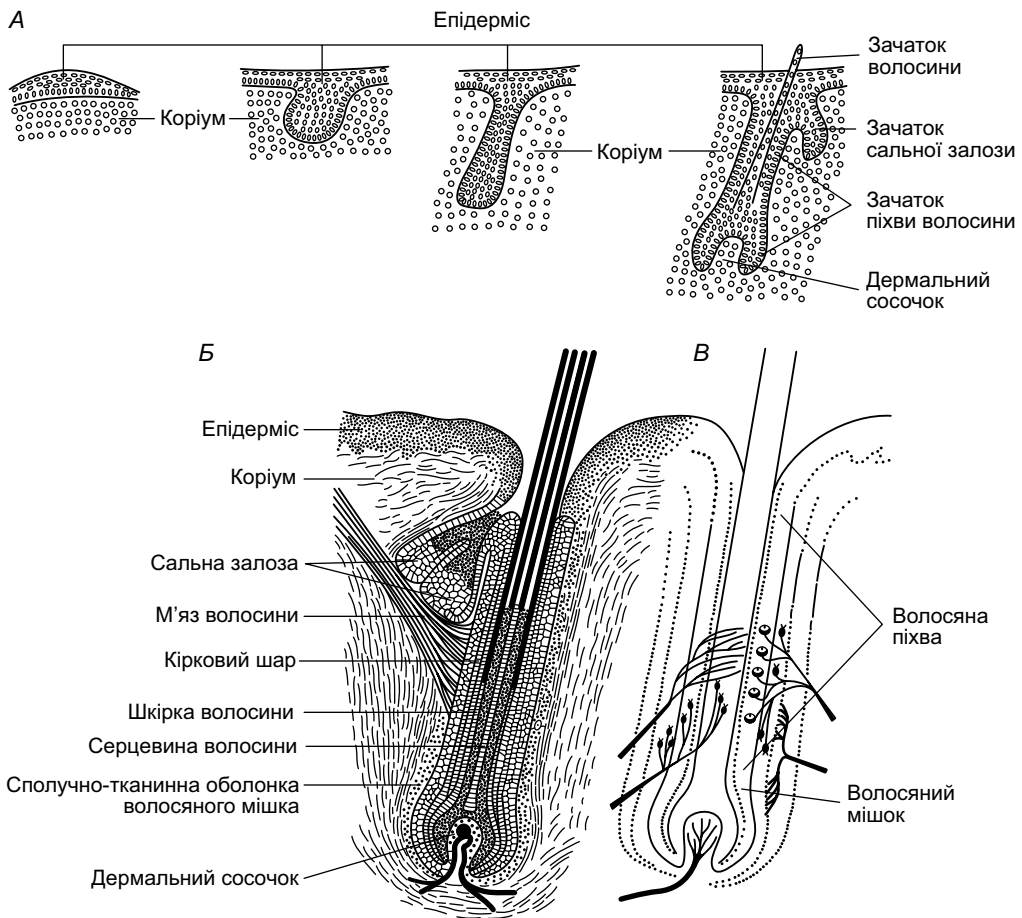


Рис. 5.47. Розвиток (А), будова (Б) та іннервація (В) волосини

У ссавців волосся неоднорідне. Найбільші, зазвичай, поодинокі волосини-щетинки, що різко виступають над хутровим покривом, називають вібрисами. Вони є органами дотику; розташовані на частинах тіла, якими тварина найчастіше

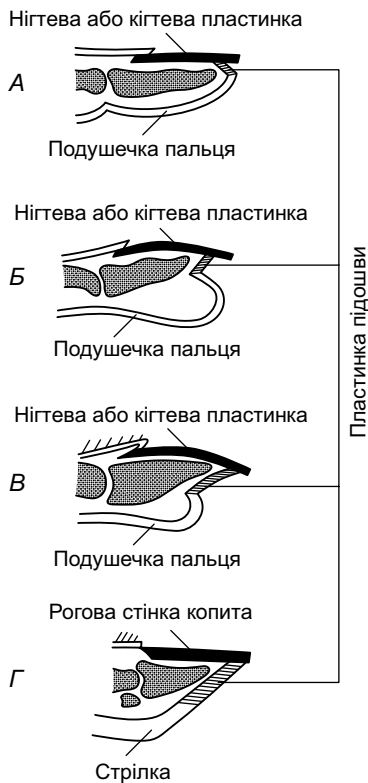
торкається навколишніх предметів (кінець морди, черево, кінцівки) і які мають у волосяній сумці багато нервових закінчень. Верхній ярус хутрового покриву утворений остьовим волоссям, нижній ярус – ниткоподібними, часто спіральюно закрученими тонкими пуховими волосинами, що відіграють особливо важливу роль у теплоізоляції тіла. У небагатьох ссавців хутро складається з однієї категорії волосся: літнє хутро оленів і кабанів – зі самої лише ості, хутро землерийв (кріт, сліпак) – з пуху. Щетина (свині) та голки (схидни, їжаки, їжатці) – видозмінені остьові волосини.

Звичайно волосся розташоване на тілі впорядковано. Зазвичай воно нахилене в певному напрямі, що забезпечує обтічність тіла потоками повітря і води. Головний напрям ворсу – від голови до хвоста. Характер ворсу змінюється в тих місцях, де на шкірі часто утворюються складки і розтяжки. Ворс тісно пов'язаний зі способом життя і характером руху. Наприклад, лінивці постійно висять на деревах униз спиною, і їхнє волосся укладене в напрямі від черева до спини, що можна пов'язати як із силою тяжіння, так і з впливом дощів. У підземних жителів (кроти, сліпаки), що нерідко пересуваються як переднім, так і заднім ходом, коротке волосся стоїть сторчма.

Подібний волосяний покрив мають жителі щільних трав'янистих заростей і підстилки (землерийки).

Хутро зношується і потребує заміни, яка відбувається під час линьки. У тропіках звірі линяють постійно по ходу зношування волосся (у мавп може тривати протягом усього року). Подібне явище в помірних широтах спостерігають у жителів нір, у яких швидко витираються деякі частини хутрового покриву; на цих ділянках відбувається часткова линька. У більшості видів помірних широт звичайно покриви змінюються двічі на рік – восени і навесні; линька супроводжується зміною структури хутра, а нерідко і його забарвлення. У разі зміни літнього вбрання на зимове збільшується щільність волосяного покриву, тому теплоізоляційна якість зимового волосяного покриву порівняно з літнім різко підвищується.

Кінцеві фаланги пальців більшості ссавців захищені роговими кігтями – похідними епідермісу (рис. 5.48). У деревних форм вони гострі й сильно загнуті, у рийних – видовжені та плоскіші. В усіх котових (крім гепарда) кігті втяжні; кіготь разом із кінцевою фалангою особливими сухожиллями притягується до дорзальної поверхні передостанньої фаланги і тому не затуплюється під час пересування. У багатьох приматів кігті перетворилися на нігті, прикриваючи кінці пальців тільки зверху;



**Рис. 5.48.** Поздовжні розрізи через кіготь мавпи (А) і ніготь людини (Б), кіготь собаки (В) і копито коня (Г)

знизу розвинута м'яка подушечка, що підвищує дотикові властивості пальців. Ускладнення кігтів привело до утворення копит – товстих рогових утворів, що охоплюють майже цілком кінцеву фалангу. Особливо добре копита розвинені у видів, які швидко бігають (коні, антилопи, козли та ін.).

Унаслідок значного розростання зроговілого епітелію утворюються роги у носорогів і роги порожнисторогих – порожнисті рогові чохла, що розміщені на кісткових стрижнях і зростаються з лобовими кістками. Роги оленів – кісткові утвори, похідні дерми; їх тварини щорічно скидають. У багатьох ссавців на хвості й на кінцівках розвиваються рогові луски, подібні до лусок плазунів (сумчасті, мідичеподібні, мишоподібні). У ящурів великі, ромбічні рогові луски, черепицеподібно налягаючи одна на одну, вкривають усе тіло. У броненосців (неповнозубі) панцир утворений кістковими щитками (похідні коріума), які вкриті зверху роговими пластинками – похідними епідермісу.

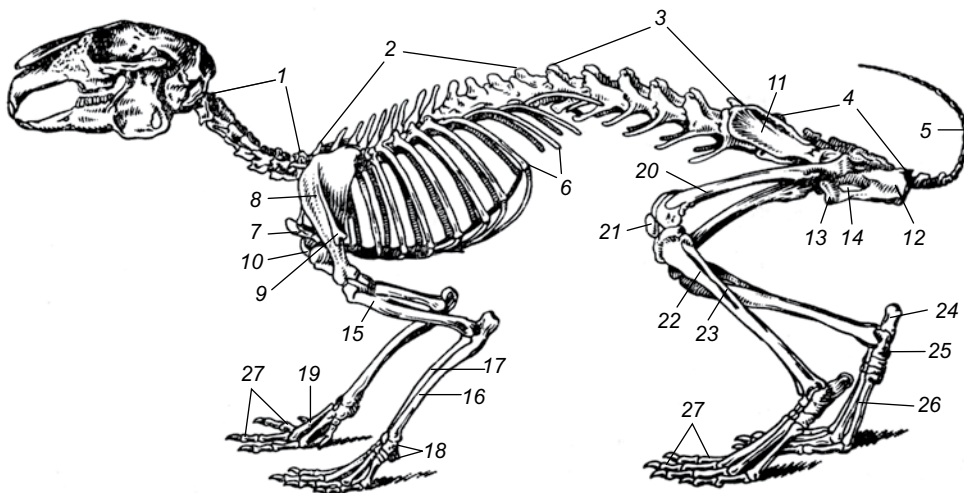
Отже, шкірний покрив ссавців виконує багато функцій. Секрети шкірних залоз підтримують її еластичність, захищають від намокання і проникнення інфекцій; запах секретів відіграє важливу роль у внутрішньовидових відносинах. Роговий шар епідермісу захищає шкіру від механічних ушкоджень, зменшує втрати води. Волосяний покрив і жирова підшкірна клітковина зменшують тепловіддачу, сприяють підтриманню сталої температури тіла. Окрім того, жирові запаси у підшкірній клітковині – енергетичний резерв. Діяльність потових залоз визначає участь шкіри у водно-сольовому обміні й терморегуляції. Пігменти волосся і шкіри забезпечують видоспецифічне забарвлення тварин.

У водних ссавців шкіра і волосяний покрив підвищують гідродинамічні властивості їхнього тіла. У китоподібних дуже товста шкіра без волосяного покриву з гладким і пружним епідермальним шаром та значним коріумом, сосочки якого особливо глибоко проникають в епідерміс. Проміжки між складно переплетеними еластиновими і колагеновими волокнами коріума заповнені жиром. Така конструкція шкіри забезпечує її високу пружність: прогинаючись під тиском, шкіра гасить турбулентні завихрення, що порушують плавне (ламінальне) обтікання водою тіла тварини. Цьому ж сприяють рефлекторні хвилі скорочень підшкірної м'язової тканини, що пробігають по тілу дельфіна з прискоренням руху. Щільне хутро водних ссавців (хохуля, бобри, видри, норки та ін.) має добре розвинену підпуш із покрученого волосся. Осткове та напрямне волосся має стрілоподібну форму і виступає над підпушкою; у воді їхня верхня частина відхиляється в протилежний до руху бік і лягає на пружний шар пухового волосся. Тому волосяний покрив цих тварин утворює пружну систему, аналогічну до пружної шкіри китоподібних.

**Скелет** ссавців вирізняється різноманітністю будови, що відповідає значній різноманітності способів їхнього руху.

Хребет складається з шийного, грудного, поперекового, крижового і хвостового відділів (рис. 5.49). Його характерна особливість – платицельна (з плоскими поверхнями) форма хребців, між якими розташовані хрящові міжхребцеві диски. Добре виражені верхні дуги. У шийному відділі – сім хребців, від довжини яких залежить

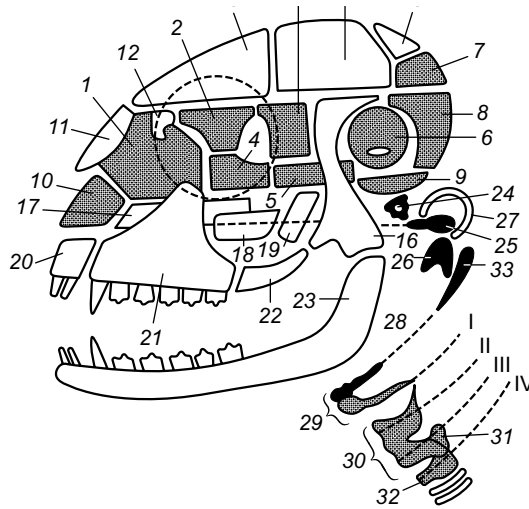
і довжина ший; тільки у ламантина і лінивця *Choloepus hoffmani* їх шість, а у лінивців роду *Bradypus* – 8–10. Шийні хребці дуже довгі у жирафа й дуже короткі у китоподібних, які не мають шийного перехвату. До хребців грудного відділу прикріплені ребра, які утворюють грудну клітку. Грудина, що їх замикає, плоска; лише у кажанів і рийних ссавців зі значно розвиненими передніми кінцівками (наприклад, крогів) є невеликий гребінь (кіль) для прикріплення грудних м'язів. У грудному відділі – 9–24 (частіше 12–15) хребців, останні 2–5 грудних хребців мають несправжні ребра, які не доходять до грудини. У поперековому відділі від двох до дев'яти хребців з добре розвиненими поперечними відростками. Крижовий відділ утворений 4–10 зрослими хребцями, з яких тільки два перші – справжні крижові, а решта – хвостові. Кількість вільних хвостових хребців коливається від 3 (у гібона) до 49 у довгохвостого яшура. Ступінь рухомості окремих хребців різний. У дрібних тварин, які бігають і повзають, вона велика по всій довжині хребта, тому їхнє тіло може вигинатись у різних напрямках і навіть згортатись у клубок. Менш рухомі хребці грудного і поперекового відділів є у великих за розмірами тварин, що швидко рухаються. У ссавців, які пересуваються на задніх кінцівках (кенгуру, тушканчик, стрибунець), найбільші за розмірами хребці є в основі хвоста і крижового відділу хребта, а далі вперед їхній розмір поступово зменшується. У копитних, навпаки, хребці, особливо їхні остисті відростки, крупніші в передній частині грудного відділу, де до них прикріплена потужні м'язи ший та частково передніх кінцівок.



**Рис. 5.49.** Скелет кроля:

1 – шийні хребці; 2 – грудні хребці; 3 – поперекові хребці; 4 – крижі; 5 – хвостові хребці; 6 – ребра; 7 – руків'я грудини; 8 – лопатка; 9 – акроміальний відросток лопатки; 10 – коракоїдний відросток лопатки; 11–13 – клубовий (11), сідничний (12) і лобковий (13) відділи безіменної кістки; 14 – замикальний отвір; 15 – плече; 16 – ліктьова кістка; 17 – променева кістка; 18 – зап'ясток; 19 – п'ясток; 20 – стегно; 21 – колінна чашечка; 22 – велика гомілкорова кістка; 23 – мала гомілкорова кістка; 24 – п'яtkорова кістка; 25 – таранна кістка; 26 – плесно; 27 – фаланги

Череп ссавців синапсидного типу. В ньому наявна вилична дуга, утворена кістками: верхньощелепна-вилична-луската. Від рептилій череп ссавців відрізняється помітно більшим об'ємом мозкової коробки, зменшенням кількості кісток (завдяки їхній редукції і зростанню) і приєднанням до хребта двома виростками (рис. 5.50). Нижня щелепа утворена лише однією парною кісткою – зубною, яка безпосередньо прикріплена до виличного відростка лускатої кістки. Зчленівна кістка нижньої щелепи рептилій зменшена у розмірах і перетворена в одну з кісточок середнього вуха ссавців – молоточок (*malleus*). Друга частина апарату середнього вуха ссавців утворена квадратною кісткою, що перетворилась у ковадло (*incus*); третя слухова кісточка – стремінце (*stapes*) – утворилась із верхнього відділу під'язикової дуги – гіомандибуляре – уже в земноводних і зберігається у всіх наземних хребетних.



**Рис. 5.50.** Схема черепа ссавців (темні – кістки, які заміщуються, світлі – покривні кістки): 1 – решітчаста; 2 – очноямково-клиноподібна; 3 – крило-клиноподібна; 4 – передня клиноподібна; 5 – основна клиноподібна; 6 – кам'яниста; 7 – верхня потилична; 8 – бічна потилична; 9 – основна потилична; 10 – залишок хрящового черепа (носова перегородка); 11 – носова; 12 – слізана; 13 – лобова; 14 – тім'яна; 15 – міжтім'яна; 16 – луската; 17 – леміш; 18 – піднебінна; 19 – крилоподібна; 20 – міжщелепна; 21 – верхньощелепна; 22 – вилична; 23 – зубна; 24 – стремінце; 25 – ковадло; 26 – молоточок; 27 – барабанна кістка; 28, 29 – залишки гіоїди і зябрових дуг утворюють під'язикову кістку і хрящі гортані; 30 – щитоподібний хрящ; 31 – черпакуватий хрящ; 32 – шилоподібний відросток – залишок гіоїди, який приростає до виличної кістки, I–IV – вісцеральні дуги

У черепній коробці чотири потиличні кістки зливаються в загальну потиличну кістку (*occipitale*); вона оточує великий потиличний отвір і утворює два потиличні виростки для зчленування з хребетним стовпом. Вушні кістки зростаються в парну (праву і ліву) кам'янисту кістку (*petrosus*) (рис. 5.50, б). Дно черепа утворюють непарні основна (*basisphenoides*) і передня (*praesphenoides*) клиноподібна, а попереду них у нюховій частині розвивається непарна решітчаста кістка (*ethmoides*).

Міжочномкову перегородку і передньонижню частину мозкової коробки утворюють парні основні кістки: очномково-клиноподібна (*orbitosphenoideum*) і крило-клиноподібна (*alisphenoideum*).

Склепіння черепа формують парні покривні кістки: носові, слізні, лобові, тім'яні й непарна міжтім'яна. Значну частину бічної стінки мозкової коробки утворюють парні покривні лускаті кістки, від кожної з яких відходить потужний виличний відросток, що з'єднується з виличною кісткою, яка, відповідно, приростає до верхньощелепної кістки. Утворена так вилична дуга обмежує очну ямку знизу. Дно черепа укріплюють парні покривні кістки: піднебінні та крилоподібні, – і непарний маленький леміш. Міжщелепні кістки у багатьох видів зливаються з верхньощелепними. Ділянка середнього вуха прикрита специфічною для ссавців барабанною кісткою (*tympanicum*), очевидно, утвореною з кутової кістки нижньої щелепи предків.

Для всіх ссавців характерне утворення кісткового піднебіння, що відділяє носовий хід від ротової порожнини; його формують піднебінні кістки і піднебінні відростки між- і верхньощелепних кісток. Завдяки кістковому піднебінню і його дальшій частині – м'якому піднебінню (сполучнотканинній перетинці) – отвори хоан зміщуються до гортані, що дає змогу дихати, коли ротова порожнина наповнена їжею. Шви між кістками ссавців, на відміну від швів у птахів, зберігаються все життя. Зуби гетеродонтні, розміщені в альвеолах.

Плечовий пояс спрощений і з'єднаний з осьовим скелетом тільки м'язами та зв'язками. Добре розвинена велика лопатка, на зовнішньому боці якої є гребінь (збільшення поверхні для прикріплення м'язів). Коракоїд зменшений і приростає до лопатки у вигляді коракоїдного відростка (залишається як самостійна кістка лише в однопрохідних). Ключиця є лише у тих ссавців, у яких передні кінцівки зберегли можливість рухів у різних площинах (кроти, кажани, примати, ведмеді, коти й ін.), а у решти вона зникає (псові, копитні), оскільки у них передні кінцівки рухаються лише в площині, що паралельна до площини тіла. Тазовий пояс складається з двох безіменних кісток, утворених злиттям клубових, лобкових і сідничних. Таз закритий: лобкові й сідничні кістки лівого та правого боків зростаються одна з одною по середній лінії (так утворюють симфіз).

Скелет парних кінцівок зберігає типові для наземних хребетних риси п'ятипалої кінцівки. На відміну від плазунів і подібно до земноводних, у ссавців на передній кінцівці рухомий суглоб розташований між кістками передпліччя і проксимальним рядом кісток зап'ястка, а на задній – між гомілкою та проксимальним рядом кісток плесна (гомілковостопний). Вихідний тип будови кінцівок у різних рядах ссавців унаслідок пристосування до різного типу пересування набув суттєвих змін: змінилася відносна довжина відділів кінцівок, конфігурація і товщина кісток, зменшилася кількість пальців тощо (рис. 5.51).

У кажанів незвично видовжені фаланги 2–5 пальців підтримують натягнуту перетинку, утворюючи крило. Передні лапи крота – це справжнє землерийне знаряддя; п'ясток і плесно мавп пристосовані для хапання, а задні кінцівки кенгуру і тушканчиків – до стрибків; однопалі ноги коня – до швидкого бігу по ущільненому ґрунті, а ласти китоподібних і сирен з укороченням відділів і збільшенням кількості

фаланг нагадують плавець кистеперої риби. Видовження кінцівок, що забезпечує пришвидшення рухів тварин, звичайно досягається видовженням кісток плесна і п'ястка (рис. 5.52). Перехід від стопо- до пальцеходіння, а в копитних – і до фалангоходіння, пришвидшує пересування.

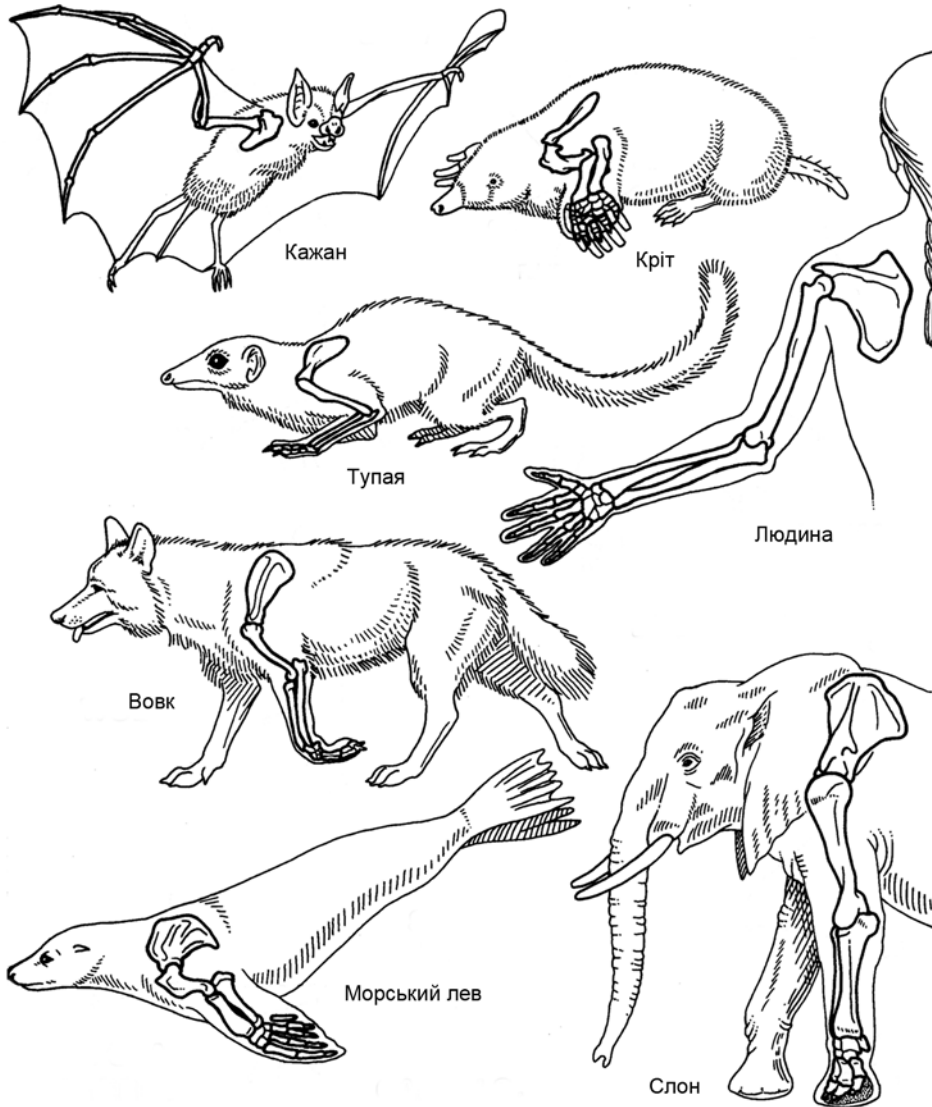
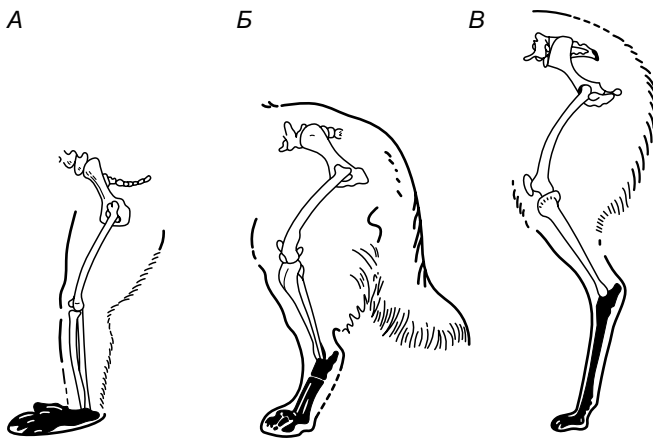


Рис. 5.51. Скелети кінцівок різних ссавців

У ссавців удосконалена гістологічна структура кістки. Трубочасті кістки кінцівок з найбільшим навантаженням в основній частині (діафізі) мають чітко виражену щільну пошарову (зонарну) будову. Їхні стінки збудовані з остеонів – укладених одна в одну трубочок, що складаються з кісткових пластинок, скріплених щільними

пучками колагенових фібрил. Між ними розташовані кісткові клітини, а у внутрішній порожнині такого остеона, у гаверсовому каналі проходить нерв і кровоносна судина, що забезпечує клітини кістки поживними речовинами і киснем (рис. 5.53). Проміжки між остеонами заповнені вставними кістковими пластинками. Кістка такої структури відрізняється незначною масою і великою міцністю. На поверхні вона має окістя (перистом) – щільну волокнисту сполучнотканинну оболонку, у якій проходять судини і нерви, які потім проникають у гаверсові канали. Внутрішня порожнина трубчастої кістки заповнена кістковим мозком – органом кровотворення. Верхні та нижні кінці трубчастої кістки – епіфізи – утворені з губчастої маси, що сформована складною системою поперечин і пластин, розміщених уздовж лінії найбільшого динамічного напруження, стискання й розтягування (рис. 5.54). Міцність кістки залежить від ступеня її мінералізації – частки солей кальцію, якими просякнута кісткова тканина. Вона найбільша в кістках, що витримують максимальне механічне навантаження. Ступінь мінералізації відрізняється у різних тварин: у китоподібних унаслідок відносної невагомості тіла у воді в скелеті значно менше мінеральних солей, ніж у скелеті наземних ссавців.

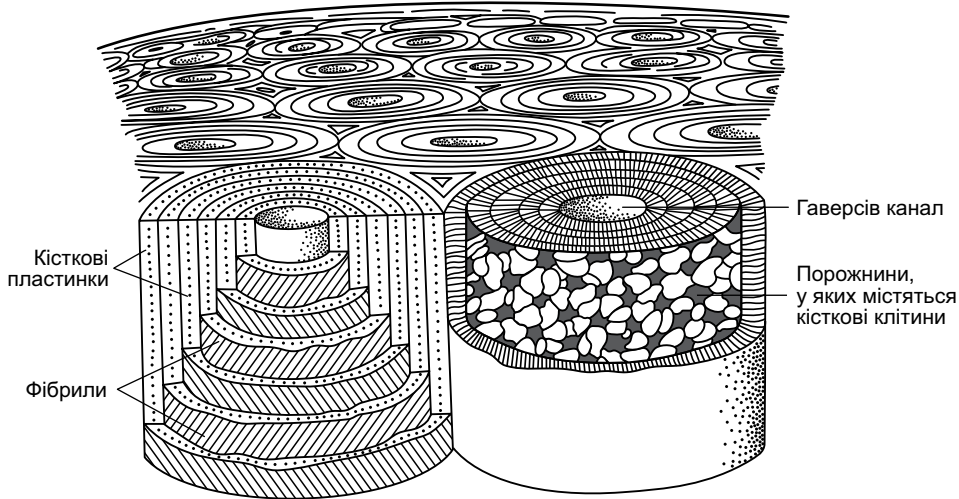


**Рис. 5.52.** Видовження кінцівок за рахунок підняття і видовження кісток стопи (затемнені):  
 А – мавпа (павіан), стопоходіння; Б – собака, пальцеходіння; В – лама, фалангоходіння

М'язи ссавців високодиференційовані і суттєво відрізняються в різних рядах і родинях залежно від способів пересування. Високого розвитку і диференціювання досягла жуйні м'язи, пов'язана з захопленням і механічною обробкою їжі. Складна підшкірна м'язова тканина бере участь не тільки в терморегуляції (зміна положення волосяного покриву, згортання тіла в клубок), а й у спілкуванні тварин: вона забезпечує рухи дотикових волосин (вібрисів) і відповідає за міміку, яка відіграє важливу роль у передаванні інформації, особливо у псоподібних і приматів. Куполоподібна діафрагма – м'язова стінка – розділяє грудну і черевну порожнини; її виникнення дало змогу різко інтенсифікувати вентиляцію легень. У багатьох м'язах ссавців міститься м і о г л о б і н (гемоглобін м'язів), що забезпечує резерв кисню. Його кількість максимальна в серцевому та скелетних м'язах, що напружено працюють. Най-



більший вміст міоглобіну у водних ссавців, що дає їм змогу довго залишатися під водою. У наземних ссавців (копитні, хижі, мишоподібні) кількість міоглобіну становить до 15–25% від усього гемоглобіну (кров + тканини тіла), а у китоподібних частка міоглобіну відповідає приблизно половині всього гемоглобіну. У кашалота в м'язах міоглобіну у 8–9 разів більше, ніж у наземних ссавців.



**Рис. 5.53.** Схема будови щільної речовини кістки. Два остеони: ліворуч – кісткові пластинки і фібрили; праворуч – кісткові клітини

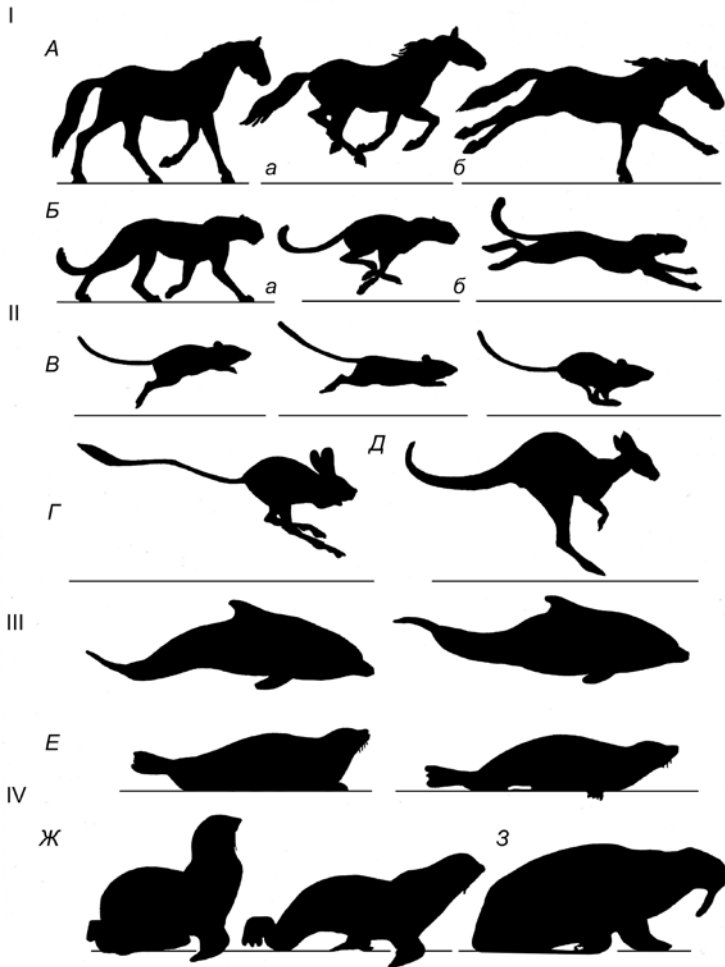
Рухи ссавців різноманітні. Швидкість пересування, як зазначено, залежить від довжини кінцівок і частоти кроків. Переміщення кінцівок під тіло, коли ліктявове зчленування обернене назад, а колінне – вперед, збільшило розмір кроку й ефективність роботи м'язів, оскільки різко зменшило витрати зусиль на підтримання тіла над ґрунтом. Перехід від стопоходіння до опори на кінці пальців не тільки сприяв видовженню кінцівки, а й збільшив відштовхувальну силу. Для прискорення руху важливим є збереження гнучкості хребта.

Із багатьох способів пересування поширені: галоп, під час якого задні ноги у стрибках заносяться далеко наперед від передніх (копитні, зайцеподібні, багато мишоподібних та ін.); крок і рись – пришвидшене переставлення кінцівок по діагоналі або попарно



**Рис. 5.54.** Схема будови трубчастої кістки

лівого і правого боків (інохідь). Двоноге пересування трапляється серед приматів; у тушканчиків і кенгуру воно набуває характеру рикошетного галопу на задніх кінцівках. Деревні форми лазять і стрибають. Плаваючі, водні ссавці (хохуля, видра, ондатра та ін.) працюють задніми кінцівками і частково хвостом. У китоподібних у воді інтенсивно вигинається тіло, а поштовхи відбуваються за участю хвоста; грудні плавці відіграють роль стабілізаторів. Подібно плавають і тюленеві, однак поштовх роблять задніми ластами. Вухаті тюлені на суші пересуваються порівняно легко, спираючись на передні й задні ласти, а справжні тюлені на це не здатні, завдяки особливостям будови скелета нижнього поясу кінцівок (рис. 5.55). Нарешті, кажани віртуозно опанували політ.



**Рис. 5.55.** Особливості локомоції ссавців:

I – типові форми руху: а – крок, б – дві фази галопу. А – кінь; Б – гепард; II – рикошетний біг рівнинних жителів: В – південна піщанка; Г – тушканчик; Д – великий сірий кенгуру; III – фази плавання дельфіна афаліни; IV – пересування на суші ластоногих: Е – звичайний тюлень; Ж – морський котик; З – морж

Швидкість пересування дуже різна. Землерийки, полівки (нориці) розвивають швидкість 4–7, слон і кріль – до 40, морський котик під час плавання – до 27 км/год. Деякі антилопи здатні пересуватися зі швидкістю до 80 км/год, таку ж швидкість, однак на коротких дистанціях, розвиває й лев. Найшвидшим ссавцем вважають гепарда: переслідуючи здобич, від досягає швидкості 105–115 км/год (розгін до 75 км/год за 2 секунди). Кажани в польоті рухаються зі швидкістю 25–30 км /год, а найліпші літуні – бульдогові кажани – до 60 км/год.

**Травна система.** Живлення ссавців дуже різноманітне. Вегетативні частини деревних, чагарникових і трав'янистих рослин слугують основою харчування копитних, хоботних, зайцеподібних і мишоподібних (полівки, бабаки, ховрахи, бобри); мишоподібні (особливо тушканчики, цокори, сліпаки та ін.) охоче споживають підземні частини рослин. Водними рослинами живляться сирени. Насіння і плоди є кормом для мишей, білок, бурундуків, сонь; насіння і плоди у великих кількостях поїдають ведмеді, олені, кабани, куниці. Чисельність соболів визначена не тільки забезпеченістю тваринними кормами (дрібними гризунами), а й урожаєм кедрових горішків та інших плодів. Плодами живляться крилани (Megachiroptera). Окремі спеціалізовані групи кажанів і деякі сумчасті живляться нектаром квітів, а південноамериканські кажани-вампири ссуть кров великих за розмірами ссавців. Безхребетні становлять корм для більшості мідцеподібних і кажанів (крім криланів), а також для мишей і тушканчиків, ховрахів і білок, дрібних і навіть великих псоподібних (ведмеді). Морський планктон є основним кормом найбільших сучасних ссавців – вусатих китів. Серед псоподібних ссавців лише деякі живуть винятково з великої живої здобичі (переважно котові), тоді як більшість урізноманітнює раціон рослинними кормами. Псоподібні нерідко нападають на здобич, більшу від них, і успішно добувають її, використовуючи індивідуальні переваги – силу, раптовість нападу, спритність (мустелові, леопарди та ін.), або полюючи групами (вовки, леви).

Еволюційно виникла харчова спеціалізація, яка не тільки позначилася на будові (рис. 5.56) та функціях організму різних ссавців, а й визначила особливості їхньої поведінки, використання території, утворення і характер угруповань (стада копитних, колонії ховрахів, бабаків) і загальну рухливість. Як і у птахів, потреба в їжі у ссавців пов'язана з їхньою теплокровністю. Оскільки ж температура тіла ссавців нижча, ніж температура птахів, то вони потребують порівняно меншу кількість їжі. Найдрібніші тварини (наприклад, землерийка-крихітка масою 1,5–2,5 г) з'їдають за добу їжі у 2–4 рази більше від маси тіла, перериваючи періоди живлення сном; без корму вони не можуть прожити більше 5–8 год. Більші за розмірами ссавці споживають порівняно меншу кількість їжі, живляться у певний час доби і мають більш або менш тривалий нічний чи денний відпочинок. Ритми добової активності ссавців певною мірою визначені харчовою спеціалізацією.

Добування, збирання і механічна обробка їжі відбуваються за допомогою ротового апарата – губ, язика, щелеп і зубів, а також кінцівок, а у хоботних – хобота. Форма черепа і співвідношення його основних частин – щелеп, носової частини, очниць і мозкової порожнини – визначені розвитком органів чуття, мозку й щелепного



**Рис. 5.56.** Відмінності у зовнішньому вигляді ссавців, пов'язані з особливостями живлення.  
 Парнокопитні: А – жирафа (живиться листям дерев); Б – бізон (живиться трав'янистою рослинністю). Хижі: В – рись (підкрадається і вичікує здобич); Г – вовк (вистежує і переслідує здобич); Д – ласка (ловить дрібних гризунів у їхніх норах)

апарата і тісно пов'язані зі способом добування та складом їжі. Наприклад, є відмінності в будові губ у двох видів носорогів: у білого носорога розширена морда з широкими губами сприяє живленню трав'яною рослинністю, а у чорного носорога, який поїдає головно гілки дерев і чагарників, морда трохи загострена, а на верхній губі розвинутий пальцеподібний хапальний придаток (рис. 5.57, А, Б). Вузька

морда, довгий з китицею на кінці язик у нектароїдній летючій миші (див. рис. 5.57, В) або витягнута морда і довгий клейкий язик мурахоїдів, ящурів, трубокзубів – приклади подібних адаптацій.



Рис. 5.57. Форма губ у чорного (А) і білого (Б) носорогів. Вузька морда і довгий з китицею язик нектароїдного кажана *Glossophaga* (В)

Травний тракт ссавців відрізняється більшою, ніж у плазунів і птахів, довжиною та диференціюванням його відділів і різноманітністю травних залоз. Саме це забезпечує високоефективне використання різноманітної їжі. Цьому сприяє також максимальний розвиток серед хребетних тварин так званого симбіотичного травлення: використання бактерій, грибів і найпростіших кишкової трубки для перетравлювання рослинних, багатих на клітковину кормів, що їх не можуть розщепити і гідролізувати свої ферменти. Ці симбіонти слугують і додатковою поживою для хазяїна (див. нижче).

Ротова порожнина починається переддвер'ям – порожниною між м'ясистими губами (які є тільки у ссавців), щокми і щелепами. У хом'яків, бурундуків і мавп тут утворені защічні мішки, куди тварини збирають корм і потім переносять у сховища. Губи звичайно мають дотикові клітини. М'ясистих губ немає у однопрохідних і китоподібних.

Щелепи сучасних ссавців мають зуби різної форми і призначення. Зуби поділяють на різці (*incisivi*), ікла (*canini*), передкутні (*praemolares*) і кутні (*molares*). Різці, ікла та передкутні мають дві генерації (молочні замінюються на постійні), кутні – тільки одну. У тюленевих і зубатих китів зуби недиференційовані. Гетеродонтність ссавців – важливе пристосування, що вдосконалює живлення і травлення.

Різні ряди ссавців відрізняються за складом і будовою зубів. Вихідним, очевидно, був суцільний ряд із порівняно слабо диференційованих зубів. Частково він зберігся у мідичеподібних, кажанів, частково у приматів і псоподібних. Однак у кожній групі він зазнав адаптивних змін. У дрібних мідичеподібних (землерийок), що мають витягнуту вузьку морду, зубні ряди з витягнутими вперед різцями утворили своєрідний пінцет, яким зручно захоплювати й утримувати дрібну здобич (комахи, черви та ін.), а горбкуватими, що мають гострі верхівки, кутніми зубами трошити хітиновий покрив. Зубний ряд псоподібних зазнав більшого диференціювання:

гострі різці, великі ікла й кутні з ріжучими краями. Ікла як засіб захоплення і придушення здобичі, досягли найбільшого розвитку у вимерлого шаблезубого тигра.

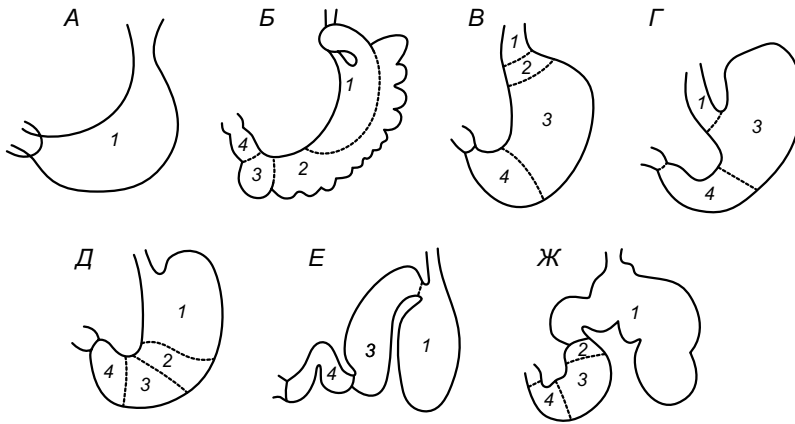
У мавп живлення переважно м'якими плодами призвело до слабшого диференціювання зубного ряду: ікла невеликі, а кутні мають горбкуваті або плоскі жуйні поверхні. У мишоподібних різці з гострими ріжучими краями; кількість різців менша (по два у верхній і нижній щелепі), ікла зникли, а корінні набули горбкуватої або плоскої жуйної поверхні з перетинками (валиками) з емалі; така поверхня здатна перемелювати найгрубші частини рослин. У мишоподібних різці, а у частини видів і корінні ростуть протягом усього життя. У слонів є лише пара різців на верхній щелепі (бивні) та по одному великому справжньому корінному у верхній і нижній щелепах; загальна кількість зубів – лише шість. У інших ссавців їх більше. Для з'ясування кількості й видової ідентифікації застосовують зубні формули, у яких відображена кількість зубів у половині верхньої та нижньої щелеп. Типи зубів позначають початковими літерами їхньої латинської назви. Зубна формула виглядає так:

кабан I 3/3 C 1/1 PM 4/4 M 3/3=44 зуби;  
заєць I 2/1 C 0/0 PM 3/2 M 3/1=28 зубів.

У вусатих китів зуби закладаються в ембріональному стані, однак пізніше зникають. Одночасно по боках ротової порожнини, уздовж зовнішніх країв верхніх щелеп утворюються епідермальні валики, які пізніше розростаються, роговіють і розділяються на ряд трикутних пластин, основи яких занурені у тканину ясен. Кількість пластин у різних видів коливається від 160 до 500. Ці пластини, які називають к и т о в и м в у с о м, несуть китиці з переплечених рогових волокон і слугують для відціджування планктонних організмів: зімкнувши щелепи і піднявши язик, кит витісняє воду з ротової порожнини.

Рогові валики на піднебінні мишоподібних і копитних беруть участь у переїранні рослинної їжі. На дні ротової порожнини лежить м'ясистий язик, що бере участь у пережовуванні й ковтанні їжі, а в копитних – і у збиранні їжі. У котових рогові сосочки на язика дають змогу здирати м'ясо з кісток жертви. Довгий, червоподібний і клейкий язик мурахоїдів – знаряддя для добування мурашок і термітів із їхніх гнізд (завдовжки 60 см і кріпиться до грудини). Слизові виділення трьох пар великих і кількох дрібних слинних залоз, що відкриваються в роту порожнину, утворюють слину, в якій містяться ферменти, що розщеплюють крохмаль уже під час пережовування їжі. У слині рослиноїдних тварин їх більше, ніж у м'ясоїдних. У слизовій ротової порожнини і язика розміщені смакові сосочки. Пережована їжа достатньо змочена слиною їжа з ротової порожнини через глотку і стравохід потрапляє у шлунок. Стравохід більшості ссавців – це тонкостінна трубка з гладенькими м'язами. Лише у жуйних копитних він має поперечно-посмуговані м'язи, за їхньою допомогою їжа (жуйка) зі шлунка самовільно відригується назад у роту порожнину для додаткового пережовування. Шлунок відокремлений від стравоходу і кишечника й добре розвинений у всіх ссавців. Його розміри, форма і будова змінюються в різних рядах (рис. 5.58). У однопрохідних шлунок має форму простого мішка і не має травних залоз. Однокамерний шлунок псоподібних, приматів

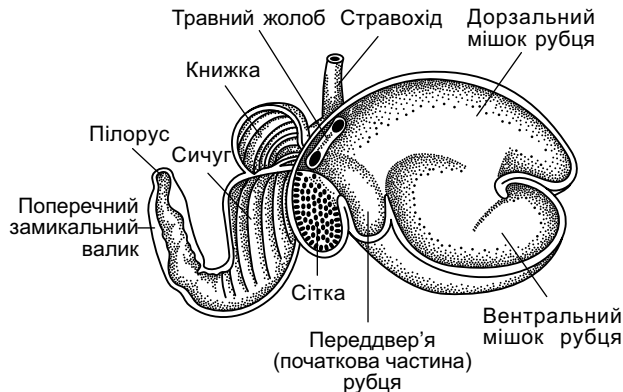
і мідисеподібних за формою нагадує реторту, епітелій його стінок має численні травні залози. У живленні жуйних переважають грубі рослинні корми, тому їх шлунок складається з рубця, сітки, книжки і сичуга (рис. 5.59): перші три відділи (рубць, сітка і книжка) утворюють так званий передшлунок і вистелені багат шаровим епітелієм; у передшлунок немає травних залоз і в ньому відбувається лише бактеріальне бродіння за участю симбіонтів, які можуть існувати лише в нейтральному або слабколужному середовищі. Розщеплення рослинної їжі симбіонтами відбувається в рубці, де накопичується лише злегка пережована їжа; бродіння посилюється після повторного пережовування жуйки і змочування її слиною, яка має слабколужну реакцію. У сітці та книжці продовжується бродіння і механічне перетирання їжі. Обробка шлунковим соком відбувається тільки в сичугу, який має кисле середовище.



**Рис. 5.58.** Схема будови шлунків ссавців:

А – ехидна; Б – кенгуру; В – людина; Г – заєць; Д – даман; Е – дельфін; Ж – бик;

1 – багат шаровий епітелій стравоходу; 2–4 – одношаровий епітелій з кардіальними (2), фундальними (3) та пілоричними (4) залозами



**Рис. 5.59.** Шлунок жуйного ссавця (вівці):

1 – стравохід; 2 – травний жолоб; 3 – дорзальний мішок рубця; 4 – вентральний мішок рубця; 5 – переддвер'я (початкова частина) рубця; 6 – сітка; 7 – книжка; 8 – сичуг; 9 – пілорус; 10 – поперечний замикальний валик

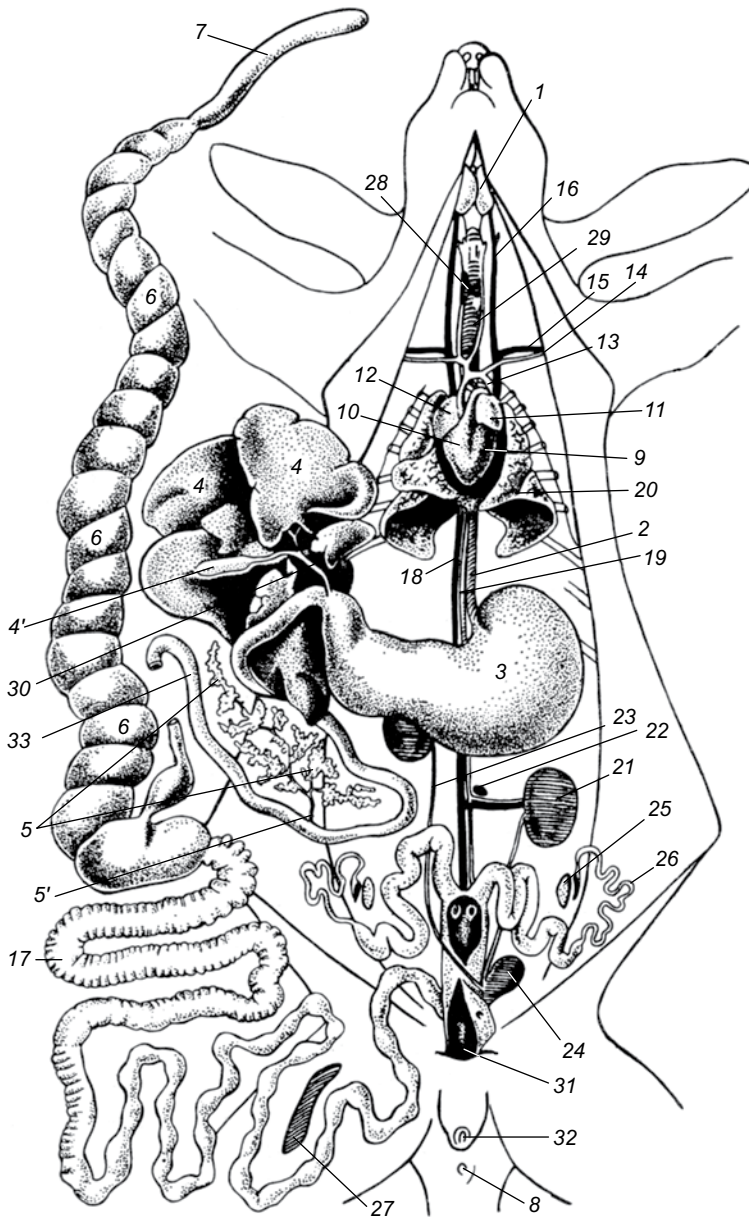
У лінивців шлунок слугує переважно місцем накопичення їжі; він сягає 20–30% від маси тіла і завжди заповнений їжею, яка повільно надходить у кишечник і просувається по ньому з малою швидкістю (інколи до тижня). Складний шлунок китоподібних, зуби яких не можуть подрібнювати їжі, забезпечує її механічну обробку під час перистальтичних рухів стінок. У мурахоїдів подрібнення їжі відбувається в пілоричній частині шлунка, яка має тверду кутикулярну вистилку зі сильно розвиненими м'язами. Шлунковий сік китоподібних і мурахоїдів вирізняється активністю і розкладає (гідролізує) навіть такі стійкі речовини, як хітин (інші тварини його зазвичай не перетравлюють).

Травні залози шлунка неоднакові. У найближчому до стравоходу відділі є кардіальні залози розгалуженої форми; у середньому відділі домінують важливі для травлення фундальні залози, які слабо галузяться, а в прилеглому до кишечника пілоричному – пілоричні залози. Шлунковий сік, що його виділяють залози, містить соляну кислоту (до 0,4–0,5%) і ферменти – пепсин (розкладає білки), ліпазу (розкладає жири) й деякі інші.

Кишечник ссавців (рис. 5.60) розділений на тонку, товсту і пряму кишки; початкову частину тонкої кишки називають дванадцятипалою кишкою; на межі тонкого і товстого відділів відходить велика сліпа кишка, що зменшується в розмірах або зовсім зникає у небагатьох м'ясоїдних тварин. Як і у шлунку, стінки в кишечнику складаються з трьох шарів: внутрішнього слизистого з травними залозами, м'язового з поздовжньо і поперечно розташованими гладкими м'язовими волокнами і зовнішньої серозної оболонки. Залози стінок тонкої кишки виділяють різноманітні травні ферменти; тут же відбувається перетравлювання і всмоктування основних поживних речовин. У товстий відділ кишечника надходить розріджена їжа з важкими для перетравлювання частинками. Там і особливо у сліпій кишці розвиваються бродильні процеси за участю бактерій, грибків і найпростіших, аналогічно до процесів у складному шлунку жуйних. У прямій кишці відбувається зворотнє всмоктування води і формування калових мас.

У тварин, що живляться рослинними кормами, виникає проблема отримання незамінних амінокислот, які містяться лише у тваринних білках. Вивіркові (вивірки, ховрахи та ін.) вирішують цю проблему, енергійно поїдаючи дрібних тварин. Хом'яки та полівки, шлунок яких не має травних залоз і вистелений кутикулою ніби для захисту стінок від пошкоджень грубими кормами, використовують шлунок як бродильний чан, де розмножуються найпростіші, здатні розкласти клітковину. Потрапляючи з харчовою масою в кишечник, вони перетравлюються і дають хазяїнові необхідні білки. Ще більших масштабів аналогічні процеси набули у складних шлунках копитних, яких можна навіть назвати «протистоїдами», оскільки вони використовують інфузорій та інших найпростіших, що розмножуються у рубці, сітці та книжці. Зайцеподібні як бродильні чани мають лише сліпу і товсту кишки, проте симбіонти, які там живуть, не можуть бути перетравлені, бо в цих відділах немає потрібних ферментів (пепсину) і кислого середовища. У них виникає явище к о п р о ф а г і ї (поїдання калових мас), оскільки лише так можуть





**Рис. 5.60.** Загальне розташування внутрішніх органів самки кроля:

1 – підщелепна слинна залоза; 2 – стравохід; 3 – шлунок; 4 – печінка (відкинута догори); 4' – жовчний міхур; 5 – підшлункова залоза; 5' – протока підшлункової залози; 6 – сліпа кишка; 7 – її червоподібний відросток; 8 – анальний отвір; 9 – лівий шлуночок серця; 10 – правий шлуночок серця; 11 – ліве передсердя; 12 – праве передсердя; 13 – дуга аорти; 14 – ліва підключична артерія; 15 – ліва підключична вена; 16 – ліва яремна вена; 17 – товста кишка; 18 – задня порожниста вена; 19 – аорта; 20 – ліва легеня; 21 – ліва нирка; 22 – ліва надниркова залоза; 23 – правий сечовід; 24 – сечовий міхур; 25 – лівий яєчник; 26 – лівий яйцепровід; 27 – селезінка; 28 – щитоподібна залоза; 29 – трахея; 30 – жовчна протока; 31 – піхва; 32 – статевий отвір; 33 – дванадцятипала кишка

бути перетравлені тварини – симбіонти кишечника. У цьому разі відбувається поїдання екскрементів, найбагатших на тваринні білки.

Довжина кишечника і співвідношення його відділів у різних ссавців відповідають складу їхньої їжі. У кажанів кишечник довший від тіла в 1,5–4,0 рази, у мідичеподібних – у 2,5–4,5, у вовка – у 6,5, у мишоподібних (піщанок, морських свинок) – у 5–12, коня – у 12, а у вівці – у 29 разів довший від тіла. Живлення багатими на клітковину кормами завжди супроводжується не лише загальним видовженням кишечника, а й збільшенням відносних розмірів товстих і особливо сліпої кишки.

Травні залози – печінка і підшлункова залоза – беруть участь не лише у перетравлюванні, виробляючи активні ферменти, а й у загальних обмінних і видільних процесах, а також у їхньому гормональному регулюванні. Протоки печінки (жовчна протока) і підшлункової залози впадають у передню частину тонкої кишки – дванадцятипалу кишку. Відносний розмір печінки зменшується зі збільшенням розмірів тіла. Наприклад, печінка землерийки масою 18–20 г становить 5–6% маси тіла, а печінка кита – лише 1%. Підшлункова залоза збільшує розміри і секреторну активність зі збільшенням частки рослинних кормів.

Низка специфічних пристосувань забезпечує існування ссавців у разі сезонних змін доступних кормів. Частина цих пристосувань – спільна з іншими тваринами. Зокрема, накопичення запасів резервних речовин (жиру в підшкірній клітковині й порожнині тіла, глікогену в печінці) у сприятливі сезони (жирування) та їхнє використання в несприятливі періоди. У деяких ссавців маса жирових запасів може сягати 40% від маси тіла. У багатьох видів чітко виражена зміна кормів. Наприклад, лосі, зайці та багато інших травоядних, які влітку живляться зеленими частинами рослин, узимку поїдають суху траву, пагони, кору дерев і чагарників. Для деяких ссавців характерне запасання їжі, подібне до запасання у суспільних комах.

У несприятливий період багато ссавців впадає у стан заціпеніння (сплячку), що є альтернативою збереження активності завдяки запасанню їжі. Сплячка пов'язана або з нестачею, або з недоступністю кормів; звичайно припадає на період літньої посухи; не простежується у тропічних лісах із достатніми запасами їжі й у тундрі, де тривалість несприятливого періоду дуже велика. Зафіксовано, що в разі особливо несприятливих умов – у сильні морози і заметілі – по кілька діб не покидають сховища, відсипаючись у гніздах, куниці, вивірки й деякі інші види.

До періоду сплячки організм готується. Відбувається перебудова багатьох фізіологічно-біохімічних процесів під впливом і контролем нейрогуморальної системи, яка відображає ендогенні ритми і реагує на сезонні зміни умов життя, передусім – погіршення можливостей добування їжі. Такий механізм забезпечує попередню підготовку організму і дає змогу пристосовуватися до конкретних умов року. Зміни поведінки і характеру обміну речовин забезпечують накопичення перед сплячкою значних запасів жиру в підшкірній клітковині й порожнині тіла, аскорбінової кислоти (вітамін С) у тканинах, глікогену і вітаміну Е в печінці. Тварини шукають або будують сховища, у яких вони проведуть сплячку: у печерах – кажани, у дуплах – вовчки, у барлогах – ведмеді, у норах – різні мишоподібні тощо.

Є декілька типів сплячки, а саме:

- 1) з и м о в и й с о н властивий ведмедю, борсуку, єноту, єноту уссурійському. У звірів під час сну зменшується інтенсивність дихання і кровообігу, температура тіла знижується лише на 2–7°C, а загальний рівень метаболізму – на 50–70% (Слоним, 1961). Потурбовані звірі легко і швидко прокидаються; переривається сон і за умов тривалих відлиг. Самки ведмедів під час зимового сну народжують малят. Тривалість зимового сну визначена погодними умовами і доступністю їжі. Наприклад, бурі ведмеді в середній смузі лежать у барлозі з листопада по квітень, а на Кавказі – лише з грудня по лютий (в деяких районах у теплі безсніжні зими взагалі не сплять);
- 2) с п р а в ж н я с п л я ч к а, що переривається з підвищенням температури. Тварини впадають у заціпеніння, що супроводжується значним зменшенням інтенсивності дихання і кровообігу, зниженням температури тіла, втрачають здатність реагувати на подразники (звуки, дотик тощо). Повільно прокидаються лише за умов довготривалих відлиг. Зокрема, у цей період кажани ловлять у печерах комах, хом'яки і бурундуки використовують зібрані запаси їжі;
- 3) с п р а в ж н я б е з п е р е р в н а с п л я ч к а супроводжується глибшим заціпенінням, за якого інтенсивність дихання і кровообігу зменшується в 10–20 разів, обмін речовин знижується у 20–40 разів, а температура тіла – до 5–1°C (Калабухов, 1956; Слоним, 1961). Найрізкіші зовнішні подразники (звуки, біль тощо) і короткочасні підвищення температури не призводять до пробудження. За період сплячки маса тіла знижується на 30–40%, причому передусім використовуються запаси жиру. Така сплячка характерна для їжаків, частини кажанів і багатьох мишоподібних (бабаки, ховрахи, тушканчики, соні). З висиханням рослинності ховрахи впадають у заціпеніння ще влітку; літня сплячка переходить у зимову, і тварина стає активною лише наступної весни, провівши у стані заціпеніння 6–8 місяців.

**Дихальна система.** У газообміні ссавців провідну роль відіграють легені, а також у ньому бере участь слизова поверхня дихальних шляхів і частково шкіра; крізь шкіру потрапляє лише 1% необхідного тварині кисню. Носова порожнина розділена на переддвер'я, дихальний і нюховий відділи. Функція переддвер'я – вловлювання порівняно великих часток (пилу), що проникають з повітрям. Переддвер'я більше розвинене у жителів степових і пустельних районів, де повітря особливо запилене. Дрібні часточки пилу вловлюються у дихальному відділі носової порожнини, яка вистелена слизовою оболонкою з миготливим епітелієм, що має багато кровоносних капілярів, тут відбувається не тільки подальше очищення повітря від механічних домішок, а й також його знезаражування бактерицидно активними речовинами слизу; одночасно під час проходження між складками носової раковини повітря зволожується і зігрівається кров'ю, яка проходить по капілярах, віддаючи частину кисню. Нюховий відділ, розширений виростами бічних стінок, утворює лабіринт порожнин, вистелених нюховим епітелієм. Проходячи крізь хоани у глотку, повітря потрапляє в гортань. В основі гортані є кільцеподібний перснеподібний хрящ,

характерний для всіх наземних хребетних. Передню і бічні стінки гортані утворює наявний тільки у ссавців щитоподібний хрящ. Черпакуваті хрящі розташовані з боків спинної частини гортані. До переднього краю щитоподібного хряща прилягає тонкий надгортанник (рис. 5.61), який прикриває вхід у гортань під час проходження їжі через глотку. Голосові зв'язки – парні складки слизової оболонки, розташовані між щитоподібним і черпакуватим хрящами. Голоси більшості ссавців обмежені переважно низькочастотним діапазоном, що, однак, не перешкоджає можливості передавання ними складної та місткої інформації.

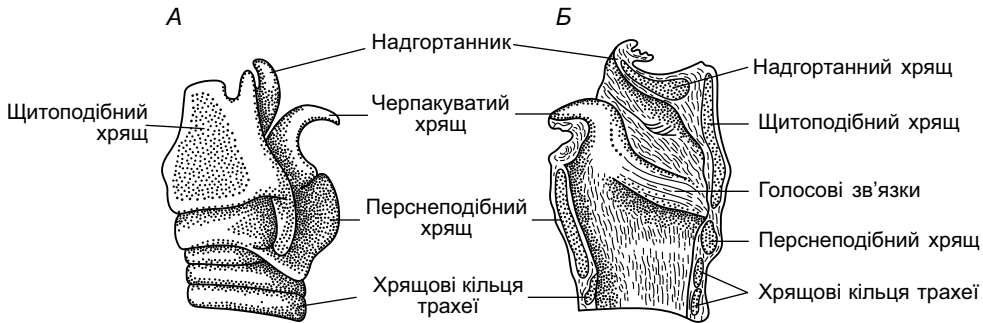


Рис. 5.61. Гортань корови: А – вигляд збоку; Б – сагітальний переріз

До гортані прилягає трахея, яку підтримують хрящові кільця. Трахея розділена на два бронхи, що відрізняються від неї лише меншим діаметром; у легенях бронхи діляться на ще дрібніші трубочки, утворюючи бронхіальне дерево (рис. 5.62). Найдрібніші трубочки – бронхіоли – відкриваються в розширення, вистелені дихальним епітелієм – альвеоли розміром 25–400 мкм, у стінках яких галузяться численні капіляри. Така структура легень збільшує їхню дихальну поверхню, яка в 50–100 разів більша від поверхні тіла. Відносний розмір поверхні, через яку в легенях відбувається газообмін, більша у тварин із високою активністю і рухливістю.

Відносне збільшення легень простежується у високогірних і водних ссавців. У китів є кільцеподібні м'язи, яка замикає вхід в альвеоли і дає змогу затримувати в них повітря навіть на значних глибинах.

Механізм дихання ссавців подвійний. У разі так званого реберного дихання за допомогою міжреберних м'язів змінюється об'єм грудної клітки; у разі діафрагмального – той же об'єм змінюється шляхом опускання і підймання м'язової грудинно-черевної перепони – діафрагми. У різному поєднанні обидва механізми функціонують у всіх ссавців; у псоподібних переважає перший механізм, у копитних – другий. Кількість подихів у дрібних тварин із вищим рівнем метаболізму вища порівняно з великими; у коня вона дорівнює 8–16, у щура – 100–150, у миші – 200 за хвилину. Під час пересування частота дихання зростає. Дихання бере участь у терморегуляції. Часте, однак неглибоке дихання псоподібних (поліпноє) збільшує випаровування з поверхні верхніх дихальних шляхів, сприяє віддачі тепла. Прискорення глибокого дихання, посилюючи газообмін у легенях, збільшує теплопродукцію організму за низьких температур.

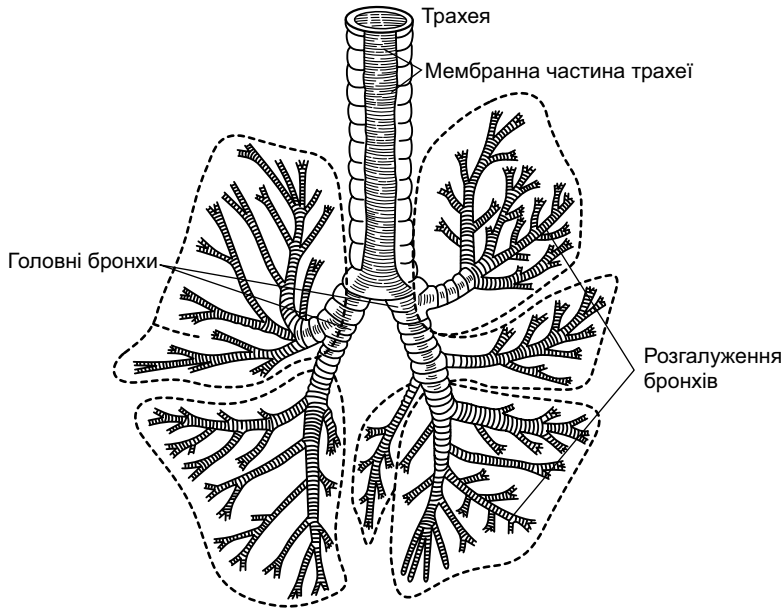


Рис. 5.62. Розгалуження бронхів у легенях ведмедя бурого

**Кровоносна система.** У ссавців, як і у птахів, велике і мале кола кровообігу відокремлені (роз'єднані). Від лівого шлуночка чотирикамерного серця відходить одна ліва дуга аорти. У більшості видів від неї відділяється коротка безіменна артерія, що розділена на праву підключичну і сонні (праву та ліву) артерії; ліва підключична артерія відходить самостійно. Спинна аорта – продовження лівої дуги – відгалужує судини до м'язів і внутрішніх органів (рис. 5.63).

Лише у небагатьох ссавців однаково розвинені обидві порожнисті вени; у більшості видів права передня порожниста вена приймає в себе безіменну вену, утворену злиттям яремної та лівої підключичної вен. Несиметричні і рудименти задніх кардинальних вен нижчих хребетних – так звані непарні (хребетні) вени – характерні тільки для ссавців. У більшості видів ліва непарна вена з'єднана з правою непарною веною, яка впадає у праву передню порожнисту вену. Характерно, що немає ворітної системи нирок; це пов'язано з особливостями видільних процесів.

Лімфатичні судини відкриваються у венозні судини біля серця. Вони починаються лімфатичними капілярами, що збирають міжтканинну рідину (лімфу). У лімфатичній системі ссавців немає лімфатичних сердець (пульсуючі ділянки судин), проте є лімфатичні вузли (залози), функція яких – очищення лімфи від хвороботворних мікроорганізмів за участю фагоцитарних клітин – лімфоцитів. За хімічним складом лімфа подібна до плазми крові, однак бідніша на білки. У лімфатичних судинах, що контактують із травним трактом, лімфа збагачена жирами, молекули яких не можуть проникнути крізь щільні стінки капілярів кровоносних судин, та легко проходять крізь проникніші стінки лімфатичних судин. Форменими елементами лімфи є різні типи лімфоцитів (білих кров'яних тілець).

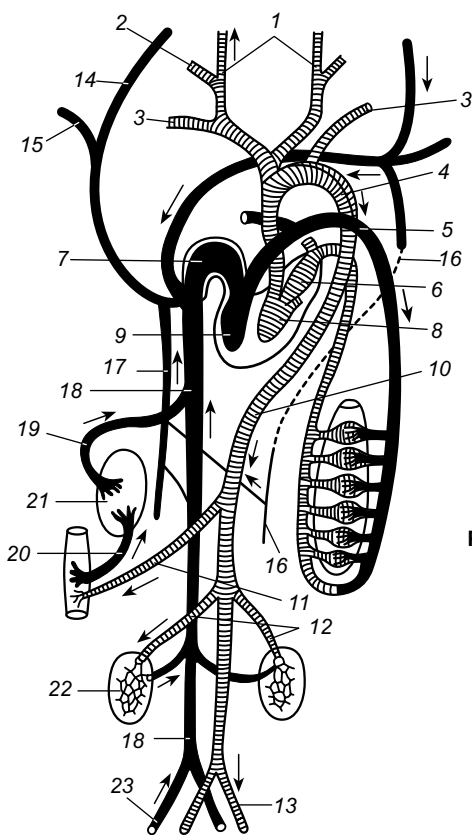


Рис. 5.63. Схема кровоносної системи ссавців:

1, 2 – зовнішня і внутрішня сонні артерії; 3 – підключична артерія; 4 – ліва дуга аорти; 5 – легенева артерія; 6 – ліве передсердя; 7 – праве передсердя; 8 – лівий шлуночок; 9 – правий шлуночок; 10 – спинна аорта; 11 – нутрощева артерія; 12 – ниркова артерія; 13 – клубова артерія; 14 – яремна вена; 15 – підключична вена; 16 – ліва непарна вена; 17 – права непарна вена; 18 – задня порожниста вена; 19 – печінкова вена; 20 – ворітна вена печінки; 21 – печінка; 22 – нирка; 23 – клубова вена

Кровотворні органи спеціалізовані. Кістковий мозок продукує еритроцити, гранулоцити і тромбоцити; селезінка і лімфатичні залози – лімфоцити; ретикуло-ендотеліальна система – моноцити.

Речовини аглютиніни, лізини, преципітини й антитоксини нейтралізують або знищують шкідливі речовини, що потрапили у кров. Дрібні еритроцити ссавців не мають ядер, що збільшує ефективність перенесення ними кисню, оскільки на власне дихання вони витрачають кисню в 9–13 разів менше від еритроцитів птахів і у 17–19 разів менше від еритроцитів амфібій. Відносний розмір серця більший у рухливіших і дрібніших тварин. У великих за розмірами видів маса серця становить 0,2–0,7% від маси тіла, у дрібних – до 1,0–1,5; у кажанів – 1,3%.

Частота пульсу за хвилину в миші дорівнює 600, у собаки – 140, у бика і слона – 24. У водних тварин кількість серцевих скорочень зменшується після занурення (у тюленя з 180 у надводному стані до 60–30 під водою), що дає змогу економніше використовувати запаси кисню в легенях і повітроносних порожнинах. Одночасно полегшується вирівнювання тиску крові, яке в разі швидкого занурення китоподібних (100–140 м/хв) помітно змінюється за короткий проміжок часу. В усіх водних ссавців різко збільшена кількість міоглобіну в м'язах. Запаси кисню в їхньому організмі розподілені так (%):

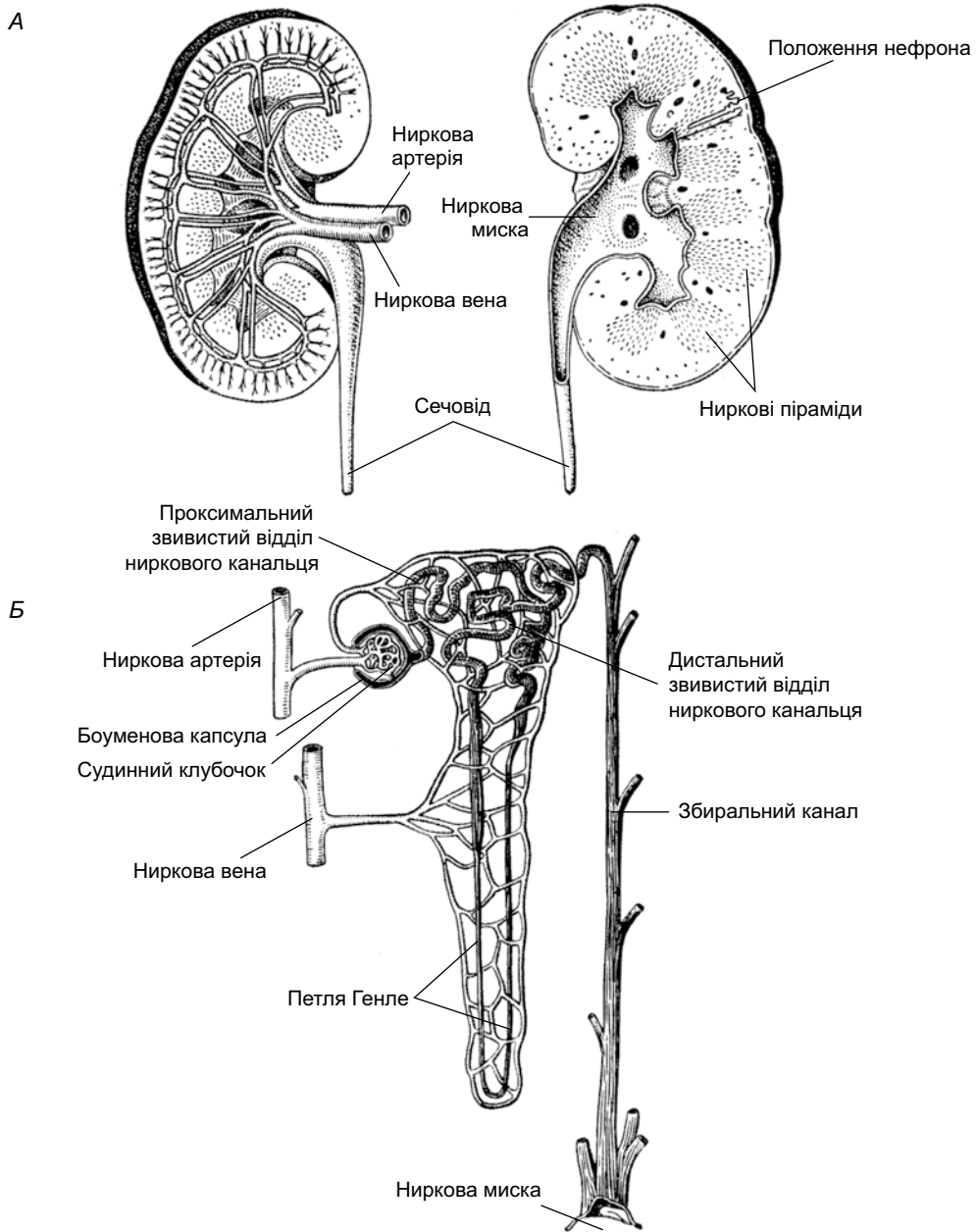
## Розподіл запасів кисню людини і кита

	Легені	Кров	М'язи	Інші органи
Людина	34	41	13	12
Кит	9	41	41	9

**Видільна система і водно-сольовий обмін.** У ссавців як основний продукт азотистого обміну виводиться сечовина: за цією ознакою ссавці стоять ближче до амфібій. Водно-сольовий обмін відбувається переважно через нирки, його регулюють гормони задньої частки гіпофіза, що впливають на діурез (сечовипускання) і зворотне поглинання (реабсорбцію) води з первинної сечі (фільтрату) в ниркових каналцях. Також у водно-сольовому обміні у ссавців беруть участь як шкіра з її потовими залозами, так і кишкова трубка.

Нирки ссавців, як і інших амніот, метанефричні; мають власні вивідні канали – сечоводи, що впадають у сечовий міхур. Протока сечового міхура відкривається у самців у копулятивний орган, а в самок – у переддвер'я піхви. У клоачних (яйцекладних) вивідні канали впадають у клоаку. Нирки бобоподібні, лежать по боках хребта. На поздовжньому перерізі нирки видно, що вона складається з двох шарів. У зовнішньому (кірковому) шарі розташований фільтрувальний апарат – гломерули. Г л о м е р у л а – це клубочок кровоносної судини, яку оточує боуменова капсула. Від капсули починається вивідний канал, що має чотири відділи: проксимальний звивистий, петлю Генле, дистальний звивистий і збиральний канал. Усе разом має назву нефрон (рис. 5.64). Збиральні канали є загальними для групи нефронів: так утворюються добре помітні на розрізі піраміди, або частки, нирок. Отвори збиральних каналів відкриваються в ниркові миски, від яких починаються сечовивідні канали.

Фільтрат у боуменовій капсулі представлений плазмою крові без білків, яка ще має значну кількість корисних для організму речовин (цукри, вітаміни, амінокислоти, солі, вода). Вони виводяться двома шляхами – дифузією через стінки різних відділів каналців нефронів, що підлягає дії основних фізичних законів (різниця концентрації в каналцях і навколишній тканині нирки) і активною реабсорбцією за участю ферментів, зв'язаних з мембранами клітин стінок каналців. У проксимальному звивистому відділі відбувається активна реабсорбція цукру, вітамінів, амінокислот, хлоридів і частково іонів натрію. Вода та йони натрію виводяться у петлі Генле, яка сильно розвинена у ссавців. Її частини, по яких ідуть протилежно спрямовані потоки первинної сечі, обмежені тканинами, у міжклітинних рідинах яких осмотичний тиск максимальний біля верхівки петлі (мозковий шар нирки) і мінімальний у кірковому шарі. У мозковому шарі відбувається виведення води, що дифундує в інтерстицій тканини нирки, а звідти – у кровоносні судини, внаслідок чого підвищується концентрація сечі. Виведення йонів натрію відбувається в тому ж відділі за участю ферментних систем (активна реабсорбція). Реабсорбція води й інших речовин дуже велика. Наприклад, людина за добу через ниркові клубочки фільтрує приблизно 180 л (первинна сеча), а виводить з організму за той же час лише 1–2 л (кінцева сеча). У водному балансі деяку роль відіграє і пряма кишка, стінки якої всмоктують воду з калових мас (особливо характерно для напівпустельних і пустельних тварин).



**Рис. 5.64.** Нирка ссавців: А – поперечний переріз нирки людини; Б – будова нефрона

Забезпечені водою жителі зволених біотопів мають значний водний обмін. Жителі напівпустельних біотопів більшу частину води отримують, поїдаючи соковиті частини сукулентних рослин. Їхні шкірно-легеневі втрати води мінімальні,



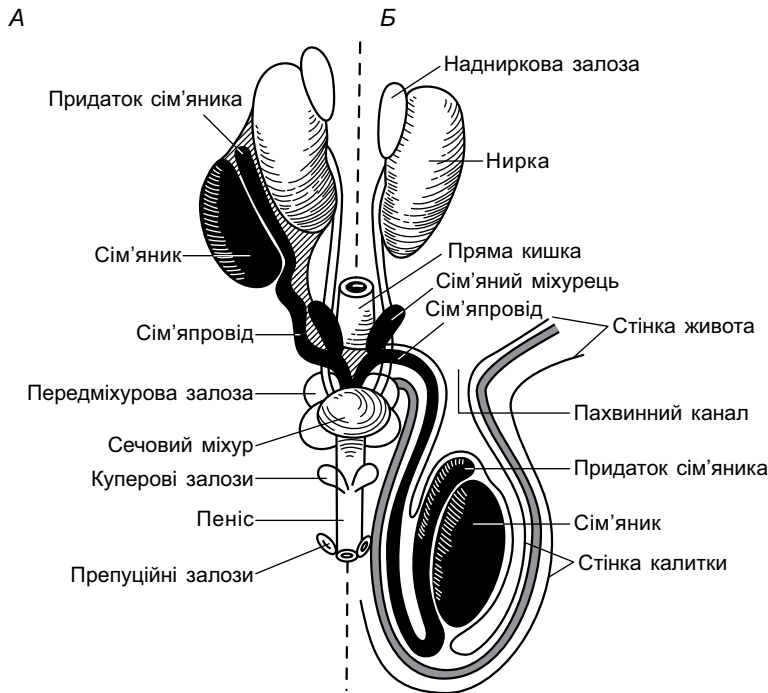
наприклад, за температури 20°C у порівняно вологолюбного виду тамариксової піщанки – 170 см<sup>3</sup>, а в жителя посушливих біотопів великої піщанки – лише 50 см<sup>3</sup> на 1 кг маси за 1 год. Справжні пустельні ссавці здатні поїдати майже сухі корми і практично не пити протягом усього життя, задовольняючи потреби завдяки метаболічній воді, що утворюється в організмі. Верблюди в багаті на корми і вологі сезони запасують жир, який втрачають у період посухи і недостатньої кількості корму. У процесі використання жиру утворюється певна кількість води. Під час відпочинку і сну верблюди знижують температуру тіла, що також зменшує витрату води.

**Статева система і розмноження.** Ссавці вирізняються високим ступенем турботи про потомство на всіх етапах його розвитку. Їм властивий розвиток в утробі самки, протягом якого зародок росте завдяки речовинам тіла матері, отримуючи їх через особливий орган – п л а ц е н т у. Лише однопрохідні ссавці відкладають великі, багаті на жовток яйця.

У всіх ссавців після народження молоді тварини зв'язок з матір'ю не припиняється, оскільки дитина живиться молоком. Однак і після завершення вигодовування молоком зв'язки між батьками і потомством, зазвичай, певний час зберігаються. Це забезпечує можливість навчання молодняка – передавання потомству накопиченого батьками індивідуального досвіду. Такий зв'язок поколінь, який дає змогу накопичувати популяційно-видовий досвід, називають сигнальною спадковістю, або сигнальним передаванням інформації. Це явище поширене серед птахів і особливо характерне для ссавців. Якісно іншого рівня набуває воно у людини з її розумом і другою сигнальною системою, основою діяльності якої є виробничо-суспільні відносини.

Статеві органи ссавців побудовані складніше, ніж у інших амніот (рис. 5.65). Сім'яники парні, розташовані у задній частині черевної порожнини (клоачні, деякі мідицеподібні, неповнозубі, хоботні, китоподібні, сирени, носороги) або перемістились у к а л и т к у – шкірястий виріст, що сполучений з порожниною тіла пахвинним каналом (сумчасті, псоподібні, копитні, примати). До сім'яника прилягає витягнуте по осі тіло – придаток сім'яника (*epididymis*) – скупчення вивідних проток сім'яника (залишок переднього відділу мезонефричної нирки). Від придатка відходить вольфів канал – сім'япровід, що впадає біля основи статевого члена в його сечостатевий канал. Перед впаданням у канал сім'япроводи утворюють часточкові розширення – сім'яні міхурці (*vesicula seminalis*), секрет яких бере участь в утворенні сперми. У мишоподібних секрет виділяється після викидання сімені у статеві шляхи самки і, застигаючи, закупорює їх після копуляції.

Біля основи статевого члена розміщена передміхурова залоза (*prostate*), секрет якої утворює рідке середовище сперми. Статевий член (*penis*) має печеристі тіла, що оточують сечостатевий канал; наповнення їхніх порожнин кров'ю забезпечує пружність копулятивного органа. У деяких ссавців (хижі, тюленеві, мишоподібні та ін.) його міцність збільшує спеціальна кістка (*os penis*). Зі статевим членом пов'язані також куперові та препуційні залози; перші беруть участь в утворенні рідкої частини сперми (еякуляту), а другі виділяють пахучий секрет, що сприяє розпізнанню особинами протилежної статі та виникненню статевого збудження партнерів.



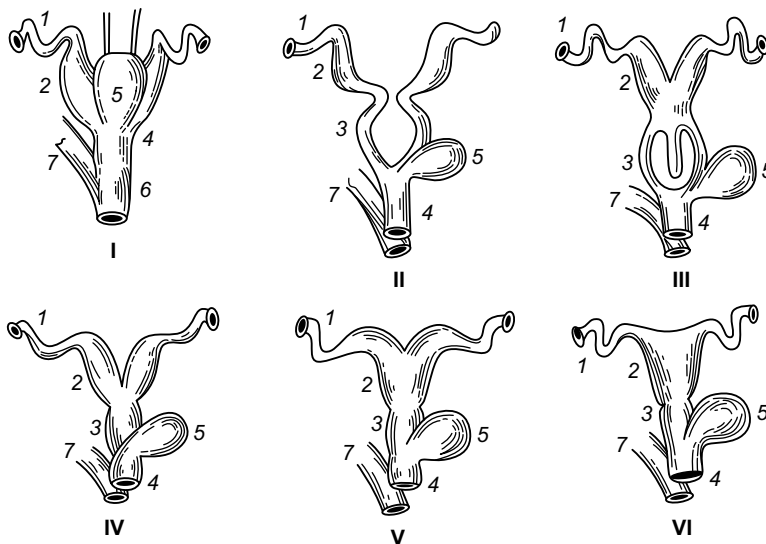
**Рис. 5.65.** Чоловічі статеві органи ссавців: А – сім'яники, розташовані в черевній порожнині; Б – сім'яники в мошонці

Парні яєчники самок завжди лежать у порожнині тіла й прикріплені до спинної стінки черевної порожнини брижами. Розмір яєчників помітно менший, ніж у решти хребетних. Парні яйцепроводи, гомологічні муллеровим каналам, відкриваються в порожнину тіла біля яєчників лійками, що вистелені миготливим епітелієм. Верхній тонкий і звивистий відділ яйцепроводу називають фаллопієвою трубою, а нижній розширений, з м'язовими стінками – маткою. У клоачних матки відкриті в сечостате-вий синус клоаки; у решти ссавців клоака зникла. У сумчастих нижня частина яйце-проводів перетворена в парні піхви, які інколи зростаються кінцями і відкриваються в переддвер'я піхви (сечостате-вий синус). У плацентарних ссавців нижні ділянки яй-цепроводів зливаються в непарну піхву (*vagina*). Якщо кожна матка відкривається у піхву самостійним отвором, то її називають подвійною (багато мишоподібних, сло-ни та ін.); у двороздільній матці права та ліва матки зрослися кінцями і відкриті у піхву загальним отвором (мишоподібні, деякі псоподібні, свині), а у дворогій – зрослися приблизно на половину своєї довжини (мідицеподібні, хижі, копитні, кито-подібні). У частини лиликоподібних і приматів права та ліва матки злиті в єдину про-сту матку, в яку відкриваються права та ліва фаллопієві труби (рис. 5.66).

Піхва переходить у короткий розширений сечостате-вий синус (переддвер'я піхви), у який відкривається і протока сечового міхура. У стінці переддвер'я піх-ви розташований невеликий виріст із печеристими тілами – клітор, гомологічний

копулятивному органу самців. Переддвер'я піхви відкриті назвні щілиноподібним сечовим отвором, обмеженим згортками шкіри – статевими губами. Розташовані тут шкірні залози виділяють пахучий секрет.

Яйцеві клітини – оогонії – утворюються в яєчниках із зачаткового епітелію; вони ростуть і перетворюються в ооцити; кожен ооцит оточують фолікулярні клітини, утворюючи первинний фолікул. До часу розмноження ооцит починає рости, накопичуючи жовток, а його оболонка розростається і між нею та яйцеклітиною – ооцитом – утворюється заповнений рідиною простір. Фолікул перетворюється у графів міхурець, що видається на поверхні яєчника. Потім оболонка міхурця тріскає і яйцеклітина випадає в порожнину тіла (відбувається овуляція), звідки переходить у фаллопієву трубу, де й відбувається запліднення. Утворений на поверхні яєчника рубець заповнюють кров'яні згустки, він проростає лютеїновими клітинами, що містять жовтий пігмент і виконують гормональні функції. Так у яєчнику утворюється жовте тіло, що виділяє гормон прогестерон. У разі запліднення яйцеклітини і настання вагітності розвивається жовте тіло, а прогестерон стимулює імплантацію зародка в стінку матки, одночасно затримуючи утворення нових граафових міхурців і овуляцію до закінчення вагітності.



**Рис. 5.66.** Схема еволюції яйцепроводів у ссавців:

I – клоачного; II – нижчого сумчастого (опосум); III – вищого сумчастого (кенгуру); IV – VI – плацентарного ссавця з подвійною (IV), дворогою (V), простою (VI) матками:

1 – фаллопієва труба; 2 – матка; 3 – піхва; 4 – сечостатевий синус; 5 – сечовий міхур; 6 – клоака; 7 – пряма кишка

Оболонки зародка сумчастих ссавців у період розвитку лише прилягають до стінки матки, викликаючи частковий гістоліз її поверхневих шарів. У частини видів утворюється зачаток зародкової частини плаценти внаслідок зростання зовнішньої стінки алантоїса зі серозою, однак без утворення ворсинок, що проникають у товщу

стінок матки. Живлення зародка відбувається завдяки жовтку яйця і секреторним виділенням клітин стінки матки. У плацентарних ссавців виникає справжня плацента: зрослі ділянки серози і зовнішньої стінки алантоїса утворюють хоріон (зародкову частину плаценти), вирости (ворсинки) якого занурені у стінку матки; у цьому місці матка розпушується й утворює материнську частину плаценти. Саме тоді посилюється гістоліз тканин матки, і кровоносні судини зародка тісніше контактують зі судинами материнського організму. Це полегшує живлення зародка речовинами крові матері (гемотрофне живлення). Утворення плаценти називають імплантацією зародка. Плацента може мати різну будову: її називають дифузною, коли ворсинки розміщені рівномірно по всьому хоріону, або часточковою, коли вони зібрані в окремі групи, чи дискоїдальною, коли ворсинки зосереджені в одному місці, утворюючи диск і т. д. Ступінь зв'язаності зародкової та материнської плацент неоднаковий, за цією ознакою розрізняють відпадну і невідпадну плаценти. У першому випадку зв'язок настільки глибокий, що під час пологів частина стінки матки відривається і виводиться назовні у вигляді посліду.

У одних видів дитинчата ссавців народжуються безпорадними, в інших – здатними до активних дій. Новонароджені сумчасті особливо дрібні. Вони недорозвинені, їх доношують у спеціальних сумках. Тому у сумчастих тривалість вагітності невелика: опосум – 12 днів, гігантський кенгуру – 38–40 днів. Чим більші розміри тварини, тим зазвичай триваліший період вагітності. Залежить він і від екології виду. Мідицеподібні народжують недорозвинених малят після 13–19 днів вагітності; вагітність триває 54–73 дні; у тварин, що народжують малят у норах із теплими гніздами, вагітність нетривала (хатня миша – 18 днів, сіра полівка – 16–23; ондатра – 25–26 днів); більша вона у великих за розмірами бабаків (30–40 днів). У звірів, які не мають добре влаштованих сховищ, вагітність триваліша: у нутрії – близько 130 днів, леопарда – 120, бурого ведмеда – 200 днів. Найтриваліша вагітність у тварин, малята яких відразу після народження слідують за самкою: у копитних – 150 (свині) – 290 (бики) днів; у білого носорога – 540 днів, у слонів – понад 600 днів; довготривала вона у тюленевих (морж – 200 днів) і китоподібних (270–365 днів).

Інколи вагітність продовжується латентним періодом, коли зародок на деякий час припиняє розвиток. Така діпауза дає змогу відкласти пологи до сприятливого періоду. Вона виявлена для так званих діестральних видів, тобто тих, що мають два періоди статевої активності. Наприклад, у борсука перша тічка проходить у липні–серпні, а друга – у жовтні. Запліднені в липні яйця перебувають у спокої до глибокої осені, а запліднені в жовтні розвиваються без діпаузи; дитинчата народжуються навесні. У горностає запліднені під час весняної тічки самки приводять малят через два місяці, а запліднені в серпні–вересні – тільки через 8–9 місяців. У козулі запліднені в першу тічку (липень–серпень) яйця сповільнено розвиваються до грудня, а запліднені під час осінньої тічки (листопад–грудень) затримки розвитку не мають. У куниці й соболя справжня тічка припадає на середину – кінець літа, а друга (несправжня) – на початок весни. Вона пов'язана з імплантацією діпаузованих яєць (пологи відбуваються навесні).

Швидкість постнатального (після народження) розвитку ссавців на перших стадіях пов'язана зі складом молока, яким мати вигодовує малят. Молоко ссавців має всі необхідні для розвитку речовини: білки, жири, вуглеводи, вітаміни, солі. Швидкість розвитку тим вища, чим більший у молоці вміст білків і жирів.

Розмноження ссавців ритмічне, тобто впорядковане у часі. Його можливості визначені тривалістю статевих циклів, які розпочинаються після статевого дозрівання. Терміни статевого дозрівання широко варіюють. Найплодовитіші дрібні тварини: полівки досягають статевої зрілості у віці 1,5–2 місяці, миші – 2–3 місяці, ондатра – 5 місяців, зайці – близько року. Більші за розміром звірі починають розмножуватися пізніше: вовки, куниці, лисиці й соболи – на другому році життя, тигри, ведмеді, багато видів тюленів і китоподібних – на 3–4-му році, олені – на 2–4-му році життя, носороги і слони – у 10–15 років. Статева зрілість у великих за розміром мавп настає у віці 10–12 років. Частота розмноження та його періодичність пов'язані зі смертністю і тривалістю життя. Висока плодючість – важливе пристосування дрібних ссавців, які фізіологічно нестійкі та мають численних і небезпечних ворогів. Вона компенсує їхню високу загибель. Багато мишоподібних потенційно здатні розмножуватися протягом цілого року, навіть у суворих умовах Арктики. Наприклад, зимове розмноження існує у норвезького лемінга. Багато разів його реєстрували також у сибірського лемінга. Зимове розмноження спостерігали у мишей і полівок, піщанок і хом'яків у лісовій, степовій та пустельній зонах. Щурі й миші хатні в людському помешканні також здатні розмножуватися протягом усього року. Велика амплітуда коливань плодючості і смертності дає змогу пояснити дуже мінливу чисельність названих вище тварин. Решта видів зазвичай розмножується в певний період року. Тривалість репродуктивного циклу залежить від тривалості вагітності. Пологи завжди припадають на сприятливий для вигодовування молоді період, переважно на весну. У період розмноження овуляція і тічка самок циклічно повторюються до запліднення. Такі статеві естральні цикли звичайно складаються з чотирьох фаз: передтічки (*prooestrus*), тічки (*oestrus*), післятічкового періоду (*metaoestrus*) і періоду спокою (*disoestrus*). Естральний цикл у дрібних мишоподібних триває близько 6 днів, у собак – 9–14, у копитних (кіз, овець, корів) – 17–24 дні.

Готовність до розмноження і приуроченість часу парування до певного періоду забезпечуються складним регуляторним механізмом, який діє за сигналами зовнішнього середовища. У помірних і високих широтах таким сигналом є зміна довжини світлового дня. Для видів із весняною тічкою сигнальне значення має збільшення довжини дня (багато тварин), для ратичних, які утворюють пари восени, – його скорочення, а для вовків – короткий зимовий день. Зміна світлового режиму впливає на нейрогіпофіз, який стимулює виділення передньою часткою гіпофіза гонадотропних гормонів, що, відповідно, впливають на гонади. У низьких широтах значення сигнального фактора можуть мати й інші періодичні явища природи, що передують наближенню сприятливого для розмноження періоду (в пустелях і саванах – опади, у тропічних лісах – дозрівання основних кормових рослин або їхніх плодів тощо). Навіть у тропічних лісах із їхнім постійним теплим і вологим кліматом розмноження ссавців зазвичай сезонне, хоча у різних видів припадає на певні періоди року.

Загальна плодючість ссавців, завдяки високому рівню і різноманітним формам турботи про потомство, невелика. У дрібних мишоподібних з високою смертністю виводок може сягати 12 малят (звичайно 5–6), а розмноження триває протягом усього року (до шести приплодів на рік). Зайці та вивірки дають 2–3 приплоди на рік, кожен із яких зазвичай становить від трьох до восьми малят (до 12). Вовки, лисиці, коти, соболі, куниці, горностаї розмножуються раз на рік і мають виводки з 3–6 малят. Раз на рік народжують 1–2 малят порожнисторогі, олені, тюлені й дельфіни. Слони, вусаті кити, тигри, деякі великі котові розмножуються раз на 2–3 роки, народжуючи зазвичай 1–2 малят. Плодючість змінюється залежно не лише від зовнішніх умов (забезпеченість їжею, погода), а й від щільності (чисельності) популяції: у разі її зростання збільшується частка ялових (не беруть участі в розмноженні) самок і зменшується розмір виводків.

Тривалість життя слонів становить 70–80 років, псових – 10–15, великих котів і китів – 30–40, вивіркових – 8–10, дрібних мишоподібних – 1–3 роки.

Псоподібні та мишоподібні в період розмноження утворюють пари або складні сім'ї (парцели мишоподібних, прайди левів). Такі групи з кількох самців, самок і молодих особин краще забезпечують виховання потомства. Вони часто зберігаються і після періоду розмноження. У стадних оленеподібних, тюленевих, китоподібних у період парування утворюються тимчасові «гареми», які складаються з кількох самок на чолі зі самцем-домінантом. Після парування самки з молодняком інколи утворюють окремі угруповання. Окремо тримаються поза періодом розмноження самці й самки кажанів.

**Ендокринна система** ссавців принципово подібна до гормональної системи решти хребетних тварин. Відмінності полягають не стільки у складі й кількості гормонів, скільки в посиленні їхньої активності та спеціалізації. Особливо це стосується гормонів, які беруть участь у здійсненні статевого циклу, вагітності й лактації (у самок – естрогени, пролактини, у самців – андрогени). Тісний взаємозв'язок гормональної діяльності ендокринних залоз між собою і центральною нервовою системою забезпечує узгоджений перебіг усіх життєвих процесів організму (в тому числі інтенсивності й характеру метаболізму, їхнього підлаштування до змінних умов зовнішнього середовища). Як і у птахів, розвиток вторинних статевих ознак у ссавців визначений не лише статевими відмінностями в характері генотипу, а й гормонами статевих залоз.

**Нервова система.** Головний мозок ссавців, зберігаючи спільні з іншими хребетними риси, відрізняється принциповими особливостями, що виділяють його в особливий кортикальний тип.

У головному мозку ссавців найбільшого розміру і складності досягає передній мозок. Більша частина мозкової речовини зосереджена в корі півкуль, тоді як смугасті тіла порівняно невеликі. Кора переднього мозку формується внаслідок розростання нервової речовини стінок бічних шлуночків. Утворене в такий спосіб мозкове склепіння називають вторинним, або неопаліум (*neopallium*); його зачатки з'являються

у амфібій, більше помітні у рептилій і птахів. Неопаліум складається з нервових клітин і безм'якотних волокон (сіра речовина мозку). Обидві півкулі з'єднані між собою комісурою з білих (мієлінових) волокон. Комісуру називають мозолистим тілом. Тіла нейронів у корі півкуль розташовані пошарово, утворюючи своєрідні екранні структури (рис. 5.67). Така організація мозку дає змогу просторово відобразити зовнішній світ на підставі інформації, що надходить від органів чуття. Екранні структури характерні для найважливіших мозкових центрів ссавців, тоді як у інших хребетних вони трапляються зрідка, переважно в зорових центрах. Нова кора великих півкуль слугує центром вищої нервової діяльності, який координує роботу інших відділів мозку (рис. 5.68). Лобові частки відповідають за спілкування тварин, у тому числі акустичне; у людини вони пов'язані з мовою, тобто з другою сигнальною системою.



Рис. 5.67. Пошарове розташування нервових клітин у корі півкуль переднього мозку ссавців

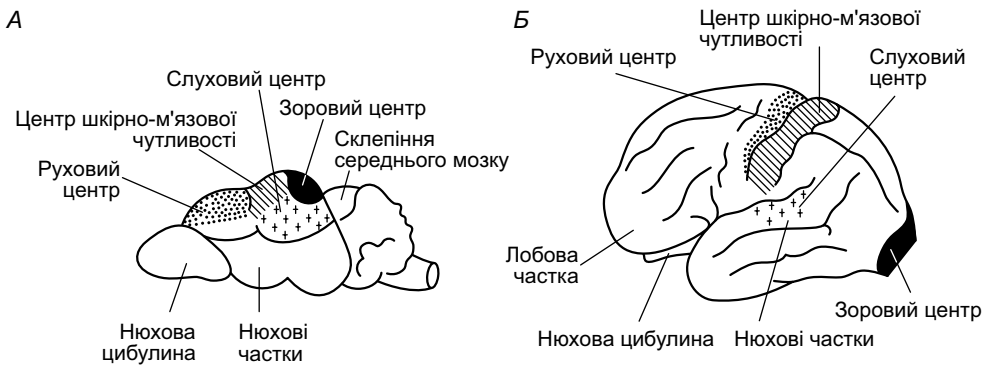


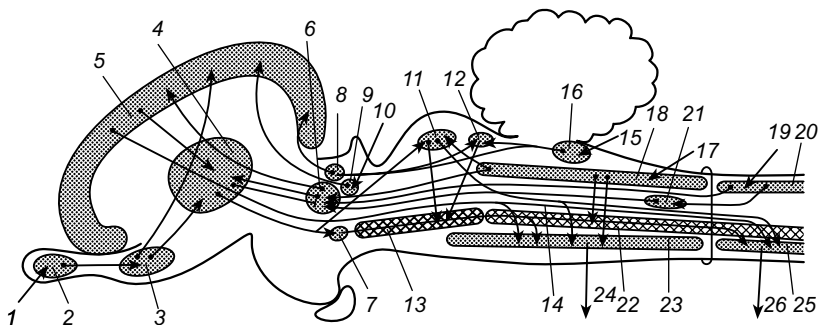
Рис. 5.68. Функціональні центри кори головного мозку землерийки (А) і людини (Б)

Кора майже всіх ссавців утворює більшу чи меншу кількість борозен, які збільшують її поверхню. У найпростіших випадках є тільки одна сильвієва борозна, яка відділяє лобову частку від скроневої; пізніше з'являється роландова борозна,

яка розділяє лобову і потиличну частки, та ін. У приматів і зубатих китів кількість борозен особливо велика. Неопаліум ссавців більше, ніж комплекс кори середнього мозку птахів, забезпечує вищу нервову діяльність, нагромаджуючи сліди поодиноких збуджень і їхніх поєднань, збагачуючи так звану оперативну пам'ять. Це дає змогу на її підставі вибирати в новій ситуації оптимальне рішення. Найчастіше вони є новими комбінаціями вже відомих елементів. Виникнення у ссавців вищих асоціативних центрів – нової кори – не привело до ліквідації центрів, що керують інстинктивними актами, а лише підпорядкувало їх вищому контролю.

Інші частини переднього мозку мають порівняно менші розміри, однак також виконують важливі функції. Нюхові частки розташовані в передній частині знизу (нюхові цибулини і передні базальні ядра). Смугасті тіла виконують функцію регулювання інстинктивних реакцій під контролем кори півкуль.

Середній мозок малий; його дах розділений поперечними борознами і має назву чотиригорбкове тіло. Передні горби утворюють слабо виражену зорову кору, задні підконтрольні передньому мозку і слугують слуховими центрами (рис. 5.69). Мозочок великий і складається зі серединного черв'яка та прилеглих до нього півкуль із бічними придатками. Як і в інших ссавців, з мозочком пов'язані підтримка м'язового тону, пози, рівноваги, рухів частин тіла. Тісні зв'язки мозочка з корою півкуль свідчать про існування над ним вищого контролю.



**Рис. 5.69.** Схема зв'язків між відділами головного мозку ссавців:

1 – нюховий нерв; 2 – нюхова цибулина; 3, 4 – базальні ганглії; 5 – неопаліум; 6–9 – дорзальна (6) і вентральна (7) частини, медіальне (8) і латеральне (9) колінчасте тіло зорового горба; 10 – зоровий нерв; 11, 12 – передні (11) (зорові) та задні (12) (слухові) горби даху середнього мозку; 13 – ретикулярна формація середнього мозку; 14 – руховий пірамідальний тракт; 15 – слуховий нерв; 16 – слуховий центр довгастого мозку; 17 – чутливі нерви шкіри і м'язів голови; 18 – чутливі ядра стовбура мозку; 19 – чутливі нерви шкіри і м'язів тіла; 20 – чутливі (дорзальні) роги спинного мозку; 21 – чутливі ядра довгастого мозку; 22 – ретикулярна формація довгастого і спинного мозку; 23 – рухові ядра стовбура мозку; 24 – рухові нерви до м'язів голови; 25 – рухові (вентральні) роги спинного мозку; 26 – рухові нерви (до м'язів тіла)

Довгастий мозок дає початок більшості головних нервів (V–XII). У ньому розташовані центри дихання, роботи серця, травлення тощо. З боків порожнини четвертого шлуночка відокремлюються пучки нервових волокон, які йдуть до мозочка й утворюють його задні ніжки. Нервові тракти зв'язують довгастий мозок зі спинним.



Як і в інших хребетних, відносні розміри головного мозку збільшуються зі зменшенням розмірів тіла і збільшенням напруження терморегуляції. Так, у великих мідцеподібних маса головного мозку становить близько 0,6% від маси тіла, а у дрібних – до 1,2, у великих китоподібних – близько 0,3%, а у дрібних – до 1,7%. Маса мозку приматів – 0,6–1,9% від маси тіла, у людини – близько 3%. У всіх ссавців маса переднього мозку перевищує масу інших відділів головного мозку: у різних групах вона становить 52–72% від загальної маси головного мозку; у приматів цей показник зростає до 76–80%, а в людини – до 86%.

Співвідношення мас головного і спинного мозку максимальне в людини (45:1), високе у приматів і китоподібних (10–15:1), нижче у псоподібних, мідцеподібних (3–5:1) і оленеподібних (2,5:1). У рептилій воно завжди менше 1. Спинний мозок за участю провідних шляхів (біла речовина) пов'язаний з рушійним центром кори півкуль, який виконує вищий контроль над руховими актами й управління складними рухами.

Ссавці мають 12 пар головних нервів; розвивається XI пара – додаткові нерви (*nervus accessorius*). Крім іннервації основних органів чуття (нюх, зір, слух) і м'язової системи, головні нерви беруть участь в утворенні вегетативної нервової системи, яка контролює так звані вегетативні процеси, що не підпорядковані вольовому контролю. Парасимпатична нервова система утворена черепними нервами довгастого мозку і спинномозковими нервами крижового відділу. Симпатична складається з нервових вузлів спинномозкових нервів шийного, грудного і поперекового відділів хребта (рис. 5.70). Основні системи органів мають закінчення обох систем.

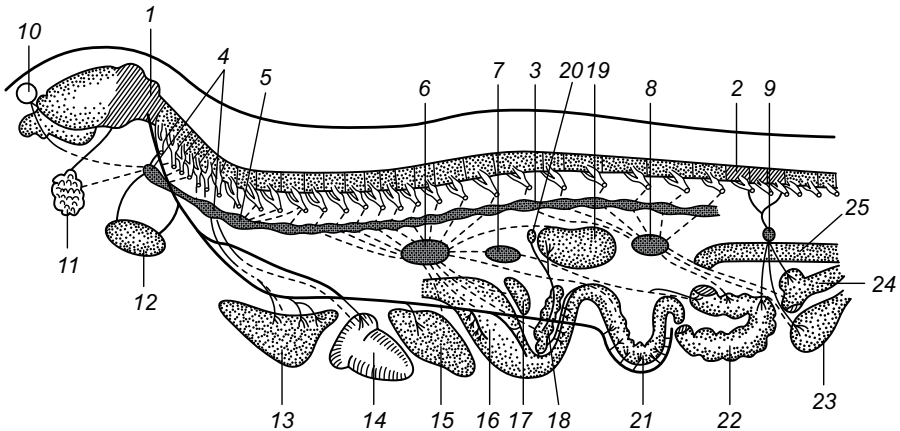


Рис. 5.70. Схема вегетативної нервової системи ссавців:

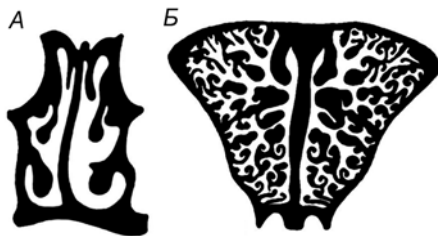
1, 2 – парасимпатичні центри в середньому і довгастому мозку (1) та крижовому відділі спинного мозку (2); 3 – симпатичний стовбур; 4 – шийні вузли; 5 – зірчастий вузол; 6 – черевний вузол; 7, 8 – передній (7) і задній (8) брижові вузли; 9 – тазовий вузол; 10 – око; 11 – слинні залози; 12 – щитоподібна залоза; 13 – легеня; 14 – серце; 15 – печінка; 16 – шлунок; 17 – селезінка; 18 – підшлункова залоза; 19 – нирка; 20 – надниркова залоза; 21, 22 – тонка (21) та товста (22) кишка; 23 – сечовий міхур; 24 – матка; 25 – пряма кишка. Темні лінії – іннервація парасимпатичної системи, штрихові – іннервація симпатичної системи

Спинні стовбури білої речовини складаються з висхідних до головного мозку волокон, що несуть імпульси від органів чуття й ентерорецепторів (а ф е р е н т н а і н ф о р м а ц і я). У черепних стовбурах переважають волокна, які несуть імпульси від мозку до м'язів та інших виконавчих органів (е ф е р е н т н а і н ф о р м а ц і я). Контроль вищих центрів головного мозку над роботою спинного мозку досягає у ссавців найбільшого рівня.

Паралельну іннервацію пояснюють протилежно спрямованим впливом. Якщо імпульси однієї з них мають збуджувальний вплив на функцію органа, то імпульси іншого органа звичайно гальмують їх. Антагоністичний вплив, удосконалюючи регуляцію, значно розширює здатність витримувати пригнічувальні або дуже збудливі зовнішні впливи (стрес), збільшуючи шанси виживання організму в широкому діапазоні умов.

**Органи чуття.** Органи чуття по-різному розвинені в окремих рядах ссавців. Найважливішими для жителів відкритих просторів є зір, для нічних і присмеркових тварин (жителів лісових і чагарникових біотопів, норників і жителів водойм) – нюх і слух.

Нюх ссавців ефективніший, ніж у інших наземних хребетних. Велика роздільна здатність хеморецепторів дає змогу розрізняти окремі специфічні речовини (запахи) або їхнє поєднання, характерні для виду, групи особин або індивідів. У різних рядах і в окремих видів ссавців гострота нюху неоднакова. Сумчасті, мідцеподібні, мишо-подібні, неповнозубі, більшість псоподібних і оленеподібних – так звані макросматики, відзначаються високорозвиненим нюхом; його використовують для орієнтації у просторі, пошуку їжі, у міжвидових і внутрішньовидових зв'язках. Більшість приматів і низка інших ссавців мають менш чутливий нюх (мікросматики).



**Рис. 5.71.** Поперечний розріз задньої частини носової порожнини ссавців: А – мікросматик (людина); Б – макросматик (козуля)

Органи нюху розташовані у верхньо-задній частині носової порожнини, де виникає складна система раковин, вкрита слизовою оболонкою з нюхового епітелію з рецепторними клітинами та характерними волосками. Аксони цих клітин об'єднуються у групи, утворюючи волокна, що входять у нюхові цибулини, які через ланцюг нейронів з'єднані з центрами головного мозку. Складність будови нюхових раковин відповідає гостроті нюху (рис. 5.71).

У китоподібних наявність нюху та смаку заперечували, називаючи їх аносматиками. Недавні дослідження довели, що дельфіни мають пахучі залози, які відкриваються біля анального отвору; тварини здатні визначати за слідами секрету напрям табуна, що пройшов; вони сприймають запах крові як сигнал небезпеки. У ротовій порожнині вусатих китів є парні заглибини на кінці верхньої щелепи, гомологічні якомбсоновому органу інших хребетних. В основі язика зубатих китів розташовані довгасті ямки, що нагадують смакові

сосочки інших ссавців. Очевидно, за їхньою допомогою кити розпізнають запахи й орієнтуються, розрізняючи течії з різним хімізмом. Мозок китоподібних, хоч і відрізняється редукцією нюхових часток, однак зберігає в корі півкуль структури, пов'язані з аналізом хімічних сигналів.

Слух у житті ссавців відіграє важливу роль. Цьому відповідає і складне влаштування голосового апарату, здатного видавати різноманітні звуки, часто утворювати складні поєднання звуків, організовані в часі. За шириною звукового діапазону ссавці переважають птахів, широко використовуючи як ультразвуки (понад 20 кГц), так і низькі частоти. Слух і звукова сигналізація обслуговують найважливіші життєві явища – пошуки їжі, виявлення небезпеки, розпізнавання свого і чужого видів, різницю індивідів у групі (стаді або зграї), відносини батьків і малят та багато іншого. Особливості слуху відрізняються у різних рядах. Наприклад, для ехолокації кажани використовують переважно ультразвукові частоти в межах 40–80 кГц, проте видають і низькочастотні звуки до 12 Гц (не чутні для нашого вуха інфразвуки). Ще ширшим є звуковий діапазон вусатих китів – від кількох герців до двохсот кілогерців. Вусаті кити видають звуки низької частоти (1–2 кГц), значної сили і тривалості. Здатністю до ехолокації наділені мідичеподібні (землерийки) і деякі мишоподібні, що ведуть нірний спосіб життя. Різні діапазони використовує один вид для різних цілей: ехолокація та пошук здобичі – на високих і ультразвукових частотах, спілкування з особинами свого виду – на порівняно низьких.

Орган слуху ссавців складається з трьох відділів: зовнішнього, середнього і внутрішнього вуха. З о в н і ш н е в у х о (вухна раковина) і зовнішній слуховий прохід – це своєрідна звукова антена, фільтр, здатний вбирати і посилювати біологічно важливі для виду звуки, послаблюючи сторонні шуми. Цю ж роль відіграє с е р е д н ь о в у х о (рис. 5.72), у якому три слухові кісточки: молоточок, ковадло і стремінце – утворюють систему важелів, яка передає коливання більшій за розміром барабанній перетинці на меншу за площею мембрану овального віконця внутрішнього вуха, посилюючи ці коливання.

Кістковий барабан, у якому міститься порожнина середнього вуха, утворює ряд камер – резонаторів, що посилюють біологічно важливі звуки. У деяких видів, особливо норників, вони іноді заповнені губчастою кістковою масою, що гасить сторонні шуми. Середнє вухо євстахієвою трубою з'єднане з задньою частиною ротової порожнини, що забезпечує вирівнювання тиску повітря по обидва боки барабанної перетинки.

В н у т р і ш н ь о в у х о розташоване в товщі скроневої кістки (у її кам'янистій частині) і складається з вестибулярного та слухового відділів. Вестибулярний відділ охоплює три півколові канали й овальний мішечок; він є органом рівноваги і сприйняття просторового положення тіла. Слуховий відділ утворений круглим мішечком і пов'язаним із ним завитком, у якому розташований к о р т і в о р г а н; функції цього органа полягають у первинному аналізі, переважно частотному, і кодуванні звукових сигналів, які після обробки передаються у слуховий центр (аналізатор) мозку. З а в и т о к – спірально вигнута перетинчаста трубка, яка лежить у кістковому

футлярі, заповнена ендолімфою. У центрі завитка по всій його довжині йде базальна мембрана, на якій упоперек натягнуті фібрили (слухові струни). До них дотикаються чутливі клітини кортієвого органа, що сприймають коливання слухових струн, налаштованих на різну частоту. Імпульси, сприйняті чутливими клітинами, передаються нейронам, аксони яких утворюють слуховий нерв. Такий механізм забезпечує тонкий аналіз частотного спектра і часової організації звукового сигналу, що сприйнятий зовнішнім вухом і переданий посиленням через середнє до внутрішнього вуха.

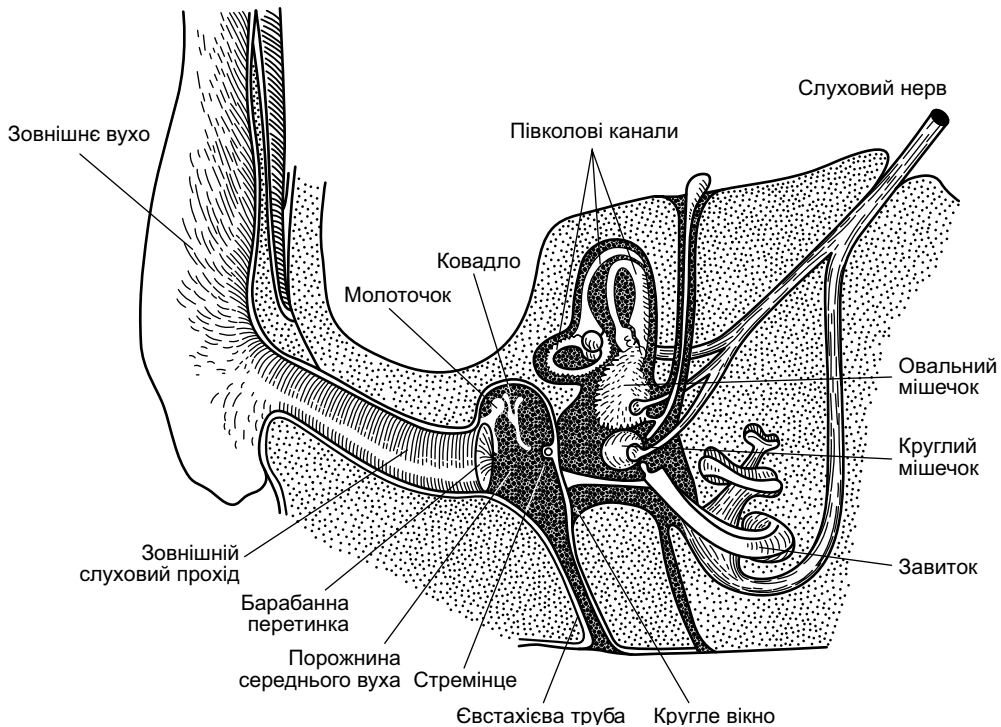


Рис. 5.72. Схема органа слуху ссавця

Колівання голосових зв'язок верхньої гортані у ссавців приводить до утворення звуків. Ультразвукові сигнали кажанів генеруються апаратом рота або носа. У китоподібних в утворенні звуків беруть участь гортань у цілому, краї черпакуватих хрящів, повітряні мішки носового проходу і зовнішнє дихало. Окрім голосу, деякі ссавці використовують механічні звуки: клацання і скрегіт зубами (псоподібні, деякі мишо-подібні, оленеподібні, примати), стукіт рогами, удари ногами об землю (багато норних тварин, копитні), шум від тертя голок (їжатець) тощо.

Зоровий аналізатор є третім основним органом чуття ссавців. Для деяких звірів, що ведуть переважно денний спосіб життя і живуть у відкритих біотопах, більша частина навколишньої інформації надходить через зоровий канал. Значення зору зменшується у жителів лісів, заростей і трав'яного покриву. У норників очі деколи

перестають функціонувати, заростаючи шкірою (деякі кроти, сліпаки), або ресструють лише зміну освітлення (сліпушок, прометеева полівка). У китоподібних очі задіяні лише для ближньої орієнтації. Очі ссавців розташовані або по боках голови, забезпечуючи майже кругове поле зору, за якого бінокулярний зір обмежений невеликим сектором, або фронтально. У другому випадку загальний огляд скорочується, однак поле бінокулярного зору збільшується. Перший тип переважає у копитних і мишоподібних, що постійно очікують нападу ворогів; другий характерний для мавп, які ведуть деревний спосіб життя і яким необхідно точно визначати відстань під час стрибків із гілки на гілку, а також для частини псоподібних, особливо котячих, які, нападаючи з засади, мають точно фіксувати відстань до жертви. Відносний розмір очей зростає у тварин із гострішим зором і у тварин із нічною активністю.

Око ссавців має зовнішню оболонку (склеру) з волокнистої тканини. У передній частині склера переходить у прозору рогову. Під склерою лежить судинна оболонка з кровоносними судинами, що постачають необхідні речовини. Між склерою і судинною оболонкою у деяких тварин є шар клітин із кришталіками, що утворює дзеркальце (*tapetum*), яке відбиває промені та зумовлює «світіння» ока відбитим світлом (псоподібні, оленеподібні). Потовщуючись, судинна оболонка спереду переходить у райдужну і війчасте тіло (м'язи), за допомогою якого відбувається акомодация ока зміною форми кришталіка. Райдужна оболонка відіграє роль діафрагми, регулюючи освітленість сітківки зміною розміру зіниці. Кришталік лінзоподібної форми порівняно малий у денних ссавців і різко збільшується у тварин із нічним способом життя. До внутрішнього боку судинної оболонки прилягає сітківка, що складається з зовнішнього пігментного і внутрішнього світлочутливого шарів. Колбочки не мають жирових крапель. Відмінності між видами зводяться до варіацій у співвідношенні паличок і колбочок, коливаннях загальної кількості рецепторних клітин і їхньої кількості на одне волокно зорового нерва. У норних тварин кількість рецепторних клітин і волокон нерва мінімальна: у сліпака в усій сітківці – 800 тис. рецепторів і 1 900 волокон у зоровому нерві (співвідношення 420:1). У нічних видів і жителів заростей воно вище: у їжака – 6,7 млн рецепторів на 8 400 волокон (760:1), у мишака жовтогрудого – 19,6 млн і 28 800 (680:1). Ще більше це число у жителів відкритих ландшафтів: наприклад, у зайця сірого – 192,6 млн рецепторів і 167 400 волокон (115:1), у макаки-резуса (примати) – 124,4 млн рецепторів на 1,2 млн волокон (105:1), а в кажана (лиликоподібні) – лише 8,9 млн рецепторів на 6 900 волокон (1130:1). Кількість рецепторних клітин, що в середньому припадають на одне нервово волокно зорового нерва, найменша у приматів; це дає змогу виявити більше деталей в об'єктах.

Багато ссавців здатні розрізняти кольори, проте, очевидно, слабше, ніж птахи. З цим пов'язане в середньому менш різноманітне забарвлення ссавців. Водночас ссавці розпізнають особливості форми предметів або їхніх частин, а також рухи, позу і міміку. Це забезпечено не ускладненням будови сітківки, а зоровим аналізатором у головному мозку, який у ссавців складніший, ніж у інших хребетних. Провідну роль відіграє зоровий центр кори півкуль переднього мозку, тоді як значення

зорової кори середнього мозку (передніх горбів чотиригорбкового тіла) зменшене. Перенесення основної обробки зорової інформації у центр півкуль переднього мозку відкрило можливості не тільки для візуальної орієнтації у просторі, а й для ускладнення і збагачення зорових зв'язків між особинами. Виникли у ссавців і набули широкого використання мова форми, поз, жестів і міміки. Це відіграє роль у врегулюванні відносин у популяціях і утворенні угруповань з узгодженою поведінкою (див. нижче). Забарвлення та форма тіла тварин під впливом природного добору набули маскувального значення (криптичне забарвлення) або були демонстрацією у разі погрожувальної поведінки.

На ділянках тіла, що часто стикаються з навколишніми предметами, ссавці мають особливо довгі й жорсткі волосини – вібриси. Їхні корені пов'язані з закінченням нервів. Особливого розвитку вібриси досягають звичайно на морді.

### 5.4.2. Поведінка і спосіб життя

Високоорганізовані нервова система й органи чуття забезпечують складне відображення зовнішнього світу в мозку і, відповідно, гнучку поведінку більшості ссавців. У її основі є механізми, властиві всім тваринам: біологічний годинник, що керує циркадними ритмами, сукупність простих безумовних рефлексів і їхніх складних поєднань – інстинктів – і, нарешті, здатність до тонкого аналізу та сприйняття зовнішніх впливів, що супроводжуються утворенням умовних рефлексів (тимчасових зв'язків) і накопиченням індивідуального досвіду. Це неможливо без існування спадкової, генетично закріпленої пам'яті (основи безумовних рефлексів та інстинктів) і поточної пам'яті у вигляді тимчасових зв'язків. Те й інше у сукупності становить оперативну пам'ять. На її підставі відбувається оцінювання ситуації за сприйнятою органами чуття інформацією про стан середовища й організму та вибір оптимального варіанта дії.

Ссавці вирізняються серед інших тварин багатством оперативної пам'яті та, відповідно, складною поведінкою. Її пристосувальний характер посилюється так званім імпринтингом, або запам'ятовуванням, – стійким, звичайно збереженим до кінця життя впливом перших, сприйнятих у дитячому віці вражень на всю подальшу поведінку. **І м п р и н т и н г** – це добудова і пристосування функціональних систем організму до конкретних умов вибраного місцеперебування. Тому нервова діяльність ссавців відзначається високим ступенем рухливості, багатством і складністю зв'язків з навколишнім середовищем і одночасно високим рівнем пристосування до місцевих умов. Утворюючи групи індивідів, ссавці використовують ресурси середовища та зменшують несприятливі впливи, колективно створюючи запаси їжі, влаштовуючи нори й інші прихистки зі сприятливим мікрокліматом, об'єднуючи зусилля в захисті від ворогів і пошуках їжі. Такі зародки соціальних елементів у популяціях ссавців представлені різноманітніше порівняно з плазунами і птахами.

Вроджена, або інстинктивна, діяльність ссавців складніша і рухливіша, ніж у інших хребетних. Виникла та набула поширення здатність передбачати хід багатьох

подій, що повторюються, і приймати відповідні рішення (екстраполяційні рефлексії). Її, очевидно, немає в інших хребетних, натомість ця здатність властива різним групам птахів і значно багатше й чіткіше виражена у ссавців.

#### 5.4.2.1. Популяційна організація і спосіб життя

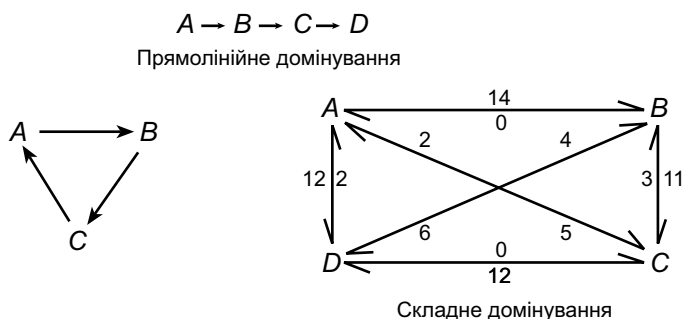
Ускладнення внутрішньовидових зв'язків супроводжується утворенням тимчасових або стійких угруповань особин на засадах спілкування й узгодженості в поведінці. Так виникла етологічна структура популяцій, що відповідає способу життя і способу розмноження виду. Ссавці, що живуть у норах або користуються постійними сховищами, звичайно ведуть поодинокий або сімейний спосіб життя, займають певні ділянки, захищаються від проникнення чужинців (багато мишоподібних, мідіцеподібні, псоподібні). Перевага такої поведінки полягає в послабленні конкуренції за їжу і сховища й у порівняно рівномірному використанні території. Великі за розміром рухливі тварини, особливо копитні, утворюють кочівні стада або зграї. Кочівлі зменшують небезпеку виснаження пасовиськ, а об'єднання у групи збільшує захист від псоподібних. У китоподібних і тюленевих об'єднання у групи збільшує можливість виявлення скупчень корму.

Проміжне положення між поодиноким і стадним способом життя займають колоніальні поселення мишоподібних (бабаків, ховрахів та ін.) або зайцеподібних (пишух). Вони живуть у місцях із достатньою кількістю корму та забезпечують кращі можливості для виявлення псоподібних, а також птахів. В умовах тісного співжиття і постійного спілкування сусідів ці тварини в межах поселення мають свої індивідуальні або сімейні ділянки. Часто тут оселяються й інші види, які ведуть відокремлений спосіб життя і яких приваблюють сприятливі умови (їжа, сховища) таких колоній.

У групах тварин із номадним (кочівним) способом життя й у поселеннях видів, що ведуть самотній або сімейний спосіб життя, утворюються групи особин, які підтримують частіші контакти і нерідко діють сумісно. Такі парцелярні угруповання, великі сім'ї, або клани, ефективніше забезпечують розмноження, одночасно впорядковуючи використання кормів, полегшуючи створення сховищ, прихистків і стежок у місцях перебування. Контакти і часті взаємодії тварин у таких угрупованнях на ширших засадах забезпечують виховання молоді й збагачення її досвідом попередніх поколінь. Структура популяцій виникає в ході спілкування тварин, відображаючи їхні видові й індивідуальні особливості. Основою утворення популяційної структури слугує ранжування особин, яке відображає різний стан особин у групі: домінант, субдомінанти і підлеглі. Система рангів у популяції звичайно складна і завжди рухома. У ссавців, особливо стадних, вона набуває особливої складності. Трапляються колові системи супідрядності й існують паралельні, незбіжні системи супідрядності, що обслуговують різні аспекти життя групи (рис. 5.73).

Набуте становище у групі звичайно пов'язане зі спадковими особливостями, станом особини та її досвідом. Домінант втрачає ранг унаслідок помилки, хвороби

або появи сильнішого суперника. Така рухомість системи рангів забезпечує високі здатності групи до пристосувань у змінених умовах існування. Ранжування звичайно супроводжується сутичками між претендентами, особливо гострими у стадних тварин, які в період розмноження утворюють гареми. Емоційно напружені поєдинки самців часто в цей час могли б бути смертельними для суперників, якби в ході природного добору знаряддя нападу не набули турнірного, порівняно безпечного характеру, або не виникли захисні пристосування, подібні до калкана кабанів – потужної, пружної сполучнотканинної жирової подушки на плечах, що захищає від ікол суперника.



**Рис. 5.73.** Системи ранжування (супідрядності) у різних популяційних угрупованнях. Буквами позначено окремих особин, цифрами – кількість випадків домінування

У деяких групах простежується розподіл обов’язків. Наприклад, у прайдах левів самці переважно охороняють мисливські території від вторгнення чужинців (членів сусідніх прайдів), а самки добувають їжу і турбуються про молодь. У зграях (великих сім’ях) вовків під час нападу на велику здобич одні заганяють її, тоді як інші прагнуть перетнути їй шлях або нападають із засідки.

Складна внутрішньопопуляційна структура змінює характер дії природного добору: поряд з індивідуальним відбувається і добір груп із кращою організацією. Розподілена на парцелярні угруповання популяція не втрачає цілісності, яка забезпечена загальною системою внутрішньопопуляційних зв’язків (хімічних, візуальних, акустичних), влаштуванням спільних нир, стежок, гнізд тощо. На зайнятій популяцією території виникає сигнальне поле, яке зв’язує парцели в єдину популяцію. Вивчення системи сигналізації та сигнальних полів має практичне значення, оскільки відкриває можливості керування розміщенням, чисельністю й поведінкою корисних і шкідливих диких тварин за допомогою технічного відтворення сигналів або їхніх систем. Існує обмін особинами між популяціями; він відбувається під час розселення молоді. У ході дозрівання змінюється стан молодих тварин (підвищується рівень і мінливість їхнього метаболізму, зростає нервова збудливість). У цей час вони покидають знайому територію в пошуках партнера і нових місць перебування. Як засвідчило мічення, під час розселення молодняк робить звичайно неспрямовані переміщення, які в десятки і сотні разів перевищують рухливість дорослих.



Біологічні (річні) цикли неоднакові у ссавців із різним способом життя. Час народження молоді завжди припадає на найсприятливіший для їхнього росту і розвитку період, у більшості випадків на весну – початок літа. Час парування зумовлений тривалістю вагітності (інколи збільшується діапаузою) і може припадати на різні сезони року: навесні (у мишоподібних і мідцеподібних), узимку (у псових), восени (у оленеподібних), улітку (у куніць) або відразу після пологів (тюленеві). У ссавців із кількома приплодами на рік (дрібні мишоподібні) розмноження за сприятливих умов може тривати протягом цілого року (миші, полівки, лемінги).

Після підростання молоді у тварин із відокремленим способом життя сім'ї розпадаються і відбувається розселення (д и с п е р с і я) молоді. У стадних форм молодь або тримається разом зі самками, або утворює окремі групи. Восени ссавці готуються до зими; у цей час тварини накопичують жирові резерви, змінюють літній волосяний покрив на зимовий, деякі види роблять запаси корму на зимовий період. Одночасно відбувається перебудова популяційної структури; до зимового періоду дрібні групи тварин часто об'єднуються в більші за розміром групи. У норах мишоподібних (мишей, полівок), які влітку живуть окремими сім'ями, знаходили по 20–30 тварин в одному прихистку. Багато копитних до зими об'єднуються у великі табуни, що сприяє міграціям і перебуванню в місцях годування. Утворення груп дає змогу хижакам (вовкам та ін.) добувати великих за розмірами тварин. Лише дрібні хижі (мустелові), активні в зимовий період мідцеподібні, деякі мишоподібні та зайці продовжують відокремлене існування.

У сплячку або зимове заціпеніння впадає багато ссавців, проте характер цих явищ у різних рядах неоднаковий. Сплячки немає в оленеподібних, тюленевих і китоподібних, яким властиві кочівлі (номадний спосіб життя). У білок за умов суворого похолодання під час зими лише зменшується активність. У деяких псових (ведмеді, борсуки й ін.) сплячка виявляється у пригніченні рухової активності, при цьому зберігається високий рівень обміну речовин і температури. Глибший сон властивий деяким мишоподібним (хом'якам) і кажанам. Справжня сплячка з повним заціпенінням і різким зниженням температури тіла властива деяким комахоїдним, наземним білячим (бабакам і ховрахам), соням і тушканчикам. Вона характерна не лише для зимового періоду, а й для літньої посухи.

Міграції властиві широкому колу ссавців. Псових в пошуках здобичі змінюють місця перебування в різні сезони, переміщуються на порівняно невеликі відстані. Обмежені сезонні кочівлі робить багато мишоподібних. Значні кочівлі властиві більшості стадних видів. На сотні та навіть тисячі кілометрів мігрують деякі ратичні (північний олень), тюленеві й китоподібні, а також деякі кажани. Сезонні кочівлі, як і перельоти птахів, повторюються щорічно і відбуваються певними міграційними шляхами. Сезонні міграції слід відрізнити від розселення молоді, яке в роки збільшення чисельності часто набуває характеру масового виселення (еміграція). Саме такі переважно міграції вивірок і нащестя лемінгів; псаці у процесі таких сезонних кочівель проникають у південну тайгу.

#### 5.4.2.2. Географічне поширення

Вивчення особливостей поширення ссавців, як і інших груп тварин, дало змогу провести зоогеографічне районування Землі. Для **Австралійської області** характерне панування різноманітних сумчастих, тільки тут збереглися найпримітивніші ссавці – однопрохідні. Із плацентарних тут найрізноманітніші кажани. Нечисленні мишоподібні об'єднані в ендемічну родину Hydromyidae. Людина завезла сюди шурів і собаку динго, тут були акліматизовані кролик, багато копитних, деякі хижі та ін.

**Неотропічна область** (Центральна і Південна Америка) має багату і різноманітну фауну ссавців. Близько 30 видів сумчастих опосумів екологічно заміщають мідичеподібних, яких практично немає. Тільки тут трапляються мураходиди, лінивці, броненосці (ряд неповнозубі). Багато лиликоподібних (включно з кровосисними формами – вампірами). Ендемічні різноманітні мишоподібні (агуті, кавії, шиншили, нутрії, деревні їжатці та ін.) і широконосі мавпи (капуцини, ігрунки та ін.). Із конеподібних трапляються лише тапіри. Нечисленні й оленеподібні: своєрідні свиневі (пекарі), безгорбі верблюди (лами), маленькі за розмірами олені *Pudu*.

У **Ефіопській області** (Африка, крім північних її районів) ендемічні дамани і трубокзубі. Різноманітні мідичеподібні (златокроті, видрові землерийки, стрибунцеві та ін.) і мишоподібні (шипохвості летяги, земляні білки, кафрський довгоніг, землекопи та ін.). Оленеподібні представлені значною кількістю різноманітних антилоп, буйволами, жирафами, бегемотами, свинями; неоленеподібні – носорогами і зебрами; хоботні – слонами. Різноманітні псоподібні (особливо вівери), однак частина з них виходить за межі області (лев, леопард, гепард, гієни). Багато мавп родини мартишкові; ендемічні дуже рідкісні горили і шимпанзе (родина людиноподібних мавп). Виділяють в окрему область **Мадагаскар**, для якого характерні нижчі мавпи (лемури) і найпримітивніші мідичеподібні (тенреки, або щетинисті їжаки).

Фауна **Східної (Індо-Малайської) області** (Південно-Східна Азія і Малайський архіпелаг) різноманітна, хоча й має багато спільних елементів зі сусідніми областями. Тільки тут трапляються шерстокрили, тупайї та довгоп'яти, з людиноподібних мавп – гібони й орангутанги. З мишоподібних різноманітні вивірки, летяги і мишеві. Багато кажанів. Характерний індійський слон. Різноманітні оленеподібні (свині, бики, олені). Неоленеподібні представлені тапірами і носорогами. Із псоподібних найсвоєрідніші котові (тигр і дрібні коти) й панди.

У досить великій за площею **Голарктичній області**, до якої належать Північна Африка, Європа, більша частина Азії і Північна Америка, ендемічний лише ряд зайцеподібних. Із мідичеподібних найхарактерніші кроті, їжаки, землерийки. Лиликоподібних мало. Приматів практично немає. Із різноманітних мишоподібних характерні бабаки, ховрахи, бобрі, тушканчики. Порівняно мало оленеподібних (лосі, олені, козли, барани). Із псоподібних найбільше поширені мустелові та псові (вовк, лисиця, песець). Ссавці Євразії (Палеарктика) і Північної Америки (Неоарктика) часто представлені однаковими або близькими видами (ведмеді, рисі, вовки, бобрі, зайці, зубр і бizon тощо). Тільки в Палеарктиці трапляються хохуля, кабан, верблюди,

кінь Пржевальського й інші види, тільки в Неоарктиці – опосуми, єноти, скунси, гофери, вилорога антилопа й ін. Відносна бідність фауни Голарктики визначена її північним положенням.

У морях середніх і високих широт обох півкуль поширені тюленеві. Китоподібні заселяють усі моря й океани; кити різноманітніші в середніх і високих широтах, дельфіни – у тропічній зоні.

#### 5.4.2.3. Положення ссавців у біоценозах

Ссавці, заселяючи практично всю Землю, займають у біоценозах суші й морів екологічні ніші як первинних споживачів рослинних кормів (мишоподібні, зайцеподібні, копитні, хоботні, сирени, лінивці, дамани, значна частина приматів), так і м'ясоїдних, яких звичайно поділяють на мирних (комахоїдних, планктоноїдних), що поїдають дрібних тварин, і хижаків, які нападають на велику за розмірами активну здобич. До перших належать мідичеподібні, лиликоподібні (за винятком нектарососів і плодоїдних криланів), неповнозубі, трубкозубі та вусаті кити; до других – зубаті кити, тюленеві та псоподібні. Змішане харчування трапляється серед мишоподібних, псоподібних і приматів. Займаючи верхні щаблі ланцюгів живлення, ссавці, як і птахи й комахи, впливають на еволюцію рослин. Прикладом є забарвлення, форма, смак плодів і запах квітів, що привертають увагу тварин із високорозвиненими органами чуття, розвиток колючок і поява алкалоїдів, які знижують ступінь поїдання рослин тощо. Є пристосування для прикріплення насіння і спор до тварин-поширювачів.

З діяльністю ссавців пов'язана стійкість біогеоценозів. Вимирання або винищення рийних мишоподібних (полівок, піщанок) у пустелях і степах супроводжується розростанням деяких видів рослин (багатолітніх, дернових злаків) і знищенням або зменшенням кількості видів дво- чи однодольних ефемерів, що збіднює, а інколи й згубно діє на пасовиська. Помірне випасання копитних сприяє підтриманню високої продуктивності травостою пасовиськ, а вилучення випасу, як і перевипасання, веде до знищення степового рослинного покриву. Усе це свідчить про тісні взаємозв'язки рослин і тварин у біогеоценозах. За кількістю і біомасою серед хребетних у водоймах ссавці поступаються риbam, а на суші звичайно посідають перше місце. У роки збільшення чисельності дрібні ссавці, особливо полівки й миші, можуть досягати щільності 100–200 звірків на 1 га, а у скупченнях їхня кількість зростає до 1–5 на 1 м<sup>2</sup>. У роки депресії чисельності вони зберігаються тільки в стаціях переживання, усього на 1–10% придатної площі, заселяючи її зі щільністю менше 10–15 звірків на 1 га. Великі за розмірами копитні й тюленеві під час міграцій або в місцях розмноження також утворюють великі скупчення на обмеженій території. Решту часу вони тримаються невеликими групами по 1–5 особин на 1 000 га. Щільність населення великих за розмірами псоподібних (котові, псові) у сприятливих умовах не перевищує 1–3 на 1 000 га. Дрібні псоподібні (мустелові) мають у 2–3 рази більшу щільність.

### 5.4.3. Походження та еволюція ссавців

Предками ссавців вважають звірозубих плазунів Theriodontia. Одні вчені схиляються до монофілетичного походження ссавців від вищих теріодонтів – іктидозаврів, інші – до поліфілетичного походження від 2–3 або 4–6 гілок теріодонтів; відокремлення від теріодонтів відбулось, очевидно, на початку тріасу або навіть наприкінці пермського періоду.

Темпи еволюції ссавців у різні геологічні епохи були неоднаковими. Найбільша кількість нових родин і рядів виникла в палеоцені й еоцені (до того часу еволюція відбувалася повільно). У юрському періоді було шість рядів ссавців.

1. Triconodonta. Максимальні розміри – розміри kota. Череп видовжений, подібний до черепа сучасних мідицеподібних. Зуби поділяються на різці, ікла, передкутні й кутні. За характером живлення тварини, ймовірно, комахоїдні.
2. Symmetrodonta. Розміри невеликі, череп видовжений. Корінні зуби примітивні з трьома горбиками на жуйній поверхні. Ймовірно, тварини були комахоїдними.
3. Pantotheria. Розміри дрібні. Зуби представлені різцями, іклами, передкутніми і кутніми. За будовою зуби пантотеріїв могли бути вихідним типом для зубів сумчастих і плацентарних. Живилися тварини, ймовірно, комахами.
4. Multituberculata (багатогорбикові). Максимальні розміри – розміри бабака. За багатьма морфологічними ознаками і, ймовірно, способом життя нагадують мишоподібних. Щелепи потужні, з кожного боку у верхній щелепі три різці, у нижній – по одному, подібному до різців мишоподібних; ікол немає, корінні зуби з численними горбиками на жуйній поверхні. Рослиноїдні, деякі деревні.
5. Docodonta. Примітивні ссавці, схожі на однопрохідних.
6. Monotremata. Однопрохідні.

На початок крейдового періоду існували Triconodonta, Symmetrodonta, Pantotheria, Multituberculata, Monotremata.

Наприкінці крейдового періоду Triconodonta, Symmetrodonta, Pantotheria зникли, проте з'явилися, ймовірно, від представників ряду Pantotheria дві нові групи: сумчасті та плацентарні, які дали початок усій сучасній фауні ссавців (крім однопрохідних). Проіснували Multituberculata до еоцену.

Протягом усієї мезозойської ери у фауні наземних хребетних домінували плазуни, а ссавці були у підпорядкованому стані. У палеоцені відбулася велика зміна: ссавці почали на Землі домінувати.

#### 5.4.4. Систематика й характеристика представників головних рядів класу Mammalia

Система ссавців Н.П. Наумова, Н.Н. Карташова (1979)	Система ссавців І.Я. Павлінова (2003)
Підклас I. Першозвірі Prototheria	Підклас I. Першозвірі Prototheria
Інфраклас Атерії Atheria	1. Ряд Качконоси Platytopoda
1. Ряд Однопрохідні Monotremata	2. Ряд Єхидни Tachyglossa
Підклас II. Звірі Theria	Підклас II. Звірі Theria
Інфраклас Нижчі звірі, або Сумчасті, Metatheria	Інфраклас Нижчі звірі, або Сумчасті, Metatheria, seu Marsupiala
2. Ряд Сумчасті Marsupialia	Когорта Америдельфи Ameridelphia
	3. Ряд Опосуми Didelphimorphia
	4. Ряд Ценолести Paucituberculata
	Когорта Австралодельфи Australidelphia
	5. Ряд Мікробіотерії Microbiotheria
	6. Ряд Сумчасті кроти Notoryctemorphia
	7. Ряд Сумчасті хижі Dasyuromorphia
	Надряд Синдактилі Syndactyli
	8. Ряд Бандикути Peramelemorphia
	9. Ряд Дворіздеві Diprotodontia
Інфраклас Вищі звірі, або Плацентарні, Eutheria, seu Placentalia	Інфраклас Вищі звірі, або Плацентарні, Eutheria, seu Placentalia
3. Ряд Неповнозубі Edentata	Легіон Неповнозубі Edentata
4. Ряд Комахоїдні Insectivora	10. Ряд Броненосці Cingulata
5. Ряд Тупасподібні Scandentia	11. Ряд Неповнозубі Pilosa
6. Ряд Шерстокрилоподібні Dermoptera	Легіон Епітерія Epitheria
7. Ряд Рукокрилі Chiroptera	Когорта Комахоїдні Lipotyphla
8. Ряд Примати Primates	12. Ряд Афросорициди Afrosoricida
9. Ряд Хижі Carnivora	13. Ряд Комахоїдні Eulipotyphla
10. Ряд Китоподібні Cetacea	Когорта Архонти Archonta
11. Ряд Сиреноподібні Sirenia	14. Ряд Тупаї Scandentia
12. Ряд Хоботні Proboscidea	15. Ряд Примати Primates
13. Ряд Непарнокопитні Perissodactyla	16. Ряд Шерстокрили Dermoptera
14. Ряд Дамани Hyracoidea	17. Ряд Рукокрилі Chiroptera
15. Ряд Трубокзубоподібні Tubulidentata	Когорта Анагаліди Anagalida
16. Ряд Парнокопитні Artiodactyla	18. Ряд Стрибунцеві Macroscelidea
17. Ряд Ящуроподібні Pholidota	Надряд Глірес Glires
18. Ряд Гризуни Rodentia	19. Ряд Зайцеподібні Lagomorpha

19. Ряд Зайцеподібні Lagomorpha	20. Ряд Гризуни Rodentia
20. Ряд Стрибунцеві Macroscelidea	Когорта Хижачи Ferae
	21. Ряд Ящери Pholidota
	22. Ряд Хижачи Carnivora
	Когорта Унгюляти Ungulata
	23. Ряд (†) Бібімалагасії Bibymalagasia
	24. Ряд Трубказуби Tubulidentata
	Підкогорта Цетунгюляти Cetungulata
	25. Ряд Непарнокопитні Perissodactyla
	Гіперряд Епарктоціони Eparctocyona (= Cetartiodactyla)
	26. Ряд Китоподібні Cetacea
	27. Ряд Парнокопитні Artiodactyla
	Гіперряд Пенунгюляти Paenungulata
	28. Ряд Дамани Hyracoidea
	Надряд Тетитерія Tethytheria
	29. Ряд Хоботні Proboscidea
	30. Ряд Сирени Sirenia

Сучасна система ссавців на основі класичної морфологічної схеми Мак-Кенні та Белл (1997) з поправками на нові молекулярні класифікації та з українськими адаптаціями назв таксонів (Загороднюк, 2008).

**Підклас I. Першозвірі Prototheria**

Інфраклас Однопрохідні Monotremata

Надряд Однопрохідні Monotremata (у вузькому визначенні)

- ряд Єхидноподібні Tachyglossiformes (Tachyglossa)
- ряд Качконосоподібні Ornithorhynchiformes (Platypoda)

**Підклас II. Звірі (Вищі Звірі) Theria (Theriiformes)**

Інфраклас Сумчасті Metatheria

Надряд Австралодельфи Australidelphia

- ряд Дромероподібні Microbiotheriformes (Microbiotheria)
- ряд Ноториктоподібні Notoryctiformes (Notoryctemorphia)
- ряд Дазіуроподібні Dasyoriformes (Dasyuromorphia)
- ряд Бандикутоподібні Parameliformes (Peramelelia)
- ряд Кускусоподібні Phalangeriformes (Diprotodontia)

Надряд Америдельфи Ameridelphia

- ряд Опосумоподібні Didelphiformes (Didelphimorphia)
- ряд Ценолестоподібні Caenolestiformes (Paucituberculata)

Інфраклас Плацентарні Eutheria (Placentalia)

Легіон 1: Атлантогенати Atlantogenata

Когорта I: Афротерії Afrotheria («африканські плацентарні»)

Наряд Афрокомахоїдні Afroinsectiphilia

- ряд Стрибунцеподібні Macroscelidea (Macroscelidea)
- ряд Тенрекоподібні Tenreciformes (Afrosoricida)
- ряд Трубкозубоподібні Orycteropiformes (Tubulidentata)

Наряд Пенунгуляти Paenungulata

- ряд Слоноподібні Elephantiformes (Proboscidea)
- ряд Даманоподібні Procaviiformes (Hyacoidea)
- ряд Ламантиноподібні Trichechiformes (Sirenia)

Когорта II: «Дивносуглобові» Xenarthra = Edentata

- ряд Броненосцеподібні Dasypodiformes (Cingulata)
- ряд Лінивцеподібні Bradypodiformes (Pilosa)

Легіон 2: Бореотерії Boreoeutheria («бореальні плацентарні»)

Когорта III Архонтогліреси Euarchontoglires

Наряд Архонти Euarchonta

- ряд Тупаєподібні Tupaiiformes (Scandentia)
- ряд Лиликотоподібні Vespertilioniformes (Chiroptera)
- ряд Кагуаноподібні Cynocephaliformes (Dermoptera)
- ряд Лемуроподібні Lemuriformes (Primates)

Наряд Гліреси Glires (*гризуни в широкому розумінні*)

- ряд Зайцеподібні Leporiformes (Lagomorpha)
- ряд Мишоподібні Muriformes (Rodentia)

Когорта IV: Лавразіотерії Laurasiatheria («лавразійські плацентарні»)

Наряд Ліпотифли Lipotyphla

- ряд Мідицеподібні Soriciformes (Soricomorpha)
- ряд Їжакоподібні Erinaceiformes (Erinaceomorpha)

Наряд Унгуляти Ungulata («копитні»)

- ряд Конеподібні Equiformes (Perissodactyla)
- ряд Оленеподібні Cerviformes (Artiodactyla)
- ряд Китоподібні Balaeniformes (Cetacea)

Наряд Хижі Ferae

- ряд Панголіноподібні Maniformes (Pholidota)
- ряд Псоподібні Caniformes (Carnivora)

Система нижчих звірів зазнала змін. Зокрема, підклас Першозвірі Prototheria, що містив один Ряд Monotremata, тепер представлений двома рядами, а Ряд Marsupialia, раніше представлений дев'ятьма родинами, тепер об'єднує сумчастих у складі

семи рядів. Якщо вищих звірів подаємо згідно з переглянутими поглядами щодо плацентарних, то однопрохідних і сумчастих не деталізуємо.

Загалом описано понад 6 000 видів, із них 4 629 видів у складі 29 рядів подано згідно зі сучасним станом ссавців світу в останньому зведенні 90-х років ХХ ст. (Павлінов, 2003).

У сучасній фауні видів ссавців приблизно удвічі менше, ніж птахів. Однак очевидна значиміша роль ссавців (окрім людини) у житті біосфери. Це можна обґрунтувати тим, що екологічні ніші ссавців у середньому ширші, ніж у птахів. Відповідно, їхня біомаса (сумарна маса всіх особин у конкретному біоценозі) звичайно вища від такого показника для птахів.

#### 5.4.4.1. Підклас Першозвірі, або Клоачні, Prototheria

Найпримітивніші серед сучасних ссавців, поширені в Австралії, Новій Гвінеї, Тасманії.

Відкладають яйця, які або насиджують (качконіс), або виношують у спеціальній сумці на череві (східна); малят вигодовують молоком. У плечовому поясі є коракіод і надгрудинник (характерні для рептилій). Наявна клоака. Як і в рептилій, у головному мозку немає мозолистого тіла – комісури між півкулями. Молочні залози мають трубчасту будову. Сосків немає і протоки молочних залоз відкриваються на залозистих полях шкіри. У самок функціонує тільки лівий яєчник. Яйце тривалий час після запліднення (16–27 діб) перебуває у статевих шляхах, його відкладають з уже розвинутим зародком. Тому період насиджування або доношування короткий (до десяти днів). Температура тіла нижча, ніж в інших ссавців, у середньому – близько 32°C, вона коливається в межах 25–36°C залежно від умов середовища. Викопні рештки однопрохідних відомі тільки з Австралії (плейстоцен). Давніша їхня історія невідома.

##### 5.4.4.1.1. Ряд Однопрохідні Monotremata

Один ряд Однопрохідні Monotremata. У ряді – дві родини.

**Родина східнові Tachyglossidae.** Тіло вкрите голками до 6 см завдовжки, морда витягнута, загострена, має дзьоб, укритий роговим чохлам. Довжина тіла до 40 см. Ноги озброєні сильними кігтями. Живляться дрібними тваринами. Самка відкладає 1–2 яйця, які обігріває у шкірястій сумці, що перед яйцекладкою утворюється на її череві. Новонароджене маля – завдовжки 1,5–2,0 см, залишає сумку через 42–56 днів. Чотири види: три просхідні (Нова Гвінея) і один – австралійська східна (Австралія, Нова Гвінея, Тасманія).

**Родина качконоси Ornithorhynchidae** налічує один вид *Ornithorhynchus anatinus* (рис. 5.74, 1), що живе в Австралії і Тасманії. Це напівводна тварина, тіло якої вкрите щільним хутровим покривом, що майже не намокає у воді. Морда закінчується широким, із роговим чохлам, «качиним» дзьобом, яким тварина проціджує



воду, намул у пошуках черв'яків, комах та їхніх личинок, ракоподібних, молюсків. Ноги з плавальними перетинками між пальцями. Одне–три яйця відкладають у спеціально виритій норі, де і виводяться малята. Самка на період насиджування (до десяти днів) забиває вхід у гніздову камеру земляним корком.

За сучасною систематикою вищезгадані родини виділяють в окремі ряди: ряд **Східни Tachyglossa** та ряд **Качконоси Platyopoda**.

#### 5.4.4.2. Підклас Звірі Theria

##### 5.4.4.2.1. Інфраклас Сумчасті Metatheria. Ряд Сумчасті Marsupialia

Налічують понад 250 видів дев'яти родин одного ряду Сумчасті Marsupialia. Різноманітні за розмірами тіла – від 4 см (сумчаста миша) до 1,6 м (сірий кенгуру), і за екологічною спеціалізацією. Температура тіла в середньому вища і менш мінлива, ніж у однопрохідних (близько 36°C). Тривалість вагітності невелика: в американського опосума 8–14 днів, у гігантського кенгуру – 30–40 днів. Народжують недорозвинених зародків, доношують їх у сумці (маса дорослого сірого кенгуру – 60–70 кг, маса новонародженого – лише 80 г). Вони відразу ж самі залізають у сумку, відшуковують сосок і присмоктуються до нього. Нерідко мати вилізує стежку на череві, допомагаючи новонародженому швидше потрапити в сумку і присмоктатися до соска, куди відкриваються протоки молочних залоз. Сосок розбухає на кінці, заповнюючи ротову порожнину новонародженого. Гортань маляти піднімається, притискаючись до хоан; дихальні й травні шляхи роз'єднуються, що забезпечує дихання одночасно з живленням. За допомогою спеціальних м'язів молоко періодично впорскується в рот маляти. У сумці вони сидять різний термін залежно від виду. Тривалість лактації – від 60 у дрібних до 200–250 днів у великих видів. Найхарактернішою ознакою сумчастих є сумчасті кістки, розміщені на лобкових кістках (є у самиць і у самців). Коракоїд зливається з лопаткою. Зуби мінливі за кількістю і будовою, що пов'язане з характером живлення. П і х в а і м а т к а п о д в і й н і; відповідно, у багатьох статей член д в о р о з д і л ь н и й.

Найбільше стародавніх сумчастих знайдено у верхніх крейдових відкладах Північної Америки. У Європі існували з еоцену до міоцену. Батьківщина сумчастих, імовірно, – Північна півкуля, і до Австралії вони, очевидно, потрапили з Азії. Нині опосуми поширені частково у Північній і Південній Америці, ценолестові – у Південній Америці, сумчасті мурахойди і кроти – лише в Австралії, вомбати – в Австралії і Тасманії, хижі сумчасті, бандикути, кускуси і кенгуру – в Австралії, Тасманії та Новій Гвінеї. В Австралії, де не було плацентарних ссавців, сумчасті утворили ряд екологічних типів – наземних, рийних, деревних, хижих, рослиноїдних і всеїдних, – надзвичайно подібних до аналогічних форм плацентарних ссавців. Така конвергентна еволюція зумовлена, з одного боку, подібністю загального плану будови обох інфракласів, а з іншого, – структурою угруповань, що завжди складаються з автотрофів продуцентів (рослин), споживачів первинної продукції (тварин-фітофагів) і споживачів вторинної продукції (хижаків-зоофагів).

**Родина опосуми Didelphidae** представлена тваринами з довжиною тіла 7–50 см; налічує 103 види. Всеїдні, з переважанням комахоїдності. Активні переважно в нічний і сутінковий час; ведуть наземний або деревний спосіб життя. Самки народжують від 4 до 20 малят. Поширені в Австралії, Південній та Північній Америці. Характерним представником північноамериканської фауни є опосум північноамериканський *Didelphis virginiana* (рис. 5.74, 2).

**Родина хижі сумчасті Dasyuridae** охоплює дуже дрібних тварин (сумчасті миші *Antechinus* із довжиною тіла 4–10 см) і досить великих (сумчастий вовк *Thylacinus*, довжина тіла 100–110 см). М'ясо- або комахоїдні види Австралії. Сумчастий мурахоїд (родина Мугтесобіідае) живиться мурахами і термітами, веде, на відміну від хижаків, денний спосіб життя. Сумчастий кріт (родина Notoryctidae) за зовнішнім виглядом, способом життя і живлення нагадує крота європейського.

**Родина бандикути, або сумчасті борсуки, Peramelidae** налічує 19 видів рухливих невеликих за розміром тварин, що населяють долини річок і узлісся; живлення змішане. Характерним представником є бандикут кролячий, або білбі *Macrotis lagotis* (рис. 5.74, 3). Поширені на Австралійському континенті.

**Родина ценолестові Caenolestidae** зовні нагадують щурів або землерийок; живляться різноманітними безхребетними; лісові мешканці Південної Америки.

**Родина кускуси Phalangeridae** охоплює дуже різноманітних за зовнішнім виглядом тварин, що нагадують мишей, щурів, білок, куниць і лисиць; довжина тіла – 6–80 см (рис. 5.74, 4). Більшість видів рослиноїдні, деякі всеїдні або комахоїдні.

**Родина Коалові Phascolarctidae** включає своєрідного сумчастого ведмеда, або коалу, *Phascolarctos cinereus* (рис. 5.74, 5). **Вомбати** (три види, **родина Vombatidae**) – мешканці степів, саван і лісів, що риють довгі нори; живляться травою, корінням і корою дерев. Самка народжує лише одне маля. Зовні нагадують бабаків.

**Родина кенгуру Macropodidae** налічує 54 види. Довжина тіла коливається в межах 25–160 см, хвоста 15–105 см, маса від 1,4 до 90 кг. Переважно наземні тварини; дев'ять видів об'єднані в рід деревні кенгуру *Dendrolagus*. Пересуваються стрибками на задніх кінцівках зі швидкістю до 50 км/год. Кенгуру рослиноїдні й лише деякі поїдають дрібних тварин. У перетравлюванні клітковини важливу роль відіграють симбіонти. Самка народжує 1–2 малят. Великі за розмірами види мають господарське значення (цінне хутро, м'ясо). Деякі види розводять на спеціальних фермах. Представники: кенгуру сірий *Macropus gigantea*, кенгуру рудий *Macropus rufus* (рис. 5.74, 6), валабі двоколірний *Wallabia bicolor*. Поширені в Австралії.

Ряд Marsupialia, раніше представлений дев'ятьма родинами, в сучасній систематиці об'єднує сумчастих у складі семи рядів.

#### 5.4.4.2.2. Інфраклас Виші звірі, або Плацентарні, Eutheria, seu Placentalia

Найбільш високоорганізовані ссавці, пристосовані до різних умов середовища. Головний мозок із добре розвиненим вторинним мозковим склепінням – неопаліумом, права та ліва половини якого з'єднані мозолистим тілом. Завжди є плацента; немає виводкових сумок і сумчастих кісток. Новонароджені малята здатні сосати

молоко. Температура тіла у дорослих плацентарних висока і стала. У більшості видів є молочна та постійна генерація зубів.

#### 5.4.4.2.3. Ряд Неповнозубі *Edentata (Xenarthra)*

Нечисленні, у різних напрямках спеціалізовані ссавці, що населяють Південну, Центральну і південь Північної Америки, відомі з ранньотретинного періоду. У третинний період були численною і різноманітною групою (велетенські мегатерії, мегалонікси розміром з бика, крупні гліптодони з потужним панциром та ін.). Збереглися порівняно дрібні тварини (довжина тіла 12–120 см). Зубів немає або вони без емалі, здатні до постійного росту і майже недиференційовані.

**Родина мурахоїдові *Myrmecophagidae*** має видовження голови і лицевої частини; ротова щілина вузька, довгий липкий язик пристосований до виловлювання термітів і мурашок; зубів немає. Чотири види; живуть у лісах і саванах Південної Америки. Довгі й гострі кігті передніх лап використовують для руйнування стінок термітників. Найбільшим представником є гігантський мурахоїд *Myrmecophaga tridactyla* (рис. 5.74, 7).

У **родині лінивців *Bradypodidae*** череп укорочений у лицевій частині, близько поставлені очі; 8–9 шийних хребців; зуби лише передкутні й кутні, ростуть усе життя. Шлунок складний. Температура тіла нестала (коливається у межах 24–34°C). Живуть у лісах Південної Америки. Рослиноїдні (молоде листя, пагони і бруньки дерев). Малорухомі, більшу частину часу проводять у підвишеному стані на гілках. Відомо три види. Найпоширеніший трипалий ліновець *Bradypus tridactylus* (рис. 5.74, 8).

**Родина броненосцеві *Dasypodidae*** має зовнішній панцир із укритих роговим шаром кісткових пластин, що з'єднані рухомо й охоплюють тіло та хвіст зверху і з боків. У разі небезпеки ховаються в норах, зариваються у землю або згортаються в кулю. Черево і кінцівки вкриті рідким волоссям. Передні лапи озброєні потужними кігтями. Живуть на відкритих місцях, рідше у лісах Південної та півдня Північної Америки; багато риють; живляться дрібними тваринами, падлом, поїдають рослини. Їх фауна налічує 20 видів. Одним із характерних представників родини є броненосець довгохвостий *Dasypus novemcinctus* (рис. 5.74, 9).

Сучасна систематика розподіляє ряд *Edentata* на два окремі ряди: броненосцеподібні *Singulata* та лінивцеподібні *Pilosa* (включає мурахоїдів і лінивців).

#### 5.4.4.2.4. Ряд комахоїдні *Insectivora* (мідицеподібні *Soriciformes*)

Тварини дрібних і середніх розмірів (довжина тіла – 3,5–44,0 см) примітивної будови. Волосяний покрив короткий, м'який або тіло вкрите голками (їжаки). Череп видовжений; слухові барабани недорозвинені. У головному мозку сильно розвинені нюхові частки, півкулі майже без звивин. Активність переважно нічна, у частини видів цілодобова. Народжують 6–14 малят; полігами. Кріт і в минулому хохла – промислові види; землерийки та їжаки винищують багатьох шкідливих тварин. Значно поширені, крім Австралії, Антарктики і більшої частини Південної Америки. У ряді сім родин (428 видів). Відомі з пізньокрейдових відкладів.

**Родина їжаків Erinaceidae** охоплює 24 види (довжина тіла 10–44 см). Морда витягнута і загострена; спинний бік тіла вкритий голками, а у гімнурових їжаків – жорстким волоссям; здатні згортатися у клубок. Населяють ліси і культурні ландшафти, степи і пустелі. Всеїдні, однак надають перевагу тваринній поживі. Населяють Африку і Євразію (на північ до межі лісу). У фауні України поширений їжак білочеревий *Erinaceus roumanicus*, у степах сходу України трапляється їжачок вухатий *Hemiechinus auritus* (рис. 5.74, 10). Сучасна систематика виділяє родину їжаків в окремий ряд Їжакоподібні Erinaceomorpha. Однак В.І. Павлінов (2003) розглядає родину їжаків разом із мідичевими та кротоми в одному ряді Eulipotyphla комахоїдні.

**Родина кротові Talpidae** налічує 46 видів (довжина тіла 5–21 см). Пальці з довгими кігтями; морда видовжена, очі маленькі (у деяких під шкірою), зовнішні вушні раковини малі або їх немає. Цінне хутро у кротів і хохуль. Населяють різноманітні ландшафти; більшість видів перебуває і живиться у норах; деякі види полюють на поверхні, є види, що добре плавають. У Євразії поширені на північ до 63° пн.ш. і на південь до Середземного моря та Південно-Східної Азії; у Північній Америці – від півдня Канади до Мексики. В Україні поширений кріт європейський *Talpa europaea*; надзвичайно рідкісним видом на сьогодні в Україні є хохуля руська *Desmana moschata* (рис. 5.74, 11).

**Родина тенреки Tenrecidae** об'єднує 34 види. Населяють Мадагаскар і Коморські острови, де утворюють низку форм, зовні подібних на їжаків, землерийок, ондатр і навіть видр. Очевидно, давня група; відомі з кінця крейди.

**Родина златокротів Chrysochloridae** населяє Південну Африку; як і наші кроти, ведуть підземний спосіб життя. Гаїтянський щілинозуб *Solenodon paradoxus* (родина Solenodontidae) живе на Гаїті, інший вид *Solenodon cubanus* – на Кубі; ці великі за розмірами мідичеподібні тварини майже винищені. Сучасна систематика виділяє родини тенреки та златокротів в окремий ряд афросорициди Afrosoricida.

**Родина землерийки (мідичеві) Soricidae** – невеликі за розмірами (довжина 3,5–18,0 см) звірки; має 376 видів. Значно поширені, крім полярних областей, Австралії та Південної Америки. Населяють різноманітні ландшафти з тундрами і пустелями включно, піднімаються в гори до 4 тис. м над рівнем моря. Живляться дрібними тваринами, інколи насінням. Активні упродовж цілої доби з чергуванням коротких періодів годування та сну. У землерийок простежується взимку зменшення розмірів тіла (також і черепа), що, ймовірно, можна пояснити пристосуванням до обмежених запасів їжі й труднощами її добування. Явище сезонних коливань розмірів тіла описане польським зоологом А. Денелем і пізніше назване феноменом Денеля. У лісових біоценозах помірних зон землерийки відіграють помітну роль завдяки чисельності й високому рівню метаболізму. До цієї родини належать найменші зі сучасних ссавців – мідичя крихітка *Sorex minutissimus* та ін. із масою 2–3 г. У фауні України вісім видів. Представники: мідичя звичайна *Sorex araneus*, рясоніжка велика *Neomys fodiens*, білозубка білочерева *Crocidura leucodon*.

**Родина стрибунцеві Macroscelididae** поширена в Африці (15 видів). Зовні нагадують тушканчиків, задні кінцівки помітно довші від передніх (рис. 5.74, 12).

Звичайно використовують обидві пари кінцівок, під час швидкого пересування бігом – тільки задні кінцівки. Живляться комахами, особливо термітами, насінням і плодами. Сучасні систематики виділяють цю групу тварин в окремий ряд Macroscelidea з родиною Macroscelididae.

#### 5.4.4.2.5. Ряд шерстокрили Dermoptera (кагуаноподібні Synocephaliformes)

Добре лазять по деревах, характерна здатність до планерувального польоту на відстань понад 60 м за допомогою вкритої шерстю літальної болони, що охоплює всі чотири кінцівки і хвіст. Грудина має невеликий кіль. Плоскі ділянки голих підшов містять присисні диски. Живляться листям, плодами. Два види (довжина тіла 36–43 см; маса до 2 кг), що населяють тропічні ліси Південно-Східної Азії: шерстокрил малайський *Synocephalus variegatus* і шерстокрил філіппінський *Synocephalus volans* (рис. 5.74, 13).

#### 5.4.4.2.6. Ряд рукокрилі Chiroptera (лиликоподібні Vespertilioniformes)

Відомо 1 240 видів пристосованих до польоту ссавців середнього і малого розміру (довжина тіла 3–40 см). Шкіряста літальна перетинка (болонка) натягнута між 2–5 пальцями передніх кінцівок, передпліччям, плечем, боками тіла, задніми кінцівками і хвостом. Короткий перший палець передніх кінцівок з кігтем. Деякі гірші льотні риси мають крилани і примітивні кажани, їхні крила широкі, з майже заокругленими кінцями, а плечовий суглоб одинарний. У інших видів виникла друга суглобова поверхня, на яку спирається особливий виріст плечової кістки. У найліпших за льотними властивостями – кажанів бульдогових – крила довгі, серпоподібно зігнуті. Тепловіддача з порівняно великої поверхні крил зменшується завдяки тому, що температура її поверхні приблизно на 7–9°C нижча від температури тіла. Голова з широкою ротовою щілиною, маленькими очима, а іноді зі складно збудованими вушними раковинами зі шкірястим виростом (козелком) при основі слухового проходу. Волосяний покрив густий, одноярусний, шкіряста перетинка вкрита рідкими волосками. Ліктьова і часто мала гомілкорова кістки рудиментарні; променева кістка видовжена і викривлена, довша від плечової; добре розвинена ключиця; плечовий пояс потужніший, ніж пояс задніх кінцівок. Грудина має невеликий кіль. З огляду на живлення тваринами або м'якими плодами, травний тракт у 1,5–4,0 рази перевищує довжину тіла, шлунок простий, сліпої кишки часто немає.

Тварини зі сутінковою і нічною активністю. З органів чуття особливого розвитку досягають слух і дотик. Характерна здатність до ехолокації здобичі та перепон; відбувається у діапазоні від 10 до 200 кГц. Лиликоподібні ведуть відокремлений і груповий спосіб життя. У помірних широтах роблять сезонні міграції. На зимівлях і місцях денного відпочинку деякі види можуть утворювати скупчення з десятків і навіть сотень особин. Поширені в обох півкулях; немає їх лише на віддалених дрібних островах і у високих широтах. Численніші у тропіках. Випонні рештки відомі з раннього еоцену США.

В оглядах трапляється поділ ряду на два підряди: крилани *Megachiroptera* та комахоїдні кажани *Microchiroptera*. Ряд налічує 17 родин.

**Родина криланові *Pteropodidae*** (166 видів). Це тварини з довжиною тіла до 40 см і розмахом крил до 170 см. Череп із видовженим лицевим відділом, зуби пристосовані до живлення плодами; кишечник у чотири рази довший, ніж тіло. Між хвостом і задніми кінцівками відсутня шкіряста болона. У місцях денного відпочинку утворюють скупчення до 10 тис. особин. Роблять перельоти в місця годівлі, пролітаючи за ніч 90–100 км. Самка народжує одне–двоє малят. Поширені від Африки до Австралії. На островах Океанії – єдині ссавці (крім завезених людиною).

Інші 16 родин об'єднують дрібних звірків (довжина тіла 3–14 см) із вкороченим лицевим відділом черепа, які живляться переважно комахами, деякі рибою, інші можуть ссати кров великих за розмірами тварин або нектар квітів.

**Родина ланцетоноси (мишоховости) *Rhinopomatidae*** – усього три види найпримітивніших кажанів; мають довгий хвіст; поширені в Африці та Південній Азії, комахоїдні.

**Родина мішкокрили *Emballonuridae*** населяє тропічні й субтропічні області Старого світу; живляться комахами і зрідка плодами.

У родині **рибоїдних летючих мишей *Noctilionidae*** – лише два види, які живуть від Мексики до півночі Південної Америки. Ловлять невеличких риб (довжиною до 10 см), ракоподібних і великих жуків, хапаючи їх кігтями задніх лап; за допомогою ультразвуку локалізують із відстані близько 2 м здобич, що з'явилася біля поверхні. Живуть групами до 50–80 особин. Характерним представником є велика бульдогова миша *Noctilio leporinus* (рис. 5.74, 14).

**Родина несправжні вампіри *Megadermatidae*** населяє Австралію, Африку і Південно-Східну Азію. Дрібні види живляться комахами, великі за розміром поїдають інших кажанів, птахів, дрібних мишоподібних, жаб.

**Родина підковикові *Rhinolophidae*** відрізняється будовою носа. Морда має листоподібні шкірясті вирости без волосся, які утворюють «підкову», що огинає ніздрі з боків і спереду. Ці кажани передають ультразвуки через ніздрі; відбите ультразвукове ехо сприймають, як і всі кажани, великими і також складно збудованими вухами. Поширені в помірних і тропічних районах Східної півкулі. В Україні представники чотирьох видів: підковик малий *Rhinolophus hipposideros*, підковик великий *Rhinolophus ferrumequinum*, підковик південний *Rhinolophus euryale*, підковик масковий *Rhinolophus mehelyi*. Живляться комахами.

**Родина листоносі *Phyllostomidae*** населяє тропіки і субтропіки Америки; живляться комахами, нектаром і пилком квітів (дрібні види), невеликими ящірками, птахами, гризунами, кажанами (відносно великі за розмірами види).

**Родина десмодові *Desmodontidae*** (іноді в систематиці розглядають як підродину *Desmodontinae* вищезгаданої родини *Phyllostomidae*). Високоспеціалізовані кажани, що споживають лише кров теплокровних тварин. Вони безболісно для жертви зрізають гострими зубами невеликий шматочок шкіри, а потім ссуть кров язиком, що утворює разом із нижньою губою трубку. У слині є антикоагулянти, що перешкоджають згортанню крові, тому слина цих кажанів у ранці може викликати тривалу,

до 8 год, кровотечу; можуть ссати кров півгодини. У разі високої чисельності вампіри завдають шкоду скотарству, знесилюючи тварин і передаючи їм збудників сказу та чуми великої рогатої худоби; іноді можуть паразитувати на людині під час сну. Три види у тропіках і субтропіках Америки.

**Родина лиликові Vespertilionidae** об'єднує 318 видів дрібних тварин із довжиною тіла 3–10 см. Більшість видів – комахоїдні, деякі живляться рибою. Здобич ловлять на льоту, однак можуть збирати зі стовбурів і землі. Частина видів мігрує на південь, інші впадають у сплячку. Звичайно паруються у вересні–жовтні, проте яйцеклітини запліднюються тільки навесні спермою, що зберігає життєздатність у статевих шляхах самки. Поширені по всіх материках, за винятком Антарктиди; не заходять у тундру. В Україні – 26 видів. Представники: нічниця велика *Myotis myotis*, вухань бурий *Plecotus auritus*, вечірниця дозріра *Nyctalus noctula*, нетопир карлик *Pipistrellus pipistrellus*, пергач пізній *Eptesicus serotinus*.

**Родина бульдогові летючі миші Molossidae** відрізняється спеціалізованим літальним апаратом: добре розвинуте подвійне зчленування плечової кістки з лопаткою; крило вузьке, серпоподібне. Міцні м'язи хвоста і кісткові шпори на задніх кінцівках утворюють ефективний гальмівний апарат. Політ швидкий і легкий, досягає 60 км/год і більше. Населяють Південну Європу, Азію і Африку, Америку; 80 видів.

Окрім суттєвого значення лиликоподібних в угрупованнях різних зон, а також чималого практичного значення для людини (вимищення дрібних комах, поширення деяких захворювань, особливо сказу), значну увагу привертають ехолокаційні механізми цих тварин. Удосконалення ехолокаційних систем досягло такого рівня, що можна говорити про своєрідне бачення вухами, оскільки багато летючих мишей отримує уявлення не лише про положення предмета у просторі, а й про його розмір, форму і навіть фактуру поверхні.

#### 5.4.4.2.7. Ряд примати Primates (лемуроподібні Lemuriformes)

Налічує більше 400 видів. Відрізняється різноманітністю щодо розмірів і форми тіла зі збереженням багатьох примітивних рис будови. З огляду на деревний спосіб життя більшості видів, кінцівки приматів п'ятипалі, стопоходячі. Перший палець протиставлений іншим. Це забезпечує хапальну функцію кінцівки. Довжина тіла коливається від 10 (дрібні напівмавпи) до 180 см у горили. Волосяний покрив із різної категорії волосся, густий і м'який (особливо у напівмавп). У черепі великий мозковий відділ; очі спрямовані вперед (стереоскопічний зір). Зуби гетеродонтні; їхня форма пов'язана з характером їжі (переважно рослинної). Шлунок простий, наявна сліпа кишка. Примати відрізняються великими розмірами головного мозку, складною поведінкою. Примати – один із давніх рядів плацентарних ссавців; предки – верхньокрейдові мідицеподібні. Нині поширені в субтропічній і тропічній областях Азії, Африки й Америки, на островах Зондського архіпелагу та на Філіппінах.

**Підряд нижчі примати, або напівмавпи, Prosimii.** Налічує 78 видів дрібних і середнього розміру звірів. Пальці у переважній більшості видів мають кігті. **Родина лемурові Lemuridae** – тварини дрібного і середнього розміру (довжина тіла

12–48 см) (рис. 5.74, 15). Голова із вкороченою лицевою частиною і великою мозковою коробкою. Ведуть деревний спосіб життя. Живляться рослинами, дрібними тваринами. Деякі невеликі за розміром види в посушливий сезон впадають у сплячку. Населяють Мадагаскар і Коморські острови. На Мадагаскарі живуть і більші за розміром лемури – індри (**родина Indridae**) та руконіжка (**родина Daubentoniidae**), майже винищені у наш час.

**Родина лорісві Lorisidae** поширена в Африці на південь від Сахари, у Південно-Східній Азії, на островах Зондського архіпелагу і Філіппінах; населяють тропічні ліси (у горах до 200 м), місцями заходять у савани. Тримануться на деревах; живляться переважно тваринною їжею, але поїдають плоди і вегетативні частини рослин. Ще стародавніші види – довгоп'яти (**родина Tarsiidae**) з кінцівками, надзвичайно добре пристосованими до життя на деревах (рис. 5.74, 16).

**Підряд вищі примати, або мавпи Anthropoidea.** Об'єднує 155 видів. Усі його представники мають достатньо великі півкулі переднього мозку, часто з численними борознами і звивинами. Активні звичайно вдень.

**Родина цебусові мавпи – капуцинові Cebidae** охоплює широконосих мавп, які населяють Південну Америку (довжина тіла 24–90 см). Мають довгий хвіст, у деяких чіпкий. Живуть на деревах, здатні до стрибків на далеку відстань, швидкого пересування по деревах (бігцем). Живляться плодами, листям, поїдають дрібних тварин, яйця птахів. Утворюють групи іноді з кількох десятків тварин, що вирізняються високоорганізованою поведінкою.

**Родина ігрункові Callithricidae** – найдрібніші мавпи (70–1000 г), населяють Південну Америку, ведуть деревний спосіб життя.

**Родина мартишкові, або нижчі вузьконосі мавпи Cercopithecidae** об'єднує мавп, що населяють Африку і Південну Азію. Тварини середніх і великих розмірів (довжина тіла 32–110 см), населяють різні ландшафти – джунглі, мангрові зарості, кам'янисті схили тощо (у гори проникають до 4 000 м н.р.м.). Ведуть наземний (павіани) або деревно-наземний спосіб життя. Рослиноїдні та всеїдні (рис. 5.74, 17). Утворюють значні (інколи до кількох сотень особин) зграї з добре вираженою ієрархією. Вона ґрунтується на складній структурі зграй, що мають кількох вожаків-домінантів, яким підпорядковані сімейні групи самок з молодими. Мавпи – одні з найважливіших лабораторних тварин; вони були в космосі, на них проводять різноманітні бактеріологічні, фізіологічні та протиепідеміологічні дослідження. Багатьох тварин і нині добувають заради м'яса й хутра.

**Вищі вузьконосі мавпи Pongidae** – нечисленна група близьких родичів людини. Передні кінцівки довші, ніж задні, голова округла. Відрізняються складністю будови кори головного мозку. Лицева частина слабко вкрита волоссям, долоні й підощви ніг голі; мешканці тропічних лісів. Горили і шимпанзе (Африка) ведуть наземно-деревний спосіб життя, гібони (Південно-Східна Азія, Індонезія) й орангутани (острови Суматра і Калімантан) майже повністю живуть на деревах. Переслідування з боку людини призвело до різкого зменшення чисельності; всі види занесені до Міжнародної Червоної книги.



У минулі часи сучасному видові людина розумна (*Homo sapiens*) із **родини люди Hominidae** передували декілька видів стародавніх людей: австралопітеки *Australopithecus*, пітекантропи *Pithecantropus*, синантропи *Sinanthropus*, неандертальці *Homo neanderthalensis*. Становлення людини розумної було пов'язане з розвитком праці. Колективна трудова діяльність привела до появи соціальних відносин і суспільного (соціального) ладу. Місцем виникнення людини, ймовірно, була Африка.

До напівмавп належить **родина тупасподібні Tupaiidae**, представники якої за багатьма ознаками нагадують мідисподібних; довжина тіла 10–22 см, великий палець не протиставлений іншим, пальці з кігтями, не хапальні. Лісові звірі, що ведуть деревний спосіб життя, живляться дрібними тваринами і плодами. Поширені у Південно-Східній Азії та на островах Зондського архіпелагу. Згідно зі сучасними поглядами, 19 видів тупасподібних об'єднані в ряд Scandentia з єдиною родиною Tupaiidae.

#### 5.4.4.2.8. Ряд хижі Carnivora (псоподібні Caniformes)

Переважно м'ясоїдні тварини, хоча багато тварин використовує додатково рослинну їжу. Найбільше твариноїдні котові; широко використовують рослинний корм мустелові й особливо ведмеді. Розмір і форма тіла дуже відрізняються (довжина тіла – від 14 см до 3 м; маса – від 100 г до 1 т). Різці малі, ікла завжди добре розвинені, корінні зуби горбкуваті, часто з ріжучими краями; останній передкутній зуб верхньої щелепи і перший кутній зуб нижньої щелепи вирізняються великими розмірами і ріжучим краєм. Це так звані хижі зуби, які досягають особливого розвитку у найбільш м'ясоїдних видів. Добре розвинений волосяний покрив, у північних форм він густий і пухнастий. Ці ознаки характеризують близько 240 значно поширених видів. Близькі до псоподібних тюленеві, яких об'єднували в окремий ряд ластоногі Pinnipedia. Тепер 34 види трьох родин цих представників входять до складу ряду Carnivora. Тюленеві проводять більшу частину життя у воді, виходячи на берег або лід для відпочинку, парування, народження малят, а також під час линьки. Крупніші від наземних псоподібних (маса тіла – 40–3 000 кг). Це пов'язано з перебуванням у холодній воді. Волосяний покрив із жорстких волосин (у молодих з підпушшою). Під шкірою є товстий шар жиру; його розмір більший у мешканців холодних морів. Тіло видовжене, обтічне. Кінцівки перетворені на веслоподібні ласти, що виступають за межі тулуба з половини передпліччя (передня) і третини гомілки (задні кінцівки). Між пальцями товста шкіряста перетинка. Рух виконують переважно ласти задніх кінцівок, передні використовують як стабілізатори і рулі. На суші легше пересуваються вухаті тюлені, використовуючи обидві пари ласт; справжні тюлені на твердому субстраті беззахисніші. Добре плавають і тримаються у товщі води, оскільки густина їхнього тіла з товстим шаром підшкірного жиру близька до густини води. Відмінності між зубами різних категорій не такі яскраві; зуби переважно конічні.

Легені більші, ніж у наземних псоподібних: у ладозького тюленя вони становлять 2,8% від маси тіла, у песця – 1,8, у лиса – тільки 1,1%. Більше у тюленевих і крові – 10–15% від маси тіла, тоді як у пса – 6–8%. У тюленевих більше міоглобіну в м'язах, ніж у наземних псоподібних, що забезпечує резерв кисню під час пірнання.

Максимальна тривалість перебування під водою більшості видів – близько 15 хв, проте в деяких може бути значно вищою. Виявлено здатність до ехолокації у водному середовищі на частотах 3–13 кГц. Добре розвинений нюх. Народжують малят на березі (н е о ф і л и – вухаті тюлені) або на плавучому прибережному льоді (п а г о ф і л и – моржі, нерпи та ін.). У пагофілів запаси жиру в тілі перед розмноженням особливо значні. У молоці дуже високий відсоток жиру (до 43%) і білків (до 12% у гренландського тюленя).

**Родина псові Canidae** – середнього розміру тварини з пальцехідними кінцівками, пристосованими до бігу (мають невтяжні кігті). Полюють, найчастіше переслідуючи жертву, з чим пов'язаний розвиток органів нюху (довга витягнута морда). Відрізняються складною популяційною структурою – часто утворюють великі сім'ї та зграї. Складна нервова діяльність сприяла одомашненню вовка: висока мінливість і штучний добір забезпечили виведення більшості порід собак. Серед диких псових лис і песець – важливі хутрові звірі. Їхні одомашнені форми з особливо цінним хутром (лис сріблястий, песець голубий) розводять на фермах. Широко розселився у європейській частині акліматизований тут єнот уссурійський із природним ареалом в Уссурійському краї. В Україні 5 видів: вовк *Canis lupus*, шакал *Canis aureus*, лис рудий *Vulpes vulpes*, лис степовий (корсак) *Vulpes corsac*, єнот уссурійський *Nyctereutes procyonoides*. Шакал – новий вид нашої теріофауни, тільки останніми роками з'явився на півдні України. Корсак в історичні часи водився у Криму, нині в дуже малій кількості трапляється на Луганщині. Єнот уссурійський населяє долини річок та інші заболочені угіддя; акліматизований в Україні вид.

**Родина котові Felidae** налічує 36 видів середніх і великих розмірів (маса 1,5–275 кг) – найбільш м'ясоїдних представників ряду. Полюють, підстерігаючи здобич і стрімко нападаючи на неї, зрідка переслідують. Цьому сприяють кругла голова з коротким носом і великими очима, пальцехідні кінцівки, озброєні гострими втяжними кігтями. Наземні звірі, проте багато з них добре лазить по деревах. Поширені на всіх континентах, за винятком Австралії й Антарктиди. Дрібні види котячих населяють змішані рівнинні й гірські ліси Європи (кіт лісовий *Felis silvestris*), степи і пустелі Азії та Африки (кіт степовий *Felis lybica*, кіт барханний *Felis margarita*). В очеретяних і чагарникових заростях Азії живе кіт очеретяний – *Felis chaus*. Із великих котів відомі такі види: тигр *Panthera tigris*, леопард *Panthera pardus*, ірбіс *Uncia uncia* та ін. Лев *Panthera leo* ще в історичний час жив у Малій Азії, Закавказзі та Південній Європі; нині в невеликій кількості зберігся у національному парку «Гірський ліс» в Індії та в Центральній Африці. Рись євразійська *Lynx lynx* – єдина з котячих, що населяє зону тайги; завдяки широкій ступні може пересуватися навіть по глибокому снігу. Гепард *Acinonyx jubatus*, що населяє рівнинні пустелі та савани Африки й Азії, значно відрізняється від інших котових, зовні нагадуючи псових. Він довгоногий, із невтяжними кігтями; полює, переслідуючи та заганняючи здобич. В Україні трапляються два види: кіт лісовий, рись євразійська. На сьогодні це рідкісні звірі Карпат, Полісся, а кіт лісовий – і дельти Дунаю, чисельність і поширення яких різко зменшилися протягом ХХ ст.

**Родина гієнові *Hyaenidae*** поширена в Африці та Південній Азії; тварини живляться майже виключно падлом, інколи нападають на достатньо великих тварин (хворих і поранених). Чотири види. Серед них гієна смугаста *Hyaena hyaena*, що населяє північну та східну Африку, Близький Схід, Аравійський пів-в, Туреччину, Кавказ, Центральну Азію, Індію й Непал; гієна плямиста *Crocuta crocuta*, поширена в Африці.

**Родина віверові *Viverridae*** – найпримітивніші представники псоподібних ссавців, поширена у Південній Європі, Південній Азії й Африці; налічує 35 видів різноманітних тварин середніх і малих розмірів (*Genetta* (рис. 5.74, 18), *Viverra*, *Eupleres* та ін.). Родина охоплювала і рід мангусти *Herpestes*, представники якого нині об'єднані в окрему родину *Herpestidae* з 35 видами.

**Родина мустелові *Mustelidae*** об'єднує 65 видів переважно малого, рідше середнього розміру (маса 100 г – 40 кг). Поширені на всіх континентах (один вид живе в морі – калан *Enhydra lutris*); в Австралії акліматизовані. Родина охоплює цінних хутрових звірів: соболь *Martes zibellina*, куниця лісова *Martes martes* і кам'яна *Martes foina*, горностаї *Mustela erminea*, видра *Lutra lutra*, калан та ін. Серед мустелових є винищувачі шкідливих гризунів (ласки, тхори, перегузні та ін.). Великі за розміром мустелові – росомаха тайгова *Gulo gulo*, що населяє тайгу і лісотундру Євразії та Північної Америки, і борсуки роду *Meles*. Борсуки живляться різноманітними тваринними і рослинними кормами, риють складні нори; поширені у Євразії. Для Північної та Центральної Америки характерні скусни роду *Mephitis*, *Spilogale*. В Україні 11 видів: куниця лісова *Martes martes*, куниця кам'яна *Martes foina*, горностаї *Mustela erminea*, ласка *Mustela nivalis*, норка *Mustela lutreola*, тхір темний *Mustela putorius*, тхір степовий *Mustela eversmanni*, візон річковий *Neovison vison*, перегузня *Vormela peregusna*, борсук європейський *Meles meles*, видра річкова *Lutra lutra*. Оселищами видр, норок є річки з великою кількістю заплав і порослих чагарником стариць. Тхір степовий і перегузня тяжіють до степової та лісостепової зон. Унаслідок розорювання цілинних степів, антропогенного впливу на місця поселення тхір опинився під загрозою зникнення. Тхір степовий, донедавна значно поширений в Україні вид, упродовж останньої третини ХХ ст. зник у багатьох місцях колишнього проживання. Візон річковий витісняє норку в місцях спільного перебування; поширення виду в Україні не з'ясоване. Тут він ніколи не був спеціально інтродукований; вид поширився унаслідок втеч із тваринницьких господарств. Куниця кам'яна і тхір темний можуть завдавати певної шкоди, знищуючи дрібних свійських тварин (курей, голубів, кролів), якщо оселяються неподалік людських господарств. Ласка, завдяки малим розмірам, легко проникає в нори мишоподібних; цей невеликий хижак знищує до 2–3 тис. полівок і мишей за рік.

**Родина вухаті тюлені *Otariidae*** охоплює 14 видів; мають рудиментарні вушні раковини; їхні задні ласти згинаються у п'ятковому зчленуванні й разом з передніми є опорою під час пересування по суші. Поширені переважно в помірних поясах обох півкуль: у Північній – тільки в Тихому океані; у Південній – ширше. Північні морські котики *Callorhinus ursinus* – важливий промисловий вид, що дає цінне хутро.

На час розмноження влітку утворюють на березі великі лігвища зі складною організацією. Після періоду розмноження та линьки мігрують на південь. Менш численні сивучі *Eumetopias jubatus* і морські леви *Zalophus* і *Otaria*.

**Родина справжні тюлені Phocidae** не має зовнішніх вушних раковин, задні ласти не згинаються і не підгинаються вперед, волосяний покрив без підпушшя. Поширені в морях обох півкуль. Для линьки, парування і народження малят виходять на лід, утворюючи численні лігвища. Важливі промислові види – гренландський тюлень *Pagophoca groenlandica*, морський заєць *Erignathus barbatus*. Нерпа кільчаста *Phoca hispida* поширена в північній частині Атлантичного, Тихого і Льодовитого океанів; є також у Ладозькому озері, Байкалі та Каспійському морі. В Україні відомий тюлень монах середземний *Monachus monachus*, який у минулому траплявся в північно-західному Причорномор'ї. До 1950-х років зрідка потрапляв у рибальські сіті в Кілійському гирлі Дунаю. Останніми роками достовірних даних про наявність у межах України, як і документально підтверджених знахідок (мертві тварини), немає.

**Родина моржі Odobenidae** має лише одного представника – морж *Odobenus rosmarus* (рис. 5.74, 19), який поширений циркумполярно біля берегів материків і островів Льодовитого океану.

Чисельність багатьох видів тюленевих помітно зменшилася внаслідок непомірного винищення.

**Родина ракунові Procyonidae** відрізняється середніми розмірами, стопохідними кінцівками і довгим, інколи чіпким хвостом. Хижі зуби розвинені слабо. Відомо 18 видів. Більша частина ареалу в Америці, менша – у Південно-Східній Азії. Ракун північний (енот-полоскун) *Procyon lotor*, акліматизований у європейській частині, внаслідок спонтанного розширення ареалу з боку Білорусі, Польщі, Словаччини, Угорщини і Румунії, невдовзі може бути виявлений в Україні.

**Родина ведмедеві Ursidae** – великі, стопохідні звірі. Поширені переважно у Північній півкулі. Ведмідь білий *Thalassarctos maritimus*, що полює на тюленів, активний цілий рік; у барліг на островах Льодовитого океану залягають тільки самки на час пологів. Ведмідь бурий *Ursus arctos* населяє лісову смугу європейської частини, гори Кавказу, Середньої Азії; живиться змішаним, з переважанням рослинного, кормом. На зиму залягають у барліг, де самка народжує 1–2 малят дрібних розмірів (близько 500 г). Ще недавно цей могутній хижак був звичайним звіром суцільних лісових масивів на значній частині території України. Нині ведмідь у незначній кількості залишився тільки в західній частині країни – у лісовій місцевості Карпатських гір.

#### 5.4.4.2.9. Ряд китоподібні Cetacea (китоподібні Balaeniformes)

Охоплює близько 80 видів. Пристосувалися до існування лише у воді: на суходіл не виходять і, потрапивши на мілководдя, не можуть знятися з мілини. Форма тіла торпедоподібна, інколи з непропорційно великою головою, шийного перехвату немає. Передні кінцівки перетворилися на ласти, задні – редуковані. Шкіра гола, без волосся, дуже еластична, з товстим шаром підшкірного жиру. М'язова хвостова

частина тіла дуже рухлива і має шкірястий плавець із горизонтальними лопатями. Частина видів має також спинний плавець. Грудні плавці (ласти) розташовані горизонтально і є стабілізаторами та кермом глибини і повороту; вони відіграють роль і терморегуляторів: віддають надлишок тепла в разі перегріву тіла під час швидкого руху. Скелет набув деяких особливостей, що робить його подібним до скелета риб. Хребет слабо диференційований: дуже короткий шийний відділ складається зі семи плоских хребців; грудний відділ із 10–17 парами ребер (лише 2–8 пар зчленовані з грудиною); попереково-крижовий і хвостовий відділи майже не диференційовані. Від задніх кінцівок збереглися тільки рудименти тазового поясу – дві не пов'язані з осьовим скелетом кісточки. У черепі видовжені щелепи.

Ніздрі зміщені на верхню поверхню голови. Повітроносні шляхи утворюють особливі повітряні мішки, які відіграють роль у генерації звуків від низькочастотних (чутні людським вухом) до 200 кГц. Легені пружні й еластичні; за один подих оновлюється 80–90% повітря, що міститься в них (у людини лише 15%). Альвеоли легень замикаються м'язами-сфінктерами, які утримують повітря під час занурення. Високий вміст гемоглобіну в крові та міоглобіну в м'язах забезпечує китам тривале перебування під водою (кашалоти і пляшконоси – до 1,5 год). Живиться, відціджуючи дрібні планктонні організми (вусаті кити) або захоплюючи велику здобич конічними зубами (зубаті кити). Шлунок синіх китів здатний вмщувати до 1,5 т дрібних рачків. Народжують у воді зазвичай одне маля раз на два роки. Частина видів робить регулярні міграції. Узгодження поведінки у зграї, а також під час пошуку поживи відбувається за допомогою складної системи ехолокації; аналогічно до кажанів, китоподібні наділені своєрідним звуковим баченням, тобто здатні розрізняти форму, розміри, характер поверхні, визначати відстань до предмета за допомогою звукової локації.

**Підряд вусаті кити *Mystacoceti*** об'єднує найбільших тварин світу. Живляться планктонними організмами, захоплюючи їх величезною пашею і відціджуючи за допомогою щидильного апарата – вертикально поставлених трикутних пластин китового вуса. Зовнішні носові отвори парні. **Гладкі, або справжні, кити (родина *Balaenidae***; довжина тіла 5–22 м) дуже нечисленні, їхній промисел заборонений. Гренландський кит *Balaena mysticetus* населяє північні моря, південний кит *Eubalaena glacilis* – житель Південної півкулі. **Родина сірі кити *Eschrichtiidae*** живуть у прибережних водах. Каліфорнійсько-чукотська популяція сірих китів нечисленна, охотсько-корейська – майже винищена; зимують біля берегів Каліфорнії та мігрують до Чукотського і Східно-Сибірського моря. **Родина смугачеві *Balaenopteridae*** розмножуються у теплих морях (узимку), нагулюючи жир влітку в холодних морях. Синій кит *Balaenoptera musculus*, здобутий 1926 р. (самка), мав довжину 33 м, масу – понад 150 т. Горбатий кит *Megaptera novaeangliae* поширений від Арктики до Антарктиди.

**Підряд зубаті кити *Odontoceti***. Щелепи озброєні конічними однорідними зубами. Здобич захоплюють зубами й одночасно всмоктують ротом. Апарат ехолокації добре розвинений, з ним пов'язана характерна асиметрія черепа. Дихальний отвір один (д и х а л о). **Родина річкові дельфіни *Platanistidae*** найдавніша в ряді; раніше жили у морях. У ріки, ймовірно, були витіснені конкурентами. **Родина кашалоти *Physeteridae*** відрізняється значною подушкою на голові, що вмщує

спермацет. Нижня щелепа вузька, тому ротова щілина виявляється внизу голови. Найбільший вид зубатих китів – кашалот *Physeter catodon* – досягає 20 м у довжину. Самки з молодими тримаються групами в теплій зоні всіх океанів, самці влітку мігрують до арктичних і антарктичних морів. Один із основних промислових видів.

**Родина дзьоборилові Ziphiidae** – кити середнього розміру; пляшконосі, дзьоборили та плавуни в деяких місцях є об'єктами промислу.

**Родина дельфінові Delphinidae** налічує понад 30 видів дрібних зубатих китів (1–10 м завдовжки). Живуть зграями (групами); поширені в помірних і теплих широтах, деякі заходять у холодні води. Характерна звукова ехолокація на ультрависоких частотах. Відзначаються складною нервовою діяльністю і соціальними інстинктами. Легко піддаються дресируванню. Найбільші дельфіни – косатки *Orcinus orca* (рис. 5.74, 20) – населяють усі океани; нападають навіть на порівняно великих китів, тюленів та інших тварин, основна їжа – риба і головоногі моллюски. Багато видів дельфінів слугують об'єктом промислу. В полярних морях живуть великий за розмірами дельфін білуха *Delphinapterus leucas* і рідкісний нарвал *Monodon monocerus*, самці якого озброєні довгим бивнем.

#### 5.4.4.2.10. Ряд Сиреноподібні Sirenia (ламантиноподібні Trichechiformes)

Водні тварини; близькі до давніх копитних. Форма тіла нагадує китоподібних, однак із добре вираженою шиєю. Передні кінцівки у вигляді ластів, на яких збереглися рудиментарні копитця. Задніх кінцівок немає. Хвостовий відділ закінчується горизонтальним плавцем. Корінні зуби з плоскою жуйною поверхнею, як у копитних; шлунок складається з кількох відділів. Живляться підводною рослинністю, тримаються зграями, пасуться на підводних пасовиськах. **Родина ламантинові Trichechidae** – три види; живуть біля берегів Західної Африки та східного узбережжя Південної Америки (біля Антилських островів). Характерним представником є американський ламантин *Trichechus manatus* (рис. 5.74, 21). **Родина дюгоневі Dugongidae** представлена двома видами, поширені у прибережній смузі Індійського океану. У 1741 р. російський зоолог Г.В. Стеллер описав біля Командорських островів морську корову *Hydrodamalis gigas* (одержала назву стеллерова корова), що була єдиним представником **родини морські корови Hydrodamalidae**. Винищена мисливцями: останню тварину вбито 1768 р.

#### 5.4.4.2.11. Ряд хоботні Proboscidea (слоноподібні Elephantiformes)

Найбільші наземні тварини висотою 3–4 м і масою 4–5 т; були численні й поширені у третинному періоді. Хобот – сильно видовжений м'язистий ніс, що зрісся з верхньою губою і підтримується при основі хрящем; використовують як хапальний орган, що виконує одночасно функцію дотику і нюху. Кінцівки п'ятипалі, з невеликими копитцями та плоскою ступнею; на підшві під шкірою желеподібна пружна подушка, що забезпечує безшумні рухи по ґрунті.

Шкіра товста, у сучасних видів гола. Бивні – верхні парні різці, що розростаються і далеко виступають із ротової порожнини; ростуть протягом усього життя. З кожного боку щелепи є лише по одному функціональному корінному зубу; у разі

зношування його замінює наступний, який розвивається до того часу. Статевої зрілості досягають у віці 10–16 років, живуть до 50–80 років. Самка після 18–22 місяців вагітності народжує одне маля масою близько 100 кг. У індійського слона *Elephas maximus* бивні є лише у самців; легко піддаються прирученню, проте в неволі зазвичай не розмножуються. Африканський слон *Loxodonta africana* (рис. 5.74, 22) більший за розмірами; бивні мають і самки; їх важко приручити. Останніми роками доведено наявність двох видів слонів у Африці: африканського лісового слона *Loxodonta cyclotis* і африканського саванного слона *Loxodonta africana*.

У четвертинний період значні території від тундри до степів населяв мамут (мамонт) волохатий *Mammuthus primigenius* із довгим рудим хутром і великими загнутими бивнями. Багато їх було і в Україні, особливо в басейні Дніпра, про що свідчать викопні рештки цих тварин. У багаторічній мерзлоті Сибіру виявляють рештки мамута, що добре збереглися. Такою найціннішою з викопних знахідок у всьому світі є знаменитий «Березовський мамут», опудало якого експонують у Зоологічному музеї Санкт-Петербурга.

#### 5.4.4.2.12. Ряд непарнокопитні Perissodactyla (конеподібні Equiformes)

Досить великі тварини з найбільш розвиненим третім пальцем (у частини видів зберігається лише він один). Ступінь редукції решти пальців відповідає швидкості пересування (максимальна в однопалих). Кінцеві фаланги пальців мають рогові копита. У плечовому поясі немає ключиць. Шлунок простий. Предками непарнокопитних були примітивні копитні Condylarthra. Уже в еоцені непарнокопитні стали численнішими (описано близько 500 видів), проте в міоцені їхня кількість різко зменшилася. Досі збереглося три родини з 18 видами.

**Родина тапіри Tapiridae** – найпримітивніші непарнокопитні. Передні кінцівки чотирипалі, задні – трипалі. Один вид – чепрачний тапір *Tapirus indicus* (рис. 5.74, 23) – живе в Південно-Східній Азії, три види – в Південній Америці. Населяють болотисті ліси і береги водойм. Добре плавають і пірнають, живляться прибережною та водною рослинністю. **Родина носороги Rhinocerotidae** – великі, тяжкої будови звірі (довжина тіла 2–4 м, маса 1–3,5 т). Кінцівки трипалі; товста шкіра майже безволоса. На носових і лобових кістках сидять 1–2 роги, утворені зроговілим епідермісом. Ікла редуковані. Населяють савани, тропічні ліси; живляться чагарниковою і трав'яною рослинністю; поширені в Африці та Південно-Східній Азії. Раніше носороги жили також у Євразії, траплялися разом із мамутами: целодонт волохатий *Coelodonta antiquitatis* відомий із відкладів льодовикового періоду; імовірно, жив і в пізніший час. **Родина коневі Equidae** має на передніх і задніх кінцівках по одному пальцю; від другого і четвертого пальців збереглися рудименти у вигляді грифельних кісточок. Здатні до швидкого бігу. Зебри *Hippotigris* поширені в африканських саванах, віслук *Equus asinus* ще є в пустелях Північної Африки. Кінь Пржевальського *Equus przewalskii* нині зберігся у невеликій кількості в Монголії. Останній дикий європейський кінь – тарпан (підвид коня Пржевальського) – убитий у пониззі Дніпра в 70-х роках ХХ ст.; в історичний час тарпани жили у степах і лісостепах

Європи. Кулан *Equus hemionus* – примітивної будови кінь, що зберігся у невеликій кількості в Південному Туркменістані, Ірані, Афганістані, Монголії, Північно-Західному Китаї.

#### 5.4.4.2.13. Ряд дамани *Hyracoidea* (даманоподібні *Procaviiformes*)

Охоплює шість видів, невеликих за розмірами, подібних на безхвостих бабаків; довжина тіла 30–60 см. Передні кінцівки мають чотири пальці, задні – трипалі з зачатковими копитцями. На голіх підшвах містяться своєрідні присоски для фіксації на камінні, стовбурах дерев. Зволожений епідерміс підшов забезпечує більший опір під час тертя. За походженням близькі до хоботних. Рослиноїдні; живуть в Африці й на Аравійському півострові. Відомо лише чотири види, серед яких найбільш поширений даман капський *Procavia capensis* (рис. 5.74, 24).

#### 5.4.4.2.14. Ряд трубкозубоподібні *Tubulidentata* (трубкозубоподібні *Orycteropiformes*)

Налічує один вид – африканський трубкозуб *Orycteropus afer* (рис. 5.74, 25). Зуби лише корінні – мають вигляд зрослих дентинових трубочок, не вкриті емаллю; зовні вкриті цементом, не мають коренів. Тіло масивне, з видовженою головою, що закінчується рилом, довгим язиком (30 см). Трубказубоподібні походять, імовірно, від примітивних копитних (кондилартр), однак за зовнішнім виглядом, що зумовлений живленням мураками і термітами, нагадують неповнозубих (конвергентна подібність).

#### 5.4.4.2.15. Ряд парнокопитні *Artiodactyla* (оленеподібні *Cerviformes*)

Великі за розміром і середнього розміру тварини з високими (крім підряду нежуйні) кінцівками, здатні до швидкого бігу. Кінцівки чотиріпалі: третій і четвертий пальці крупні (довгі) та слугують опорою. Другий і п'ятий пальці значно менші. Ключиць немає. Кінцеві фаланги пальців мають рогові ратиці (копита). Шлунок у більшості видів складається з кількох відділів. Рослиноїдні. Переважно стадні тварини, які утворюють деколи скупчення (табуни) в тисячі голів. Ведуть номадний (кочовий) спосіб життя; багато видів здійснюють регулярні сезонні міграції. Звичайно полігами. У ряді близько 170 видів, що населяють усі материки (в Австралію завезені людиною), за винятком Антарктиди.

**Підряд нежуйні *Nonruminantia*** нечисленний (12 видів), охоплює тварин із масивним тулубом і короткими ногами. Кінцівки чотиріпалі, другий і п'ятий пальці порівняно довгі й під час пересування торкаються землі; шлунок досить простий – з 1–3 відділів. Об'єднує **родини свиневі *Suidae*, пекарі *Tayassuidae* і бегемоти *Hippopotamidae***. Усі види рослиноїдні, хоча свині нерідко поїдають і дрібних тварин. Свині трапляються у Євразії та Африці; пекарі населяють Південну і Центральну Африку, бегемоти – тропічну Африку (рис. 5.74, 26). Свиня лісова *Sus scrofa* – предок численних порід домашніх свиней.

**Підряд жуйні *Ruminantia*** налічує близько 160 видів ратичних різного розміру. Вони мають довші ноги; пальців два або чотири (другий і п'ятий пальці малі й землі



не торкаються). У верхній щелепі немає ні різців, ні ікол (ікла збереглися у оленьків і кабарги); шлунок складний, звичайно з чотирьох відділів. Проковтнуту їжу відригують (жуйка) і пережовують. Більшість має роги – вирости лобової кістки, у частини видів є роговий чохол. Корінні зуби своєрідної лункової будови, здатні перетирати грубі, багаті на клітковину корми. Підряд охоплює шість родин. На даний час прогресує.

**Родина оленьки Tragulidae** – давні та найпримітивніші жуйні, відомі з верхнього еоцену. Другий і п'ятий пальці порівняно довгі, самці мають ікла, що виступають із рота. Тварини розміром із зайця. Поширені в Африці та Південно-Східній Азії. Близька до оленьків **родина кабарги Moschidae**, що налічує сім видів, найбільш відомий – кабарга, або мускусний олень *Moschus moschiferus*, що населяє гірські райони Алтаю, Саян, Східного Сибіру та Далекого Сходу, Кореї, Монголії і Китаю. Довжина тіла до 90 см, висота 65 см, маса 10–17 кг. Задні ноги на третину довші від передніх. Рогів немає, у самців у верхній щелепі досить великі ікла, що виступають назовні.

**Родина оленеві Cervidae** – стрункі тварини з гіллястими кістковими (без рогового чохла) рогами, що утворюються на виростах лобових кісток; щорічно змінюються. Звичайно роги є лише у самців; у північних оленів роги є й у самок (водяні олені *Hydropotes* не мають рогів). Наявні передочні пахучі залози, якими самці позначають індивідуальну ділянку. Близько 43 видів. Поширені значно; в Австралії акліматизовано декілька видів; немає в Африці. Рен північний (північний олень) *Rangifer tarandus* (рис. 5.74, 27) заселяє тундру і тайгові зони Євразії та Північної Америки. Давно одомашнений; розвиток оленярства зменшив чисельність диких оленів. Олень шляхетний *Cervus elaphus* живе в багатьох районах Євразії; цінний об'єкт мисливського господарства. Розводять у напіввільних умовах для отримання пантів (нескостенілих рогів), що містять цінну лікарську речовину (препарат пантокрин). З тією ж метою використовують оленів японських *Cervus nippon*. Поширений і дрібніший олень сарна європейська *Capreolus capreolus*. Лось європейський *Alces alces* живе у лісовій смугі Євразії та Північної Америки; у разі високої чисельності виходить у лісостеп, раніше проникав на Кавказ. Потужна тварина, пристосована до пересування по глибокому снігу і болотах. У фауні України – п'ять видів оленевих: лось європейський, олень шляхетний, сарна європейська, лань звичайна, олень японський. Два останні види акліматизовані.

**Родина жирафові Giraffidae** представлена лише двома африканськими видами: жирафа *Giraffa camelopardalis* населяє савани Центральної та Східної Африки; окапі *Ocapia johnstoni* має порівняно короткі шию та кінцівки. Живляться листям і пагонами деревних рослин. Жирафа – найвища тварина, що здатна піднімати голову на висоту до 7 м над поверхнею землі. Різким коливанням кров'яного тиску під час швидких рухів голови запобігає система клапанів у великій шийній вені.

**Родина порожнисторогі (бикові) Bovidae** особливо різноманітна (налічує 137 видів). Об'єднує тварин, що мають роги, утворені кістковими наростами лобових кісток, із роговими чохлами епідермального походження. У багатьох видів рогаті як самці, так і самки. Їх немає в Австралії та Південній Америці (не враховуючи домашніх

або акліматизованих видів). Майже всі мають або мали важливе господарське значення. Група антилоп широко представлена в Африці. Джейрани *Gazella subgutturosa* живуть у степах і пустелях Східного Закавказзя, Казахстану та Середньої Азії. Сайга татарська *Saiga tatarica* населяє степи Казахстану і Північного Прикаспію; вона займає проміжне положення між антилопами та козлами. У горах Кавказу і Карпат живе скельниця гірська *Rupicapra rupicapra*. Дикі козли та барани *Caprinae* населяють гори. Козли (кавказький *Capra caucasica*, сибірський *Capra sibirica*) заселяють переважно скелясті ландшафти; барани (муфлон азійський *Ovis orientalis* і баран муфлон *Ovis musimon*, архар *Ovis ammon*) трапляються і на похиліших височинах.

Бики Bovinae поширені у Євразії, Африці та Північній Америці. Це індійський *Bubalus bubalis* і африканський *Syncerus caffer* буйволи, бантенг *Bos banteng* та ін. У Центральній Азії живе як *Poephagus grunniens*. У заповідниках, у преріях Північної Америки зберігся бізон *Bison bison*, а у Європі – зубр *Bison bonasus*. Предком численних порід великої рогатої худоби був бик первісний, або тур, *Bos primigenius*, винищений у XVIII ст. У фауні України – два види: зубр є відновленим видом; скельницю гірську наводять як вид, що був поширений у Чорногорі в історичні часи; баран муфлон акліматизований у районах Гірського Криму.

**Родина вилорогові Antilocapridae** має одного представника вилорога північно-американського *Antilocapra americana*, що населяє степові й напівпустельні райони Північної Америки. Високоногі тварини з шисю середньої довжини; роги є як у самців, так і (менших розмірів) у самок, проте інколи самки безрогі. Роги завдовжки до 25 см, стиснуті з боків, з коротким відростком, що відходить допереду, верхівки їх загнуті назад; мають тонку нерозгалужену кісткову основу і роговий чохол, який щорічно спадає і відростає знову (процес відростання триває чотири місяці).

**Родину мозолоногі Camelidae** донедавна наводили у складі підряду Tylopoda ряду Artiodactyla, а також подавали окремим рядом Tylopoda. Двопалі кінцівки мають тупі викривлені кігті. Нижня поверхня ступні – еластична мозолиста подушка, на яку спираються пальці. З'явились у Північній Америці в еоцені, а потім розселились у Південну Америку, Євразію і Північну Африку. Дикий двогорбий верблюд *Camelus bactrianus* (рис. 5.74, 28) зберігся в дуже малій кількості тільки у Монголії. Одногогорбий верблюд відомий як одомашнена тварина. У Південній Америці в горах поширені безгорбі верблюди – лами: гуанако *Lama guanaco*, лама вікунья *Lama vicugna*.

#### 5.4.4.2.16. Ряд яшуроподібні Pholidota (панголіноподібні Maniformes)

Охоплює одну **родину панголіни Manidae** з вісьмома видами. Тіло зверху вкрито роговими лусками; кінцівки озброєні потужними кігтями. Населяють ліси, чагарникові зарості, савани; наземні й деревні; активні вночі. У разі небезпеки ховаються у сховища або згортаються. Поширені в Африці (на південь від Сахари) і в Південно-Східній Азії. Живляться термітами і мурашками, виловлюючи їх довгим рухливим язиком. Очевидно, завжди були нечисленними. Представники панголін яванський *Manis javanica*, панголін велетенський *Manis gigantea* (рис. 5.74, 29) та ін. Останній поширений у Західній і Центральній Африці.

#### 5.4.4.2.17. Ряд гризунів *Rodentia* (мишоподібні *Muriformes*)

Найчисленніша група сучасних ссавців, що налічує 2 015 видів, об'єднаних у 30–35 сучасних родин. Трапляються в усіх частинах світу і населяють різноманітні ландшафти. Переважно дрібні й середнього розміру. Рослиноїдні. Пара потужних верхніх і нижніх різців, які ростуть постійно, має зовнішню поверхню, утворену твердою емаллю, а внутрішня – пухкішим дентином (різниця у швидкості стирання цих частин зуба забезпечує постійну гостроту його ріжучого краю); ікол немає, на їхньому місці беззубий проміжок – діастема. Поверхня передкутніх і кутніх зубів (звичайно 3–5 у верхній щелепі та 3–4 у нижній) – із гребенями емалі, що злегка виступають, або горбкувата, пристосована для перетирання грубої рослинної їжі. Травний тракт довгий; зазвичай наявна велика сліпа кишка. Дрібні види мишоподібних відрізняються швидким статевим дозріванням (статевозрілі з 1–2-місячного віку) і високою плодючістю (пологи з проміжком 1,5–2,0 місяці).

Важливе значення мишоподібних для людини. Бобри, бабаки, вивірки, ондатри, шиншили та інші – цінні хутрові звірі. Серед мишей, полівок, піщанок і ховрахів багато шкідників сільськогосподарських культур, багато з них є носіями збудників небезпечних епідемічних захворювань людини, свійських і мисливських тварин (чума, туляремія, енцефаліт, лейшманіоз, лептоспіроз та ін.). Мишоподібні – одна з найважливіших складових біоценозів Арктики (лемінги), тайги (вивірки, полівки), широколистяних лісів (нориці, миші, соні та ін.), степів, саван і пустель (бабаки, піщанки, хом'яки, ховрахи, тушканчики та ін.). Їхня діяльність відіграє важливу роль у ґрунтоутворенні та формуванні рослинного покриву.

Найдавніші залишки мишоподібних знайдені в палеоценових відкладах Північної Америки. У третинний період широко розселились, наслідком чого стала велика різноманітність типів організації. За влаштуванням жуйного апарата (будова щелеп і жувальних м'язів) мишоподібних поділяють на три групи, яким, однак, не надають таксономічного значення. Перша – анатомічно найпримітивніші вивіркоподібні гризуни *Sciuromorpha*; друга – мишоподібні *Muomorpha*; третя – їжатцеподібні гризуни *Huysticomorpha*.

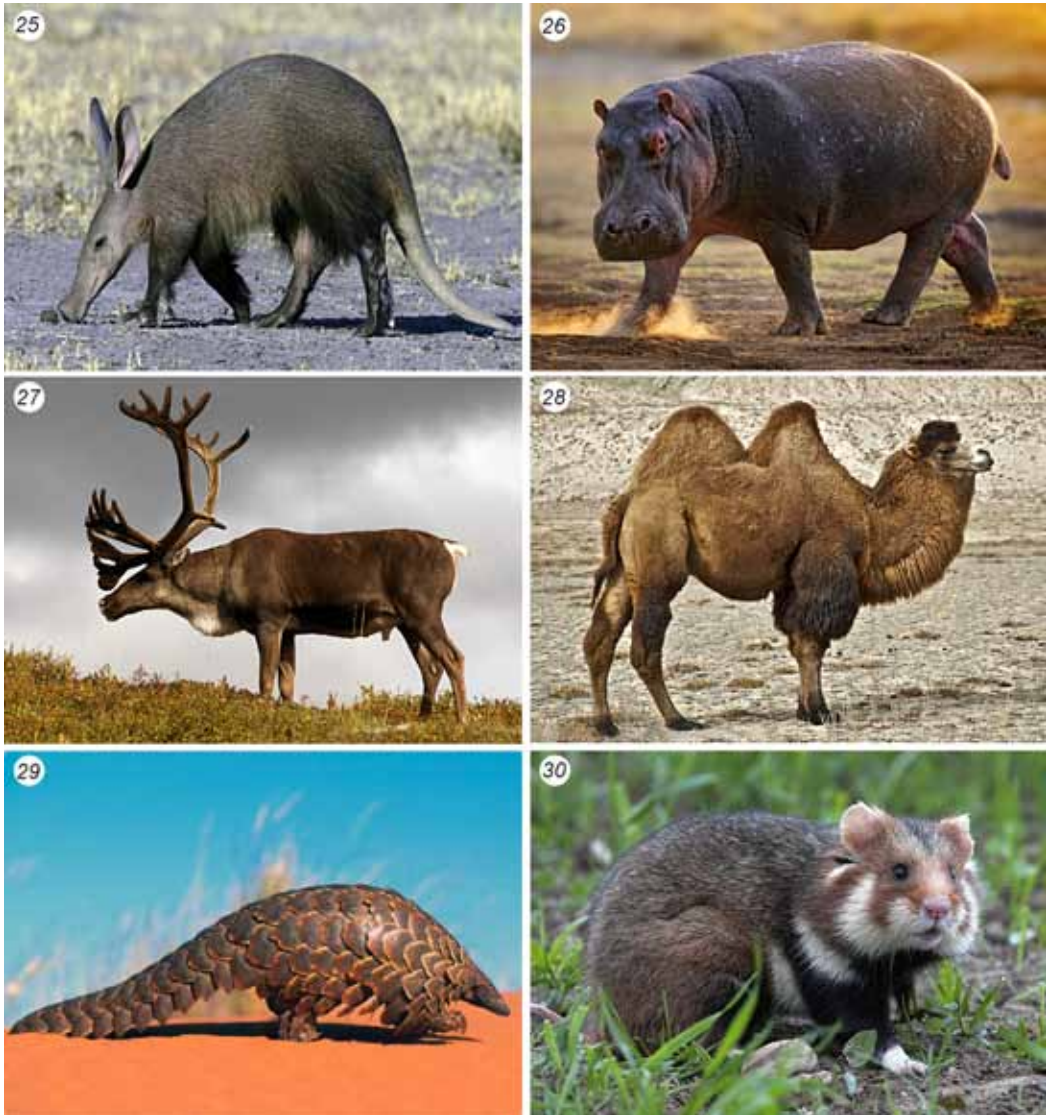
**Родина гоферові *Geomysidae*** живе в Північній Америці та Мексиці; ведуть підземний спосіб життя. **Родина гетеромісові *Heteromyidae*** відрізняється порівняно більшою довжиною задніх ніг, за формою тіла нагадуючи піщанок або тушканчиків Східної півкулі; населяють пустельні й напівпустельні ландшафти південно-західної частини Північної та Центральної Америки. Подібний зовнішній вигляд має африканський (кафрський) довгоніг *Pedetes caffer* (єдиний представник **родини довгонігів *Pedetidae***). Зовні нагадує тушканчика розміром із зайця.

**Родина боброві *Castoridae*** налічує лише два види: бобер європейський *Castor fiber* і бобер американський *Castor canadensis*; живуть у заплавах річок у лісовій зоні; на мілководних річках споруджують греблі, риють нори в берегах або будують із гілок міцні «хатки». На дні водойми роблять запаси деревних гілок, корою яких живляться взимку. До початку ХХ ст. унаслідок хижацького винищення окремі колонії цього звіра збереглися тільки в деяких районах Полісся та Середнього Придніпров'я. Нині поширений у Поліссі й лісостепу; чисельність виду відновлюється.









**Рис. 5.74.** Представники класу Mammalia: 1 – качконіс *Ornithorhynchus anatinus*; 2 – опосум північноамериканський *Didelphis virginiana*; 3 – бандикут кролячий (білбі) *Macrotis lagotis*; 4 – плямистий кускус *Spilococcus maculatus*; 5 – коала *Phascolarctos cinereus*; 6 – кенгуру рудий *Macropus rufus*; 7 – гігантський мурахоїд *Myrmecophaga tridactyla*; 8 – трипалий ліновець *Bradypus tridactylus*; 9 – броненосець довгохвостий *Dasypus novemcinctus*; 10 – їжачок вухатий *Hemiechinus auritus*; 11 – хохуля руська *Desmana moschata*; 12 – стрибунець Петерса *Rhynchocyon petersi*; 13 – шерстокрил малайський *Syncephalus variegatus*; 14 – велика бульдогова миша *Noctilio leporinus*; 15 – лемур котячий *Lemur catta*; 16 – філіппінський довгоп'ят *Tarsius syrichta*; 17 – носач, або кахай *Nasalis larvatus*; 18 – генета звичайна *Genetta genetta*; 19 – морж *Odobenus rosmarus*; 20 – косатка *Orcinus orca*; 21 – американський ламантин *Trichechus manatus*; 22 – африканський слон *Loxodonta Africana*; 23 – тапір чепрачний *Tapirus indicus*; 24 – даман капський *Procavia capensis*; 25 – трубокзуб африканський *Orycteropus afer*; 26 – бегемот великий *Hippopotamus amphibius*; 27 – рен північний *Rangifer tarandus*; 28 – верблюд двогорбий *Camelus bactrianus*; 29 – панголін велетенський *Manis gigantea*; 30 – хом'як європейський *Cricetus cricetus*

**Родина вивіркові Sciuridae** поширена на всіх материках, за винятком Австралії та Антарктиди; налічує понад 270 видів. Вивіркових поділяють на дві екологічні групи – наземних (бабаки, ховрахи) і деревних (вивірки); проміжне становище займають бурундуки. Бабаки *Marmota* населяють лучні та степові біотопи обох півкуль, є гірські види. Живуть у норах; живляться вегетативними частинами трав'янистих рослин. Впадають у сплячку. Живуть великими поселеннями, у яких сусіди пов'язані постійною звуковою сигналізацією, що попереджує про небезпеку. Бабаки – об'єкти хутрового промислу; є носіями небезпечних для людини захворювань, зокрема, чуми та ін. Ховрахи (*Citellus*, *Synomys*, *Callospermophilus* та ін.) поширені більше, заселяють і пустелі. Утворюють щільні поселення; шкодять посівам і є носіями збудників небезпечних захворювань.

Бурундуки (*Tamias*, *Eutamias*) пов'язані з деревно-чагарниковою рослинністю і ведуть наземно-деревний спосіб життя. Вивірки – спеціалізовані деревні звірі з переважно поодиноким (сімейним) способом життя; особливо різноманітні в лісах Південної Азії (пальмові білки *Funandulus*, *Callosciurus* та ін.); деякі досягають довжини тіла 50 см і маси 3 кг (*Ratufa*). Вивірка лісова *Sciurus vulgaris* населяє тайгу, змішані й широколистяні ліси Євразії; один із найважливіших хутрових звірів; акліматизована в лісах Криму і Кавказу. Африканські земляні білки *Xerus* за способом життя радше нагадують ховрахів (живуть у норах), до них близький тонкопалий ховрах *Spermophilopsis leptodactylus*, поширений у піщаних пустелях Казахстану, Середньої Азії та Північного Ірану.

У фауни України шість видів родини вивіркові: бабак степовий *Marmota bobac*, ховрах європейський *Spermophilus citellus*, ховрах крапчастий *Spermophilus suslicus*, ховрах подільський *Spermophilus odessanus*, ховрах сірий *Spermophilus pygmaeus* і вивірка лісова *Spermophilus vulgaris*.

**Родина летягові Pteromyidae** – деревні гризуни зі шкірястою перетинкою з боків тіла між передніми та задніми кінцівками, яка дає змогу у планерувальному польоті перелітати з дерева на дерево на відстань 15–50 м. Політуха сибірська *Pteromys volans* – невеликих розмірів тварина; найбільша – летяга тагуан *Petaurista petaurista* – досягає маси 1,5 кг за довжини тіла 60 см і населяє гірські ліси Південно-Східної Азії. Летяги живляться листям дерев, бруньками, плодами і насінням, якщо можливо – і дрібними тваринами.

Африканська **родина шипохвості Anomaluridae** – деревні мишоподібні з хвостом, нижня поверхня якого вкрита гострими щитками, що допомагають утримуватися на гладких стовбурах дерев. Пересуваючись по деревах, тварини спираються на хвіст і, послідовно розправляючи та згинаючи тіло, підтягуються на лапах.

Серед мишоподібних **родина вовчкових Gliridae** представлена дрібними, переважно деревними гризунами з нічним способом життя. Живуть у лісах і садах Північної Африки, Південної Європи і Середньої Азії (до Алтаю). В Україні є чотири види: соня лісова *Dryomys nitedula*, ліскулька руда *Muscardinus avellanarius*, вовчок сірий *Glis glis* і дуже рідкісна жолудниця європейська *Eliomys quercinus*. До цієї родини нині зачисляють єдиний вид пустельних сонь Східного Казахстану *Selevinia betpakdalensis*.



**Родина стрибакові Dipodidae** поширена у степах і пустелях переважно Африки та Азії. Для них характерний сильний розвиток задніх і слабкі передні кінцівки, довгий хвіст-балансир. Дрібні й середнього розміру зимосплячі звірки (довжина тіла 5–30 см), живляться насінням, пагонами рослин, у великих кількостях поїдають дрібних безхребетних. В Україні представлені двома рідкісними видами, що мають загалом південне поширення: тушкан великий *Allactaga major* і кандибка пустельний *Stylodipus telum*.

**Родина заподові Zapodidae** – близькі родичі тушканчиків; зовні нагадують мишей; переважно комахоїдні види. Поширені в Європі й Азії на південь від полярного кола і в Північній Америці. В Україні чотири досить рідкісні види: мишівка лісова *Sicista betulina*, мишівка донська *Sicista strandi*, мишівка південна *Sicista loriger*, мишівка темна *Sicista severtzovi*.

**Родина мишеві Muridae** – різноманітні за розміром і зовнішнім виглядом. Численна родина, деякі представники якої (хатні миші та щурі) розселилися з людиною по всій Землі. Видовий склад особливо багатий у Південно-Східній Азії, Африці. Найбільші представники – філіппінські щурі *Phloemys* – сягають маси понад 1 кг. Пластичність організації забезпечила широке розселення; ця група посідає значне місце в біоценозах; численні в поселеннях людини. Мишеві – одна з основних груп ссавців у теріофауні України, яку реєструють під час усіх видів обліку; налічує десять видів: житник пасистий *Apodemus agrarius*, пацюк мандрівний *Rattus norvegicus*, миша хатня *Mus musculus*, мишак жовтогрудий *Sylvaemus tauricus* та ін.

**Родина хом'якові Cricetidae** – численна і значно поширена. Південноамериканські хом'яки (*Ichtyomys*, *Laptomys*, *Anotomys*) живляться рибою та іншими водними тваринами. Два види цієї родини у фауні України не бувають численними: хом'як європейський *Cricetus cricetus* (рис. 5.74, 30), хом'ячок сірий *Cricetulus migratorius*.

**Родина щурові (норицеві) Arvicolidae** поширена у Північній півкулі та представлена низкою масових видів: лемінги в тундрі, нориці *Myodes* у лісі, полівки *Microtus* і строкатки *Lagurus* у лісостепу і степу, щур *Arvicola* й ондатра *Ondatra* у старицях річок і болотах. Родина щурові – найчисленніша група ссавців нашої фауни; є доміантною у більшості типів оселищ як природних (ліси, чагарники, болота, луки), так і напівприродних (сади, лани, узбіччя доріг). У фауні України є 15 видів: ондатра мускусна *Ondatra zibethicus*, нориця руда *Myodes glareolus*, снігурка альпійська *Chionomys nivalis*, щур водяний *Arvicola amphibius*, полівка європейська *Microtus arvalis* та ін.

**Родина сліпакові Spalacidae** – рийні мишоподібні, що майже не виходять на поверхню і живляться підземними частинами рослин. Тварини з недорозвиненими вушними раковинами і хвостом, короткими кінцівками, очі захищені під шкірою, на їхньому місці утворилася товста складка шкіри, густо вкрита міцним щетинкоподібним волоссям. П'ять доволі рідкісних видів ссавців України: сліпець понтичний *Nannospalax leucodon*, сліпак піщаний *Spalax arenarius*, сліпак буковинський *Spalax graecus*, сліпак подільський *Spalax zemni*, сліпак звичайний *Spalax microphthalmus*.

У групі їжатцеподібні центральне місце посідає **родина їжатцеві Hystricidae** – наземні або наземно-деревні мишоподібні великого розміру. Тіло з боків, по спині та хвосту вкрите довгими голками, інші частини – жорстким волоссям. Живляться пагонами і листям чагарників, травами і підземними частинами рослин. Живуть у норах або печерах. Населяють Середземномор'я, Азію, Африку. Характерний представник – їжатець чубатий *Hystrix cristata*. У Північній Америці й на півночі Південної Америки живуть голкошерстові *Erethizontidae*. Їхнє тіло вкрите короткими голками; ведуть переважно деревний спосіб життя.

**Родина кавієві Caviidae** населяє Південну Америку; більшість видів – дрібні тварини, що живуть у норах. **Родина водосвинкові Hydrochoeridae** представлена одним видом. Капібара *Hydrochoerus capybara* – найбільший серед сучасних мишоподібних (довжина тіла 1,5 м, маса 50–60 кг). Поселяються по берегах річок Південної Америки. Добре плавають і пірнають, живляться водними рослинами. **Родина агутієві Dasyproctidae** – великих розмірів мишоподібні (довжина тіла 60–75 см); живуть у лісах Мексики, Центральної та Південної Америки. **Родина шиншилові Chinchillidae** населяє пампаси і гірські райони Південної Америки, піднімається до висоти 3–6 тис. м н.р.м.; має хутро високої якості.

**Родина нутрієві Myocastoridae** населяє водойми Куби, Ямайки, Гаїті та Південної Америки. В Україну нутрія болотяна *Myocastor coypus* уперше завезена 1931 р. Результати акліматизації засвідчили, що нутрія не може пристосуватися до водойм, які замерзають. У разі напіввільного розведення утримують у природних водоймах тільки в теплу частину року. Розводять у підсобних і спеціалізованих господарствах, на фермах і в напіввільному стані. Дає хороше хутро і дієтичне м'ясо. Знищуючи водяну рослинність, змінює характер водойм, інколи руйнує гідротехнічні споруди і шкодить посівам. У гірських районах і посушливих низовинах Південної Америки живуть схожі на щурів види **родини восьмизубі Octodontidae**; вони живуть у складно влаштованих норах зі значною системою підземних ходів – тунелів. В Африці підземний спосіб життя властивий **родині землекопові Bathyergidae**.

Цьому ряду присвячена найбільша кількість спеціальних і оглядових публікацій, і саме у цій групі відбулися найбільші таксономічні перестановки й уточнення. Хоча систематика ссавців вивчена досить добре, у ній все ще багато нез'ясованих питань. Уточнення споріднених зв'язків між видами може змінювати склад родів і навіть родин. Із розвитком генетичних методів досліджень у зоології останніми роками почали відкривати так звані види-двійники: тварини, що належать до них, дуже подібні один до одного, їх можна найчастіше розрізнити лише за кількістю хромосом або за біохімічними показниками. Особливо багато таких видів серед дрібних ссавців – нориць, мідіць, мишівок, мишей.

#### 5.4.4.2.18. Ряд зайцеподібні Lagomorpha (зайцеподібні Leporiformes)

Зайцеподібних раніше об'єднували з гризунами; пізніше з'ясували конвергентний характер цієї подібності; схожість з іншими рядами не визначена. Від мишоподібних зайцеподібні відрізняються будовою кісткового піднебіння, що має вигляд вузького поперечного містка між верхніми зубними рядами, і наявністю верхніх

здвоєних різців (двопарнорізцеві Duplicidentata). Волосяний покрив різноманітний, від густого пухнастого до порівняно рідкісного щетиноподібного. Рослиноїдні; живляться переважно багатими на клітковину вегетативними частинами рослин. У ряді дві родини, 80 видів.

**Родина пискухові Ochotonidae** об'єднує дрібних коротковухих і коротколапих звірків, поширених у гірських областях і передгірських рівнинах Азії, Південно-Східної Європи та Північно-Західної Америки; північні пискухи *Ochotona hyperborea* поширені до полярного кола. Серед них є нірники і петрофіли. Як і в усіх тварин, що утворюють колоніальні поселення, добре розвинена звукова сигналізація. Роблять запаси з рослин, які підсушують (сіно) і ховають під каміння або збирають у стіжки.

**Родина зайцеві Leporidae** об'єднує тварин із довгими задніми ногами та довгими вухами. Запасів поживи не роблять. Характерні різкі періодичні коливання чисельності. Зайці *Lepus* не мають постійних сховищ, тоді як кролі *Oryctolagus* живуть у норах. Зайці народжують зрячих, укритих шерстю малят після 50-денної вагітності; малята кролів народжуються після 30-денної вагітності. В Україні три види: заєць сірий (русак) *Lepus europaeus*, заєць білий (біляк) *Lepus timidus*, кріль європейський *Oryctolagus cuniculus*. Останній вид завезений в Україну близько 150 років тому з Південної Європи.

#### 5.4.5. Значення ссавців для людини

Корисні ссавці численні й різноманітні. Серед давно приручених домашніх тварин вони становлять понад 60% (15 видів). До них слід додати хутрових звірів, яких розводять у клітках і які перебувають на ранній стадії доместикації (приблизно 20 видів), а також численних лабораторних тварин (щурі, миші, морські свинки і багато ін.). Розведення в неволі супроводжується появою нових порід цих тварин. Кількість порід псів сягає 200 і далі збільшується; у кролів відомо понад сотню порід; серед лабораторних тварин збільшується кількість генетично чистих ліній мишей і щурів. Триває одомашнення нових видів: лося як транспортної тварини, олень-марала для отримання пантів; нових хутрових звірів і лабораторних тварин. Для поліпшення наявних і отримання нових порід використовують гібридизацію домашніх тварин із дикими видами.

Мисливсько-промислові тварини дають чималий прибуток у багатьох районах. Успішна охорона їхніх запасів і відновлення чисельності майже знищених хижацькою експлуатацією соболя, бобра, калана, котиків та інших тварин збільшує мисливські багатства України і суміжних держав; успішна акліматизація американських мишоподібних – ондатри і нутрії – також збільшила їх. Добування соболя, куниць, вивірки, песця, лисиці й інших хутрових звірів разом із розведенням найцінніших хутрових звірів у неволі забезпечують потреби в хутрі. Головними промисловими видами лісової зони є вивірка, соболь, куниця, горностаї, лисиці та зайці. З огляду на збільшення чисельності цінних мустелових, вивірка поступилася їм першим місцем (за собівартістю здобутих шкур). У тундровій зоні основне значення зберігають песець і заєць білий, у степах і пустелях – лисиці, зайці, дрібні мустелові, ховрахи; у долинах

річок – ондатра, водяна полівка, видра, а на півдні – нутрія; у гірських районах важливе значення мають бабаки. Інші види (ведмеді, котові та ін.) становлять лише незначну частку здобутого хутра. Дикі ратичні – важливе джерело вирішення потреб у м'ясі та шкірі: північні олені в тундрі, лосі й олені в лісовій зоні, сайгак у степах і напівпустелях. Особливе місце посідає морський звіробійний промисел або на лежбищах (котики), куди звірі приходять розмножуватись, або з морських суден (китобійний і тюленьчий промисли). У першому випадку переважає відлов молодих самців. Морський китобійний промисел регульований міжнародними угодами, які поки що не завжди гарантують збереження основного поголів'я тварин, тому чисельність їх помітно зменшується. Продуктами морського промислу слугують не лише шкіра (хутро) тварин, а й їхній жир та інші цінні продукти (наприклад, спермацет кашалотів).

До переліку шкідливих тварин належать псоподібні, що нападають на домашніх тварин і людину, шкідники лісу та сільськогосподарських рослин, носії та поширювачі захворювань людини і домашніх тварин. Напади великих псоподібних (тигр, лев, леопард, вовки, гієни, ведмеді та ін.) на людину досить рідкісні, звичайно це роблять особини, що втратили здатність добувати природну здобич. Тварин-людоїдів, безумовно, потрібно вилучати з природи. Напад вовків на людину майже завжди пов'язаний із захворюванням цих хижаків на сказ. Необхідно обмежувати чисельність вовків та інших псоподібних у місцях, де ті нападають на сільськогосподарських тварин, однак не варто перебільшувати їхньої шкідливості. Нерідко до таких нападів вовків спонукає зменшення чисельності копитних – їхнього природного корму. Різде зменшення чисельності великих псоподібних змушує вживати заходи щодо їхньої охорони: заборонено відстрілювати білого ведмеда, тигра, снігового барса.

Посівам, насадженням і пасовиськам зазвичай шкодять мишоподібні та зайцеподібні. Їхню шкідливість збільшує і те, що багато мишей і полівок здатні до масових розмножень. Садам шкоду завдають соні та миші. Переважно їх винищують отрутохімікатами, що дає змогу зменшити їхню кількість, однак це нерідко призводить до отруєння навколишнього середовища і не усуває небезпеки повторних масових розмножень.

Багато ссавців є носіями та поширювачами небезпечних захворювань людини і домашніх тварин, також на ссавцях живляться переносники цих захворювань: кліщі, блохи, воші, москити. Бабаки, ховрахи, піщанки, деякі полівки, миші й інші мишоподібні (усього близько 200 видів) є носіями та поширювачами небезпечного мікроба, що спричиняє чуму. Водяні щурі (усього понад 60 видів) поширюють туляремію. Вірусні інфекції, особливо енцефаліти, що їх передають кліщі, пов'язані з дрібними (личинково-німфальні фази кліщів) і великими – хижими, копитними (дорослі кліщі) ссавцями. Близьке коло носіїв мають геморагічна лихоманка, кліщовий сипний і зворотний тиф. Пустельні мишоподібні є переносниками шкірного лейшманіозу, а псові – вісцерального лейшманіозу. Без участі переносників ссавці зберігають і передають інфекцію сказу (псоподібні, деякі кажани), еризипелюду, лептоспірозів і листеріозу (полівки, щурі, миші, мідичеподібні, псоподібні й копитні). Багато з цих інфекцій мають природні вогнища, тобто постійно існують у природі. Людина може захворіти, контактуючи з хворою або зараженою переносником (блохою, кліщем тощо) твариною.



## Питання для самоконтролю

1. Назвіть класи які охоплює надклас Чотириногі та головні риси організації надкласу.
2. Назвіть головні відмінності між анамніями і амніотами.
3. Назвіть головні риси організації класу Земноводні.
4. Які особливості будови шкірних покривів земноводних?
5. Які особливості будови скелету черепа та осьового скелету жаби?
6. Які особливості будови поясів кінцівок жаби?
7. Які особливості травної системи земноводних?
8. Які особливості кровоносної і дихальної системи земноводних?
9. Які особливості видільної системи жаби?
10. Які особливості статевої системи та розмноження земноводних?
11. Які особливості нервової системи та органів чуття земноводних?
12. Назвіть підкласи, які входять до класу Амфібії, та перелічіть ряди сучасних земноводних.
13. Назвіть представників земноводних України.
14. Назвіть представників земноводних, занесених до Червоної книги України.
15. Назвіть предків земноводних.
16. Назвіть головні риси організації класу Плазуни.
17. Які особливості будови мають шкірні покриви плазунів?
18. Якими є особливості пересування плазунів?
19. Порівняйте особливості будови скелету черепа ящірки та черепа змії.
20. Які особливості будови осьового скелету плазунів?
21. Які особливості будови кінцівок плазунів та їхніх поясів?
22. Якими є особливості травної системи плазунів?
23. Якими є особливості кровоносної та дихальної системи плазунів?
24. Якими є особливості видільної системи плазунів?
25. Якими є особливості статевої системи та розмноження рептилій?
26. Якими є особливості нервової системи та органів чуття рептилій?
27. Які підкласи входять до класу Плазуни?
28. Назвіть основні риси організації підкласу Анапсида. Перелічіть ряди та підряди.
29. Назвіть основні риси організації підкласу Лепідозаври. Перелічіть ряди та підряди.
30. Назвіть основні риси організації підкласу Архозаври. Перелічіть ряди та підряди.
31. Розкажіть про походження плазунів і назвіть їхніх предків.
32. Назвіть представників рептилій України.
33. Назвіть представників рептилій, занесених до Червоної книги України.
34. Назвіть головні риси організації представників класу Птахи.
35. Які особливості будови шкірних покривів птахів? Опишіть будову пера.
36. Які особливості будови осьового скелету та скелету черепа птахів?
37. Які особливості будови має плечовий пояс і тазовий пояс птахів?
38. Якими є особливості травної системи птахів?
39. Якими є особливості дихальної системи та яка функція дихальних мішків птахів?
40. Якими є особливості кровоносної системи птахів?
41. Якими є особливості видільної системи птахів?
42. Якими є особливості статевої системи та розмноження птахів?
43. Якими є особливості нервової системи та органів чуття птахів?

44. Розкажіть про походження та еволюцію птахів.
45. Які основні підкласи та надряди входять до класу Птахи? Перелічіть основні ряди.
46. Назвіть представників і основні риси організації рядів Африканські страуси та Казуароподібні.
47. Назвіть представників та основні риси організації ряду Гусеподібні.
48. Назвіть представників і основні риси організації рядів Ківіподібні та Тинамуподібні.
49. Назвіть представників та основні риси організації ряду Лелекоподібні.
50. Назвіть представників та основні риси організації ряду Соколоподібні.
51. Назвіть представників та основні риси організації ряду Куроподібні.
52. Назвіть представників та основні риси організації ряду Сивкоподібні.
53. Назвіть представників та основні риси організації ряду Совоподібні.
54. Назвіть представників та основні риси організації ряду Дятлоподібні.
55. Назвіть представників та основні риси організації ряду Горобиноподібні.
56. Назвіть представників орнітофауни України.
57. Назвіть представників птахів, занесених до Червоної книги України.
58. Назвіть головні риси організації представників класу Ссавці.
59. Якими є особливості зовнішнього вигляду ссавців?
60. Які особливості будови мають шкірні покриви класу Ссавці?
61. Які особливості будови має осьовий скелет і скелет черепа ссавців?
62. Які типи зубів ссавців ви знаєте?
63. Які особливості будови мають тазовий і плечовий пояси ссавців?
64. Які особливості має травна система ссавців?
65. Які особливості має дихальна система ссавців?
66. Які особливості має кровоносна система ссавців?
67. Які особливості має видільна система ссавців?
68. Які особливості має статева система та розмноження ссавців?
69. Які особливості має нервова система ссавців?
70. Назвіть органи чуття ссавців.
71. Назвіть особливості поведінки та способу життя ссавців.
72. Розкажіть про походження та еволюцію ссавців.
73. Перелічіть основні ряди, що належать до інфракласу Вищі звірі.
74. Назвіть основні риси організації представників інфракласу Вищі звірі.
75. Перелічіть ряди й основні риси організації представників інфракласу Сумчасті.
76. Назвіть основних представників і основні риси організації підкласу Першозвірі.
77. Назвіть представників і основні риси організації ряду Неповнозубі.
78. Назвіть представників і основні риси організації ряду Комахоїдні.
79. Назвіть представників і основні риси організації ряду Рукокрилі.
80. Назвіть представників і основні риси організації ряду Примати.
81. Назвіть представників і основні риси організації ряду Хижі.
82. Назвіть представників і основні риси організації ряду Китоподібні.
83. Назвіть представників і основні риси організації ряду Непарнокопитні.
84. Назвіть представників і основні риси організації ряду Парнокопитні.
85. Назвіть представників і основні риси організації ряду Гризуни.
86. Назвіть представників і основні риси організації ряду Зайцеподібні.
87. Назвіть представників ссавців України.
88. Назвіть представників ссавців, занесених до Червоної книги України.

## ІМЕННИЙ ПОКАЖЧИК

- Белл С.К. [Bell S.K.] 278  
Гудрич Е.С. [Goodrich E.S.] 158  
Денель А. [Dehnel A.] 284  
Загороднюк І.В. 278  
Калабухов М.І. [Калабухов Н.И.] 251  
Карташов М.М. [Карташев Н.Н.] 7, 92, 142, 171, 209, 277  
Клементс Дж. Ф. [Clements, J.F.] 209  
Ковалевський О.О. [Ковалевський А.О.] 9, 18, 34  
Лінберг Г.У. [Линберг Г.У.] 48, 92  
Лінней К. [Linnaeus C.] 67  
Наумов М.П. [Наумов Н.П.] 7, 48, 92, 142, 171, 209, 277
- Нельсон Дж. [Nelson G.] 47, 48, 92  
Оберлі Л.А. [Оберли Л.А.] 201  
Огньов С.І. [Огнев С.И.] 163  
Павлінов І.Я. [Павлинов И.Я.] 277, 280, 284  
Паркер Т. [Parker T.] 202  
Паркер У. [Parker W.] 137, 138, 156, 166  
Пінчера-Донозо Д. [Pincheira-Donoso D] 171  
Расс Т.С. 48, 92  
Рітшел С. [Rietschel S.] 162  
Северцов О.М. [Северцов А.Н.] 10  
Слонім А.Д. [Слоним А.Д.] 251  
Сміт Дж. Л.Б. [Smith J.L.B.] 160  
Стеллер Г.В. [Stöller G.W.] 294  
Фрост Д.Р. [Frost D.R.] 142

## ПРЕДМЕТНИЙ ПОКАЖЧИК

- Аспідові 173  
Австралопітеки 289  
Ага 146  
Агама степова 154, 177  
Агами 151, 158, 172  
Аглютиніни 254  
Агутієві 306  
Адаптивна радіація 141, 209  
Адвентивні види 115  
Аїстопода 142  
Акомодація 87, 167, 205, 269  
Аксолотль 148  
Акулові риби 48  
Алантоїс 160, 199, 259  
Алігатор 162  
- американський 154, 183  
- місісіпський 183  
Алігатори 173, 183  
Алохтонні види 115  
Альбатрос королівський 226  
Альбатроси 176, 213  
Альвеоли 158, 183, 197, 208, 229, 238, 252, 293
- Алькові 218  
Амбістома 148  
- тигрова 147  
Аміак 80, 97, 164  
Амілаза 130  
Амінокислоти 164, 248, 255  
Амніон 150  
Амніоти 120, 166, 185, 199, 229, 255, 257, 309  
Ампули Лоренціні 61  
Амфібії 119, 120, 121, 122, 123, 140, 141, 148, 158, 160, 166, 168, 170, 175, 176, 254, 255, 263, 309  
Амфісбена біла 154, 162, 180  
Амфісбени 172, 177, 180  
Амфіуми 136, 143, 147, 148  
Анальний отвір 194, 249, 266  
Анамнії 119, 120, 309  
Андроген 262  
Анімальний полюс 200  
Аносматики 266  
Антагоністи 127, 266  
Антидіуретичні гормони 164

- Антитоксини 254  
 Антракозаври 141, 142, 168  
 Апендикулярії 10, 31, 32, 33, 34  
 Аптерії 188, 189  
 Аргуси 217  
 Артеріальна кров 56, 57, 80, 131, 132, 133, 134, 150, 163, 164, 183, 198  
 Артеріальний конус 48, 56, 67, 69, 79, 94, 95, 98, 100, 101, 130, 132, 163  
 Артерія  
   - безіменна 198  
   - брижова 163  
   - внутрішня 131, 254  
   - зовнішня 131, 254  
   - задня (спинна) 24  
   - зяброва 14, 15, 78, 79  
     -- виносна 39, 56, 57, 79  
     -- приносна 39, 56, 57, 80, 130  
   - кишкова 79  
   - кишково-брижова 130, 132  
   - клубова 254  
   - легенева 80, 130, 150, 163, 198  
   - міжхребцева 163  
   - ниркова 134, 254  
   - нутрощева 254  
   - передня (червна) 24  
   - підключична 130, 161, 163, 249, 253, 254  
   - потилично-хребетна 130  
   - сіднична 198  
   - сонна 39, 57, 79, 133, 150, 161, 163, 253  
     -- внутрішня 131, 254  
     -- зовнішня 131, 254  
   - спільна сонна 129, 130  
   - стегнова 163  
   - хвостова 50, 57  
   - шкірна 130  
   - шкірно-легенева 129, 130, 132  
 Архар 298  
 Археоптерикс 208  
 Архіпаліум 136, 166  
 Архозаври 170, 171, 173, 183, 206, 207, 309  
 Асоціативні центри 264  
 Асцидії 10, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 31, 33, 34  
 Атріальна порожнина 13, 15, 16, 18, 23, 25, 26, 29  
 Атріовентрикулярний клапан 130  
 Атріопор 13, 16, 34  
 Аугостиля 75, 117, 124  
 Аферентна інформація 266  
 Афросорициди 277, 284  
**Б**  
 Бабак степовий 304  
 Багатогорбикові 276  
 Багато зуб карликовий 229  
 Базальні частини залоз 230  
 Бандикут кролячий 282  
 Бандикути 277, 281, 282  
 Бантенг 298  
 Баран муфлон 298  
 Барильники 29, 30, 34  
 Барорецептори 24, 26  
 Батрахозаври 141  
 Бджолоїдкові 221  
 Бегемот великий 303  
 Бегемоти 232, 274, 296  
 Безкільові 189, 197, 212  
 Безкрилі 212  
 Безногі 121, 122, 123, 127, 135, 136, 139, 141, 143, 149  
 Безногі ящірки 151, 154, 158, 167, 172, 179  
 Безумовний рефлекс 270  
 Безхвості 121, 122, 123, 124, 126, 127, 135, 136, 139, 140, 141, 142  
 Безчерепні 7, 10, 11, 14, 15, 16, 17, 18, 20, 37, 45  
 Безщелепні 10, 35, 45, 46, 47, 49  
 Беркути 216, 228  
 Бивні 246, 294, 295  
 Бик первісний (тур) 298  
 Бикові 297  
 Біла речовина 201, 265  
 Білкова оболонка 49, 59, 135, 165, 200  
 Білозубка білочерева 284  
 Білок 150, 183, 248, 250, 253, 261  
 Біляк 307  
 Бінокулярний зір 269  
 Біологічні цикли 261, 262  
 Біотоп 47, 62, 134, 139, 141, 144, 146, 168, 170, 171, 179, 229, 256, 257, 266, 268, 304  
 Біоценоз 18, 90, 184, 229, 280, 285, 284, 299, 305  
 Біпедальні рептилії 207, 208  
 Бісса 154, 176, 184  
 Бічна лінія 43, 61, 86, 107, 139  
 Бластоцель 137



- Бластула 16  
 Бобер 229  
   - американський 299  
   - європейський 299  
 Боброві 299  
 Бічний шлуночок 136  
 Борідки 190  
   - другого порядку 189  
   - опахала 188  
   - першого порядку 189  
 Борсук 181–183, 251, 260, 273, 291  
   - європейський 291  
   - сумчастий 282  
 Боуменова капсула 57, 80, 255  
 Брижа 58, 77, 83, 135, 195, 200, 258  
 Бризкальце 49, 56, 66, 68, 99, 100  
 Бродильний чан 248  
 Бродіння 247  
 Броненосцеві 283  
 Броненосцеподібні 279  
 Бронхи 150, 162, 197, 252, 253  
 Бронхіальне дерево 252  
 Бронхіоли 197, 252  
 Буйвіл  
   - африканський 298  
   - індійський 298  
 Бульогові летючі миші 243, 285, 287  
 Буревісникподібні 209, 210
- В**
- В'юркові 227  
 Валабі двоколірний 282  
 Варан  
   - комодський 179  
   - сірий 179  
 Варани 162, 165, 167  
 Веберів апарат 71, 74, 87, 105  
 Вегетативні функції 166  
 Ведмедеві 292  
 Ведмідь  
   - білий 292  
   - бурий 292  
 Велика бульогова миша 286, 303  
 Вена 15, 50, 57, 198  
   - бічна 56  
   - внутрішня яремна 133  
   - виносна нирок 161  
   - ворітна  
     -- нирок 56, 81, 133  
     -- печінки 14, 39, 56, 81, 133, 163, 254  
   - задня порожниста 129, 131, 133, 249, 254  
   - зовнішня яремна 133  
   - кардинальна 56, 81  
   - куприково-брижова 198  
   - легенева 133, 164  
   - надкишкова 198  
   - непарна 254  
   - ниркова 163  
   - парна клубова 163  
   - передня порожниста 133, 163, 253  
   - печінкова 56, 81, 133, 198, 254  
   - підкишкова 39  
   - підключична 56, 81, 133, 163, 249, 254  
   - плечова 133  
   - порожниста 131  
   - сіднична 133  
   - стегова 133, 198  
   - хвостова 39, 56, 57, 81, 163, 198  
   - черевна 133, 163, 164  
   - шкірна 131, 133  
   - яремна 39, 56, 131, 133, 163, 249, 254  
 Венозна кров 14, 39, 40, 56, 57, 131, 132, 133, 134, 163, 183, 198  
 Венозна пазуха 39, 81, 130, 133, 162, 176  
 Венозний синус 14, 15, 55, 79, 80, 131  
 Верблюди 230, 257, 274, 298  
 Веретільниці 172, 179  
 Веретільниця ламка 179  
 Вертлужна ямка 126  
 Верхньогубні щитки 167  
 Вечірниця дозірна 287  
 Вивільги 227  
 Вивірка лісова 230, 250, 262, 304, 307  
 Вивіркові 248, 262, 274, 299, 304, 307  
 Виводкова сумка 84, 110, 128, 146  
 Видра річкова 291  
 Вилична дуга 237, 238  
 Вилорог північноамериканський 275, 298  
 Вилорогові 298  
 Вим'я 232  
 Вищі вузьконосі мавпи 288  
 Вищі примати 288  
 Вібриси 190, 233, 240, 270  
 Віверові 291  
 Вівчарики 198, 227  
 Відділ  
   - вестибулярний 267

- вісцеральний 36, 47, 73, 75, 124
- дистальний 164, 192, 255
- дихальний 251
- залозистий 194
- збірний 164
- м'язовий 194
- нюховий 73, 119, 157, 251
- проксимальний 164, 192, 255
- проміжний 164
- респіраторний 119
- слуховий 52, 73, 123, 124, 267
- хребта 174, 209
  - грудний 122, 152, 192, 235, 236, 265, 293
  - крижовий 122, 152, 235, 236, 293
  - поперековий 122, 152, 192, 235, 236, 265, 293
  - хвостовий 122, 152, 235, 293
  - шийний 122, 152, 192, 235, 265
- Відчуття 139, 167
  - больові 139
  - тактильні 44, 85, 139
  - температурні 44, 90, 139
  - термічні 167
- Візон річковий 291
- Війка 15, 24, 34
- Віслюк 295
- Вітамін
  - А 69
  - С 250
  - Е 250
- Вітрильце 37, 38
- Віялохвості 209
- Внутрішнє вухо 44, 86, 205, 206, 267
- Вовк сумчастий 282
- Вовчкові 304
- Вовчок сірий 304
- Водно-сольовий обмін 40, 46, 78, 81, 82, 118, 133, 164, 235, 255
- Водосвинкові 306
- Волосся 230, 231, 232, 233, 234, 235, 287, 288, 292, 305
  - напрямне 235
  - остьове 234
- Волосяна
  - піхва 233
  - сумка 232
- Волосяний мішок 233
- Вомбати 281, 282
- Вороніві 222
- Ворс 234
- Восковиця 186, 215, 219, 220
- Восьмизубі 306
- Вторинне кісткове піднебіння 157, 183, 238, 306
- Вториннороті 9
- Втяжні кігті 234
- Вуглекислота 39, 130
- Вуж
  - водяний 181
  - звичайний 181, 184
- Вужові 181, 182
- Вузечка 188
- Вусаті кити 262, 267, 275, 293
- Вухань бурий 287
- Вухаті тюлені 289, 290, 291
- Г**авіал гангський 184
- Гавіали 173, 184
- Гагароподібні 209, 210
- Гадюка 182
  - звичайна 166, 182, 183
  - степова 182
  - африканська 167
- Гадюкові 167, 173, 182, 183, 184
- Газообмін 15, 23, 78, 79, 119, 121, 152, 197, 207, 251, 252
- Галоп 241, 242
- Ганглії 27, 61, 139, 201, 203, 204
  - базальний 264
  - габенулярний 42
  - грудний 201
  - надглотковий 24, 33
- Гарем 90, 262, 272
- Гастрозооїди 30
- Гастроліти 194
- Гастропор 137
- Гаструла 16
- Гатерія 152, 157, 162, 165, 170, 176
- Гекон
  - середземноморський 178
  - каспійський 154
  - цинковий 178
- Гекони 167, 172, 178
- Гемоглобін 40, 80, 164, 240, 241, 293

- Гемотрофне харчування 260
- Географічне поширення 10, 18, 19, 21, 33, 34, 62, 63, 64, 65, 101, 103, 136, 144, 145, 146, 147, 149, 150, 167, 175, 176, 178, 179, 182, 183, 184, 207, 211, 213, 215, 218, 220, 221, 222, 227, 228, 229, 274, 275, 280, 281, 282, 283, 284, 285, 286, 287, 288, 289, 290, 291, 292, 294, 295, 296, 297, 298, 299, 304, 305, 307
- Гепард 234, 242, 274, 290
- Гермафродит 21, 25, 32, 90
- Гермафродитизм 83, 90
- Герпетофауна 181
- Герцинський цикл 168
- Гесперорніс 209
- Гетеромісові 209
- Гібодонт 63
- Гієна  
- плямиста 291  
- смугаста 291
- Гієнові 274, 291, 308
- Гіюстилія 48, 75, 97, 117
- Гіпофіз 17, 134, 139, 166, 202, 255, 261
- Гіпофізарні гормони 134, 164, 255, 261
- Гіпуралії 76
- Гістоліз 259, 260
- Гладенькі м'язові волокна 53, 76, 186, 201, 233, 246, 248
- Гладкі (справжні) кити 293
- Гладконогі 123, 144
- Глікоген 164, 196, 250
- Гломерулярний апарат 80, 164
- Гломус 40
- Глотка 41, 42, 49, 51, 54, 77, 79, 90, 175, 194, 246, 251, 252
- Глушець 196, 217
- Гніздування 183, 190
- Голки 50, 67, 234, 280, 283, 284, 306
- Голки морські 84, 109, 110
- Голкові 109
- Голкошерстові 306
- Голкошкірі 68
- Головка стегна 126, 155, 193
- Головні нерви 17, 42, 60, 61, 85, 86, 138, 150, 166, 264, 265
- Головохордові 10, 11, 16, 17, 18, 20
- Голосові зв'язки 252, 268
- Голосові мішки 127
- Голуб 191, 195, 199, 200, 202, 209  
- сизий 228  
- вінценосний 219, 226
- Голуби 186, 219, 291, 228
- Голубоподібні 210
- Гомілка 123, 126, 140, 141, 186, 193, 238, 289
- Гомойотермія 185
- Гомойотермні тварини 120, 185, 229
- Гонади 24, 25, 29, 30, 32, 35, 83, 261
- Гонозооїди 31
- Горбики 151, 276
- Горбкуваті жуйні поверхні 245, 246, 289, 299
- Горила 287, 288
- Горло 113, 146, 196
- Гормони 24, 84, 134, 164, 255, 259, 261, 262  
- кортикоїдні 134
- Горностай 260, 262, 291, 307
- Горобцеподібні 204, 205
- Гортанна камера 162
- Гортанна щілина 130
- Гортань 203, 251, 252, 268, 281
- Гоферові 299
- Гранулоцити 254
- Гребінець 205
- Гребінь 236, 238
- Гризуни 127, 158, 179, 182, 183, 184, 216, 220, 227, 243, 244, 277, 278, 279, 286, 291, 299, 304, 306, 310
- Гриф американський 216
- Гроноподібна будова 231, 232
- Груди 216
- Грудина 123, 126, 152, 155, 170, 191, 192, 193, 197, 198, 209, 211, 212, 236, 246, 285, 293
- Грудна клітка 126, 150, 152, 155, 158, 162, 180, 236, 252
- Гуанако 298
- Гуанін 88, 177
- Губи 41, 68, 244, 245, 259, 286, 294
- Гусеподібні 210, 215, 228, 310
- Гуска сухоніс 228
- Гюрза 183
- Даман капський 247, 296, 303
- Дамани 274, 275, 277, 278, 296
- Даманоподібні 279, 296
- Двобічносиметричні 9, 18

- Двогорбий верблюд 298, 303  
 Дводишні 47, 48, 61, 69, 71, 75, 76, 77, 79, 80, 83, 92, 93, 94, 95, 100, 118, 120  
 Двопарнорізцеві 307  
 Девон 47, 48, 67, 94, 95, 98, 120, 140, 141  
 Дельфін 247  
 - афаліна 242  
 - білуха 294  
 Дельфінові 169, 229, 230, 235, 262, 266, 275, 293, 294  
 Дерма 36, 230, 235  
 Десмідії 19  
 Десмодові 286  
 Детоксикація 164  
 Джейран 298  
 Дзьоб 170, 185, 186, 190, 193, 194, 208, 212–215, 216, 218, 219, 221, 280  
 Дзьобоголові 170, 172, 176  
 Дзьобориліві 294  
 Дика індичка 228  
 Дикі кури 217  
 Динозаври 62, 63, 170, 183  
 Диплодоки 170  
 Дисперсія 273  
 Дифузія 15, 24, 255  
 Дихало 268, 293  
 Дихальний епітелій 252  
 Дихальні рухи 162  
 Дихання 39, 47, 66, 78, 79, 95, 97, 119, 120, 132, 158, 160, 162, 166, 185, 231, 251, 252, 254, 264  
 Діапауза 260, 273  
 Діапаузовані яйця 260  
 Діапсидні плазуни 170, 206  
 Діастаза 196  
 Діафіз 239  
 Діафрагма 229, 240, 252, 269  
 Діурез 255  
 Довгоніг африканський (кафрський) 274, 299  
 Довгоп'ят 274, 288, 303  
 Домінант 262, 271  
 Дракон летючий 151, 154, 177  
 Дрімлюги 186, 204, 227  
 Дрімлюгоподібні 210  
 Дроздові 227  
 Дрохвові 218  
 Другорядні махові 188  
 Дугохребцеві 140, 142  
 Дюгоневі 294  
 Дятли 190, 194, 202, 221, 222, 227  
 Дятлоподібні 210, 221, 310  
**Е**волюція 7, 9, 18, 34, 36, 45, 47, 63, 75, 95, 98, 136, 140, 147, 157, 168, 169, 206, 209, 243, 259, 275, 276, 281, 310  
 Ейякулят 257  
 Екскременти 250  
 Ектобранхіати 47  
 Ектодерма 137, 186, 204  
 Еластинові волокна 230, 235  
 Елеобласт 30  
 Емалеві петлі 140  
 Емаль 50, 51, 246, 283, 296, 299  
 Емболомери 141  
 Емболомірні стегоцефали 168  
 Ембріон 39, 41, 59, 186, 188, 199  
 Ембріональний розвиток 36, 64, 83, 119, 150, 176, 246  
 Еміграція 273  
 Ему 212  
 Ендемік 149  
 Ендолімфа 206, 268  
 Ендолімфатична рідина 206  
 Ендостиль 12–16, 22–26, 28, 29, 30–32, 38  
 Ендотермні тварини 120  
 Ентерокіназа 196  
 Ентерорецептори 266  
 Ентобранхіати 35  
 Ентодерма 35, 137  
 Еозухії 170  
 Епендима 201  
 Епідерміс 11, 22, 27, 36, 49, 50, 71, 121, 122, 150, 151, 180, 186, 188, 189, 204, 230, 231, 233–235, 296  
 Епікард 23, 27, 57  
 Епітелій 11, 13, 14, 31, 38, 70, 122, 139, 204, 219, 231, 232, 235, 247, 251, 252, 258, 259, 266  
 Епіфіз 42, 43, 85, 86, 136, 166, 202  
 Епіфізи 240  
 Ерептаза 196  
 Еритроцити 40, 80, 229, 254  
 Ескупіон 180  
 Естральний цикл 261  
 Естроген 262  
 Етологічна структура 271

Ефа піщана 183  
 Еферентна інформація 266  
 Ехолокація 167, 285, 287, 290, 293, 294

**Є**встахієва труба 127, 140, 267, 268

Єнот

- уссурійський 251, 290
- полоскун 251, 275

Єхидна 232, 234, 247, 280

Єхиднові 278

**Ж**аба 128, 178

- бугай 145
- веслоного 128, 145
- голіаф 145
- деревна 145
- земляна 144
- їстівна 145
- озерна 145
- прудка 145
- трав'яна 134, 136, 145
- шпоркова 122, 127, 144

Жайворонки 227

Жайворонкові 222

Живородіння 48, 65, 120, 166, 229

Жилатьє 180

Жир 20, 41, 54, 69, 84, 91, 95, 97, 102, 105, 108, 117, 182, 186, 196, 200, 211, 235, 248, 250, 251, 253, 257, 261, 269, 273, 289, 290, 292, 293, 308

Жирафа 236, 244, 297

Жирафові 274, 297

Жирні кислоти 196, 231

Жирова клітковина 40, 230, 235

Жирова подушка 272

Жирове тіло 129, 134, 135

Жировий плавець 101, 102, 103

Жировий секрет 191, 232

Житник пасистий 305

Життєвий цикл 21, 44, 90

Життєва форма 62, 77, 230

Жовта пляма 204

Жовте тіло 259

Жовток 41, 59, 85, 150, 165, 200, 257, 259, 260

Жовтковий мішок 96, 97, 160, 179

Жовтопуз 154, 179

Жовточний корок 138

Жолудниця європейська 304

Жуйка 246, 247, 297

Жуйні 246, 247, 248, 296, 297

Журавлеві 218

Журавлеподібні 210, 217

**З**абарвлення 24, 49, 66, 70, 83, 89, 90, 103, 105, 110, 111, 122, 133, 144, 177, 178, 180, 181, 182, 190, 193, 213, 216, 219, 220, 221, 230, 232, 234, 235, 269, 270

- апосематичне 122

- захисне 90, 122

- інтенсивність 122

- криптичне 122

- пелагічне 70

Задні кінцівки 121, 122, 125, 126, 131, 135, 139, 144, 145, 146, 151

Засць 246, 247

- білий 307

- морський 292

- сірий 307

Зайцеві 307

Зайцеподібні 229, 231, 241, 243, 248, 271, 274, 275, 277, 278, 306, 308, 310

Закритий таз 155, 238

Залицяння 87

Залоза 24, 36, 41, 49, 70, 77, 100, 121, 135, 146, 150, 160, 165, 170, 199, 201, 230

- альвеолярна 231

- анальна 232

- багатоклітинна 121

- білкова 200

- внутрішньої секреції 133

- ендокринна 166, 262

- епідермальна 11

- кардіальна 247

- кардіальна 247, 248

- копитна 232

- куперова 257, 258

- куприкова 190, 191

- лімфатична 199, 253, 254

- молочна 229, 231, 232, 280, 281

- мускусна 229, 232

- надниркова 133, 134, 199, 249, 265

- носова 165

- отруйна 67, 76, 90, 111, 122, 180

- пахуча 167, 229, 231, 232, 266, 297

- передміхурова 257

- передочна 232

- підшлункова 54, 55, 77, 129, 130, 160, 161, 194, 196, 249, 250, 265
- пілорична 247, 248
- потова 229, 231, 232, 235, 255
- препуційна 257
- ректальна 54, 55
- сальна 191, 229, 231, 232
- слизова 200
- слинна 127, 160, 194, 246, 249, 265
- сльозова 167
- статева 16, 18, 40, 41, 105, 131, 135, 136, 165, 190, 262
- травна 77, 245, 246, 247, 248, 250
- трубчаста 194, 231, 232
- фундальна 247, 248
- шкаралупова 58, 59
- шкірна 88, 122, 144, 146, 178, 191, 232, 235, 259
- щитоподібна 24, 249, 265
- Зап'ясток 123, 125, 155, 190, 192, 236, 238
- Запасання 250
- Запасні речовини 135
- Запліднення 16, 25, 30, 31, 41, 48, 83, 120, 135, 147, 149, 150, 165, 200, 259, 260, 261, 280
- внутрішнє 48, 83, 120, 135, 147, 149, 150
- зовнішнє 16, 41, 83, 120, 135
- Заподові 305
- Зародковий диск 200
- Зародок 10, 16, 30, 47, 59, 110, 135, 137, 160, 164, 200, 257, 259, 260, 270, 280, 281
- Звірозубі плазуни 158, 170, 276
- Звіроподібні 170
- Землекопові 274, 306
- Землерийки 234, 243, 250, 263, 267, 274, 283, 284
- Земноводні 47, 48, 94, 119, 120–124, 126, 127, 129, 130, 131, 133–136, 139, 140–142, 146, 147, 150, 151, 157, 158, 160, 162–164, 166, 167, 168, 181, 237, 238, 309
- Зерноїдні 194, 196
- З'єднання 42, 52, 122, 151, 155, 193
- інтеркарпальне 151
- інтертарзальне 151, 193
- Зимова сплячка 135, 145, 181, 182, 250, 251, 273, 287, 304
- Зимовий сон 251
- Зіниця 167, 177, 204, 269
- Златокроти 274, 284
- Змієподібний рух 35, 146, 152, 180
- Змішана кров 132, 133, 163
- Змія 178, 179, 181, 182, 183
- гримуча смугаста 183
- ескулапова 182
- морська 182, 183, 184
- Зозулеподібні 210, 219
- Зозулі 196, 186, 227
- Зозуля звичайна 219
- Зооїд 27, 28, 29, 34
- Зорова півкуля 85, 138, 167, 202, 203
- Зорові поля 205
- Зроговіння 134, 186, 232, 233, 235, 296
- Зубаті кити 245, 264, 266, 275, 293, 294
- Зуби 38, 49, 50, 52, 64, 65, 66, 69, 75, 94, 101, 105, 106, 112, 124, 144, 158
- акродонтні 158, 177
- гетеродонтні 229, 238, 245, 287
- кутні 245, 246, 276, 283, 289, 299
- молочні 245, 283
- отруйні 158, 159, 181, 182
- передкутні 245, 276, 283, 289, 299
- плевродонтні 158, 178, 179
- постійні 245, 283, 299
- текодонтні 158
- яйцеві 186
- Зубна формула 246
- Зубр 274, 298
- Зубці 50, 67, 73, 186
- Зябра 10, 29, 35, 47, 48, 55, 56, 63, 78, 79, 81, 82, 96, 97, 100, 107, 119, 130, 136, 137, 147, 149, 157
- зовнішні 96, 97, 100, 130, 136, 137, 147, 149
- внутрішні 130
- Зяброва дуга 47, 48, 51, 52, 53, 68, 69, 75, 76, 78, 80, 117, 130, 131, 157, 193, 237
- Зяброва пелюстка 55, 63, 69, 78, 82
- Зяброва покришка 48, 73, 99, 101
- Зяброва тичинка 77, 78
- Зяброві мішки 35, 37, 38, 39, 45, 55
- Зяброві щілини 9, 10, 12, 13, 15, 16, 18, 26, 29, 30, 31, 49, 52, 60–65, 69, 96, 99, 119, 137, 140, 147, 149
- І**бісові 214
- Ігрункові 288

- Ігуана звичайна 178  
 Ігуани 158, 172, 178  
 Ігуанодони 170  
 Ігуаноподібні 172  
 Ікла 245, 246, 272, 276, 289, 295, 297, 299  
 Ікра 41, 69, 83, 84, 85, 89, 90, 95, 96, 97, 100, 102, 104, 107, 109, 110, 112, 113, 120, 128, 135, 136, 144, 145, 146  
 Іліцій 113  
 Імплантація 259, 260  
 Імпринтинг 270  
 Інвагінація 16  
 Індикові 217  
 Індірі 288  
 Інкубаційний період 83, 85, 178  
 Інкубація 84, 97, 217  
 Інохідь 242  
 Інстинкт 89, 264, 270, 294  
 Інфузорії 19, 248  
 Іони солей 41, 134  
 Ірбіс 290  
 Іхтігостеїди 120  
 Іхтіозаври 169  
 Іхтіорніс 209  
 Іхтіостегіди 140, 141
- Ї**  
 Їжак білочеревий 269, 284  
 Їжакові 284  
 Їжаки 182, 234, 283, 284  
 - щетинисті 274  
 Їжакоподібні 279, 284  
 Їжатець чубатий 268, 306  
 Їжатцеподібні 299, 306  
 Їжатцеві 234, 306  
 Їжачок вухатий 284, 303
- Й**  
 Йодтирозин 24
- К**  
 Кабарга 297  
 Кабарги 232, 297  
 Кавієві 274, 306  
 Кагуаноподібні 279, 285  
 Кажани-вампири 243, 274  
 Казуар 212, 226  
 Казуароподібні 210, 212  
 Каймани 183  
 Кайманові черепахи 171  
 Кайнозойська ера 101, 170, 171, 209
- Калан 291, 307  
 Каледонський цикл горотворення 120  
 Калкан 112  
 Калкан кабана 272  
 Кам'яновугільний період 94, 98, 140, 141, 170  
 Канал 15, 31, 39, 44, 45, 47, 50, 61, 140, 160, 164, 196, 197, 255, 257  
 - вольфів 57, 58, 80, 133, 135, 164, 257  
 - гаверсовий 240  
 - гемальний 50, 57, 71, 123  
 - зоровий 268  
 - кишковий 194  
 - мозковий 71  
 - мюллеровий 83, 135, 258  
 - невральний 71, 123  
 - нервово-кишковий 137  
 - пахвинний 257  
 - півколовий 48, 60, 69, 86, 206, 267  
 - сечовивідний 255  
 - сечостатевиий 82, 257
- Канальці 49, 86, 191  
 - нефронні 164, 255  
 - ниркові 40, 57, 58, 81, 134, 164, 255  
 - сечові 83  
 - сім'явиносні 83, 135
- Кандибка пустельний 305  
 Канібалізм 90  
 Капібара 306  
 Капіляри 14, 15, 39, 40, 57, 78, 79, 84, 97, 106, 130, 131, 164, 175, 196, 197, 231, 251–253  
 Капілярна сітка 79, 80, 81, 103, 198, 230  
 Капілярні петлі 164  
 Капсула внутрішнього вуха 43, 47, 139, 157, 206  
 Капуцинові 274, 288  
 Карапакс 174  
 Карбон 140, 141, 168, 169, 170  
 Кардіальна частина 194  
 Каретта 176  
 Качкові 186, 204, 215  
 Качконіс 229, 232, 280, 303  
 Качконоси 277, 280, 281  
 Качконосоподібні 278  
 Кашалот 294  
 Кашалоти 293, 308  
 Квакша 145  
 - звичайна 145  
 - сумчаста 128, 146

- Квакші 134, 135, 139, 142, 145  
 Кенгуру 229, 236, 238, 242, 247, 252, 281, 282  
   - гігантський 260, 281  
   - деревні 282  
   - рудий 282, 303  
   - сірий 242, 281, 282  
 Кератин 151  
 Кислота  
   - аскорбінова 250  
   - сечова 80, 164, 196, 199  
   - сірчана 24  
   - соляна 248  
 Кистепері 48, 71, 75, 79, 92, 94, 118, 120, 140, 239  
 Кисть 125, 126, 135, 192  
 Кит 230, 246, 250, 255  
   - горбатий 293  
   - гренландський 293  
   - синій 229, 293  
   - сірий 293  
   - південний 293  
 Китиці 245, 246  
 Китовий вус 243, 246, 293  
 Китоподібні 119, 169, 229, 231, 232, 235, 236, 238, 240–242, 245, 248, 254, 257, 258, 260–262, 265–268, 271, 273, 275, 277–279, 292, 294, 310  
 Кишка 12, 16, 22, 24, 30, 77  
   - дванадцятипала 55, 129, 130, 161, 194–196, 248, 249, 250  
   - задня 31, 77  
   - первинна 137  
   - пряма 54, 129, 161, 195, 196, 248, 255, 259, 265  
   - сліпа 160, 194, 196, 229, 248, 249, 250, 285, 287, 299  
   - товста 54, 161, 194, 201, 248, 249, 265  
   - тонка 14, 54, 77, 129, 195, 196, 248, 250  
 Кишечник 14, 16, 25, 27, 31, 38, 39, 40, 41, 48, 54, 57, 67, 77–79, 94, 95, 96, 98–101, 105, 113, 131, 160, 164, 185, 194, 196, 199, 246, 248, 250, 286  
 Ківі 204, 212, 226  
 Ківіподібні 210, 310  
 Кігті 122, 144, 151, 170, 186, 188, 193, 208, 213, 216, 220–222, 230, 234, 235, 280, 283–286, 289, 290, 298  
 Кіль 149, 170, 176, 177, 188, 191–193, 209, 211, 212, 236, 285  
 Кінцева сеча 164  
 Кінь Пржевальського 275, 295  
 Кістка  
   - барабанна 237, 238  
   - безіменна 155, 236, 238  
   - бічна клиноподібна 73  
   - бічна потилична 73, 75, 123, 156, 157, 237  
   - велика гомілкорова 123, 126, 236  
   - верхня потилична 73, 75, 101, 156, 157, 237  
   - верхньовушна 157  
   - верхньокрилоподібна 156, 157  
   - верхньощелепна 98, 156, 157, 183, 237  
   - вінцева 156, 157  
   - безіменна 155, 236, 238  
   - загальна 237  
   - задньовушна 157  
   - задньолобова 156, 157  
   - заочна 156  
   - зубна 73, 75, 125, 156, 157, 183, 229, 237  
   - зчленівна 73, 75, 156, 237  
   - кам'яниста 237  
   - квадратна 73, 75, 124, 157, 237  
   - квадратно-вилична 124, 157, 158  
   - кільцеподібна клиноподібно-нюхова 123  
   - клубова 122, 123, 126, 127, 155, 191–193  
   - крило-клиноподібна 75, 237, 238  
   - крилоподібна 73, 75, 98, 124, 156, 157, 237, 238  
   - куприкова 192  
   - кутова 73, 75, 125, 157, 238  
   - лобкова 155, 193, 238, 281  
   - лобова 75, 124, 156, 157, 235, 237, 238, 295, 297  
   - лобово-тім'яна 124  
   - луската 94, 97, 124, 156–158, 237, 238  
   - мала гомілкорова 123, 126, 208, 236, 285  
   - міжтім'яна 156, 157, 237, 238  
   - міжщелепна 75, 156, 157, 183, 192, 237, 238  
   - надкутова 157  
   - надскронева 156  
   - надочна 156, 157  
   - носова 73, 75, 124, 156, 157, 237, 238, 295  
   - основна клиноподібна 73, 75, 156, 157, 237  
   - основна потилична 73, 75, 156, 237



- очно-клиноподібна 73, 75, 123
- очноямково-клиноподібна 237, 238
- передлобова 156
- передня клиноподібна 237
- передньовушна 123, 157
- передщелепна 73, 124
- підборіддево-щелепна 125
- піднебінна 156, 157, 158, 170, 237, 238
- піднебінно-лемішева 124
- плечова 123, 125, 192, 285, 287
- пневматична 198
- покривна 70, 71, 73, 94–98, 100, 123, 124, 126, 140, 150, 157, 237, 238
- поперечна 156, 157
- променева 123, 125, 155, 191, 236, 285
- п'ястково-зап'ясткова 191, 192
- решітчаста 237
- сіднична 123, 127, 131, 155, 191, 193, 238
- скронева 156, 267
- слізна 156, 237, 238
- стовпчаста 156, 157
- сумчаста 281, 282
- тім'яна 73, 75, 124, 156, 157, 237, 238
- трубчаста 239, 240, 241
- хондрально-зчленівна 157
- Кісткове піднебіння 157, 183, 238, 306
- Кістковий барабан 222, 237, 238, 267
- Кістковий мозок 241, 254
- Кісткові дуги 150
- Кісткові пластинки 71, 76, 98, 106, 151, 157, 174, 175, 183, 192, 239, 240, 241, 283
- Кісткові риби 67, 69–71, 73, 75–77, 79–83, 85–89, 118
- Кісткові стрижені 235
- Кіт
  - барханний 290
  - лісовий 290
  - морський 66
  - очеретяний 290
  - степовий 290
- Кладка 83, 84, 89, 128, 135, 136, 150, 165, 181, 183, 212, 215–221, 227
- Клани 271
- Клітини 14, 15, 23, 24, 26, 39, 49, 70, 82, 122, 151, 165, 186, 193, 196, 203, 219, 230–233, 245, 255, 259, 266
  - базальні 71, 232
  - війчасті 86
  - жовчні 137
  - залозисті 121
  - кісткові 240, 241
  - лютеїнові 259
  - мезенхімні 27
  - нервові 17, 85, 121, 136, 167, 201, 263
  - Овсяннікова-Роде 17
  - опорні зірчасті 201
  - пігментні 17, 49, 70, 88, 121, 122, 151, 152, 230
  - призматичні 230
  - рецепторні 269
  - Роон-Боардівські 13, 17
  - секреторні 17, 164
  - статеві 16, 31,
  - фолікулярні 259
  - циліндричні 204
  - чутливі 42, 85, 88, 139, 201, 204, 206, 268
- Клітковина 78, 230, 235, 245, 250, 282, 297, 307
- Клітор 258
- Клоака 23, 25, 29, 49, 53, 54, 58, 59, 67, 77, 80, 83, 94, 98, 129, 133–135, 137, 144, 150, 160, 164, 165, 175, 194, 196, 199–201, 255, 258, 280
- Клоакальний сифон 23, 24, 30, 34
- Клоачні 255, 257, 258, 259, 280
- Клубочки метанефросу 164
- Книжка 247
- Коалові 282
- Кобра 182, 184
  - індійська 182
  - королівська 182
- Ковадло 229, 237, 267, 268
- Козел
  - кавказький 298
  - сибірський 298
- Колагенові волокна 230, 235
- Колагенові фібрили 240
- Колбочки 87, 139, 204, 205, 269
- Колібріві 220
- Колібріподібні 210
- Коло кровообігу 15, 39, 47, 56, 121, 130, 149, 150, 185, 198, 229, 253
- Кольоровий зір 87, 167
- Комахоїдні 186, 273, 275–277, 282, 284, 305, 310
- Комахоїдні кажани 286, 287

- Комірець 9  
 Коневі 295  
 Конеподібні 279  
 Копита 296  
 Копитні 279, 294, 295, 296, 308  
 Копитця 294, 296  
 Копрофагія 248  
 Кора півкуль 202, 262, 263  
 Коракоїд 76, 123, 126, 155, 174, 192, 238, 281  
 Коракоїдний відросток 236, 238  
 Корені аорти 14, 79, 81, 130  
 Корінь волосини 231, 233  
 Коріум 11, 49, 70, 71, 121, 122, 151, 152, 186, 230–232, 235  
 Корм 33, 84, 89, 90, 91, 102, 107, 115, 117, 168, 171, 184, 185, 212, 215, 217, 228, 243, 245, 247, 248, 250, 257, 261, 271, 273, 275, 289, 291, 292, 308  
 Корсак 290  
 Кортикальний тип 262  
 Кортикоїдні гормони 134  
 Косатка 294  
 Котилозаври 168, 169, 170  
 Котові 231, 234, 243, 246, 262, 274, 275, 289, 290, 308  
 Креатин 164, 231  
 Креатинін 164  
 Крейдовий період 98, 141, 170, 209, 276, 281, 283, 287  
 Крижень 228  
 Крилани 243, 275, 285, 286  
 Криланові 286  
 Крило 188–190, 192, 193, 207, 208, 209, 211–213, 216–220, 227, 238, 285–287  
 Кричущі горобині 222  
 Кришталік 86, 87, 88, 119, 176, 177, 204, 205, 269  
 Кріль європейський 243, 307  
 Кріт 234, 283  
 - європейський 284  
 - сумчастий 282  
 Кров 14, 15, 24, 30, 35, 38, 39, 40, 41, 56, 57, 78–81, 101, 113, 130–133, 150, 162–164, 183, 184, 198, 241, 243, 251, 253–255, 257, 260, 266, 286, 287, 289, 293  
 Кровообіг 14, 27, 56, 166, 185, 207, 251  
 Кровотворення 130, 164, 240  
 Кровотворний орган 57, 199, 254  
 Крок 122, 241, 242  
 Крокодил нільський 184  
 Крокодили 120, 152, 157, 158, 164, 165, 167, 170, 171, 173, 184  
 Крокодилові 183  
 Кропив'янки 227  
 Кропив'янкові 227  
 Кротові 284  
 Круглоголовки 151  
 Круглороті 10, 35, 36, 37, 38, 39, 40–47, 164  
 Круглоязикові 123, 142  
 Кулики 193, 196, 204, 218  
 Кумка 144  
 - гірська 144  
 - жовточерева 144  
 - звичайна 144  
 - червоночерева 144  
 Кумкові 142, 144  
 Куницеві акули 65  
 Куниці 230, 243, 250, 260–262, 273, 282, 307  
 Куниця 307  
 - кам'яна 291  
 - лісова 291  
 Куріпки 217, 227  
 Куроподібні 196, 210, 217, 310  
 Кускус плямистий 303  
 Кускуси 281, 282  
 Кускусоподібні 279  
 Кутикула 11, 215, 216, 248  
 Кутис 16  
 Кутозуб сибірський 147  
 Кутозуби 135, 143, 147  
 Кюв'єрова протока 14, 15, 56, 57, 81  
**Лабіринтодонти** 140, 142  
 Лагена 87  
 Лактація 262, 264  
 Лакуни 24, 30, 32, 122  
 Лама вікунья 298  
 Ламантин 236, 279, 294, 303  
 Ламантинові 294  
 Ламантиноподібні 279  
 Ламінарне обтікання 235  
 Ланцетник 11–20, 24, 34, 38, 41, 46  
 Ланцетоноси 286  
 Лань звичайна 297

- Ласка 244, 291  
 Ласти 175, 211, 229, 238, 242, 289, 291–294  
 Ластівки 190, 227  
 Ластівкові 222  
 Латимерія 48, 71, 95  
 Лебідь-кликун 215  
 Лев 243, 262, 272, 274, 290, 308  
 Легеневе коло кровообігу 80, 95, 119  
 Легеневі трубочки 197  
 Легені 69, 79, 80, 94, 95, 96, 100, 119, 127, 129, 130, 132, 147, 149, 160–162, 174, 181, 185, 196–198, 229, 240, 249, 251–255, 265, 289, 293  
 Лелека білий 214  
 Лелекові 214  
 Лелекоподібні 210, 214, 310  
 Леміш 73, 75, 124, 156, 157, 237, 238  
 Лемурові 287  
 Лемуруподібні 279, 287  
 Леопард 243, 274, 290, 308  
 Лепідозаври 172, 309  
 Лепідотрихії 75, 98  
 Лепоспондильні 141  
 Лептоцефал 104, 105  
 Летяга 230, 274, 304  
 - звичайні 230  
 - сумчасті 230  
 - тагуан 304  
 Летягові 304  
 Лилюкові 287  
 Лилюкоподібні 258, 269, 274, 275, 279, 285, 287  
 Линька 152, 186, 188, 190, 215, 234, 289, 292  
 - часткова 152, 186, 234  
 Лис 289, 290  
 - рудий 290  
 - сріблястий 290  
 - степовий 290  
 Листоносі 286  
 Личинка 16, 19, 20, 26, 30, 31, 34, 38, 41, 42, 85, 89, 97, 100, 104, 105, 112, 119, 120, 130, 133, 136, 145, 147, 150, 160  
 Личинкохордові 10, 21, 34  
 Ліва дуга аорти 129, 163, 229, 253, 254  
 Лізини 254  
 Лійка 11, 13, 16, 17, 36, 37, 38, 41, 42, 44, 59, 60, 83, 135, 136, 165, 200, 202, 258  
 Ліктьове зчленування 241  
 Лімфа 35, 199, 219, 253  
 Лімфатичні 87, 134, 254  
 - вузли 253  
 - лакуни 122  
 - судини 199, 253  
 Лімфоцити 253, 254  
 Лінивець 283, 303  
 Лінивцеподібні 279, 283  
 Лінивці 231, 232, 234, 236, 248, 274, 275, 283  
 Ліпаза 130, 196, 248  
 Ліскулька руда 304  
 Літаючі дракони 151  
 Літаючі ящери 170  
 Літнє хутро 234  
 Лоб 190  
 Лопатепері риби 92  
 Лопатка 76, 123, 126, 155, 174, 191, 192, 208, 236, 238, 281  
 Лопать печінки 129  
 Лоренцінієва ампула 61  
 Лорієві 288  
 Лось європейський 297  
 Луска 48–50, 69, 70–72, 85, 94–98, 100, 101, 104, 105, 107, 108, 109, 110, 112, 117, 140, 151, 175, 177, 178, 180, 186, 235, 298  
 - ганоїдна 71, 97, 98  
 - еласмоїдна 71  
 - кісткова 69, 70, 96, 97, 101, 122  
 - космоїдна 71, 94, 95  
 - ктеноїдна 97, 109, 110  
 - плакоїдна 48, 49, 50, 117  
 - циклоїдна 96, 97, 100, 101, 104, 105, 107, 108, 110  
 Лускаті 170–172  
 Людина розумна 289  
**М**авпи 230, 234, 238, 240, 245, 246, 261, 269, 274, 288  
 Макросматики 266  
 Малий газ 122  
 Мамонт 295  
 Мамут волохатий 295  
 Мантійне брунькування 27  
 Мантія 22, 23  
 Мартини 193, 218, 228  
 Мартишкові 274, 288

- Матка 58, 135, 165, 200, 258, 259, 260, 265  
 - проста 258, 259  
 - дворога 259  
 - двороздільна 258  
 - подвійна 259, 281
- Медулярна борозна 137
- Мезодерма 16, 137, 151
- Мезозаври 169
- Мезозойська ера 98, 169, 170, 206, 276
- Мезонефрична протока 164
- Мезонефроси 40, 57, 80, 121, 133, 164, 257
- Меланобласти 230
- Меланофори 230
- Метаболізм 21, 35, 40, 119, 121, 152, 171, 207, 252, 262, 272, 284
- Метаболіти 15, 78
- Метамерне розташування 9, 127, 158, 201
- Метаморфоз 26, 31, 38, 41, 42, 96, 119, 120, 133, 135, 136, 139, 144, 147, 149
- Метаплевральна складка 11, 15, 16, 18
- Миготлива перетинка 139, 167
- Миготливий епітелій 251, 258
- Миготливий орган 13
- Миша  
 - хатня 260, 305  
 - сумчаста 281
- Мишак жовтогрудий 269, 305
- Мишеві 274, 305
- Мишівка  
 - донська 305  
 - лісова 305  
 - південна 305  
 - темна 305
- Мишоподібні 158, 183, 216, 230–232, 235, 241, 243, 246, 250, 251, 257, 258, 261, 267, 269, 271, 273–276, 279, 286, 291, 299, 304–306, 308
- Мишоховости 286
- Міграція 18, 19, 78, 86, 89, 102, 105, 273, 275, 293  
 - анадромна 85  
 - активна 90  
 - катадромна 85  
 - кормова 91  
 - пасивна 90  
 - сезонна 285, 296
- Мідицєві 284
- Мідицєподібні 230, 232, 243, 245–247, 257, 258, 260, 266, 267, 271, 273–276, 279, 284, 287, 289, 308
- Мідиця  
 - звичайна 284  
 - крихітка 284
- Мідянка звичайна 182
- Мієлінова оболонка 201
- Мієлінові волокна 263
- Міжочна перетинка 192
- Міжочноямкова перегородка 52, 238
- Міжпередплеснове зчленування 193
- Міжреберна мускулатура 158, 162
- Міжхребцеві диски 235
- Мікрозаурії 141, 143
- Мікросматики 266
- Міксини 35, 36, 38, 39, 41–46
- Мімікрія 90, 110
- Міноги 35–46
- Міоглобін 240, 241, 254, 289, 293
- Міомер 12, 13, 16, 26, 37, 39, 53, 76
- Міосепт 12, 26, 37, 53, 76, 77
- Міхур  
 - анальний 175  
 - жовчний 38, 39, 41, 55, 129, 160, 161, 196, 249  
 - мозковий 204  
 - очний 204  
 - плавальний 48, 67, 69, 71, 74, 77, 79, 87, 94, 95, 98, 100, 101, 104, 105, 107, 108, 109, 113  
 - сечовий 77, 80, 82, 129, 133, 134, 161, 164, 199, 249, 255, 258, 259, 265  
 - сім'яний 135
- Міхурці  
 - Граафові 259  
 - жовткові 179, 200  
 - мозковий 26  
 - сім'яні 58, 82, 83, 199, 257, 258
- Мішкокрили 286
- Мозкова коробка 36, 51, 52, 73, 95, 121, 237, 238, 288
- Мозок 36, 47, 51, 136, 168, 177, 192, 267  
 - головний 9, 16, 24, 35, 36, 42, 60, 62, 73, 85, 86, 95, 104, 119, 133, 136, 137, 139, 150, 152, 166, 167, 175, 185, 200, 201, 202, 229, 231, 262–266, 269, 280, 282, 283, 287, 288

- довгастий 60, 85, 86, 166, 201, 202, 203, 264, 265
  - передній 42, 60, 85, 86, 121, 136, 166, 201, 202, 262
  - проміжний 60, 86, 136, 166, 201, 202
  - середній 60, 85, 86, 139, 201, 202, 203, 264
  - спинний 9, 16, 36, 42, 50, 51, 85, 86, 137, 139, 201, 265
  - Мозолоногі 298
  - Мозолі 135, 230
  - Мозочок 42, 60, 139, 167, 201, 203
  - Молоко 229, 232, 257, 261, 280, 281, 283
  - Молоки 113
  - Молоточок 229, 237, 267
  - Молочко 84, 219
  - Молоск 9, 63, 66, 68, 96, 107, 113, 114, 145, 146, 158, 179, 181, 211, 281, 294
  - Моновалентні сироватки 184
  - Моногамні птахи 213, 214, 216–222
  - Моноциклічні риби 84, 91
  - Моноцити 254
  - Морж 242, 260, 292, 303
  - Моржі 290, 292
  - Морська коро́ва 294
  - Морські
    - ігуани 154, 165
    - їжаки 113
    - корови 294
    - леви 292
  - Мукополісахариди 11
  - Мурахоїд
    - гігантський 283, 303
    - деревний 230
    - сумчатий 281, 282
  - Мурахоїди 245, 246, 248, 274, 283
  - Мурахоїдові 283
  - Мускулатура 16, 38, 52, 53, 57, 61, 76, 88, 151, 158, 160, 174, 185, 240, 246, 248, 252, 253
    - вісцеральна 37, 46, 193
    - жувальна (жуйна) 157, 240, 299
    - кільцеподібна 252
    - міжреберна 158, 162, 252
    - підшкірна 235, 240
    - соматична 37, 53, 85, 88, 118,
    - тулубова 126, 130, 198, 216
    - шийна 158, 174, 236
    - язика 36, 42, 127
  - Мускус 232
  - Мускусний олень 297
  - Мустелові 232, 243, 273, 274, 289, 291, 307
  - Муфлон азійський 298
  - Мухоловки 190, 227
  - М'яз 28, 32, 119, 126, 130, 134, 139, 158, 174, 176, 189, 193, 201, 203, 222, 231, 238, 240, 241, 254, 255, 264, 266, 269, 289
    - верхній скісний 60
    - війковий 205
    - вісцеральний 76
    - гладкий 53, 233
    - грудний 192, 193, 198, 236
    - жувальний 193
    - кільцевий 160, 191
    - малий грудний 193
    - очний 61, 193, 203
    - підключичний 193
    - плечовий 175
    - попережносугастий 13, 76, 88, 246
    - попережносугастий війчастий 167
    - прямий
      - верхній 60
      - внутрішній 60
      - зовнішній 60
    - соматичний 193
    - стрічкоподібний 127, 158
    - сфінктер 293
    - тазовий 175
    - язика 37, 203, 204
  - М'яке піднебіння 204
  - М'якотілі черепахи 172, 175
  - М'якошкірі черепахи 174, 175
- Н**
- Навколоводні 158, 218, 229
  - Навколозаяброва решітка 36, 38
  - Наддзьобок 188
  - Надхвістя 188
  - Надшкаралупна оболонка 200
  - Наземні 266, 273, 276, 281, 282, 288, 289, 290, 294, 298, 304, 306
  - Нандуподібні 210, 211
  - Напівмаври 287, 289
  - Напівхордові 9, 17
  - Нарвал 294
  - Неандертальці 289
  - Невропор 17

- Невроцель 17  
 Нежуйні 296  
 Нейрони 17, 263, 266, 268  
 Нектридії 141, 142  
 Неоарктика 274, 275  
 Неопаліум 166, 229, 262, 264, 282  
 Неогенічне розмноження 34  
 Неогенічні личинки 105, 136, 147  
 Неогенія 136, 147  
 Неофіл 290  
 Непарнокопитні 277, 295, 278  
 Неповнозубі 235, 257, 266, 274, 275, 277, 283, 296  
 Нерв 17, 24, 42, 60, 61, 85, 86, 138, 139, 150, 157, 166, 201, 203, 204, 206, 233, 240, 264, 265, 269, 270  
   - блоковий 203  
   - блукаючий 86, 204  
   - відвідний 203  
   - вісцеральний (руховий) 201  
   - додатковий 204, 265  
   - доцентровий 201  
   - зоровий 269  
   - лицьовий 203  
   - окоруховий 203  
   - під'язиковий 204  
   - слуховий 150, 203, 206, 268  
   - трійчастий 60  
   -- змішаний 203  
   - язиково-глотковий 203  
 Нервова діяльність 203, 229, 263, 264, 270, 290, 294  
 Нервові корінці 201  
 Нерест 38, 41, 44, 83, 84, 85, 89, 91, 99, 100, 102, 105, 109  
 Нерестові сигнали 89  
 Нерпа кільчаста 292  
 Несправжні вампіри 286  
 Несправжні ребра 236  
 Нетопир карлик 287  
 Нефрідій 15, 16  
 Нефрон 255, 256  
 Нефростом 15  
 Нижчі вузьконосі мавпи 288  
 Нижчі примати 287  
 Нирка 24, 25, 40, 57, 58, 79, 80, 81, 83, 97, 129, 131, 133, 134, 135, 150, 161, 164, 198, 199, 201, 229, 249, 254, 255, 257, 265  
   - гломерулярна 80, 164, 255  
   - мезонефрична 80, 121, 133, 164, 257  
   - метанефрична 150, 164, 255  
   - пронефрична 133  
   - тазова 150, 164, 255  
   - тулубова 80, 121, 133, 164, 257  
 Ниркові миски 255  
 Ніздрі 43, 48, 69, 94, 95, 96, 127, 130, 139, 140, 156, 167, 186, 204, 212, 213, 216, 219, 286, 293  
   - внутрішні 94, 95, 139  
   - зовнішні 139, 167, 216  
 Нічниця велика 287  
 Новопері риби 48, 92  
 Новопіднебінні птахи 209  
 Норицеві 305  
 Нориця руда 305  
 Норка 235, 291  
 Носова порожнина 119, 165, 204, 237, 243, 251, 266  
 Носороги 221, 232, 244, 245, 257, 260, 261, 274, 295  
 Нотохорд 11, 13  
 Нутрєві 306  
 Нутрія болотяна 306  
 Нюх 17, 33, 39, 85, 127, 139, 150, 160, 167, 175, 204, 229, 265, 266, 290, 294  
 Нюхова капсула 36, 43, 49, 51, 52  
 Нюховий епітелій 139, 251, 266  
 Нюхові мішки 47, 86, 204  
**Область** 107, 144, 146, 149, 178, 182, 274  
   - Австралійська 274  
   - Неотропічна 274  
   - Голарктична 274  
   - Ефіопська 274  
   - Індо-Малайська 274  
 Овальне вікно 140, 206, 267  
 Овуляція 259, 261  
 Одногорбий верблюд 298  
 Однопрохідні 232, 238, 245, 246, 257, 274, 276, 277, 278, 280, 281  
 Окапі 297  
 Окістя 240  
 Око 111, 167, 176, 177, 178, 203, 265, 269  
 Оленеві 297  
 Оленеподібні 229, 232, 262, 265, 266, 268, 269, 273, 274, 279, 296

- Олень 232, 234, 235, 243, 261, 262, 273, 274, 297, 308  
 - північний 273, 297, 308  
 - шляхетний 297  
 - японський 297
- Оленьки 297
- Ондатра мускусна 305
- Онтогенез 9, 21, 40, 51, 76, 84, 85, 101, 185, 192
- Оогонії 259
- Ооцити 259
- Опахало 188, 189, 190
- Оперення 186, 189, 190, 198, 207, 208, 213, 214, 215, 219, 228
- Опосум американський 281, 282
- Опосуми 230, 260, 274, 275, 277, 281, 282
- Орган 42, 43, 44, 49, 61, 62, 67, 88, 140, 165, 176, 196, 255, 257, 259  
 - електричний 44, 61, 62, 67, 88  
 - копулятивний 49, 150, 165, 176, 255, 257, 259  
 - кортіїв 268  
 - лімфатично-епітеліальний 196  
 - сейсмоденсорний 43  
 - тім'яний 42, 140  
 - яacobсонів 160, 266
- Органи 10, 16, 24, 27, 30, 33, 42, 43, 47, 57, 60, 63, 78, 79, 85, 86, 87, 90, 100, 106, 113, 199, 201, 257, 258, 285, 290  
 - виділення 40  
 - дихання 10, 78, 79, 100, 106  
 - дотику 139, 190, 204, 205, 233  
 - статеві 199, 201, 257, 258  
 - статоакустичні 60  
 - чуття 10, 17, 24, 42, 43, 60, 85, 87, 90, 113, 190, 285
- Організація зграї 87, 88, 89, 102, 114, 215, 267, 271, 288, 290, 293
- Осетрові риби 11, 99
- Основна перетинка 206
- Остеон 157, 239–241
- Остеонна структура 157
- Остистий відросток хребця 71, 76, 192, 236
- Ость 234, 235
- Осьовий скелет 9, 11, 36, 48, 50, 53, 72, 76, 117, 118, 150, 151, 155, 238, 293, 309
- Осьовий стовбур 122
- Осьовий череп 51, 123
- Отвір 13, 15, 28, 31, 32, 43, 51, 131, 204, 236  
 - анальний 16, 36, 249  
 - дихальний 293  
 - клоакального сифона 25  
 - нюхового нерва 124  
 - потиличний 73, 152, 156, 157, 237  
 - ротовий 14, 16, 18, 26, 36, 39, 127  
 - середнього вуха 140  
 - сечового міхура 129, 133, 134  
 - сечоводу 199  
 - сечостатевої 41  
 - статевий 83, 199, 249  
 - трійчастого нерва 124  
 - яйцепроводу 58, 129
- Отоконії 86
- Отоліти 86, 87, 206
- Отрутозуби 172, 180
- Очко Гессе 17
- Очна ямка 52, 73, 165, 192, 238
- Очний відділ 123
- Очниця 51, 140, 208
- П**
- Павичі 217
- Пагофіл 290
- Паламедеї 188, 189
- Палеарктика 274
- Палеозой 94, 140, 168
- Палеозойська ера 140
- Палеозойські земноводні 122, 140, 141
- Палець 122, 123, 126, 144, 145, 147, 170, 175, 177, 178, 180, 183, 186, 190–193, 208, 211–216, 218–222, 229, 234, 235, 238, 241, 281, 284, 285, 287, 289, 295–298
- Палички 87, 88, 139, 204, 269
- Пальцеходіння 239
- Панголін 298, 303  
 - велетенський 298  
 - яванський 298
- Панголіни 298
- Панголіноподібні 279, 298
- Панцир 50, 68, 71, 98, 100, 109, 140, 162, 174–176, 184, 235, 283
- Панцирноголові 140
- Папугоподібні 210, 219
- Паразит 35, 107, 113, 221
- Парасфеноїд 75, 124, 156, 157

- Парні кінцівки 35, 69, 119, 120, 125, 140, 149, 151, 155, 169, 229, 238
- Парнокопитні 244, 277, 278, 296
- Паротиди 146
- Парус 38
- Парцела 262, 272
- Парцелярні угруповання 271, 272
- Пастушкові 218, 228
- Пахвина 232
- Пахучі залози 229, 231, 232, 266, 297
- Пацюк мандрівний 305
- Пекарі 296
- Пелагіаль 34
- Пелікан 186, 214, 226
- Пеліканоподібні 209, 210, 213
- Пелікозавр 170
- Пеньок 145, 150, 165, 181, 189
- Первинна сеча 255
- Первинне склепіння 166, 202
- Первинний фолікул 259
- Первиннороті 9
- Первинноводні 10, 47, 119
- Первинноводні наземні хребетні 120
- Первинноназемні 10, 119, 150
- Пергаментна оболонка 176
- Пергач пізній 287
- Перегузня 291
- Передгрудина 123
- Передгрудинник 126
- Переддвер'я 245, 251, 255, 258, 259
- Переднирки 245, 247, 276, 283, 289, 299
- Передні кінцівки 133
- Передплесно 119, 121, 125, 126, 130, 131, 135, 139, 140, 145–147, 155, 183, 185, 192, 198, 201, 207, 209, 211, 229, 232, 236, 238, 285, 288, 292, 294–296, 304, 305
- Передній мозок 17, 42, 60, 85, 89, 121, 136, 166, 200, 201–203, 229, 262–265, 288
- Передплесно 123, 126, 186, 193
- Передпліччя 123, 125, 238, 285, 289
- Передсердя 39, 56, 79, 80, 95, 121, 130, 132, 161, 162, 164, 198, 249, 254
- Передтічка 261
- Передшлунок 247
- Перепели 217, 227
- Перетинчастий лабіринт 86, 206
- Перистом 240
- Період післятічковий 261
- Період спокою 261
- Перм 94, 98, 140, 141, 168, 169, 170, 171
- Пермський період 63, 141, 276
- Перо 188, 189, 190–192, 207–209, 211
- контурне 189, 190
  - махове 190, 211, 215
  - першорядне 188
  - другорядне 188
  - ниткоподібне 190
  - первинне 188
  - стернове 188, 190–192, 211, 212
  - пухове 190
  - щетинкове 190
  - щіткове 190, 191
- Песець 274, 290, 307
- голубий 290
- Петля Генле 255
- Печеристі тіла 257, 258
- Печінка 24, 38, 40, 54, 55, 57, 58, 77, 80, 108, 113, 129, 131, 160, 164, 194, 196, 198, 201, 249, 250, 254, 265
- Пискухи 307
- Пискухові 307
- Півкулі 60, 136, 150, 166, 167, 176, 200, 202, 203, 229, 262–264, 267, 280, 283
- Півкулі переднього мозку 136, 166, 200, 202, 203, 263, 269, 270
- Півмісяцеві складки 162
- Північні морські котики 291
- Пігостиль 190, 191, 209
- Під'язикова дуга 51, 52, 54, 56, 73, 105, 121, 125, 140, 157, 237
- Підвісок 52, 60, 74, 121, 140
- Піддзьобок 188
- Підковик великий 286
- Підковик малий 286
- Підковик масковий 286
- Підковик південний 286
- Підковикові 286
- Підкоришники 190, 227
- Підпуш 235, 289, 292
- Підхвостовий плавець 11, 18
- Підшкаралупні обклашки 200
- Підшкірна мускулатура 158, 235, 240
- Пілорична частина 194, 196, 248
- Пілоричні вирости 77



- Пілорус 247  
 Пінгвін імператорський 211, 223  
 Пінгвіноподібні 209, 211  
 Піпа суринамська 135, 144  
 Піпові 144  
 Пірнікозоподібні 209, 210  
 Піросоми 27, 28, 29, 30, 33, 34  
 Піт 231  
 Пітекантропи 289  
 Пітон сітчастий 180, 181  
 Пітони 167, 181  
 Піхва 200, 249, 255, 258, 259, 281  
 Піщанки 299, 308  
 Плавальні перетинки 144, 175, 186, 215, 281  
 Плавець  
 - анальний 64, 65, 68, 111  
 - грудний 49, 53, 54, 57, 65, 66–68, 75, 76, 96, 100, 104, 105, 107, 110, 113, 242, 293  
 - спинний 36, 37, 41, 43, 49, 64, 65, 68, 100, 101, 107–111, 113, 293  
 - черевний 48, 49, 53, 54, 57, 75, 96, 97, 104, 107, 109, 110, 113  
 - хвостовий 11, 36, 37, 48, 49, 53, 68, 76, 95, 98, 100, 101  
 -- гетероцеркальний 48, 49, 53, 76, 98, 100  
 -- гомоцеркальний 76, 97, 101  
 -- дифіцеркальний 76, 94  
 -- протоцеркальний 36, 76  
 Плазуни 10, 119, 120, 150, 151, 152, 154, 155, 158, 160, 162–170, 171, 176, 177, 179–185, 188, 191–194, 198, 199, 200, 201, 206, 208, 235, 238, 245, 270, 276  
 Планування 152, 206  
 Пластинозяброві 48, 50, 51, 52, 59, 63, 67  
 Пластрон 174  
 Плацента 30, 59, 259, 260, 282  
 - відпадна 260  
 - дифузна 260  
 - невідпадна 260  
 - часточкова 260  
 Плевральні порожнини 197  
 Плесно 123, 126, 188, 193, 236, 238, 239  
 Плечове потовщення 139, 201  
 Плиски 227  
 Плискові 227  
 Плодючість 69, 83, 136, 261, 262, 299  
 Плоскі жуйні поверхні 246, 294  
 Поведінка 84, 87, 89, 90, 91, 122, 141, 171, 185, 186, 229, 243, 250, 270, 271, 287, 288, 293  
 Повзики 227  
 Повитуха 128, 135, 142, 144  
 Повіки 49, 65, 119, 121, 139, 149, 167, 177, 178  
 Повітряні  
 - мішки 162, 196, 197, 198, 208, 268, 293  
 - капіляри 197  
 Погадка 194  
 Подотека 186  
 Подушечка 235  
 Пойкілотермія 121, 151  
 Пойкілотермні тварини 120  
 Покриви 15, 22, 35, 37, 49, 69, 70, 71, 78, 84, 111, 121, 122, 151, 152, 159, 168, 175, 180, 185, 186, 188, 207, 208, 212, 229, 230, 232, 233–235, 240, 245, 268, 273, 275, 280, 283, 285, 287, 289, 292, 299, 307  
 Покривники 7, 9, 10, 18, 19, 21, 24, 27, 31–34  
 Покрівля  
 - півкуль 60, 136, 166, 202  
 Полівалентні сироватки 184  
 Полівка європейська 305  
 Полігамні птахи 217, 222  
 Поліпное 252  
 Політ 206, 213, 215, 216, 218, 219, 220, 242, 287  
 Політуха сибірська 304  
 Поліциклічні риби 91  
 Пологи 260, 261, 273, 292, 299  
 Полоз  
 - жовточеревий 182  
 - леопардовий 182  
 Поперекове потовщення 139, 201  
 Поперечні відростки 50, 71, 121, 123, 126, 151, 176, 192, 236  
 Популяційна організація 90  
 Порожнина тіла 9, 15, 16, 41, 59, 80, 83, 135, 200, 229, 250, 257, 258, 259  
 Порожнисторогі 235, 262, 297  
 Потиличний  
 - виросток 120, 123, 141, 150, 152, 156, 168  
 - відділ 36, 42, 51, 140  
 - отвір 73, 123, 156, 157, 237  
 Похідні епідермісу 234, 235

- Похідні коріума 235  
 Походження 9, 17, 18, 34, 45, 47, 62, 71, 75, 77, 108, 115, 140, 155, 168, 174, 176, 186, 192, 206–208, 276, 296, 297  
 Прайд 262, 272  
 Преципітини 254  
 Придаток сім'яника 58, 161, 257  
 Примітивні горобині 222  
 Примітивні дятлоподібні 221  
 Присоска 26, 111, 113, 136, 137, 145, 296  
 Прісноводні черепахи 171, 175  
 Прогестерон 259  
 Проехидна 280  
 Прокоракоїд 123, 126, 155  
 Пролактин 262  
 Променепері риби 47, 48, 80, 92, 94, 97, 98, 101  
 Протей  
   - американський 139  
   - європейський 128, 139  
 Протистойди 248  
 Протоплазма 200  
 Протоптерус 79, 96, 97  
 Псевдозухії 170, 206, 207  
 Псові 238, 274, 275, 290, 308  
 Псоподібні 229, 232, 240, 243, 245, 246, 252, 257, 258, 262, 265, 266, 268, 269, 271, 273–275, 279, 289, 291, 308  
 Птахи-миші 210  
 Птахи-носороги 221  
 Птахотазові 170  
 Птеригіофор 36  
 Птеригоподії 48, 58, 67  
 Птерилії 188  
 Птерозаври 170  
 Пух 190, 211–215, 217–219, 234  
 П'ясток 123, 126, 192, 236, 238  
  
**Р**авлик Ладена 167  
 Радіолярії 19  
 Райдужна оболонка 204, 269  
 Райські птахи 227  
 Рақун північний 292  
 Рақунові 292  
 Рақшеві 221  
 Рақфотека 186  
 Ранжування 271, 272  
  
 Рахітомові 140, 141, 142  
 Реабсорбція 81, 134, 164, 255  
 Реберне дихання 252  
 Ребра 50, 71, 100, 123, 126, 140, 144, 151, 152, 170, 174, 176, 191, 192, 207–209, 234  
 Резервні речовини 250  
 Резервуари 122, 135, 196  
 Резонатори 87, 127, 144, 145, 222, 267  
 Рен північний 297  
 Рептилії 47, 63, 119, 123, 140, 141, 151, 158, 160, 164, 167, 170, 184, 196, 207, 208, 237, 263, 265, 280  
 Рефлекторні дуги 17  
 Рефлекторні механізми 167  
 Рибалочкові 221  
 Риби 7, 10, 11, 20, 33, 35, 39, 44, 45, 47–51, 53, 55–59, 61–73, 75–125, 127, 136, 139, 140, 145, 158, 164, 169, 178, 184, 216, 239, 275, 293  
 Рибозмій цейлонський 150  
 Рибоїдні летючі миші 286  
 Рийні 139, 230, 234, 236, 275, 281, 305  
 Рикошетний біг 242  
 Рило 65, 66, 67, 100, 109, 155, 296  
 Ринодерма Дарвіна 146  
 Рись 241, 244  
 Рись євразійська 290  
 Різці 245, 246, 276, 289, 294, 297, 299, 307  
 Річкові дельфіни 293  
 Річне кільце 72  
 Роги 235, 268, 295, 297, 298  
 Рогівка 49, 87, 88, 176, 204, 205  
 Роговий  
   - покрив 69, 152, 159, 175  
   - чохол 174, 188, 192, 194, 235, 280, 297, 298  
   - шар 151, 186, 230, 235, 283  
 Рогові зернятка 151  
 Рогодзьоби 222  
 Рогозуб 96  
 Роздільностатеві 33, 41, 83, 135  
 Розмноження 23, 26, 28–31, 34, 44, 58, 70, 83, 89, 91, 97, 101, 105, 122, 135, 136, 144, 145, 165, 175, 178, 184, 190, 200, 211–215, 217–219, 230, 232, 257, 259, 261, 262, 271, 273, 275, 290, 292, 308  
 Роландова борозна 263

- Ромбоподібна ямка 42, 203
- Ропуха  
 - зелена 127, 134, 146  
 - очеретяна 146  
 - південна 146  
 - сіра 136
- Росомаха тайгова 291
- Рострум 49, 51, 52
- Ротова порожнина 38, 43, 75, 77, 79, 86, 106, 107, 111, 127, 139, 140, 157, 160, 162, 175, 193, 194, 203, 204, 231, 238, 245, 246, 266, 281, 294
- Ротовий отвір 13, 14, 16, 18, 26, 29, 36, 38, 39, 54, 102, 113, 127
- Ротовий сифон 21, 23
- Рубець 247, 248, 259
- Рудимент 17, 99, 100, 123, 135, 140, 144, 180, 199, 253, 293, 295
- Рукокрилі 277, 285
- Руконіжка 288
- Русак 307
- Рябкоподібні 210, 219
- Рясоніжка велика 284
- С**
- Сайга татарська 298
- Саламандра 122, 136, 141  
 - кавказька 149  
 - печерна 127, 128, 149  
 - підземна 139  
 - плямиста 148, 149  
 - чорна 149  
 - японська велетенська 121, 147
- Саламандри 143, 147  
 - безлегеневі 143, 149  
 - справжні 123, 143, 147, 149
- Сальпи 29, 30, 33, 34
- Самець 48, 49, 54, 55, 57, 58, 67, 82–84, 90, 97, 100, 102, 107, 109, 110, 113, 122, 127, 128, 134, 135, 144, 146, 162, 165, 177, 181, 182, 196, 199, 211–213, 215–218, 220–222, 227, 232, 255, 259, 262, 272, 281, 294, 295, 297, 308
- Самка 41, 54, 57, 58, 67, 68, 77, 85, 89, 90, 95, 97, 100, 107, 113, 128, 129, 135, 144–147, 149, 150, 161, 165, 177–179, 181–183, 199, 211–213, 215–218, 220, 222, 227, 232, 249, 251, 257, 260, 262, 272, 273, 280–282, 286, 287, 292–295, 297, 298
- Сарна європейська 297
- Свиневі 258, 260, 274, 296
- Свиня лісова 234, 296
- Сезонні кочівлі 271, 273
- Сеймуриаморфи 141, 168
- Сейсмічний слух 167, 180
- Секрет 49, 100, 122, 127, 144, 146, 160, 164, 167, 168, 180, 190, 191, 216, 232, 235, 250, 257, 259, 260, 266
- Секретарі 216
- Секреторна активність 250
- Селезінка 40, 57, 129, 130, 199, 254, 265
- Середнє вухо 119, 127, 139, 140, 157, 178, 205, 206, 229, 237, 238, 267, 268
- Середня юра 141
- Сероза 150, 259, 260
- Серпентарії 184
- Серпокрилець  
 - чорний 220  
 - білочеревий 226
- Серпокрильцеві 194, 220
- Серпокрильцеподібні 210, 220
- Серце 10, 14, 22, 24–27, 29, 30, 32, 36–38, 48, 56, 57, 67, 69, 77, 79, 80, 94, 95, 98, 99, 100, 121, 129, 130, 131, 135, 150, 161–163, 176, 183, 184, 198, 201, 229, 249, 253, 254, 264, 265
- Серцевина 232, 233
- Сеча 134, 164, 196, 199, 255
- Сечовина 41, 53, 57, 80, 97, 134, 164, 196, 231, 255
- Сечовід 40, 57, 58, 80, 133, 135, 164, 165, 199, 249, 255
- Сечопровід 129
- Сечостатевий  
 - синус 40, 41, 259  
 - канал 257
- Сивкоподібні 210, 310
- Сиворакшеподібні 210
- Сивучі 292
- Сигнальне поле 272
- Силур 45, 47, 120
- Симбїонти 78, 245, 247, 248, 250, 282,
- Симбіотичне травлення 229, 245
- Симфіз 155, 238
- Синантропи 220, 289

- Синапсиди 170  
 Синицеві 227  
 Сирени 229, 232, 238, 243, 257, 275, 278  
 Сиринові 231  
 Сиреноподібні 277, 294  
 Сироватка 184  
 Система  
 - вегетативна нервова 85, 265  
 - видільна 15, 40, 57, 80, 133, 164, 199, 255  
 - ворітна система  
 -- нирок 79, 131, 198, 253  
 -- печінки 14, 39, 40, 131, 164  
 - гіпофізарна 17  
 - дихальна 39, 55, 78, 130, 160, 196, 207, 251  
 - ендокринна 262  
 - кровоносна 10, 14, 24, 32, 35, 39, 56, 79, 81, 130, 162, 163, 198, 253, 254  
 - лімфатична 199, 253  
 - нейрогуморальна 250  
 - нервова 10, 11, 16, 17, 26, 27, 33, 35, 42, 53, 59, 85, 136, 166, 200, 262, 270  
 -- вегетативна 85, 201, 265  
 -- парасимпатична 265  
 -- периферична 201  
 -- симпатична 42, 139, 201, 265  
 -- центральна (ЦНС) 136, 201  
 - ретикуло-ендотеліальна 254  
 - сейсмоденсорна 86, 87  
 - скелетно-м'язова 37, 50, 76, 127, 158, 193, 265  
 - статова 26, 35, 41, 58, 82, 135, 165, 194, 200, 257  
 - травна 13, 24, 31, 38, 54, 77, 127, 158, 193, 195, 243  
 Системні дуги 130  
 Сифон 21, 22, 23, 24, 25, 29, 30, 34  
 Сичуг 247  
 Сідничні мозолі 230  
 Сім'я 262, 271, 272, 273, 290  
 Сім'яна рідина 135  
 Сім'яники 22, 25, 30, 32, 55, 58, 82, 83, 132–135, 161, 165, 199, 200, 257, 258  
 Сіра гуска 228  
 Сіра речовина 201, 203, 263  
 Сірі кити 293  
 Сітка 247  
 Сітківка 61, 87, 176, 204, 205, 269  
 Скелет 11, 35, 37, 50, 69, 76, 123, 191, 236, 240, 293  
 - вісцеральний 36  
 - кінцівок 54, 94, 95, 97, 98, 125, 168, 239  
 - осьовий 9, 11, 36, 50, 53, 76, 122, 150–152, 155, 238  
 - поясів кінцівок 54, 185, 242  
 - хрящовий 35, 50, 71  
 - черепа 50  
 Скельниця гірська 298  
 Складні крижі 192, 199  
 Склепіння черепа 51, 73, 123, 238  
 Склера 49, 205, 269  
 Склерити 71, 72  
 Скопові 216  
 Скренева ямка 150, 158, 192  
 Скусни американські 232, 275, 291  
 Слиз 14, 36, 38, 70, 77, 96, 97, 109, 121, 144, 146, 251  
 Слизова оболонка 54, 77, 104, 110, 127, 130, 135, 146, 194, 196, 203, 231, 251, 266  
 Сліпак 234, 269  
 - буковинський 305  
 - звичайний 305  
 - піщаний 305  
 - подільський 305  
 Сліпакові 243, 269, 305  
 Сліпець понтичний 305  
 Сліпун звичайний 180  
 Сліпуни 173, 180  
 Слон 229, 243, 246, 254  
 - африканський 229, 295, 303  
 -- лісовий 295  
 -- саванний 295  
 - індійський 274, 295  
 Слонова черепаха 175  
 Слоноподібні 232, 260–262, 274, 279, 294  
 Слухова капсула 36, 42, 43, 51, 139, 157, 206  
 Смакові бруньки 86, 96, 204  
 Смакові рецептори 86, 139, 246, 266  
 Смітні кури 188, 217  
 Смугасті тіла 42, 89, 136, 166, 200, 264  
 Смугачеві 293  
 Снігурка альпійська 305  
 Собака 86, 146, 231, 240, 254, 261, 290  
 - дінго 274  
 Соболь 243, 260, 261, 262, 291, 307  
 Сови 182, 183, 186, 192, 228

- Совоподібні 210  
Соколові 216  
Соколоподібні 210  
Соленоцит 15  
Соміт 16  
Соня лісова 304  
Соски 232, 280, 281  
Сосочок 188, 190, 233  
Сосочок коріуму 233  
Спарювання 179, 215, 217  
Сперма 257, 287  
Сперматозоїди 29, 32, 58, 135  
Сперматофор 135  
Спермацет 293, 294, 308  
Спина 183, 188  
Спинна аорта 14, 39, 56, 57, 79, 81, 130, 132, 134, 163, 198, 253, 254  
Співочі горобині 222  
Спіральний клапан 38, 48, 55, 64, 77, 98, 99, 101, 130, 133  
Справжні  
- дятли 221, 222, 227  
- кити 293  
- тюлені 289, 292  
Справжня сплячка 251, 273  
Ссавці 10, 30, 47, 104, 119, 120, 123, 171, 178, 181, 183, 185, 190, 199, 203, 216, 229, 230, 231–233, 235–247, 250, 252–254, 256–266, 268–270, 274–277, 280, 281, 284, 286, 305, 306, 307, 308  
Статевий член 257, 281  
Статевозрілі особини 69, 95, 122, 211, 212, 299  
Статоцисти 24, 33  
Стегно 123, 125, 126, 140, 141, 155, 178, 191, 236  
Стегоцефали 140, 141, 168, 176  
Стереоспондильні амфібії 140  
Стероїдні гормони 84  
Стигма 22, 23, 26, 31  
Стовбур 33, 122, 139, 150, 152, 189, 190, 198, 221, 222, 232, 264, 265, 287, 296  
Стовпчик 206  
Стопоходіння 241  
Стравохід 25, 30, 32, 37, 38, 42, 54, 58, 77, 129, 160, 194, 203, 216, 246, 247, 249  
Страус  
- африканський 196, 207, 226  
- нанду 212  
Страусоподібні 209, 210, 211, 212  
Стремінце 121, 140, 157, 167, 206, 229, 237, 267, 268  
Стрибакові 305  
Стрибунцеві 277, 278, 284  
Стрижень 113, 188, 189, 190  
Ступня 126, 290, 294, 298  
Субдомінант 271  
Сумчасті 146, 229, 230, 243, 257, 258, 259, 260, 266, 274, 277, 279, 280, 281, 282  
Сухожилля 174, 205, 234  
Сухопутні черепахи 154, 171, 174, 175  
Суцільноголові 48, 51, 52, 63, 67  
Сфінктер 23, 293  
Сцинк колючий 178  
Сцинкові 172, 178  
Сцинкоподібні 172  
**Т**азовий пояс 53, 54, 76, 121, 126, 127, 140, 151, 152, 155, 181, 238  
Тамариксова піщанка 257  
Тапіри 274, 295, 303  
Тварини 7, 9, 11, 15–17, 19, 21, 23, 27, 29, 31, 32, 34, 35, 39–41, 44, 61, 62, 66, 119, 120, 121, 133, 134, 144, 160, 162, 177, 206–208, 229, 230, 235, 243, 245, 248, 250, 251, 257, 260, 261, 266, 271, 273, 276, 282–292, 294–298, 304–307  
Текодонти 170, 206  
Тенреки 274, 284  
Теплові центри 231  
Терапсиди 170  
Теріодонти 276  
Термолокатори 167  
Терморцепція 139  
Тетерук 196, 217  
Тетерукові 186, 217  
Тигр 261, 262, 274, 290, 308  
- шаблезубий 246  
Тинамуподібні 209, 210  
Типи рухів 122, 238, 242  
Типові птахи 209, 211  
Тиранові 222  
Тім'яне око 166, 176, 178,  
Тім'яний орган 42, 140, 157  
Тічка 260, 261  
Тонко хребцеві 140, 141, 142

Травна трубка 9, 10, 11, 38, 39, 53, 76, 130  
 Травні ферменти 14, 77, 91, 127, 130, 160, 183, 196, 245, 246, 248, 250  
 Триперсткові 218  
 Трипсин 77, 130, 196  
 Трипсиноген 196  
 Тритон 135, 136, 141, 145, 149, 181  
 - альпійський 149  
 - гребінчастий 149  
 - звичайний 148, 149  
 - карпатський 149  
 - кігтистий уссурійський 122  
 Тріас 94, 99, 101, 140, 141, 169, 170, 171, 207, 208, 276  
 Тріонікс 175  
 Трогоноподібні 210  
 Тромбоцити 254  
 Трофічна поведінка 87  
 Трофотенії 85  
 Трубказуб африканський 296, 303  
 Трубказубоподібні 277, 279, 296  
 Трубчасто-альвеолярний тип 191  
 Туатара північна 176  
 Тулуб 9, 31, 32, 36, 40, 49, 60, 63, 121, 122, 125, 127, 144, 146, 149, 176–179, 181, 193, 196, 229, 230, 289, 296  
 Тулубова мускулатура 126, 130, 174  
 Тулубове коло кровообігу 119  
 Тулубовий 50, 122, 140, 174,  
 Туніка 21, 22, 23, 25, 27, 29, 31, 33, 34  
 Тупаєподібні 277, 279, 289  
 Тур 298  
 Тушкан великий 305  
 Тушканчики 230, 236, 238, 242, 243, 251, 273, 274, 284, 299, 305  
 Тхір  
 - степовий 183, 291  
 - темний 291  
 Тюленеві 229, 242, 245, 257, 260, 262, 271, 273, 275, 289, 292  
 Тюлень 261, 262, 273, 290, 291, 292, 294  
 - гренландський 290, 292  
 - монах середземний 292  
 Удав звичайний 181  
 Удавові 180  
 Удавчик піщаний 181

Умовний рефлекс 89, 270  
 Уростиль 122, 123  
 Фабрицієва сумка 194  
 Фазани 217, 222  
 Фазанові 188, 217  
 Фаланги пальців 126, 193, 234, 235, 236, 238, 239, 295, 296  
 Фалангоходіння 239, 240  
 Феромони 70  
 Філомедуза 135, 145  
 Фільтратор 19, 21, 32, 62  
 Фільтрація 10, 34, 57, 134  
 Фламініго 193, 215, 226  
 Фламінігові 214  
 Фламінігоподібні 210, 214  
 Фолікули волосся 230  
 Фонтанель 51  
 Форма тіла 47, 69, 70, 98, 149, 151, 154, 177, 229, 270, 287, 289, 292, 294, 299  
 Форозоїди 31  
 Фороцити 30  
 Фриноліцин 144  
 Хамелеон звичайний 177  
 Хапальні щелепи 69  
 Хвіст 30, 31, 66, 67, 94, 97, 136, 137, 140, 146, 147, 149, 169, 170, 177, 179, 183, 208, 214, 216, 222, 229, 230, 283, 285, 286, 287, 288, 304, 305  
 Хвостаті 121, 122, 126, 127, 136, 139, 141, 143  
 Хеморецептор 85, 160, 167, 266  
 Хижак 18, 35, 39, 44, 49, 59, 62, 63, 86, 89, 90, 94, 100, 101, 104–106, 108, 110, 111, 114, 127, 141, 158, 170, 178, 205, 215, 216, 273, 275, 278, 281, 282, 291, 292, 308  
 Хижі 78, 178, 186, 228, 232, 241, 244, 257, 258, 273, 274, 277, 279, 281, 282, 289, 292, 310  
 Хижі сумчасті 281, 282  
 Химерові 48, 68  
 Хіазма 42, 202  
 Хімічне чуття 86, 91  
 Хоана 139, 156, 167  
 Хоани 94, 95, 127, 157, 204, 251  
 Хоботні 257, 274, 275, 277  
 Хоботок 9

- Ховрах 230, 243, 248, 251, 271, 273, 274, 299, 304, 307, 308  
 - європейський 304  
 - крапчастий 304  
 - подільський 304  
 - сірий 304
- Хом'як європейський 303, 305
- Хом'якові 305
- Хом'ячок сірий 305
- Хондральні окостеніння 157
- Хорда 10, 11, 13, 16–18, 20, 26, 31, 34–36, 47, 71, 94, 95, 97, 98, 137
- Хордові 7, 9, 10, 16, 18, 20, 35
- Хоріон 260
- Хохуля руська 284, 303
- Хребет 122, 130, 140, 235, 293
- Хребетні 7, 9, 10, 46, 47, 120
- Хребець 73, 123  
 - амфіцельний 71, 97, 100, 123, 144, 147, 152, 170, 176  
 - гетероцельний 185, 192  
 - крижовий 121, 127, 151, 152, 155, 192, 236  
 - опістоцельний 123, 144, 149, 159  
 - платицельний 235  
 - поперековий 123, 152, 236  
 - процельний 123, 152  
 - шийний 122, 123, 150, 191, 236
- Хроматофори 70, 177
- Хрящ 36, 51, 52, 68, 71, 73, 98, 101, 121, 123, 125–127, 155, 162, 192, 237, 251, 252, 294  
 - кільцевий 36  
 - лобковий 123, 127  
 - меккелів 125  
 - надлопатковий 126  
 - перснєподібний 126  
 - піднебінно-квадратний 51, 121, 124  
 - під'язиковий 51  
 - прокоракоїдний 126  
 - черпакуватий 252
- Хрящові кільця 162, 196, 252
- Хрящові ганоїди 48, 92
- Хрящові риби 10, 47, 48, 49, 56, 57, 61, 62, 63, 117, 118
- Хутровий покрив 233, 234, 280
- Ц**ебусові мавпи 288
- Целодонт волохатий 295
- Целом 15, 16, 56, 193
- Целомічні мішки 16
- Ценолестові 281, 282
- Цесаркові 217
- Цибулина 232, 233  
 - аорти 69, 79, 98, 101  
 - нюхова 264, 266
- Цитоплазма 151
- Цівка 191, 193, 208, 209
- Ч**агарникові кури 228
- Чаплеві 214
- Часничниця звичайна 136
- Чепрачний тапір 295
- Червуга кільчата 150
- Червуги 121, 127, 139, 143
- Черевна аорта 14, 15, 39, 57
- Черевний бік 16
- Черевце 16, 144
- Череп 140, 141, 150, 155–159, 170, 192, 201, 204, 208, 229, 237, 276, 283, 286, 293  
 - амфістилічний 48, 94  
 - аутостилічний 48, 121  
 - вісцеральний 51  
 - гіостилічний 48, 97  
 - діапсидний 158  
 - платибазальний 51, 73  
 - синапсидний 158, 237  
 - стегальний (анапсидний) 158  
 - тропібазальний 52
- Черепаха  
 - болотяна 175  
 - галапагоська 175  
 - грецька 184  
 - зелена (супова) 175  
 - каспійська 175  
 - середньоазіатська 175  
 - шкіряста 175
- Черепахи морські 175
- Четвероногі 10
- Членистоногі 9
- Чотиригорбикове тіло 264
- Чотириногі 4, 119
- Ш**акал 290
- Шар  
 - кірковий 233, 255

- мальпігієвий 151, 152, 186, 230
- мезодермальний 151
- підепітеліальний 186
- Пуркінє 203
- пухкий підшкірний 186
- сітчастий підшкірний 186
- сосочковий 230
- Шарнірне зчленування 119
- Шарнірні суглоби 238
- Шерстокрил
  - малайський 285
  - філіппінський 285
- Шерстокрили 285
- Шийна мускулатура 158, 174
- Шимпанзе 274, 288
- Шиншилові 306
- Шипи 50, 90, 107, 113, 151, 188
- Шипохвості 274, 304
- Шия 150, 158, 176, 188, 213, 214, 229
- Шкаралупа 186, 200
- Шкіра 11, 16, 17, 21, 35, 38–40, 44, 45, 49, 50, 66, 70, 71, 80, 81, 88, 96, 97, 104, 106, 109, 111, 113, 117, 121, 122, 130, 134, 139, 140, 144, 150–152, 160, 170, 178, 180, 186, 188, 189, 203, 206, 211, 217, 230, 231, 235, 251, 255–257, 259, 264, 269, 280, 286, 289, 292, 295, 304, 305, 308
- Шлунковий сік 247, 194, 248
- Шлунок 22, 25, 29, 30, 32, 54, 77, 129, 132, 133, 160, 61, 194, 195, 201, 202, 215, 216, 229, 246–249, 283, 285, 287, 294–296
- Шлуночок 39, 56, 79, 80, 121, 130, 132, 161, 162, 198, 203, 249, 254
- Шпак звичайний 200, 227
- Шпакові 227, 228
  
- Щ**елепи 47, 94, 102, 108, 155, 169, 170, 194, 214, 238, 245, 246, 266, 276, 289, 293, 294
- Щелепнозяброві 47
- Щелепнороті 10, 40, 42, 47, 48, 117
- Щелеповий суглоб 52, 125
- Щелепова дуга 51, 52, 53, 56, 73, 75, 76
- Щетина 234
- Щетинки 221
- Щетинкові пера 190
- Щілинозуб гаїтянський 284
- Щитки 150, 151, 158, 167, 174, 178, 180, 181, 183, 186, 235, 304
- Щупальця 13, 23
- Щур 252, 261, 274, 282, 305, 307
  - водяний 308
  - філіппінський 305
- Щурові 305
  
- Я**дро 151, 203, 254
- Ячник 22, 25, 29, 30, 32, 41, 58, 77, 83, 85, 95, 129, 135, 161, 165, 199, 200, 249, 258, 259, 280
- Язик 37, 38, 40, 42, 54, 60, 73, 74, 111, 127, 144, 149, 160, 177, 178, 193, 194, 203, 214, 215, 220, 221, 243, 245, 246, 266, 283, 286, 296, 298
- Яйце 16, 19, 30, 32, 41, 59, 64, 68, 69, 119, 120, 135, 137, 149, 150, 160, 168, 176–179, 181, 183, 186, 200, 211, 212, 213, 216, 218, 219, 220, 222, 257, 260, 280, 281, 288
- Яйцева змія 159
- Яйцеживородні 48, 65, 66, 85, 95, 111, 149, 177–182
- Яйцеживородіння 67, 84, 107, 135, 166,
- Яйцекладні 48, 120, 178–181, 255
- Яйцеклітина 25, 29, 135, 165, 200, 218, 258, 259, 287
- Яйцепровід 29, 58, 59, 83, 129, 135, 147, 161, 165, 179, 199, 200, 249, 258
- Як 298
- Якани 188
- Ямка Келікера 17
- Ямкоголові змії 167, 173, 183
- Яструбові 182, 216
- Ящеротазові 170
- Ящерохвості птахи 208, 209
- Ящірка 155, 160, 162, 163, 164, 165, 166, 167, 171, 177, 178, 180, 184, 309
  - живородна 178, 179
  - зелена 178
  - кримська 179
  - плащоноса 154
  - прудка 154, 178
  - скельна 179
- Ящірки безногі 151
- Ящури 230, 231, 235, 236, 245
- Ящурика піщана 179
- Ящуруподібні 277, 298



## ПОКАЖЧИК ЛАТИНСЬКИХ НАЗВ

- Abramis bjoerkna* 116  
*Abramis brama* 85, 106, 115  
*Acanthodii* 47  
*Acanthopterygii* 93  
*Accipitridae* 216  
*Acinonyx jubatus* 290  
*Acipenser* 99  
*Acipenseridae* 99  
*Acipenseriformes* 92, 98  
*Acipenser ruthenus* 99  
*Acrania* 3, 7, 9, 10, 11  
*Acrochordidae* 173  
*Actinopterygii* 48  
*Actinopterygii* 4, 47, 48, 92, 97  
*Afroinsectiphilia* 279  
*Afosoricida* 277, 279, 284  
*Afrotheria* 279  
*Agamidae* 172, 177  
*Agnatha* 10, 35  
*Aistopoda* 141, 142  
*Aix galericulata* 226  
*Alaudidae* 222  
*Albuliformes* 92  
*Alburnoides bipunctatus* 116  
*Alburnus* 106  
*Alburnus alburnus* 116  
*Alcae* 218  
*Alcedines* 221  
*Alces alces* 297  
*Alisphenoideum* 238  
*Allactaga major* 305  
*Alligatoridae* 173, 174, 183  
*Alligator mississippiensis* 183  
*Alligator sinensis* 183  
*Allophrynidae* 142  
*Alopias vulpinus* 65  
*Alosa caspia tanaica* 114  
*Alosa maotica* 114  
*Alytes* 128, 144  
*Alytes obstetricans* 128  
*Alytidae* 142, 144  
*Amblyopsidae* 88, 107  
*Ambystoma maculatum* 148  
*Ambystomatidae* 143, 147  
*Ambystoma tigrinum* 136, 147, 148  
*Ameiurus nebulosus* 106, 107  
*Ameridelphia* 277, 278  
*Amia calva* 100  
*Ammiiformes* 92, 100  
*Amniota* 4, 10, 119, 120, 150  
*Amphibia* 4, 10, 47, 119, 120, 142  
*Amphioxidae* 18  
*Amphisbaena alba* 180  
*Amphisbaenia* 172, 173  
*Amphisbaenidae* 172, 173, 180  
*Amphiuma means* 147, 148  
*Amphiumidae* 136, 143, 147  
*Anableps tetrophthalmus* 88  
*Anagalida* 277  
*Anamnia* 4, 10, 119, 120  
*Anapsida* 4, 171, 174  
*Anarhichadidae* 111  
*Anas platyrhynchos* 228  
*Anaxyrus terrestris* 146  
*Andrias japonicus* 147  
*Anguidae* 172, 173, 179  
*Anguilla* 105  
*Anguilla anguilla* 105  
*Anguilliformes* 92, 104  
*Anguillomorpha* 4, 92, 104  
*Anguimorpha* 172  
*Anguis fragilis* 179  
*Angulare* 73, 125, 157  
*Anilidae* 173  
*Aniliidae* 174  
*Anniellidae* 172, 173  
*Anomalepididae* 174  
*Anomaluridae* 304  
*Anomochilidae* 173  
*Anotomys* 305  
*Anser anser* 228  
*Anser cygnoides* 228  
*Anseriformes* 5, 210, 215  
*Antebrachium* 125  
*Antechinus* 282  
*Anthracosauria* 141, 142  
*Anthropoidea* 288  
*Antilocapra americana* 298

- Antilocapridae 298  
 Anura 4, 141, 142, 144  
*Aorta dorsalis* 14, 57, 130  
*Aorta ventralis* 14, 57  
 Aphetohyoidea 47  
*Aplidium breviventer* 25  
 Apoda 141, 143  
*Apodemus agrarius* 305  
 Apodidae 220  
 Apodiformes 5, 210, 220, 221  
 Appendiculariae 3, 10, 31, 34  
 Apsidospondyli 140, 142  
*Aptenodytes forsteri* 211, 226  
 Apterygidae 212  
 Apterygiformes 5, 210, 212  
*Apteryx australis* 226  
 Apteryx 212  
*Apus apus* 220  
*Apus melba* 226  
*Ara ararauna* 226  
*Arapaima gigas* 104  
*Arbor vitae* 203  
*Archaeopteryx lithographica* 208  
 Archaeornithes 208  
 Archeornithes 209  
*Archilochus colubris* 226  
*Archipallium* 136  
 Archonta 277  
 Archordidae 173  
 Archosauria 4, 170, 183  
*Archipallium* 202  
 Archosauria 173  
*Arcus aortae* 130  
*Arcus pulmocutanea* 130  
*Arcus superior* 192  
 Ardeidae 214  
 Argentiniformes 92  
*Aristichthys nobilis* 106  
 Aromobatidae 142  
*Arteria carotis communis* 57, 131  
*Arteria carotis externa et interna* 131  
*Arteria mesenterica* 130  
*Arterii branchiales advehentes* 57  
*Arterii branchiales revehetes* 57  
*Arterii caudalis* 57  
 Arthroleptidae 142  
 Arthropoda 9  
*Articulare* 73  
*Articulares* 157  
 Artiodactyla 6, 277, 278, 279, 296, 298  
*Arus* 126  
 Arvicola 305  
 Arvicolidae 305  
 Ascidia 3, 21, 34  
 Ascidae 10  
*Ascopera gigantea* 21, 22  
 Ateleopodiformes 92  
 Ateleopodidae 142  
 Athecae 172  
 Atheria 277  
*Atherina hepsetus* 107  
 Atheriniformes 93, 107  
 Atherinomorpha 4, 93, 107  
 Atlantogenata 279  
*Atlas* 152  
 Atheriniformes 93  
 Aulopiformes 93  
 Australidelphia 277, 278  
 Australopithecus 289  
 Aves 4, 10, 47, 119, 185, 209, 226  
**B**  
*Balaena mysticetus* 293  
 Balaenidae 293  
 Balaeniformes 6, 279, 292  
*Balaenoptera musculus* 293  
 Balaenopteridae 293  
*Balearica pavonina* 218, 226  
*Barbus barbus* 116  
*Basihyale* 74  
*Basioccipitale* 73  
*Basisphenoideum* 73, 157, 237  
 Bathyergidae 306  
 Batomorpha 3, 65  
 Batrachoidiformes 93, 113  
 Batrachoidomorpha 4, 93, 113  
 Batrachosauria 141  
 Bdellostomidae 45  
 Belone 108  
*Belone belone* 108  
 Beloniformes 93, 107  
 Beryciformes 93  
 Bibymalagasias 278  
 Bipedidae 172, 173  
*Bison bison* 298  
*Bison bonasus* 298  
 Blanidae 173  
 Blenniidae 114  
 Blennius 114  
*Blennius pav* 114  
*Boa constrictor* 181

- Boidae 173, 174  
*Boltenia antarctica* 22  
 Bolyeriidae 174  
*Bombina* 144  
*Bombina bombina* 144  
 Bombinatoridae 142, 144  
*Bombina variegata* 144  
 Booidea 173  
 Boreoeutheria 279  
*Bos banteng* 298  
*Bos primigenius* 298  
*Botryllus planus* 22  
 Bovidae 297  
 Brachycephalidae 142  
 Bradypodiformes 279  
*Bradypus tridactylus* 283, 303  
 Branchiostoma 11, 12, 18  
*Branchiostoma belcheri* 18  
*Branchiostoma lanceolatum* 11, 12, 18  
 Branchiostomidae 18  
 Brevicipitidae 142  
*Bubalus bubalis* 298  
 Bucconidae 221  
*Buceros bicornis* 226  
 Bucerotes 221  
*Bufo bufo* 146  
*Bufo calamita* 146  
 Bufonidae 142, 146  
*Bufo viridis* 134, 146
- C**adeidae 173  
 Caeciliidae 143  
 Caenolestidae 282  
 Caenolestiformes 278  
 Caiman 183  
 Callithricidae 288  
*Callorhynchus callorhynchus* 68  
*Callorhinus ursinus* 291  
 Callosciurus 304  
 Callospermophilus 304  
 Calyptocephalellidae 142  
 Camelidae 298  
*Camelus bactrianus* 298, 303  
 Canidae 290  
 Caniformes 6, 279, 289  
*Canini* 245  
*Canis aureus* 290  
*Canis lupus* 290  
*Capra caucasica* 298  
*Capra sibirica* 298  
*Capreolus capreolus* 297  
 Caprimulgiformes 5, 210, 220  
 Caprinae 298  
 Carangidae 111  
*Carassius auratus* 106, 114  
*Carassius auratus gibelio* 115  
*Carassius carassius* 114, 115  
 Carchariniformes 65  
*Carcharodon carcharias* 65  
 Carettochelyidae 172  
 Carettochelyidae 171  
 Carnivora 6, 277, 278, 279, 289  
 Carphodactylidae 172  
*Cartilago Meckeli* 52  
*Cartilago procoracoidea* 155  
*Cartilago pubis* 127  
*Cartilago suprascapularis* 126, 155  
*Caspiolosa kessleri* 102  
*Caspiomyzon wagneri* 41, 45  
*Castor canadensis* 299  
*Castor fiber* 299  
 Castoridae 299  
 Casuariidae 212  
 Casuariiformes 5, 210, 212  
*Casuarius casuarius* 226  
*Casuarius* sp. 212  
 Cathartidae 216  
 Caudata 4, 143, 146  
 Caviidae 306  
*Cavum pericardiale* 56  
 Cebidae 288  
*Cynocephalus variegatus* 285, 303  
*Cynocephalus volans* 285  
 Cenophidia 173  
 Centrolenidae 142  
 Cephalaspidomorphi 45  
 Cephalochordata 3, 10, 11, 18  
 Ceratobatrachidae 142  
 Ceratodiformes 92, 96  
 Ceratodontiformes 93  
*Ceratohyale* 74  
 Ceratophryidae 142  
 Ceratosaurus 169  
 Cercopithecidae 288  
*Cerebellum* 85, 203  
*Cerebrum* 201, 202  
*Cerebrum encephalon* 201  
 Cervidae 297  
 Cerviformes 6, 279, 296  
*Cervus nippon* 297

- Cetacea 6, 277, 278, 279, 292  
 Cetartiodactyla 278  
 Cetomimiformes 92, 93  
*Cetorhinus maximus* 64, 65  
 Cetungulata 278  
 Ceuthomantidae 142  
 Chaenichthyidae 80  
*Chamaeleo chamaeleon* 177  
 Chamaeleonidae 172, 177  
 Chamaeleontidae 172  
 Characiformes 92  
 Charadrii 218  
 Charadriiformes 5, 210, 218  
*Cheilopogon heterurus* 108  
 Chelidae 172  
 Chelonia 169  
*Chelonia mydas* 175  
 Cheloniidae 172  
 Chelonioidea 171, 172, 175  
*Chelonoidis nigra* 175  
 Chelydridae 171  
*Chimaera monstrosa* 68  
 Chimaeriformes 68  
 Chinchillidae 306  
*Chionomys nivalis* 305  
 Chiroptera 6, 277, 279, 285  
*Chlamydoselachus anguineus* 64  
*Chloebia gouldiae* 226  
*Chloepus hoffmani* 236  
 Chondrichthyes 10, 47, 48  
 Chondrostei 48, 92, 98  
*Chondrostoma nasus* 116  
 Chordata 3, 7, 9, 10, 48  
 Chrysochloridae 284  
*Ciconia ciconia* 214  
 Ciconiidae 214  
 Ciconiiformes 5, 210, 214  
 Cingulata 277, 279, 283  
*Ciona intestinalis* 21  
 Citellus 304  
 Clamatores 222  
*Clavelina lepadiformis* 25, 27  
*Clavicula* 126, 155  
*Cleithrum* 76  
*Clupea harengus* 101  
 Clupeidae 101, 113  
 Clupeiformes 92, 101, 113  
 Clupeomorpha 4, 92, 101  
 Clupeonella 102, 114  
 Cobitis 106  
*Cobitis taenia* 116  
 Coelacanthiformes 92, 94  
 Coelacanthiformes 93  
 Coelacanthimorpha 93  
*Coelodonta antiquitatis* 295  
 Coliiformes 5, 210, 221  
*Colius striatus* 221, 226  
*Cololabis saira* 108  
 Colubridae 173, 174  
 Colubroidea 174  
*Columba livia* 228  
 Columbidae 219  
 Columbiformes 5, 210, 219  
*Columella auris* 206  
*Columna vertebralis* 50  
 Condylarthra 295  
*Conraua goliath* 145  
 Copula 52  
 Cor 56  
 Coracii 221  
*Coracoideum* 126, 155  
 Cordylidae 172, 173  
 Cornea 49  
 Coronare 157  
*Coronella austriaca* 182  
*Corpora striata* 136, 166  
*Corpus striatum* 200, 202  
*Corpus vertebrae* 192  
 Corvidae 222  
 Corytophanidae 172  
 Cottus 111  
*Cottus poecilopus* 111, 116  
 Cotylosauria 168  
 Craniata 3  
 Craniota 10  
 Craugastoridae 142  
 Crenilabrus 114  
*Crenilabrus ocellatus* 114  
 Cricetidae 305  
*Cricetulus migratorius* 305  
*Cricetus cricetus* 303, 305  
*Crocidura leucodon* 284  
 Crocodylia 4, 169, 170, 173, 174, 183  
 Crocodylidae 173, 174, 183  
*Crocodylus niloticus* 184  
*Crocota crocuta* 291  
 Crossopterygimorpha 3, 92, 94  
 Crotalidae 167, 173  
*Crotalus horridus* 183  
 Crotaphytidae 172

- Cryptobranchidae 143, 147  
*Cryptobranchus alleganiensis* 147  
 Cryptodira 171  
*Ctenopharyngodon idella* 106, 115  
 Cuculiformes 5, 210, 219  
*Cuculus canorus* 219, 226  
 Cyclomyria 34  
 Cycloramphidae 142  
 Cyclosquamata 93  
 Cyclostomata 10, 35, 45  
 Cyliodromiidae 173  
 Cynocephaliformes 6, 279, 285  
 Cynognathus 169  
 Cynomys 304  
 Cyprinidae 114  
 Cypriniformes 92, 93, 105, 114  
 Cyprinodontiformes 93, 107  
 Cyprinoidei 106  
 Cyprinomorpha 4, 92, 105  
*Cyprinus carpio* 115  
 Coraciiformes 5, 210, 221
- D**actyloidae 172  
*Darevskia saxicola* 179  
 Dasyatiformes 67  
*Dasyatis pastinaca* 66  
 Dasyoriformes 278  
 Dasypodidae 283  
 Dasypodiformes 279  
 Dasyproctidae 306  
*Dasyus novemcinctus* 283, 303  
 Dasyuridae 282  
 Dasyuromorphia 277, 278  
 Daubentoniidae 288  
*Delphinapterus leucas* 294  
 Delphinidae 294  
 Dendroapsis 182  
 Dendrobatidae 142, 146  
*Dendrolagus* 282  
*Dentale* 73, 125, 157  
 Dermatemydidae 171, 172, 175  
*Dermatemys mawii* 175  
 Dermochelyidae 172  
*Dermochelys coriacea* 175  
 Dermoptera 6, 277, 279, 285  
*Desmana moschata* 284, 303  
 Desmodontidae 286  
 Desmodontinae 286  
 Desmomyria 34  
 Deuterostomia 9
- Diatrymiformes 210  
 Dibamia 173  
 Dibamidae 172, 173  
 Dicroglossidae 142  
 Didelphidae 282  
 Didelphiformes 278  
 Didelphimorphia 277, 278  
*Didelphis virginiana* 282, 303  
 Didemnidae 27  
*Diencephalon* 85  
 Dinornithiformes 210  
 Diodon 112  
*Diodon holacanthus* 112  
 Diomedea 213, 226  
 Diplodactylidae 172  
 Diplodocus 169, 170  
 Diploglossa 173  
 Diplovertebron 168  
 Dipneustomorpha 4, 48, 92, 95  
 Dipnotetrapodomorpha 93  
 Dipodidae 305  
 Diprotodontia 277, 278  
 Dipteridiformes 92, 95  
 Discoglossidae 142  
*Discoglossus* 144  
*Disoestrus* 261  
 Docodonta 276  
*Dolichophis caspius* 182  
*Draco volans* 177  
 Dromaiidae 212  
*Dromaius novae-hollandiae* 212  
*Dryocopus pileatus* 222, 226  
*Dryomys nitedula* 304  
*Ductus cuvieri* 57  
*Ductus cysticus* 55  
*Ductus hepaticus* 55  
 Dugongidae 294  
*Duodenum* 54, 129  
 Duplicidentata 307  
*Diencephalon* 202  
 Diplovertebron 168
- E**caudata 4, 142, 144  
 Echinoidea 111  
*Echis carinatus* 183  
*Ecteinascidia tortugensis* 27  
 Ectobranchiata 3, 47  
*Ectoethmoideum* 73  
*Ectopterygoideum* 73  
 Edaphosaurus 169

Edentata 6, 277, 279, 283  
*Egernia depressa* 178  
 Elapidae 173, 174, 182  
 Elaps 182  
 Elasmobranchii 3, 48, 63  
 Electrophorus 88  
*Electrophorus electricus* 105  
*Eleginus gracilis* 109  
 Elephantiformes 6, 279, 294  
 Eleutherodactylidae 142  
*Eliomys quercinus* 304  
 Elopiformes 92  
 Emballonuridae 286  
 Emydidae 171, 175  
*Emys orbicularis* 175  
*Endocardium* 57  
 Engraulis 102, 114  
*Engraulis encrasicholus* 102  
*Enhydra lutris* 291  
*Entopterygoideum* 73  
 Eparctocyon 278  
*Epicardium* 56  
 Epidalea 146  
*Epididymis* 257  
 Epigonichtidae 18  
*Epihyale* 74  
*Epipterygoidei* 157  
*Episternum* 126, 155  
*Epistropheus* 152  
 Epitheria 277  
*Eptesicus serotinus* 287  
 Equidae 295  
 Equiformes 6, 279, 295  
*Equus asinus* 295  
*Equus hemionus* 296  
*Equus przewalskii* 295  
*Eremias arguta* 179  
 Erethizontidae 306  
*Eretmochelys imbricata* 176  
*Erignathus barbatus* 292  
 Erinaceidae 284  
 Erinaceiformes 279  
 Erinaceomorpha 279, 284  
*Erinaceus roumanicus* 284  
*Eryx miliaris* 181  
 Eschrichtiidae 293  
 Esociformes 92, 103  
 Esocoidei 103  
*Esox lucius* 103, 115  
*Ethmoideum* 237

Euarchonta 279  
 Euarchontoglires 279  
*Eubalaena glacialis* 293  
 Eublepharidae 172  
 Eudontomyzon 41, 44, 45  
*Eudontomyzon danfordi* 44  
*Eudontomyzon mariae* 41, 44  
*Eudromia elegans* 212, 226  
 Eulipotyphla 277, 284  
*Eumetopias jubatus* 292  
*Eunectes murinus* 181  
 Euparkeria 169  
 Eupleres 291  
 Eurylaimi 222  
 Eusuchia 174  
 Eutamias 304  
 Eutheria 6, 277, 279, 282

**F**alconidae 216  
 Falconiformes 5, 210, 215  
 Felidae 290  
*Felis chaus* 290  
*Felis lybica* 290  
*Felis margarita* 290  
*Felis silvestris* 290  
*Femur* 126  
 Ferae 278, 279  
*Fibula* 126  
*Fratercula corniculata* 218, 226  
 Fringillidae 227  
*Frontale* 73  
*Frontalia* 157  
*Frontoparietale* 124  
 Funandulus 304

**G**adiformes 93, 108  
 Gadus 108, 109  
*Gadus morhua* 108  
 Galbulae 221  
 Galbulidae 221  
 Galbuliformes 210, 221  
 Galliformes 5, 210, 216  
*Gallus* sp. 228  
 Gambusia 107  
 Ganoidomorpha 4, 92, 98  
 Gasterosteidae 109  
 Gasterosteiformes 93, 109  
*Gasterosteus aculeatus* 109, 116  
*Gastrotheca marsupiata* 128, 146  
 Gavialidae 173, 174, 184

- Gavialis gangeticus* 184  
*Gavia pacifica* 213, 226  
 Gaviiformes 5, 209, 210, 213  
*Gazella subgutturosa* 298  
 Gekkonidae 172, 178  
 Gekkota 172  
*Genetta* 291, 303  
 Geoemydidae 171, 175  
 Geomyidae 299  
 Gerrhopilidae 174  
 Gerrhosauridae 173  
*Ginglymostoma cirratum* 65  
*Giraffa camelopardalis* 297  
 Giraffidae 297  
 Glauconiidae 174  
 Glires 277, 279  
 Gliridae 304  
*Glis glis* 304  
 Glossophaga 245  
 Gnathostomata 3, 10, 35, 47, 48  
 Gobiesociformes 93  
 Gobiidae 111, 114  
*Gobio albipinnatus* 116  
 Gonorhynchiformes 92  
 Gonorynchiformes 92  
 Goodeidae 85  
*Goura scheepmakeri* 219, 226  
 Gruidae 218  
 Gruiformes 5, 210, 217  
*Gulo gulo* 291  
*Gymnocephalus cernua* 116  
 Gymnophiona 4, 143, 149  
 Gymnophthalmidae 173  
 Gymnotiformes 92
- H***aliaeetus pelagicus* 226  
*Halocynthia roretzi* 25  
 Heleophrynidae 142  
*Heloderma horridum* 180  
*Heloderma suspectum* 180  
 Helodermatidae 172, 173, 180  
 Hemichordata 9  
*Hemiechinus auritus* 284, 303  
 Hemiphractidae 142, 146  
 Hemisotidae 142  
 Henophidia 173  
*Heria* 229  
 Herpestes 291  
 Herpestidae 291  
*Hesperornis* sp. 209
- Heterodontiformes 64  
*Heterodontus californicus* 64  
 Heteromyidae 299  
 Hexanchiformes 64  
 Hiodontiformes 92  
*Hippocampus punctulatus* 110  
*Hippoglossus hippoglossus* 112  
 Hippopotamidae 296  
*Hippopotamus amphibius* 303  
*Hippotigris* 295  
 Hirundinidae 222  
*Hlea asymmetrica* 33  
 Holocephali 3, 48, 67  
 Holostei 92, 94, 100  
 Homalopsidae 174  
 Hominidae 289  
*Homo neanderthalensis* 289  
*Homo sapiens* 289  
 Hoplocercidae 172  
*Hucho hucho* 103  
*Humerus* 125  
*Huso huso* 69, 99  
*Hyaena hyaena* 291  
 Hyaenidae 291  
 Hydrochoeridae 306  
*Hydrochoerus capybara* 306  
 Hydrodamalidae 294  
*Hydrodamalis gigas* 294  
*Hydromantes genei* 128  
 Hydromyidae 274  
 Hydrophidae 173  
 Hydrophiinae 182  
*Hydropotes* 297  
*Hyla arborea* 145  
 Hylidae 142, 145  
 Hylodidae 142  
 Hynobiidae 143, 147  
*Hyoideum* 52, 74  
*Hyomandibulare* 52, 74  
 Hyperoliidae 142  
*Hypohyale* 74  
*Hypophthalmichthys molitrix* 106  
*Hypophthalmichthys molitrix* 115  
 Hyracoidea 6, 277, 278, 279, 296  
 Hystricidae 306  
 Hystricomorpha 299  
*Hystrix cristata* 306
- I**chthyophiidae 143  
*Ichthyophis glutinosus* 150  
*Ichthyornis* sp. 209

- Ichthyornites 209  
*Ichthyosaura alpestris* 149  
 Ichtyosaurus 169  
 Ichthyostegalia 140, 142  
*Ichtyomys* 305  
 Ichtyomyzon 45  
*Ichthyophis glutinosus* 128  
*Iguana iguana* 178  
 Iguania 172  
 Iguanidae 172, 178  
 Iguanoidea 172  
 Iguanodon 169, 170  
*Ilium* 126, 155  
 Ilysiidae 174  
 Impennes 4, 209, 211  
*Incisivi* 245  
*Incus* 237  
 Indridae 288  
 Inostrancevia 169  
 Insectivora 6, 277, 283  
*Interhyale* 74  
*Intermaxillare* 157  
*Interparietale* 157  
*Iris* 49  
*Ischium* 127, 155  
*Iugale* 157
- K***entrocapros aculeatus* 112  
 Kinosternidae 171, 172  
 Kinosternoidea 172, 175
- L**abridae 114  
*Labroides dimidiatus* 90  
 Labyrinthodontia 140, 142  
 Lacerta 155, 156, 178  
 Lacertidae 172, 173, 178  
 Lacertilia 172  
 Lagomorpha 6, 277, 278, 279, 306  
 Lagurus 305  
*Lama guanaco* 298  
*Lama vicugna* 298  
*Lamna nasus* 64  
 Lamniformes 65  
*Lampetra ayresii* 45  
*Lampetra fluviatilis* 41, 45  
*Lampetra japonica* 41  
*Lampetra planeri* 42  
 Lampridiformes 93  
 Lampridiomorpha 93  
 Lampriformes 93
- Lamprophiidae 174  
 Lanthanotidae 172, 173  
*Laptomys* 305  
 Lari 218  
*Laterosphenoideum* 73  
*Latimeria chalumnae* 48, 94, 95  
 Laurasiatheria 279  
 Leiocephalidae 172  
 Leiopelmatidae 142, 144  
 Leiosauridae 172  
 Leiuperidae 142  
*Lemur catta* 303  
 Lemuridae 287  
 Lemuriformes 6, 279, 287  
 Lepidosauria 4, 172, 176  
 Lepidosireniformes 92, 96  
*Lepidosiren paradoxa* 97  
 Lepisosteiformes 92, 100  
 Lepisosteus 100  
*Lepisosteus oculatus* 100  
 Leporidae 307  
 Leporiformes 6, 279, 306  
 Lepospondyli 141, 142  
 Leptodactylidae 142  
 Leptotyphlopidae 173, 174  
 Lepus 307  
*Lepus europaeus* 307  
*Lepus timidus* 307  
 Leucaspius 106  
*Leucaspius delineatus* 115  
*Leuresthes tenuis* 107  
*Lien* 130  
 Limnodynastidae 143  
*Lingua* 54  
 Liolaemidae 172  
 Lipotyphla 279  
*Lissotriton montandoni* 149  
*Lissotriton vulgaris* 148, 149  
*Lithobates catesbeianus* 145  
*Lobi olfactorii* 202  
*Lobi optici* 203  
 Lophiiformes 93, 113  
 Lorisidae 288  
*Lota lota* 109, 116  
 Loxocemidae 173  
*Loxodonta africana* 295, 303  
*Loxodonta cyclotis* 295  
*Lucioperca lucioperca* 111  
*Lutra lutra* 291  
*Lynx lynx* 290



- Lipotyphla 277  
*Lyrurus tetrrix* 217, 226  
**M**acropodidae 282  
*Macropus gigantea* 282  
*Macropus rufus* 282, 303  
 Macroscelidea 277, 278, 279, 285  
 Macroscelididae 284, 285  
*Macrotis lagotis* 282, 303  
*Macrovipera lebetina* 183  
*Makaira nigricans* 110  
 Malapterurus 88  
*Malleus* 237  
*Mallotus villosus* 103  
 Mammalia 5, 10, 47, 119, 229, 277, 303  
*Mammuthus primigenius* 295  
 Maniformes 6, 279, 298  
*Manis gigantea* 298, 303  
*Manis javanica* 298  
*Manta birostris* 67  
 Mantellidae 143  
*Manus* 126  
 Marmota 304  
 Marsupialia 277  
 Marsupialia 6, 277, 279, 281, 282  
*Martes foina* 291  
*Martes martes* 291  
*Martes zibellina* 291  
*Mauremys caspica* 175  
*Maxillare* 73, 124, 157  
*Mediodactylus kotschy* 178  
*Medulla oblongata* 203  
*Medulla spinalis* 85, 201  
 Megachiroptera 243, 286  
 Megadermatidae 286  
 Megapodiidae 217  
*Megaptera novaeangliae* 293  
 Megophryidae 143  
*Melanogrammus aeglefinus* 109  
 Melanosuchus 183  
 Meleagrididae 217  
*Meleagris gallopavo* 228  
*Meles* 291  
*Meles meles* 291  
*Membrana basilaris* 206  
*Mento-mandibulare* 125  
*Mephitis* 291  
*Merluccius bilinearis* 108, 109  
 Meropes 221  
*Mertensiella caucasica* 149  
*Mesencephalon* 85, 203  
*Mesethmoideum* 73  
*Mesonephros* 199  
 Mesosaurus 169  
*Metanephros* 199  
*Metaoestrus* 261  
*Metapterygoideum* 73  
 Metatheria 6, 277, 278, 281  
 Microbiotheria 277, 278  
 Microbiotheriformes 278  
 Microchiroptera 286  
 Microhylidae 142, 143  
 Microsauria 141, 143  
 Microtus 305  
 Micrurus 182  
 Misgurnus 106  
*Mitsukurina owstoni* 68  
 Myxinidae 45  
*Mola mola* 113  
 Molares 245  
 Molgulidae 25  
 Mollusca 9  
 Molossidae 287  
*Monachus monachus* 292  
 Monascidae 34  
*Monodon monocerus* 294  
 Monotremata 5, 276, 277, 278, 279, 280  
 Mormyriiformes 92, 104  
 Mormyrus 104  
 Moschidae 297  
 Moschops 169  
*Moschus moschiferus* 297  
 Motacillidae 227  
 Mugil 110, 114  
*Mugil auratus* 110  
*Mugil cephalus* 110  
 Mugiliformes 93, 110  
*Mugil saliens* 110  
 Mullus 114  
 Multituberculata 276  
 Muraenidae 105  
 Muridae 305  
 Muriformes 6, 279, 299  
*Muscardinus avellanarius* 304  
*Musculus ciliaris* 205  
*Mus musculus* 305  
*Mustela erminea* 291  
*Mustela eversmanni* 291  
*Mustela lutreola* 291  
*Mustela nivalis* 291

- Mustela putorius* 291  
 Mustelidae 291  
 Mustelus 59  
 Myctophiformes 92, 93, 103  
*Myelencephalon* 85  
 Myobatrachidae 142, 143  
*Myocardium* 57  
*Myocastor coypus* 306  
 Myocastoridae 306  
 Myodes 305  
 Myomorpha 299  
*Myotis myotis* 287  
 Myrmecobiidae 282  
*Myrmecophaga tridactyla* 283, 303  
 Myrmecophagidae 283  
 Mystacoceti 293  
 Мухини 35  
*Mugil cephalus* 114
- N**  
*Naja* 182  
*Naja naja* 182  
*Nannospalax leucodon* 305  
*Nasale* 73, 124  
*Nasalia* 157  
*Nasalis larvatus* 303  
 Nasikabatrachidae 143  
*Natrix natrix* 181  
*Natrix tessellata* 181  
 Nectridea 141  
 Nectridia 142  
*Necturus maculosus* 147  
*Neoceratodus forsteri* 96  
 Neognathae 5, 209, 211  
*Neogobius fluviatilis* 116  
*Neomys fodiens* 284  
*Neopallium* 262  
 Neopterygii 48, 92  
 Neornites 209  
 Neornithes 209  
*Neovison vison* 291  
*Nervus abducens* 203  
*Nervus accessorius* 204  
*Nervus acusticus* 203  
*Nervus accessorius* 265  
*Nervus facialis* 203  
*Nervus glossopharyngeus* 203  
*Nervus hypoglossus* 204  
*Nervus olfactorius* 203  
*Nervus trochlearis* 203  
*Nervus trigeminus* 203
- Nervus vagus* 204  
*Nervus oculomotorius* 203  
*Nervus opticus* 203  
*Neurocranium* 51, 73  
*Noctilio leporinus* 286, 303  
 Noctilionidae 286  
 Nonruminantia 296  
 Notacanthiformes 92  
 Notoryctemorphia 277, 278  
 Notoryctidae 282  
 Notoryctiformes 278  
 Nototheniidae 111  
 Numenius 218, 226  
 Numididae 217  
*Nyctalus noctula* 287  
*Nyctereutes procyonoides* 290  
 Nyctibatrachidae 143
- O**  
*Ocapia johnstoni* 297  
*Occipitale* 73, 123, 237  
*Occipitale laterale* 73, 123  
*Occipital* 155  
 Ochotonidae 307  
*Ochotona hyperborea* 307  
*Oculus* 49  
 Odobenidae 292  
*Odobenus rosmarus* 292, 303  
 Odontoceti 293  
 Odontognathae 209  
*Oestrus* 261  
*Oikopleura dioica* 33  
*Oncorhynchus* 78, 84, 102  
*Oncorhynchus gorbuscha* 102  
*Oncorhynchus keta* 78, 102  
*Oncorhynchus mykiss* 102, 116  
*Oncorhynchus tshawytscha* 102  
 Ondatra 305  
*Onychodactylus fischeri* 122  
 Ophidia 172, 173, 180  
 Ophidiiformes 93  
*Ophiophagus hannah* 182  
 Opluridae 172  
*Orbitosphenoideum* 73, 123, 238  
*Orcinus orca* 294, 303  
 Orectolobiformes 65  
 Ornithorhynchidae 280  
 Ornithorhynchiformes 278  
*Ornithorhynchus anatinus* 280, 303  
 Ornithischia 170  
 Orycteropiformes 6, 279, 296

- Orycteropus afer* 296, 303  
*Oryctolagus* 307  
*Oryctolagus cuniculus* 307  
Oscines 222  
Osmeriformes 92  
*Osmerus eperlanus* 103  
*Os penis* 257  
Ostariophysi 92  
Osteichthyes 3, 10, 47, 48, 67, 69, 92  
Osteoglossiformes 92, 104  
Osteoglossomorpha 4, 92, 103  
*Osteoglossum bicirrhosum* 104  
Otaria 292  
Otariidae 291  
*Otici* 73, 157  
Otididae 218  
*Ovarium* 135  
*Oviduct* 135  
*Ovis musimon* 298  
*Ovis orientalis* 298  
*Ovis ammon* 298  
*Oxyuranus scutellatus* 182  
Octodontidae 306
- P**aenungulata 278, 279  
*Pagophoca groenlandica* 292  
Palaeonisci 4, 48, 92, 98  
*Palatini* 157  
*Palatinum* 73, 124  
*Palatoquadratum* 51  
Paleosuchus 183  
*Palpebra* 49  
*Pancreas* 55  
Pandionidae 216  
*Panthera leo* 290  
*Panthera pardus* 290  
*Panthera tigris* 290  
Pantotheria 276  
*Parabronchii* 197  
Paracanthopterygii 93  
*Paradisaea apoda* 226  
Paradisaeidae 227  
Parameliformes 278  
Parapercomorpha 4, 93, 108  
*Parasphenoideum* 73, 124, 157  
Pareatidae 174  
Paridae 227  
*Parietale* 73  
*Parietalia* 157  
Passeres 222
- Passeriformes 5, 210, 222  
Paucituberculata 277, 278  
*Pedetes caffer* 299  
Pedetidae 299  
Pegasiformes 93  
*Pelamis platurus* 158  
Pelecyaniformes 5, 213  
*Pelecanus onocrotalus* 214, 226  
Pelecaniformes 209, 210  
*Pelobates fuscus* 136, 144  
Pelobatidae 142, 143, 144  
*Pelodiscus sinensis* 175  
Pelodytidae 143  
Pelomedusidae 172  
Pelomedusoidea 172  
*Pelophylax kl. esculentus* 145  
*Pelophylax ridibundus* 136, 145  
Pelycosauria 170  
*Penis* 257  
Peramelemorphia 277  
Peramelidae 282  
*Perca fluviatilis* 111, 116  
*Perccottus glenii* 115  
Perciformes 93, 110, 114  
Percomorpha 4, 93, 109  
Percopsiformes 93  
*Pericardium* 56  
Perissodactyla 6, 277, 278, 279, 295  
*Pes* 126  
*Petaurista petaurista* 304  
Petromyzones 35  
Petromyzonidae 45  
*Petromyzon maximus* 45  
Petropedetidae 143  
*Petrosum* 237  
Phalangeridae 282  
Phalangeriformes 278  
*Phalanges digitorum* 126  
Phascolarctidae 282  
*Phascolarctos cinereus* 282, 303  
Phasianidae 217  
*Phoca hispida* 292  
Phocidae 292  
Phoenicopteridae 214  
Phoenicopteriformes 5, 210, 214  
*Phoenicopus ruber* 215, 226  
Pholidota 6, 277, 278, 279, 298  
*Phoxinus perenurus* 115  
*Phoxinus phoxinus* 116  
Phrynobatrachidae 143

- Phrynosomatidae 172  
 Phyllodactylidae 172  
 Phyllostomidae 286  
*Physeter catodon* 294  
 Physeteridae 293  
 Phyllomedusa 145  
 Pici 221  
 Piciformes 5, 210, 221  
 Pilosa 277, 279, 283  
*Pinna caudalis* 49  
*Pinna dorsalis anterior* 49  
*Pinna dorsalis posterior* 49  
*Pinnae pectorales* 49  
*Pinnae ventrales* 49  
 Pinnipedia 289  
*Pipa pipa* 128, 144  
 Pipidae 142, 143, 144  
*Pipistrellus pipistrellus* 287  
 Pisces 3, 10, 47, 48  
 Pithecanthropus 289  
 Placentalia 6, 277, 279, 282  
 Placodermi 47  
 Platanistidae 293  
*Platichthys flesus* 112  
 Platynota 173  
 Platypoda 277, 278, 281  
 Platyternidae 171  
 Plethodontidae 143, 149  
 Plesiosaurus 169  
 Pleurodira 172, 176  
*Pleuronectes platessa* 112  
 Pleuronectiformes 93, 111  
*Podarcis taurica* 179  
*Podargus strigoides* 226  
*Podiceps cristatus* 213, 226  
 Podicipediformes 5, 209, 210, 213  
 Podocnemididae 172  
*Poephagus grunniens* 298  
 Polychrotidae 172  
 Polycitoridae 27  
 Polymixiiformes 93  
 Polymyxiomorpha 93  
 Polyodontidae 78, 99  
 Polypedatidae 142  
 Polypteriformes 92, 100  
*Polypterus bichir* 100  
 Pongidae 288  
*Postfrontalia* 157  
*Posttemporale* 76  
*Praefrontale* 124  
*Praefrontalia* 157  
*Praehallux* 123  
*Praemaxillare* 73, 124  
*Praemolares* 245  
*Praesphenoideum* 237  
 Primates 6, 277, 279, 287  
*Priotelus temnurus* 221, 226  
 Pristiformes 66  
 Pristiophoriformes 65  
*Pristiophorus japonicus* 64  
*Pristis pectinata* 66  
 Proanura 141, 142  
 Proboscidea 6, 277, 278, 279, 294  
*Procavia capensis* 296, 303  
 Procaviiformes 6, 279, 296  
 Procellariiformes 5, 209, 210, 213  
*Processus articulari* 192  
*Processus spinosus* 192  
*Processus transversi* 192  
 Procyonidae 292  
*Procyon lotor* 292  
*Prooestrus* 261  
*Prooticum* 123  
*Prostata* 257  
 Protacanthopterygii 92  
 Proteidae 136, 143, 147  
*Proteus anguinus* 128, 139, 147, 148  
 Protopterus 96  
*Protopterus aethiopicus* 96  
 Protostomia 9  
 Prototheria 5, 277, 278, 279, 280  
*Psephurus gladius* 99  
 Pseudepidalea 146  
 Pseudidae 142  
*Pseudopus apodus* 165, 179  
*Pseudorasbora parva* 115  
 Pseudoscaphirhynchus 99  
 Psittaciformes 5, 210, 219  
 Pteranodon 169  
 Pteraspidomorphi 45  
 Pteroclididae 219  
 Pterocliiformes 5, 210, 219  
 Pteromyidae 304  
*Pteromys volans* 304  
 Pteropodidae 286  
*Pterygoidei* 157  
*Pterygopodium* 49  
 Ptychadenidae 143  
*Pubis* 127, 155  
*Pudu* 274

Pygopodidae 172, 173  
 Pyrosomata 27, 34  
*Pyrosomata ambulata* 27  
*Pyrosomata fixate* 27  
 Pythonidae 167, 173, 181  
 Pythonoidea 173  
*Python reticulatus* 180, 181  
 Pyxicephalidae 143

**Q**  
*Quadratoiuugale* 157  
*Quadratum* 73, 125, 157  
 Quadripeda 4, 119  
 Quadrupeda 10

**R**  
 Rachitomi 140  
*Radii branchiostegii* 74  
*Radius* 125  
*Raja clavata* 66, 67  
 Rajiformes 66  
 Rallidae 218  
 Rana 127, 136, 145  
*Rana dalmatina* 145  
*Rana temporaria* 134, 136, 145  
*Rangifer tarandus* 297, 303  
 Ranidae 142, 143, 145  
 Ranixalidae 143  
*Rattus norvegicus* 305  
 Ratufa 304  
 Reptilia 4, 10, 47, 119, 150, 171  
 Rhachitomi 142  
 Rhacophoridae 143, 145  
 Rhacophorus 128, 145  
 Rhamphorynch 169  
*Rhea americana* 212, 226  
 Rheidae 212  
 Rheiformes 5, 210, 211, 212  
 Rhinatrematidae 143  
*Rhincodon typus* 65  
*Rhinella marina* 146  
 Rhineuridae 173  
 Rhinobatiformes 66  
 Rhinocerotidae 295  
*Rhinochimaera atlantica* 68  
*Rhinoderma darwini* 128, 146  
 Rhinodermidae 142  
*Rhinolophus euryale* 286  
*Rhinolophus ferrumequinum* 286  
*Rhinolophus hipposideros* 286  
*Rhinolophus mehelyi* 286  
 Rhinolophidae 286

Rhinophrynididae 142, 143  
 Rhinopomatidae 286  
 Rhipidistiformes 92, 94  
*Rhodeus sericeus amarus* 116  
 Rhyacotritonidae 143  
 Rhynchocephalia 4, 169, 170, 172, 176  
*Rhynchocyon petersi* 303  
 Rodentia 6, 277, 278, 279, 299  
*Rostrum* 49  
 Ruminantia 296  
*Rupicarpa rupicarpa* 298  
*Rutilus rutilus* 116

**S**  
 Saccopharyngiformes 92  
 Saccopharyngiformes 92, 105  
*Sacculus* 206  
 Sagittariidae 216  
*Saiga tatarica* 298  
*Salamandra atra* 149  
*Salamandra salamandra* 148, 149  
*Salamandrella keyserlingii* 147  
 Salamandridae 143, 149  
 Salientia 140, 142  
 Salmo 102, 103  
 Salmoniformes 92, 102  
*Salmo salar* 102  
*Salmo trutta* 102, 103  
*Salmo trutta fario* 103, 116  
 Salpae 3, 10, 29, 34  
*Salpa fusiformis* 33  
*Salpa gerlachei* 33  
*Salpa thompsoni* 33  
*Sander lucioperca* 115  
 Sarcopterygii 3, 47, 48, 92, 93, 94  
 Sauria 172, 177  
 Saurichia 170  
 Scandentia 277, 279, 289  
 Scaphiropodidae 143  
*Scapula* 126, 155  
 Sceloporus 162  
 Sciaenidae 111  
 Scincidae 172, 173, 178  
 Scincomorpha 172, 173  
 Sciuridae 304  
 Sciuromorpha 299  
*Sciurus vulgaris* 304  
*Sclera* 49  
 Scolecophidia 172, 174  
 Scombridae 111  
 Scopelomorpha 93

- Scophthalmus maeoticus* 112  
 Scorpaena 111, 112, 114  
*Scorpaena porcus* 111, 112  
 Scorpaeniformes 93, 111  
 Selachomorpha 3, 64  
*Selevinia betpakdalensis* 304  
*Septum branchiale* 55  
 Serpentes 172, 173, 180  
 Seymouria 169  
 Seymouriamorpha 141  
 Seymouriomorpha 168  
 Shinisauridae 173  
 Shinisauroida 173  
*Sicista betulina* 305  
*Sicista loriger* 305  
*Sicista severtzovi* 305  
*Sicista strandi* 305  
 Siluriformes 92, 93, 106  
*Silurus glanis* 106  
 Sinanthropus 289  
*Sinus venosus* 14  
*Siphonops annulatus* 150  
 Sirenia 6, 277, 278, 279, 294  
 Sirenidae 136, 143, 147  
*Siren intermedia* 148  
 Situla 21  
*Situla pelliculosa* 33  
*Solenodon cubanus* 284  
*Solenodon paradoxus* 284  
*Somniosus microcephalus* 65  
 Sooglossidae 143  
*Sorex araneus* 284  
*Sorex minutissimus* 284  
 Soricidae 284  
 Soriciformes 6, 279, 283  
 Soricomorpha 279  
 Spalacidae 305  
*Spalax arenarius* 305  
*Spalax graecus* 305  
*Spalax microphthalmus* 305  
*Spalax zemni* 305  
*Spermophilopsis leptodactylus* 304  
*Spermophilus citellus* 304  
*Spermophilus odessanus* 304  
*Spermophilus pygmaeus* 304  
*Spermophilus suslicus* 304  
*Spermophilus vulgaris* 304  
 Sphaerodactylidae 173  
*Sphenethmoideum* 123  
 Sphenisciformes 5, 209, 211  
*Sphenodon punctatus* 176  
 Sphenodontida 172  
 Sphenodontidae 172  
*Sphyaena barracuda* 110  
 Sphyrna 59, 65  
*Spilocuscus maculatus* 303  
*Spilogale* 291  
*Spiraculum* 49  
*Splanchnocranium* 51  
*Sprattus sprattus* 101  
*Springeria folirostris* 67  
*Spiraculum* 205  
 Squaliformes 65  
*Squalus acanthias* 65  
 Squamata 4, 170, 172, 177  
*Squamosum* 124, 157  
*Squatina squatina* 64, 65  
 Squatiniformes 65  
 Squamata 169, 172  
*Stapes* 140, 157, 237  
 Stegophilus 107  
 Stegosaurus 169  
 Stenopterygii 92  
 Stephanobercyiformes 93  
 Stereospondyli 140, 142  
*Sternum* 126, 155  
*Stoma* 54  
 Stomiiiformes 93  
 Strabomantidae 143  
 Strigiformes 5, 210, 220  
*Struthio camelus* 211, 226  
 Struthioniformes 5, 209, 210, 211, 212  
 Sturnidae 227  
*Sturnus vulgaris* 227  
*Stylodipus telum* 305  
 Suidae 296  
*Suncus etruscus* 229  
*Supraangulare* 157  
*Supracleithrum* 76  
*Supraoccipitale* 73  
*Supraorbitale* 157  
*Sus scrofa* 296  
*Sylvaemus tauricus* 305  
 Sylviidae 227  
 Symmetrodonta 276  
*Symplecticum* 74  
 Synapsida 170  
 Synasciidae 34  
 Synbranchiformes 93

- Syncerus caffer* 298  
 Syndactyli 277  
 Syngnathidae 109  
 Syngnathiformes 93  
*Synsacrum* 192
- T**achyglossa 277, 278, 281  
 Tachyglossidae 280  
 Tachyglossiformes 278  
*Talpa europaea* 284  
 Talpidae 284  
 Tamias 304  
*Tapetum* 269  
 Tapiridae 295  
*Tapirus indicus* 295, 303  
 Tarsiidae 288  
*Tarsius syrichta* 303  
*Tarsus* 126  
*Tayassuidae* 296  
 Teiidae 172, 173  
*Telencephalon* 85  
 Teleostei 4, 92, 94, 98, 101  
 Tenrecidae 284  
 Tenreciformes 279  
*Teratoscincus scincus* 178  
*Testes* 135  
*Testis* 58  
 Testudines 4, 171, 174  
 Testudinidae 171, 175  
 Testudinoidea 171, 175  
*Testudo horsfieldii* 175  
 Tethytheria 278  
 Tetraodontiformes 93, 112  
 Tetraonidae 217  
*Tetrao urogallus* 217  
 Tetrapoda 4, 10, 119  
*Thalassarcos maritimus* 292  
*Thalia democratica* 33  
 Thecodontia 170  
*Theragra chalcogramma* 109  
 Therapsida 170  
 Theria 5, 10, 277, 278, 281  
 Theriiformes 278  
 Theriodontia 276  
 Theromorpha 170  
*Thetys vagina* 30  
 Threskiornithidae 214  
*Thylacinus* 282  
*Thymallus thymallus* 103
- Tibia* 126  
*Tilapia* sp. 111  
 Tinamiformes 5, 209, 210, 212  
 Torpediniformes 67  
*Torpedo marmorata* 62, 66  
*Trachinus draco* 114  
 Trachodon 169  
 Trachurus 114  
 Tragulidae 297  
*Transversi* 157  
*Trapelus sanguinolentus* 177  
 Triasochelys 169  
 Triceratops 169  
 Trichechidae 294  
 Trichechiformes 6, 279, 294  
*Trichechus manatus* 294, 303  
 Triconodonta 276  
 Trionychidae 172, 175  
 Trionychoidea 171, 175  
*Triturus cristatus* 149  
 Trochilidae 220  
 Trochiliformes 5, 210, 220, 221  
 Trogoniformes 5, 210, 221  
 Trogonophidae 172  
 Tropidophiidae 174  
 Tropiduridae 172  
*Tuba Eustachii* 140  
 Tubulidentata 6, 277, 278, 279, 296  
 Tunicata 3, 7, 9, 10, 21  
*Tunika acventitis* 200  
 Tupaiidae 289  
 Tupaiiformes 279  
 Turdidae 227  
 Turnicidae 218  
 Tylopoda 298  
*Tympanicum* 238  
 Typhlonectidae 143  
 Typhlopidae 173, 174, 180  
 Typhlopoidea 174  
*Typhlops vermicularis* 180  
*Typhlotriton spalaeus* 139  
*Tyto alba* 220, 226
- U**na 125  
*Umbra krameri* 103  
*Uncia uncia* 290  
 Ungulata 278, 279  
 Upupiformes 210  
 Urochordata 3, 10, 21  
 Urodela 4, 141, 143, 146  
 Uropeltidae 173

- Uropeltidae 173  
 Ursidae 292  
*Ursus arctos* 292  
*Utriculus* 206  
  
**V**agina 30, 258  
 Vandellia 107  
 Varanidae 172, 173, 179  
 Varanoidea 173  
 Varanomorpha 172  
*Varanus griseus* 179  
*Varanus komodoensis* 179  
*Vas deferens* 58  
*Vena abdominalis* 131  
*Vena cardinales anterior et posterior* 15  
*Vena caudalis* 57  
*Vena cava posterior* 131  
*Vena cutanea magna* 131  
*Venae cardinalis anterior* 57  
*Venae cardinalis posterior* 57  
*Venae cava anterior dextra et sinistra* 131  
*Venae femorales* 131  
*Venae ischiadica* 131  
*Venae jugularis externa et interna* 131  
*Venae jugularis inferior* 57  
*Venae lateralis* 57  
*Venae portae renales* 131  
*Venae portae renalis* 57  
*Venae pulmonales* 132  
*Vena hepatica* 14, 57  
*Vena lateralis* 57  
*Vena portae hepatica* 57  
*Vena portae hepatis* 131  
*Vena subclavia* 131  
*Vermis* 203  
 Vertebrata 3, 7, 10, 35  
*Vesica fellea* 55  
*Vesica urinaria* 133  
*Vesicula seminalis* 135, 257  
 Vespertilionidae 287  
 Vespertilioniformes 6, 279, 285  
*Vipera berus* 182  
*Vipera ursinii* 182  
  
*Viperidae* 173, 174, 182  
*Viverra* 291  
 Viverridae 291  
 Vombatidae 282  
*Vomer* 73, 124  
*Vomeropalatinum* 124  
*Vormela peregusna* 291  
*Voter* 157  
*Vulpes corsac* 290  
*Vulpes vulpes* 290  
  
**W**allabia bicolor 282  
  
**X**antusiidae 173  
 Xatusiidae 172  
 Xenarthra 6, 279, 283  
 Xenodermatidae 174  
 Xenopeltidae 173  
*Xenopus laevis* 122, 144  
 Xenosauridae 172, 173  
 Xenotyphlopidae 174  
*Xiphias gladius* 110  
  
**Y**oungina 169  
  
**Z**alophus 292  
*Zamenis longissimus* 182  
*Zamenis situla* 182  
 Zapodidae 305  
 Zeiformes 93, 109  
*Zeus faber* 109  
 Ziphiidae 294  
*Zootoca vivipara* 178  
*Zosterisessor ophiocephalus* 114



## ЛІТЕРАТУРА

### Цитована (використана)

- Барабаш-Никофоров И.И., Формозов А.Н.* Териология. М.: Высшая школа, 1963. 397 с.
- Годлевська О., Парникоза І., Різун В., Фесенко Г.* Фауна України: охоронні категорії: довідник. К., 2010. 80 с.
- Делеган І.В., Делеган І.І., Делеган І.І.* Біологія лісових птахів і звірів: навч. посібник / за ред. канд. с.-г. наук І.В. Делегана. Львів: Поллі, 2005. 600 с.
- Жизнь животных. Рыбы* / под ред. проф. Т.С. Расса. 2-е изд. М.: Просвещение, 1983; Т. 4. 575 с.
- Загороднюк І.* Мисливська теріофауна України: видовий склад і вернакулярні назви // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. 2012. Вип. 58. С. 21–44.
- Зенкевич Л.А. и др.* Жизнь животных. М.: Просвещение, 1968, 1969; Т. 5. 678 с
- Корнеев О.П., Бабенко Л.О., Дятлова Т.І. та ін.* Практикум із зоології хордових. К.: Вид-во Київ. ун-ту, 1967. 224 с.
- Маркевич О.П.* Філогенія тваринного світу. К., 1964. 279 с.
- Мовчан Ю.В., Манило Л.Г., Смирнов А.И.* Круглоротые и рыбы Украины. К.: Зоомузей ННПМ НАН, 2003. 241 с.
- Наумов Н. П., Карташев Н. Н.* Зоология позвоночных. М.: Высшая школа, 1979; Ч. 1, 2. 272 с.
- Наумов Н.П.* Зоология позвоночных. М.: Просвещение, 1982. 464 с.
- Огнев С.И.* Зоология. М.: Учпедгиз, 1946. 383 с.
- Павлинов И.Я.* Систематика современных млекопитающих. М.: Изд-во МГУ, 2003. 297 с.
- Паркер Т., Гасвелл В.* Руководство к зоологии. М., 1908. С. 39–59.
- Писанець Є.* Земноводні України: посібник для визначення амфібій України та суміжних країн. К.: Вид-во Раєвського, 2007. 192 с.
- Руководство к лабораторным занятиям по зоологии позвоночных: учеб. пособие для пед. ин-тов.* / под ред. проф. А.В. Михеева. М.: Просвещение, 1969. 200 с.
- Самарський С.Л.* Зоологія хребетних. К.: Вища школа, 1976. 454 с.
- Фесенко Г.В. Бокотей А.А.* Птахи фауни України: польовий визначник. К., 2002. 416 с.
- Червона книга України. Тваринний світ* / під ред. акад. І. А. Акімова. К.: Глобалконсалтинг, 2009. 670 с.
- Dehnel A.* Studies on the genus *Sorex* L. Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska. Sect. C., 1949. P. 17–102.
- Goodrich E.S.* Studies on the structure and development of Vertebrates. London: Macmillan, 1930. 837 p.
- McKenna M.C., Bell S.K.* Classification of mammals above species level. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1997; P. I–XII: 631 p.
- Nelson J.S.* Fishes of the world. 4<sup>th</sup> edition. Hoboken, New Jersey: J. Wiley & Sons, Inc., 2006. 616 p.
- Parker W.K.* On the structure and development of the skull in the Frog. Philos. Trans. Roy. Soc. London, 1876; 166: P. 601–669.
- Pincheira-Donoso D., Bauer A.M., Meiri S., Uetz P.* Global taxonomic diversity in living reptiles. Plos One, 2013; 8(3): e59741. 10 p.

Ryby słodkowodne Polski / red. Maria Brylińska. Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN, 2000. 521 s.

Wilson D.E., Reeder D.A. Mammals species of the world: a taxonomic and geographic reference. 3<sup>rd</sup> edition. Washington; London: Johns Hopkins University Press, 2005. 2142 p.

### **Рекомендована**

*Богуцкая Н.Г., Насека А.М.* Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 389 с.

*Воинственский М.А.* Пищухи, поползни, синицы УССР. К.: Изд-во при Киев. ун-те, 1949. 122 с.

*Воїнственський М. А.* Птахи К.: Радянська школа, 1984. 304 с.

*Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б. и др.* Млекопитающие Советского Союза. М.: Высшая школа, 1967; Т. 2. Ч. 1: 1004 с.

*Гептнер В.Г., Слудский А. А.* Млекопитающие Советского Союза. Хищные (гиены и кошки). М.: Висш. школа, 1972; Т. 2. Ч. 2: 552 с.

*Гуртовой Н.Н., Матвеев Б.С., Дзержинский Ф.Я.* Практическая зоотомия позвоночных (низшие хордовые, бесчелюстные, рыбы): учеб. пособие для биол. специальностей ун-тов. М.: Высшая школа, 1976. 353 с.

*Загороднюк І.В.* Наземні хребетні України та їх охоронні категорії. Ужгород: НУО Екосфера, 2004. 48 с.

*Загороднюк І.В.* Польовий визначник дрібних ссавців України. Українське теріологічне товариство НАНУ. Київ, 2002. 60 с.

*Зубаровський В.М.* Фауна України. Хижі птахи. К.: Наукова думка, 1977; Т. 5. Вип. 2: 332 с.

*Карташев Н.Н., Соколов В.Е., Шилов И.А.* Практикум по зоологии позвоночных. М.: Высшая школа, 1987. 439 с.

*Кістяківський О.Б.* Фауна України. Птахи (Курині. Голуби. Рябки. Пастушки. Журавлі. Дрохви. Кулики. Мартини). К.: Вид-во АН УРСР, 1957; Т. 4: 432 с.

*Коблицкая А.Ф.* Определитель молоди пресноводных рыб. М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1981. 208 с.

Конвенція про охорону дикої флори і фауни та природних середовищ існування в Європі. (Берн, 1979), К., 1998. 76 с.

*Кондратенко О.В.* Мікротеріофауна Донецько-Донських та Донецько-Приазовських степів: автореф. дис.... канд. біол. наук. Київ, 2003. 20 с.

*Константинов А.С.* Общая гидробиология. М., 1986. 326 с.

*Корытин С.А.* Повадки диких зверей. М.: Агропромиздат, 1986. 319 с.

*Костин Ю.В.* Птицы Крыма. М.: Наука, 1981. 240 с.

*Кучеренко С.П.* Хищные звери леса. М.: Агропромиздат, 1988. 255 с.

*Лысенко В.И.* Фауна Украины. Птицы. К.: Наукова думка, 1991; Т. 5, Вип. 3: 204 с.

*Маркевич О.П., Короткий Й.І.* Визначник прісноводних риб УРСР. К.: Радянська школа, 1954. 208 с.

*Новиков Г.А.* Хищные млекопитающие фауны СССР. М.;Л.: АН СССР, 1956. 294 с.

*Правдин И.Ф.* Руководство по изучению рыб. М.: Наука, 1966. 395 с.

*Смогоржевський Л.О.* Фауна України. Птахи (Гагари. Норці. Трубокони. Веслоногі. Голінасті. Фламініго). К.: Наукова думка, 1979; Т. 5. Вип. 1: 192 с.

- Степанян Л.С.* Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области) / отв. ред. Д. С. Павлов. М.: ИКЦ Академкнига, 2003. 808 с.
- Страутман Ф.Й.* Птицы западных областей УССР. Львов: Изд-во Львов. ун-та, 1963; Т. 1: 182 с.
- Татаринов К.А.* Фауна хребетних заходу України. Львів: Вид-во Львів. ун-ту, 1973. С. 47–130.
- Хадорн Э., Вернер Р.* Общая зоология. М.: Мир, 1989. 528 с.
- Царик Й.В., Яворський І.П., Шидловський І.В. та ін.* Хребетні тварини західних областей України. Львів: Видавничий центр ЛНУ ім. І. Франка, 2003. 52 с.
- Шерман І.М., Пилипенко Ю.В.* Іхтіологічний російсько-український тлумачний словник. К.: Альтернатива, 1999. 272 с.
- Щербуха А.Я.* Українська номенклатура іхтіофауни України. К.: Зоомузей ННПМ НАН України, 2003. 50 с.
- Bibby C.J., Burgess N.D., Hill D.A.* Bird Census Techniques. London: Academic Press, 1992. 257 p.
- BirdLife International* Birds in Europe: population estimates, trends, and conservation status. Cambridge, UK: BirdLife International, 2004; Series N 12: 374 p.
- Hagemeijer W.J.M., Blair M.J.* The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance. London: Poyser, 1997. 903 p.
- Heath M., Borggreve C., Peet N., Hagemeijer W.* European bird populations: estimates and trends. Oxford, U.K., 2000; series N 10: 160 p.
- Heath M.F., Evans M.I.* Important birds areas in Europe. Priority sites for conservation. Southern Europe. BirdLife International. Cambridge, 2000; Vol. 2: P. 691–724.
- Heredia B., Rose L., Painter M.* Globally threatened birds in Europe. Action plan. BirdLife International. Germany: Council of Europe Publishing, 1996. 408. p.
- Howard R. Moore. A.* A complete Checklist of the Birds of the World. London: Academic Press, 1991. 608 p.
- Tucker G.M., Heath M.F.* Birds in Europe: their conservation status. Cambridge. U.K., 1994; Series. N 3. 600 p.

Навчальне видання

Серія «Біологічні Студії»

ЦАРИК Йосиф Володимирович

ХАМАР Ігор Степанович

ДИКИЙ Ігор Васильович

ГОРБАНЬ Ігор Миронович

ЛЕСНИК Володимир Васильович

СРЕБРОДОЛЬСЬКА Євгенія Борисівна

## Зоологія хордових

За редакцією професора *Й. В. Царика*

*Підручник*

Редактор *Лариса Сідлович*

Технічний редактор *Ігор Старунько*

Комп'ютерна графіка та верстання *Ігор Старунько*

Дизайн обкладинки *Ігор Старунько*

Формат 70×100/16. Умовн. друк. арк. 30,0. Тираж 500 прим.

Львівський національний університет імені Івана Франка  
вул. Університетська, 1, Львів 79000, Україна

Свідоцтво

про внесення суб'єкта видавничої справи до державного реєстру  
видавців, виготівників і розповсюджувачів видавничої продукції.

Серія ДК № 3059 від 13.12.2007 р.

Видруковано з готових діапозитивів у книжковій друкарні «Коло»  
(Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи до державного реєстру  
видавців, виготівників і розповсюджувачів видавничої продукції.

Серія ДК № 498 від 20.06.2001 року).

вул. Бориславська, 8, м. Дрогобич 82100, Україна  
тел. +380 3244 29060; ел. пошта: kolodruk@gmail.com

Замовлення №Свідоцтво

про внесення суб'єкта видавничої справи до державного реєстру  
видавців, виготівників і розповсюджувачів видавничої продукції.

Серія ДК № 498 від 20.06.2001 р.