

Н. П. НАУМОВ,
Н. Н. КАРТАШЕВ

ЗООЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

ЧАСТЬ I.

НИЗШИЕ ХОРДОВЫЕ,
БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ,
РЫБЫ,
ЗЕМНОВОДНЫЕ

Допущено Министерством
высшего и среднего
специального образования СССР
в качестве учебника
для студентов
биологических специальностей
университетов



МОСКВА
«ВЫСШАЯ ШКОЛА» 1979

Рецензенты:

Кафедра зоологии Горьковского университета
(зав. кафедрой проф. В. С. Петров)
и кафедра зоологии позвоночных Ленинградского университета
(зав. кафедрой проф. А. С. Мальчевский)

Наумов Н. П., Карташев Н. Н.

Н34 Зоология позвоночных. — Ч. 1. — Низшие хордовые, бесчелюстные, рыбы, земноводные: Учебник для биолог. спец. ун-тов. — М.: Высш. школа, 1979. — 333 с., ил.

В пер.: 1 р. 10 к.

В учебнике последовательно описаны подтипы и классы типа хордовых животных. Характеристика класса включает описание системы (деление на отряды и семейства); историю возникновения и последующей эволюции, морфологических, физиологических и экологических особенностей, роль в биоценозах и значение животных для человека. Интерес представляет освещение функционального и эволюционного значения морфофизиологических преобразований, особенностей поведения и внутривидовой (популяционной) организации.

Н $\frac{21008-181}{001(01)-79}$ 71-79

2005000000

ББК 28.6

Задача курсов зоологии и ботаники на биологических факультетах университетов не ограничивается знакомством с современным миром животных, растений, грибов и микроорганизмов. Для понимания современного состояния необходимо познакомиться с историей происхождения и эволюцией этих царств органического мира.

Достижения биологии в последние десятилетия позволяют по-новому посмотреть на пути эволюции органического мира. Развитие сравнительных и эволюционных разделов таких базовых биологических наук, как морфология, эмбриология, физиология, биохимия, молекулярная биология, биофизика, экология и этология, позволяют в ряде случаев детальнее рассмотреть и полнее оценить значение не только эволюционных морфологических преобразований, но и их биохимической основы и функций, а также поведения и внутривидовой (популяционной) организации. Так может быть создано более полное и объективное представление о путях и механизмах эволюции, о причинах побед и поражений различных ветвей животных в борьбе за существование.

При написании учебника мы опирались на свой многолетний опыт чтения этого курса. Полностью сохраняя систематическую и морфологическую основу курса, мы старались по возможности реализовать и выше высказанные соображения. Полагаем, что это облегчит конкретное и предметное понимание методологии биологии, поможет формированию материалистического мировоззрения студентов.

По сравнению с ныне существующими учебниками по зоологии позвоночных нами принят иной порядок изложения материала. Описание каждого класса начинается с выяснения условий и путей его возникновения (происхождения), затем излагается система класса и потом последовательно характеризуются особенности строения (морфологии) отдельных систем органов; при этом мы старались выявить, насколько это было возможно, функциональное значение морфологических особенностей и их связь с экологической спецификой данного класса. Далее сжато излагаются особенности поведения, роль в биоценозах и экономическое значение. Нам кажется, что такой подход позволяет дать более обобщенную характеристику каждого класса.

Учебник издается двумя частями. Первая часть содержит описание низших хордовых (бесчерепные, оболочники), бесчелюстных, рыб и земноводных, вторая — пресмыкающихся, птиц и млекопитающих.

При подготовке учебника авторы, обсуждая методические вопросы, постоянно пользовались советами товарищей по кафедре зооло-

гии позвоночных Московского государственного университета. Особенно благодарны мы акад. В. Е. Соколову, проф. И. А. Шилову, Н. Н. Гуртовому, Ф. Я. Дзержинскому, Б. Д. Васильеву, В. С. Лобачеву, Г. Н. Симкину. Улучшению рукописи помогли критические замечания и советы рецензентов — коллективов кафедр зоологии позвоночных Ленинградского и Горьковского университетов. Авторы искренне благодарны за эту дружескую помощь. Мы глубоко признательны И. Н. Ивашкиной, Т. А. Риго и Л. Д. Андриановой за большую помощь в подготовке рукописи.

Оригинальные рисунки животных выполнены художниками-зоологами В. М. Смириным и Ю. М. Смириным.

Н. Наумов, Н. Карташев

Органический мир долгое время делили на мир животных и мир растений. Бурное развитие биологических наук привело к пересмотру взглядов на структуру органического мира. В настоящее время в нем выделяют не два царства (растения и животные), а пять: прокариота (безъядерные, или монеры), эукариота (одноклеточные, или протисты), растения (многоклеточные водоросли, мхи, сосудистые растения), грибы (многоклеточные) и животные (многоклеточные). В обоих низших царствах жизнедеятельность организма обеспечивается тремя способами: фотосинтезом, перевариванием органической пищи и разрушением мертвой органической материи. В каждом из трех высших царств господствует лишь один из них (рис. 1).

Зоология всесторонне изучает животный мир Земли (включая и одноклеточных с «животным» типом метаболизма), его происхождение, развитие, современное состояние и значение для человека. Она разделяется на ряд наук, различающихся объектами, методами и задачами исследования. Так, систематика описывает виды животных, выявляя многообразие современного животного мира, выясняет их родственные связи и на этой основе строит систему, объединяя виды в роды, роды в семейства, отряды, классы и типы. Филогенетика изучает пути эволюции животного мира и факторы, ее определяющие. Зоогеография исследует распределение животных по поверхности Земли и выясняет исторические закономерности формирования фауны в разных районах. Палеонтология изучает вымерших животных и исчезнувшие фауны и флоры и т. д. В зоологии различают разделы, посвященные изучению разных групп животных: териология изучает млекопитающих, орнитология — птиц, герпетология — амфибий и рептилий, ихтиология — рыб и круглоротых.

Зоология широко использует данные ряда общебиологических наук: морфологии, анатомии и гистологии (внешнее и внутреннее макро- и микроскопическое строение тела животных), физиологии и биохимии (его функциональные свойства), эмбриологии (закономерности индивидуального развития, внешние и внутренние факторы развития), генетики (изменчивость и наследственность, преобразования в ходе естественного отбора — популяционная генетика), экологии (образ жизни вида, его связи с неорганической средой и другими видами животных, растений, микроорганизмов — популяционная экология, биоценология) и этологии (поведение животных; рис. 2).

Задача общего курса «Зоологии» — знакомство с животным миром, его развитием, основными особенностями и значением для человека. Оно необходимо всем биологам как теоретического, так и практического

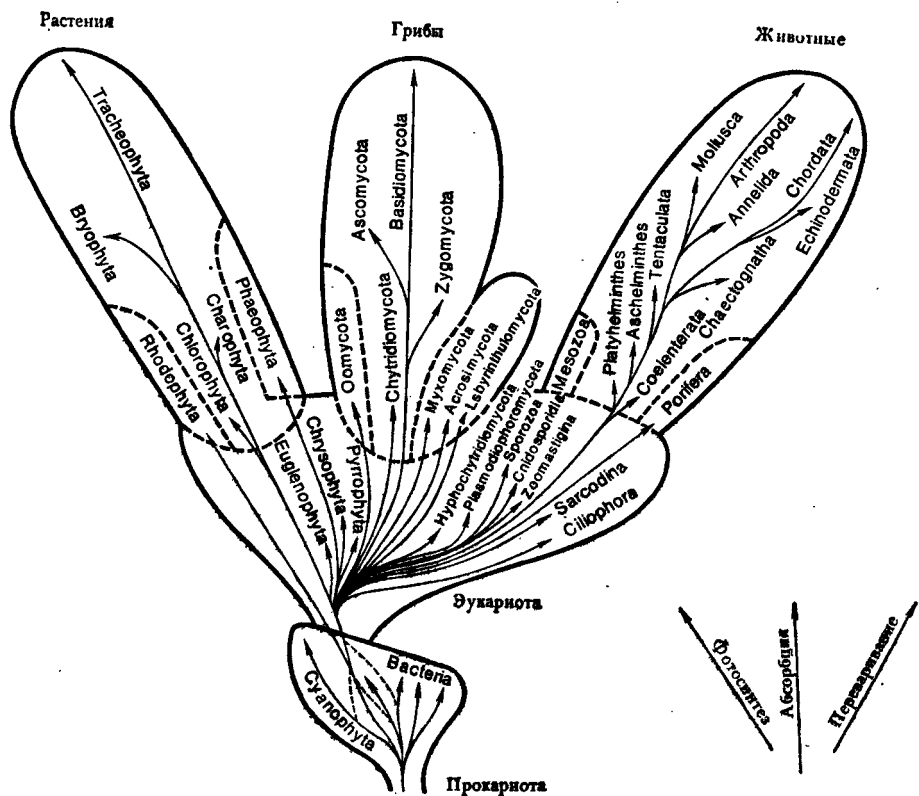


Рис. 1. Структура органического мира по современным представлениям (по Виттакеру, 1969)

профиля. Последовательное рассмотрение типов и классов соответственно естественной системе — от низших к высшим — не только дает представление о многообразии животных и специфике их групп, но позволяет проследить их возникновение и родственные связи, выявить роль факторов эволюции. При этом характеристика отдельных групп животных не может ограничиваться описанием особенностей строения (анатомии их представителей), но должна включать описание и анализ их функций (работы), а также особенностей поведения, образования так называемых «надорганизменных систем» — популяций и сообществ, выяснение их роли в жизни сообществ (биоценозов) и значения для человека. Такой курс может способствовать формированию материалистического эволюционно-биологического мировоззрения, необходимого для овладения основами других биологических наук.

Накопленные за последние десятилетия материалы и обобщения в области сравнительной физиологии, биохимии и других наук открывают возможность более многосторонне описывать морфофункциональные особенности отдельных групп, выявлять специфические пути их эволюции. Это позволяет лучше понять причины биологического про-

гресса или регресса той или иной группы животных и дать ей более разностороннюю биологическую характеристику. В свою очередь такая синтетическая характеристика помогает полнее оценить роль разных групп животных в эволюции животного покрова и изменениях лика Земли.

Большой объем и многообразие животного мира, специфичность методик, применяемых для изучения разных его групп, различная степень их изученности и ряд других причин определили деление зоологии на два больших раздела: *зоологию позвоночных* (объединяет все сведения только по одному типу — хордовым животным) и *зоологию беспозвоночных* (занимается изучением всех остальных типов животного царства).

Существование первобытного человека целиком зависело от знаний окружающей природы. Животные служили человеку пищей, давали ему одежду (шкуры), а некоторые были опаснейшими врагами. Первобытные охотники, рыболовы и собиратели, видимо, неплохо знали образ жизни многих видов, что давало возможность успешно охотиться на них или избегать опасных встреч. Как свидетельствуют археологические данные, первобытные охотники добывали мамонтов, шерстистых носорогов, оленей, медведей, глухарей, уток, осетров и многих других сильных, подвижных и осторожных животных. Естественно, что успех охоты определялся не только ловкостью и смелостью охотника, но и знанием повадок добычи.

Первая сводка сведений о животных дана крупнейшим философом и естествоиспытателем древней Греции Аристотелем (384—332 гг. до н. э.) в сочинениях «История животных», «Возникновение животных», «О частях животных». Это настоящая энциклопедия зоологических сведений того времени, в которой перечисляются многие виды животных Средиземноморья, приводятся сведения о их распространении и повадках. Аристотель создал первую систему (классификацию) животных, и его по праву называют «отцом зоологии». Римский естествоиспытатель Кай Плиний Второй (23—79 гг. н. э.) в своей «Естественной истории» приводит собранные Аристотелем сведения и несколько дополняет их. Ранние и средние века немного прибавили к познанию животного мира; были даже забыты многие сведения, известные раньше.

Интерес к изучению природы, в том числе и животного мира, резко возрос в эпоху Возрождения в связи с развитием торговли и мореплава-

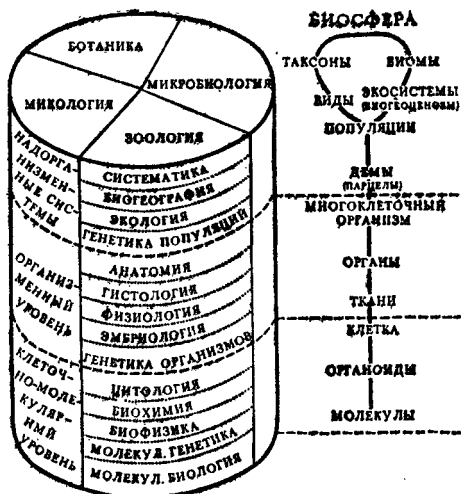


Рис. 2. Положение зоологии в системе биологических наук

ния. Начинают интенсивно изучать фауну Европы; заморские экспедиции привозят ранее не известных животных. Возникает необходимость приведения в порядок растущих сведений о разнообразии животного мира и его отличиях в разных районах Земли. Параллельно закладываются основы сравнительной анатомии, палеонтологии, физиологии и других наук. Из ученых, труды которых особенно способствовали развитию зоологии в это время, упомянем англичанина Дж. Рея (1628—1705) и шведа Карла Линнея (1707—1778), положивших начало современным представлениям о виде и созданию единой системы животного и растительного мира. Сравнительный анатом и палеонтолог француз Ж. Кювье (1769—1832) разработал учение о взаимосвязях (корреляции) органов, которое легло в основу представлений о функциональном единстве организма; он же сформулировал понятие об «основных планах строения». Французский ученый Ж. Ламарк (1744—1829) был автором одной из гипотез эволюции органического мира. Русские академики К. Ф. Вольф (1733—1794), К. М. Бэр (1792—1876) и Х. И. Пандер (1794—1865) заложили основы научной эмбриологии. Последний был убежденным эволюционистом и Ч. Дарвин считал его одним из своих предшественников.

Животный мир нашей обширной страны изучали С. П. Крашенинников (1713—1755), Г. В. Стеллер (1709—1766), И. Г. Гмелин (1709—1755), И. И. Лепехин (1740—1802), П. С. Паллас (1741—1811), П. И. Рычков (1744—1784), С. С. Куторга (1805—1865), Г. С. Карелин (1801—1872), Э. Эверсман (1794—1860) и многие другие русские ученые.

Огромным стимулом развития зоологии послужила теория эволюции Чарлза Дарвина (его «Происхождение видов» было опубликовано в 1859 г.), создавшая научную основу для разработки филогении органического мира и построения естественной системы, для изучения закономерностей эволюции форм и функций организмов. В пропаганде и развитии эволюционных представлений, в их внедрении в разные разделы зоологии очень много сделали немецкие зоологи Э. Геккель, Ф. Мюллер (авторы биогенетического закона), К. Гегенбаур, Р. Видерсгейм, англичане Т. Гексли, А. Уоллес, Э. Рей-Ланкастер, американские палеонтологи Э. Коп и О. Марш и многие другие. А. Уоллес, одновременно с Ч. Дарвином пришедший к идее эволюции, разработал систему зоогеографического деления суши (1876), сохранившую свое значение и сейчас.

Интенсивно развивалась зоология и в России. Профессор Московского университета К. Ф. Рулье (1814—1858) в своих работах и лекциях развивал экологическое направление, говорил об эволюции животного мира. Его ученики внесли большой вклад в развитие отечественной зоологии, внедряя — каждый в своей области — эволюционные взгляды и принципы: Н. А. Северцов и А. П. Богданов — в зоогеографии, фаунистике и экологии, Я. П. Борзенков — в сравнительной анатомии, И. М. Сеченов — в физиологии нервной деятельности животных. И. И. Мечников и А. О. Ковалевский успешно развивали эволюционную эмбриологию. В частности, их исследования были важны для обоснования современного объема типа хордовых (до этого оболочников

относили к моллюскам). Проведенный В. О. Ковалевским анализ истории развития лошадей способствовал становлению эволюционной палеонтологии. А. Ф. Миддендорф начал экологические и зоогеографические исследования на севере и северо-востоке нашей страны.

После Великой Октябрьской социалистической революции развитие зоологии в нашей стране значительно ускорилось. Возросла сеть научных учреждений, расширился круг научных проблем, совершенствовались методики исследований. Разработка теоретических проблем теснее связывается с решением практических задач сельского, лесного, промыслового хозяйства и здравоохранения.

В наше время особенно большое внимание обращается на решение задач охраны и рационального использования ресурсов природы (биосферы), что нашло отражение и в новой Конституции СССР (статья 18 и др.), и в решениях XXV съезда КПСС.

Морфологические закономерности эволюции позвоночных животных в СССР успешно разрабатывали А. Н. Северцов, И. И. Шмальгаузен, Б. С. Матвеев и их ученики; в развитии систематики, зоогеографии и фаунистики значительна роль исследований М. А. Мензбира, П. П. Сушкина, Л. С. Берга, С. И. Огнева, А. В. Иванова, В. Г. Гептнера, Г. П. Дементьева и других отечественных ученых; в развитии экологии — Б. М. Житкова, Д. Н. Кашкарова, А. Н. Формозова и их многочисленных учеников и последователей. Академик Е. Н. Павловский, разработав теорию природной очаговости инфекционных болезней, заложил научные основы борьбы с природно-очаговыми болезнями человека и домашних животных (чумой, туляремией, энцефалитом и др.).

Основные проблемы, которые решает современная зоология позвоночных, многообразны: они имеют теоретический и практический интерес.

В систематике сохраняют значение три основные задачи: а) уточнение видового состава современных и вымерших животных, б) изучение изменчивости видов и факторов видообразования, в) совершенствование системы типа на основе выявления родственных связей входящих в него групп. Изучение географической и популяционной изменчивости видов и определяющих ее факторов позволяет лучше понимать процессы видообразования. Установленная возможность эволюционных преобразований организации путем цитобиохимических (кариотипических)¹ и нейротологических (поведенческих) перестроек, почти не затрагивающих морфологические особенности организма, но обеспечивающих репродуктивную изоляцию таких особей (групп) от исходной формы, приводит к появлению морфологически неразличимых, так называемых видов-двойников (Майр, 1968), нередко обитающих в ближайшем соседстве. Виды-двойники чаще встречаются среди беспозвоночных (насекомые, черви и др.), но выявлены и у позвоночных, в том числе у птиц и млекопитающих. Их изучение вносит иногда суще-

¹ Кариотипом называют типичный для вида набор хромосом в клеточном ядре. Карнотипиская изменчивость — изменения числа хромосом или их структуры.

ственные поправки в наши представления о видовом составе отдельных групп.

Число известных видов хордовых животных, видимо, близко к действительному (табл. 1). Однако и сейчас описывают ранее не известные виды; среди которых встречаются даже очень крупные животные, но с малой численностью и небольшими ареалами: камбоджский бык, горная горилла, африканский павлин, кистеперая рыба латимерия и некоторые другие. Среди беспозвоночных новые виды выявляют и описывают значительно чаще; полагают, что в некоторых группах сейчас известно лишь около 50—60% реально существующих видов. Завершение этой работы, особенно для экономически важных групп животных — вредителей и промысловых форм, — весьма важная задача.

Таблица 1. Число известных видов животных (округленно)

Группы	В системе Линнея (середина XVIII в.)	Вторая половина XVIII в.	Первая половина XIX в.	Конец XIX в.	Наше время (Э. Майр)
Всего	4208	19 000	48 000	412 000	Около 1,5 млн.
в том числе:					
класс насекомые	2936	11 000	31 000	281 000	> 1 млн.
тип хордовые	1222	4 100	10 100	33 500	> 43 тыс.

Примечание. Не следует думать, что число известных видов только увеличивалось. В начале XX в. широкое распространение получило так называемое «видодробительство», когда любые отличия в популяциях некоторые зоологи принимали за «видовые». Так было описано более 20 тыс. видов современных птиц (сейчас признается только 8600 видов) или 90 видов медведей в Северной Америке (настоящих видов там только три).

Актуальным остается и совершенствование всей системы животного мира. В недавнее время были выделены новые типы: полухордовые *Nemichordata* и погонофоры *Pogonophora*. Произошли изменения и в системе типа хордовых: класс рыбы поделен на четыре класса; из отряда грызунов выделен новый отряд зайцеобразные, увеличено число отрядов птиц и т. п.

Развиваются классические сравнительно-морфологические и физиологические исследования, позволяющие более полно и разносторонне характеризовать виды и более крупные таксоны. Они выявляют взаимосвязи формы и функции, выясняют характер приспособлений (адаптаций) организмов к факторам среды и позволяют обнаружить процессы, которые можно считать начальными этапами видообразования (микрорезволюция), открывая возможность более углубленного понимания путей и факторов эволюции. Детальное сравнительное морфофизиологическое изучение механических, физико-химических свойств и функциональных характеристик опорно-двигательной системы, нервной системы и органов чувств открывает новую возможность использовать принципы их организации и функционирования в технических устройствах. Развивающееся сотрудничество зоологов, физиологов, биохимиков, физиков, математиков и техников создает основу для развития новых направлений: бионики, биомеханики, биоэнергетики и биокибернетики. Техническое моделирование принципов организации и схем биологи-

ческих систем (клеточно-молекулярных, организменных и надорганизменных) уже принесло свои плоды в виде совершенствования существующих и создания принципиально новых машин, приборов и технических систем. Оно много обещает и в будущем.

Развитие фаунистических и зоогеографических исследований помимо научного интереса важно для прогноза изменений живого покрова Земли под воздействием расширяющейся хозяйственной деятельности человека.

Одна из основных проблем экологии — выяснение динамики численности вредных и полезных животных. Важное значение приобретает изучение организации и динамики популяций отдельных видов и их сообществ — биоценозов. Оно открывает возможность прогнозирования изменения численности хозяйственно важных видов и создает научную основу управления численностью и рациональной эксплуатации промысловых видов, а с другой стороны — борьбы с вредителями сельского хозяйства, хранителями и переносчиками болезней (в том числе путем использования естественных врагов). Без таких исследований невозможно решать задачи охраны и обогащения природы, создания устойчивых и продуктивных культурных биоценозов.

Изучение сигнализации и общения животных открывает возможность разработки принципиально новых способов и средств управления поведением диких и домашних видов. В промышленных масштабах применяется лов рыбы на свет. Воспроизведение сигналов «тревоги и бедствия» позволяет отпугивать птиц от взлетных полос аэродромов, от садов и посевов в момент созревания урожая. В связи с развитием космических исследований возникла необходимость создания замкнутых экологических систем в ограниченном пространстве, которые могли бы обеспечить жизнь людей на космических кораблях и планетарных станциях.

Решение перечисленных задач невозможно без сотрудничества зоологов с биологами других профилей (физиологами, генетиками, биохимиками, геоботаниками, микробиологами и др.), математиками, физиками, химиками и инженерами. Современная зоология становится областью творческого содружества специалистов многих наук.

Эволюция позвоночных привела к появлению человека — становлению новой социальной формы движения материи. С ней связано преобразование Биосферы — арены деятельности живых существ в Ноосферу — арену разумной деятельности человека (В. И. Вернадский), которая должна умножить природные богатства, обеспечив возможность построения на Земле коммунистического общества. Сфера разумной деятельности человечества начинает распространяться и на космическое пространство.

Характеристика типа и система

Тип хордовые часто называют высшим типом животных. Это не совсем точно, так как хордовые венчают лишь ветвь вторичноротых (Deuterostomia), тогда как вершину ветви первичноротых (Protostomia) занимают типы: членистоногие (Arthropoda) и моллюски (Mollusca). Развитие обеих ветвей шло разными путями и привело к выработке принципиально отличных, но биологически высокоактивных и сложных типов организации живой материи.

Существование типа Chordata было обосновано известным русским зоологом А. О. Ковалевским, который, изучая развитие (онтогенез) оболочников (Tunicata) и бесчерепных (Acrania), установил принципиальное сходство их организации с позвоночными животными. Название типа хордовые предложено Бэллом в 1878 г. Сейчас тип хордовые принимают в следующем объеме (знаком крест (+) помечены вымершие группы).

Тип Хордовые — Chordata

- Подтип 1. Бесчерепные — Acrania
 - Класс Головохордовые — Cephalochordata
- Подтип 2. Оболочники (личиночордонные) — Tunicata seu Urochordata
 - Класс Асцидии — Ascidiæ
 - Класс Сальпы — Salpæ
 - Класс Аппендикулярии — Appendiculariæ
- Подтип 3. Позвоночные, или черепные — Vertebrata seu Craniota
- Раздел Бесчелюстные — Agnatha
 - + Класс Птераспидоморфы — Pteraspidomorphi
 - + Класс Цефаласпидоморфы — Cephalaspidomorphi
 - Класс Круглоротые — Cyclostomata
- Раздел Челюстноротые — Gnathostomata
 - Первичноводные — Anamniæ
 - Надкласс Рыбы — Pisces
 - + Класс Панцирные рыбы — Placodermi
 - + Класс Челюстножаберные — Aphetohyoidi (Acanthodii)
 - Класс Хрящевые рыбы — Chondrichthyes
 - Класс Костные рыбы — Osteichthyes
 - Надкласс Четвероногие — Tetrapoda (Quadrupeda)
 - Класс Земноводные, или амфибии, — Amphibia
 - Первичноназемные — Amniota
 - Класс Пресмыкающиеся, или рептилии, — Reptilia
 - Класс Птицы — Aves
 - Класс Млекопитающиеся — Mammalia (Theria)

Подтипы бесчерепные и оболочники обычно называют низшими хордовыми, противопоставляя им высших хордовых — подтип позвоночные.

К типу хордовые относится около 43 тыс. современных видов, распространенных по всему земному шару: они заселяют моря и океаны, реки и озера, континенты и острова. Внешний облик хордовых очень разнообразен (неподвижные мешковидные асцидии, несколько похожие на червей бесчерепные, различные по облику позвоночные животные). Различны и размеры: от аппендикулярий длиной в несколько миллиметров, мелких рыбок и лягушек длиной в 2—3 см до гигантов — некоторых китов, достигающих 30 м длины и массы до 150 т.

Несмотря на огромное разнообразие для всех представителей типа хордовые характерны общие черты организации, не встречающиеся у представителей других типов:

1. Наличие в течение всей жизни или на одной из фаз развития спинной струны — хорды (*chorda dorsalis*), играющей роль внутреннего осевого скелета. Она имеет эпитодермальное происхождение и представляет упругий стержень, образованный сильно вакуолизованными клетками; хорда окружена соединительнотканной оболочкой. У большинства позвоночных животных в ходе индивидуального развития (онтогенеза) хорда замещается (вытесняется) позвоночным столбом, состоящим из отдельных позвонков; последние образуются в соединительнотканной оболочке хорды.

2. Центральная нервная система имеет форму трубки, внутренняя полость которой называется невроцелем. Нервная трубка имеет эпитодермальное происхождение и лежит над хордой. У позвоночных животных она отчетливо дифференцируется на два отдела: головной и спинной мозг.

3. Передний отдел пищеварительной трубки — глотка — пронизан открывающимися наружу жаберными отверстиями и выполняет две функции: участка пищеварительного тракта и органа дыхания. У водных позвоночных животных на перегородках между жаберными щелями развиваются специализированные органы дыхания — жабры. У наземных позвоночных жаберные щели образуются у зародышей, но вскоре зарастают; специфические органы воздушного дыхания — легкие — развиваются как парные выпячивания на брюшной стороне задней части глотки. Пищеварительный тракт лежит под хордой.

4. Пульсирующий отдел кровеносной системы — сердце — расположен на брюшной стороне тела, под хордой и пищеварительной трубкой.

Помимо этих типичных признаков хордовым животным свойственны некоторые особенности, встречающиеся и у других типов.

1. Путем прорыва стенки гастролы образуется вторичный рот; в области первичного рта (гастропора) образуется заднепроходное отверстие. Этот признак объединяет хордовых с полухордовыми, иглокожими, щетинкочелюстными и погонофорами в группу вторичноротых — *Deuterostomia*, противопоставляемую группе первичноротых — *Protostomia*, у которых на месте гастропора формируется ротовое отверстие, а заднепроходное отверстие образуется путем прорыва

стенки гастролы (к первичноротым относятся все остальные типы животных, кроме губок, кишечнополостных и простейших).

2. В процессе эмбрионального развития образуется вторичная полость тела — целом, но им также обладают все вторичноротые, кольчатые черви, моллюски, членистоногие, мшанки и плеченогие.

3. Метамерное или поsegmentное расположение основных систем органов особенно отчетливо выражено у членистоногих и многих червей. Метамерия отчетливо выражена и у хордовых, но у наземных позвоночных во взрослом состоянии она проявляется лишь в строении позвоночного столба и некоторых мышц, в отхождении спинномозговых нервов, отчасти — в мускулатуре брюшной стенки.

4. Хордовым, как и большинству других многоклеточных животных, свойственна двухсторонняя (билатеральная) симметрия: через тело можно провести лишь одну плоскость симметрии, делящую его на две половины, являющиеся зеркальным отражением друг друга.

Таким образом, тип хордовые объединяет вторичноротых двусторонне симметричных целомических животных с метамерией, выраженной преимущественно на ранних стадиях зародышевого развития. Имеют внутренний скелет в виде хорды с лежащей над ней нервной трубкой; а под хордой расположена пищеварительная трубка. Передний конец последней — глотка — пронизан открывающимися наружу жаберными щелями. Сердце лежит на брюшной стороне тела под пищеварительной трубкой. У высших хордовых хорда замещается позвоночным столбом; у наземных классов жаберные щели зарастают и развиваются новые органы дыхания — легкие.

Происхождение хордовых животных

Ископаемые остатки предков хордовых не сохранились. Поэтому судить о ранних этапах их эволюции приходится в значительной степени по косвенным данным: путем сопоставления строения взрослых форм и сравнительного исследования эмбрионального развития.

Предков хордовых животных искали среди различных групп животных, в том числе и среди кольчатых червей. Например, предками хордовых предлагали считать каких-то сидячих полихет (многощетинковых червей) типа современных Sabellidae и Serpulidae. Предполагалось, что эти гипотетические предки хордовых перешли к активному образу жизни, но стали передвигаться на исходно дорзальной (спинной) стороне тела. Характерный для этих червей анальный желобок, тянущийся через железистое поле по брюшной поверхности вперед, мог замкнуться, образовав нервную трубку, связанную нейро-кишечным каналом с кишечной трубкой, а железистые клетки, войдя в состав нервной трубки, обеспечили нейросекреторную функцию нервной системы. Предшественником хорды при этом мог бы стать соединительнотканый тяж, залегающий у некоторых полихет в толще вентральной мускулатуры. Вероятность такого формирования внутреннего скелета, казалось бы, подтверждается образованием у некоторых современных полихет хрящеподобного жаберного скелета. Утрата полимерной сег-

ментации (например, кишечнодышащими) с этой точки зрения — вторичное явление (Engelbrecht, 1969).

Эти остроумные соображения подтверждения не получили. Большинство зоологов считает, что предшественниками хордовых, видимо, были целомические червеобразные животные, перешедшие к малоподвижному или сидячему образу жизни, что привело к уменьшению числа сегментов их тела (вероятно, до трех) и образованию вторичного рта. Питались они пассивно, фильтруя воду. Это олигомерные обитатели морского дна, эволюируя, дали начало четырем типам. Среди них иглокожие, образовав водно-сосудистую амбулакральную систему и сложный аппарат захвата пищи, получили возможность движения на разных грунтах и перешли к активному питанию неподвижными и малоподвижными пищевыми объектами. Это обеспечило им биологический успех: во многих биоценозах морского дна не только на мелководьях, но и на больших глубинах иглокожие процветают, не имея серьезных конкурентов.

Погонофоры — своеобразная группа сидячих животных, сейчас выделяемая в особый тип (А. В. Иванов, 1955), продолжает вызывать споры относительно их происхождения и положения в системе. Погонофоры сидят в защитных трубках и отличаются весьма упрощенным строением: центральной нервной системой из спинного ствола с головным ганглием, отсутствием органов движения и пищеварительной трубки. Они живут за счет растворенных в воде пищевых веществ — продуктов разложения «дождя трупов», опускающихся из лежащих выше богатых жизнью слоев воды. Им свойственно так называемое внекишечное пищеварение: всасывание производится клетками щупалец. Такое пассивное питание возможно и целесообразно в слабо подвижной воде океанических глубин.

Третья ветвь развития привела к обособлению хордовых животных. Видимо, в самом начале эволюции от нее отделилась в настоящее время немногочисленная группа полухордовых животных, которой сейчас придают ранг типа. Тип полухордовые (Hemichordata) включает два класса: перистожаберные (Pterobranchia) и кишечнодышащие (Enteropneusta). Представители обоих классов имеют трехчленистое тело, состоящее из головной лопасти (хоботка), воротничка и туловища.

Перистожаберные — сидячие животные, образующие колонии в виде кустиков; в полостях трубочек (веточках кустика) сидят животные — зоиды (рис. 3). Небольшая полая головная лопасть (хоботок) зоида имеет мускулистые стенки и сообщается с внешней средой небольшой порой. Внутри, у основания головной лопасти, располагаются «сердце»¹ и орган выделения, а на его поверхности — железистый орган, секрет которого служит для построения стенок трубочек — ветвей колонии. Воротничок, имеющий собственную внутреннюю полость, обрамляет ротовое отверстие и служит опорой ветвящихся щупалец — органов дыхания и сбора пищи. По спинной поверхности воротничка внутриэпителиально расположена короткая цепочка нерв-

¹ Состоит из сердечного пузыря с мускульными стенками и головной лакуны; не имеет ничего общего с сердцем хордовых.

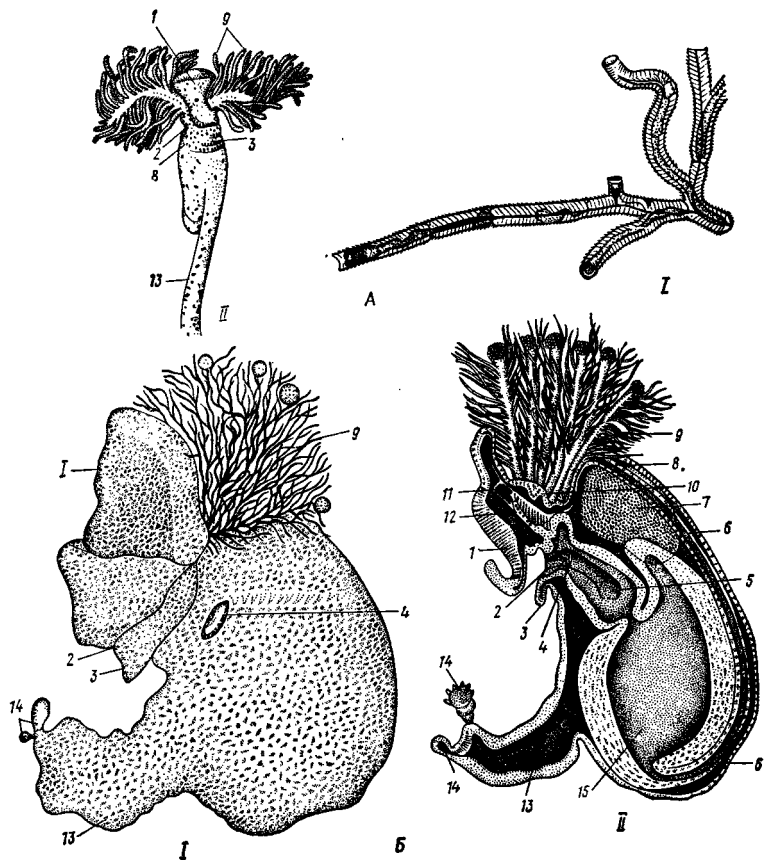


Рис. 3. Строение перистожаберных (по Щепотьеву). А — общий вид колонии *Rhabdopleura* (I) и отдельное животное, вынутое из трубки (II); Б — *Cephalodiscus* — общий вид (I) и строение (II):

1 — головная лопасть, 2 — рот, 3 — воротник и его целом, 4 — «жаберная щель», 5 — глотка, 6 — кишка, 7 — яичник, 8 — анальное отверстие, 9 — щупальцы-жабры, 10 — нервный ганглий воротника, 11 — «сердце», 12 — нотохорд, 13 — столон, 14 — вегетативные почки, 15 — желудок

ных ганглиев, заходящая и на хоботок. Туловище занято изогнутой кишечной трубкой.

Представители родов *Cephalodiscus* и *Atubaria* (рис. 3) в верхней части кишечной трубки имеют пару открывающихся наружу «жаберных» отверстий, которые, однако, не имеют отношения к дыханию и служат лишь для сброса воды при фильтрации. Воротинок со щупальцами и основание хоботка поддерживаются нотохордом — небольшим упругим выростом спинной части кишечника, что позволяет рассматривать нотохорд как зачаток (предшественник) хорды. В полости тела (целоме) расположены половые железы, открывающиеся наружу короткими протоками. Из оплодотворенного яйца развивается способная ползать и плавать подвижная личинка, которая вскоре садится

на дно и через двое суток превращается во взрослое животное. Последнее путем почкования формирует новую колонию. Почки образуются на stolone, в хвостовом отделе тела.

Кишечнодышащие имеют удлиненную червеобразную форму тела; длина от нескольких сантиметров до 2—2,5 м (*Balanoglossus gigas*). Они ведут одиночный образ жизни, довольно подвижны, живут преимущественно на морских мелководьях, но найдены и на глубинах до 8100 м. В грунте путем минирования они проделывают ходы-норки U-образной формы. Их стенки скрепляются слизью, выделяемой железистыми клетками кожи.

Хоботок имеет мускулистые стенки; через небольшое отверстие его полость может заполняться водой, превращая хоботок в орудие прокладывания норок. Небольшой целом есть и внутри воротничка. На брюшной стороне между хоботком и воротничком помещается ротовое отверстие, ведущее в глотку (рис. 4). Стенки глотки пронизаны многочисленными парными жаберными щелями, открывающимися наружу на спинной стороне тела; на дне глотки у части видов образуется продольное утолщение, которое, вероятно, можно рассматривать как зачаток эндостила (см. ниже). Глотка переходит в кишечник, заканчивающийся анальным отверстием на заднем конце тела. От спинной поверхности передней части кишечника отходят многочисленные слепые печеночные выросты; они видны снаружи как ряды бугорков. В основание хоботка, как и у перистожаберных, вдается небольшой полый упругий вырост стенки глотки, образованный вакуолизированными клетками и тяжами соединительной ткани, — нотохорд. У баланоглосса с нотохордом связано несколько мускульных лент, идущих к хвостовой части тела. В этом можно видеть прообраз того миохордального комплекса (см. ниже), с развитием и совершенствованием которого связан прогресс хордовых животных.

Кровеносная система незамкнутая. Два продольных сосуда — спинной и брюшной — соединяются поперечными сосудами, проходящими по перегородкам между жаберными щелями. Спинной сосуд открывается в головную лакуну, расположенную над нотохордом. К ней примыкает «сердце» — полый мускульный пузырек: его ритмичные сокращения создают ток крови. В полость хоботка вдается проиризанное кровеносными сосудами складчатое образование, выполняющее функцию органа выделения; его эпителий подобен эпителию выделительных органов хордовых животных. Продукты распада диффундируют в полость хоботка и с водой выводятся наружу через хоботовую пору. Дыхание осуществляется как всей поверхностью тела, так и в глотке: кислород поступает в кровь, протекающую по сосудам межжаберных перегородок. Нервная система состоит из спинного и брюшного нервных тяжей, соединенных одним-двумя окологлоточными нервными кольцами (комиссурами). В передней части спинного нервного тяжа обычно есть полость, похожая на невроцель нервной трубки хордовых животных. Органы чувств представлены чувствующими эпидермальными клетками, более многочисленными на хоботке и передней части воротничка. Рассеянные на вершине хоботка сенсорные клетки обладают светочувствительностью.

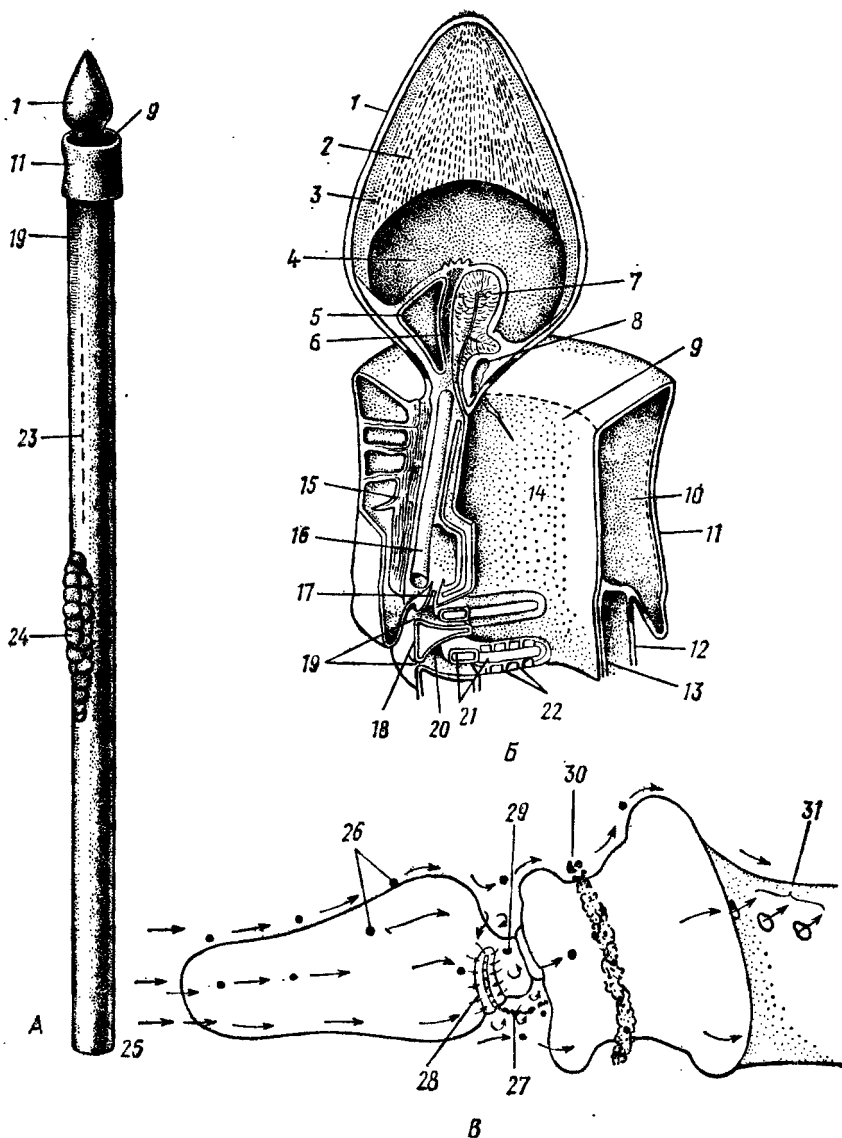


Рис. 4. Строение кишечнодышащих на примере баланоглосса *Balanoglossus kovalevskii*. А — общий вид; Б — строение передней части тела; В — сбор пищи на поверхности тела баланоглосса:

1 — хоботок, 2—3 — его мускулатура, 4 — головной целом, 5 — «сердце», 6 — головная лакуна, 7 — нотохорд, 8 — скелетный щиток (спикула) воротничка, 9 — рот, 10 — целом воротничка (11), 12 — туловище, 13 — его целом, 14 — глотка, 15 — нервная спинная трубка, 16 — вырост туловищного целома, 17 — пора (целомодукт) воротничкового целома, 18 — жаберная перегородка, 19 — жаберные отверстия, 20 — жаберный мешок, 21 — язычки, 22 — синанткуль жаберных щелей, 23 — половые отверстия, 24 — печеночные выросты, 25 — анальное отверстие, 26 — частные нити, 27 — шнур с собранной слизью пищей, 28 — преоральный ресничный орган, 29 — пора хоботка, 30 — отброшенные крупные частицы пищи, не попадающие в рот, 31 — вода, выходящая из жаберных отверстий

Кишечнодышащие раздельнополы. Половые железы лежат в целоме сразу за глоткой и открываются наружу половыми порами. Оплодотворение наружное. Развивающаяся у части видов из яйца плавающая личинка — торнария — очень сходна с личинкой некоторых иглокожих. У других видов развитие прямое. Некоторые кишечнодышащие (*Balanoglossus australiens*) способны к вегетативному размножению путем разрыва тела на две части на границе между жаберным и печеночным отделами. Задняя половина восстанавливает жаберный отдел, воротничок и хоботок, а передняя отделяет маленькие фрагменты (2—10 мм), из которых формируются новые особи (Packard, 1968).

Все полухордовые питаются пассивно: пищевые частицы захватываются токами слизи, выделяемой клетками поверхности щупалец у перистожаберных или хоботка у кишечнодышащих; тяжи слизи с захваченной пищей током воды втягиваются через ротовое отверстие в пищеварительную трубку; у видов, имеющих жаберные щели, большая часть воды сбрасывается через них, и в кишечник попадает преимущественно слизь с захваченными ею пищевыми частицами (рис. 4, В).

Таким образом, по ряду признаков полухордовые сходны с хордовыми: это наличие жаберных щелей в стенках глотки у кишечнодышащих и некоторых перистожаберных, зачаток миохордального комплекса, невроцель. Однако другие черты их организации и эмбрионального развития (трехчленная сегментация тела, кожно-мышечный мешок такого же типа, как у высших червей, отсутствие тесной связи между круговыми и продольными мышечными волокнами, наличие спинного и брюшного нервных тяжей, сходство личинки с личинками иглокожих, строение хоботка, напоминающее сильно разросшуюся амбулаторную ножку иглокожих, и др.) достаточно резко отделяют полухордовых от хордовых. Поэтому полухордовых выделяют в самостоятельный тип, предки которого были, вероятно, близки к предкам хордовых животных. Черты организации полухордовых позволяют представить вероятные пути формирования таких особенностей хордовых, как жаберные щели, хорда и трубчатая нервная система.

Обособление типа хордовых и его последующая эволюция связаны с увеличением подвижности, сопровождавшейся общей интенсификацией жизнедеятельности и прежде всего — совершенствованием добычи пищи. Наиболее распространены две гипотезы происхождения хордовых.

По гипотезе Гарстанга (1928) их предки, близкие к кишечнодышащим, перешли к сидячему образу жизни, усовершенствовав механизм фильтрации воды через прободенную жаберными отверстиями глотку, которая стала местом сбора пищи; подвижные личинки обеспечили расселение и занятие пригодных биотопов. Такая форетическая (рассеяющаяся) личинка при благоприятных условиях и особенно при увеличении гибели взрослой стадии могла выработать способность к неотении — размножению на личиночной стадии, а взрослая фаза — исчезнуть. Так мог возникнуть подвижный предок хордовых, подобно личинкам современных асцидий обладающий осевым скелетом — хордой, связанной с ней мускулатурой и нервной системой в виде трубки. Трудности этой гипотезы — крайняя специализация личинок асцидий,

обладающих хордой только в хвосте и, как правило, самостоятельно не питающихся.

По другой гипотезе (А. Н. Северцов, 1912, 1939; Н. А. Ливанов, 1958) хордовые могли произойти от червеобразных ползающих или роющих предков, по внешнему виду напоминающих современных кишечнодышащих, у которых развилась хорда, а в прободенной жаберными щелями глотке возник эндостиль — орган, выделяющий слизь и обеспечивающий улавливание пищи из фильтруемой воды. Это превратило глотку в мощный аппарат фильтрации подобно глотке современного ланцетника.

Обе гипотезы заслуживают дальнейшей разработки. Они исключают друг друга, но обе признают, что у предков хордовых питание было пассивным и обеспечивалось путем фильтрации воды. Такой тип питания всегда связан с малоподвижным или сидячим образом жизни. Из двух возможных способов перехода к подвижному существованию и активному питанию — путем неотении или путем увеличения подвижности ползающего или роющего животного — более вероятным кажется второй. Знакомство с организацией бесчерепных (см. ниже) показывает, что приобретение взрослым животным хорды и связанной с ней мускулатуры могло произойти и при сохранении пассивного (фильтрационного) типа питания, как приспособление, помогающее ускользать от хищников и способствующее поискам кормных мест (ускорение движений, быстрое закапывание в грунт).

Переход примитивных хордовых в новую среду обитания — из моря в опресненные предустьевые пространства и в реки — способствовал дальнейшему развитию двигательной системы, интенсификации метаболизма и активного сбора пищи. Повышение подвижности и энергии жизнедеятельности всегда сопровождается развитием нервной системы и органов чувств, усложнением поведения и возникновением сложных форм общения. Именно эти особенности и характерны для высших хордовых — подтипа позвоночных. Возможные пути эволюции хордовых показаны на схеме (рис. 5), в основу которой положены представления Баррингтона (1964).

Основные черты организации хордовых

Эмбриональное развитие всех хордовых сходно. Его примером может быть эмбриогенез ланцетника. Оплодотворенное яйцо испытывает полное дробление, в результате которого образуется полая шаровидная бластула (рис. 6, А). Более крупные клетки ее вегетативного полюса впячиваются внутрь (инвагинация), образуя двуслойную гастралу; ее наружный слой — эктодерма, или кожный листок, внутренний — энтодерма (кишечный листок); полость гастралы (ее называют полостью первичной кишки) открывается наружу гастропором (бластопором). Гастрала вытягивается, гастропор уменьшается. Далее на спинной стороне гастралы обособляется нервная пластинка, затем она опускается, а примыкающие участки эктодермы приподнимаются в виде складок и смыкаются над нервной пластинкой, которая оказывается лежащей под эктодермой (рис. 6, Б). Края нервной пластинки припод-

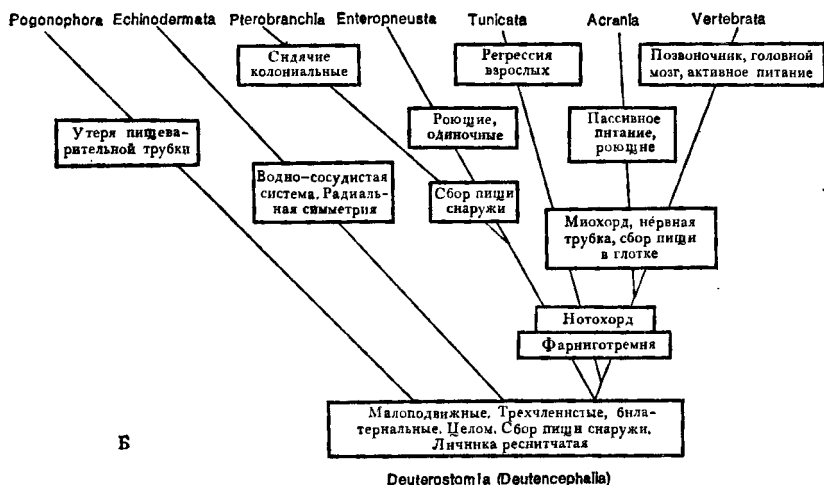
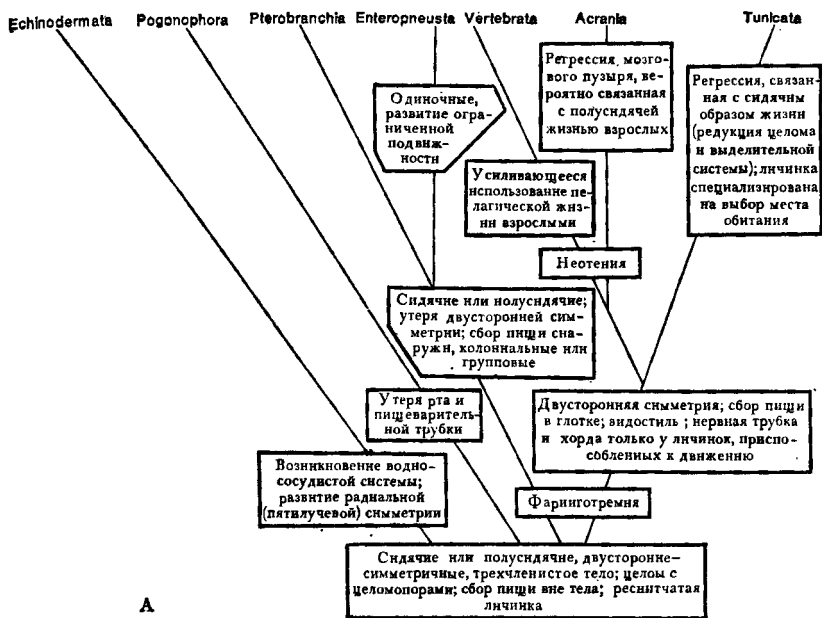


Рис. 5. Предполагаемые схемы эволюции хордовых животных. А — по Баррингтону; Б — принятая в учебнике

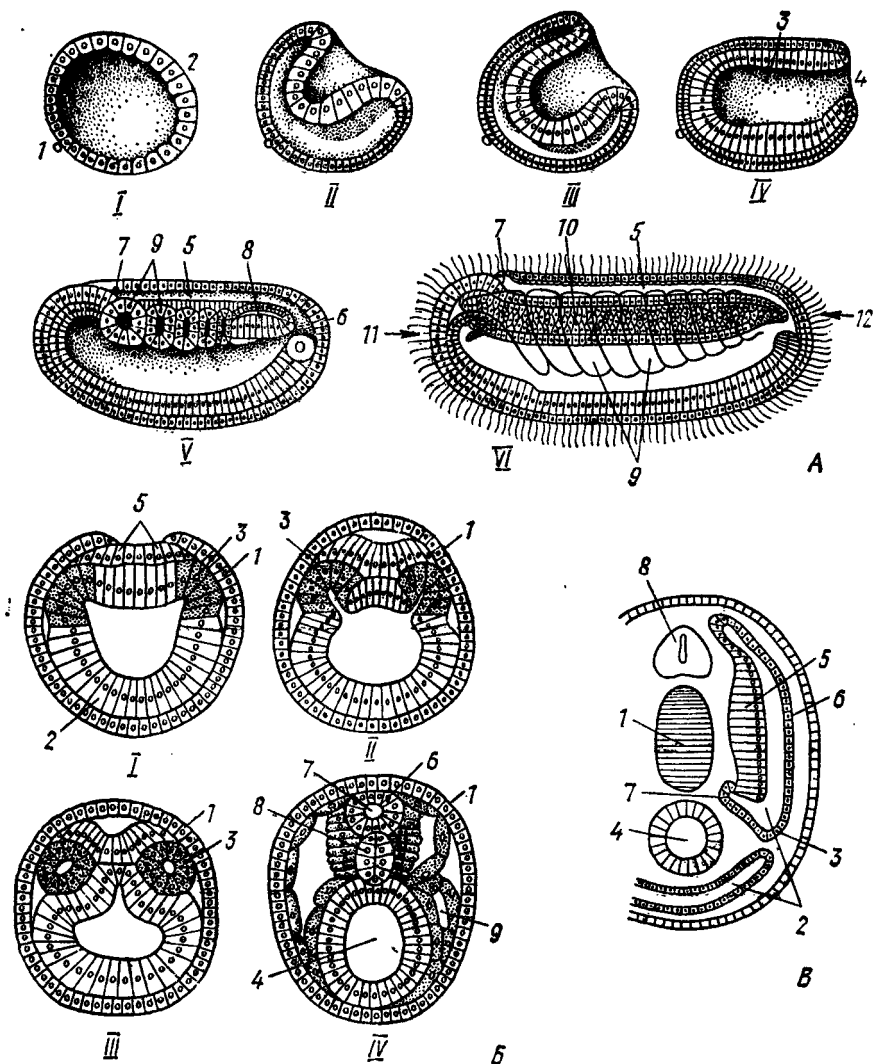


Рис. 6. Эмбриональное развитие хордовых животных (на примере ланцетинки)

A — продольные разрезы. *I* — бластула, *II-IV* — гастрюляция, *V-VI* — образование мезодермы, хорды и нервной системы: *1* — анимальный и *2* — вегетативный полюса, *3* — гастральная полость, *4* — гастропор, *5* — нервный канал, *6* — нейро-кишечный канал, *7* — невропор, *8* — складка мезодермы, *9* — целомические мешки, *10* — хорда, *11* — будущий рот, *12* — будущий задний проход;

B — поперечные разрезы: *1* — эктодерма, *2* — энтодерма, *3* — мезодерма, *4* — полость кишечника, *5* — нервная пластинка, *6* — нервная трубка, *7* — невроцель, *8* — хорда, *9* — целом (вторичная полость тела);

B — поперечный разрез через личинку: *1* — хорда, *2* — целом, *3* — гонотом, *4* — кишка, *5* — миотом, *6* — кожный листок, *7* — склеротом, *8* — нервная трубка

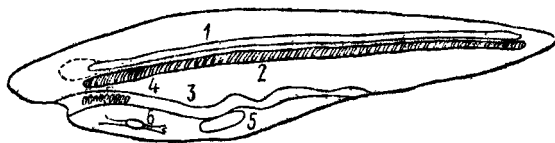


Рис. 7. Схема организации хордового животного:

1 — нервная трубка, 2 — хорда, 3 — пищеварительная трубка, 4 — ее жаберный отдел — глотка, 5 — печень (печеночный вырост), 6 — сердце с сосудами

нимаются и смыкаются, образуя нервную трубку с полостью — невроцелем. На этой стадии невроцель открывается нервно-кишечным каналом в полость кишечника, а спереди через невропор — во внешнюю среду; оба отверстия позднее закрываются.

Одновременно идет дифференцировка энтодермы. На спинной стороне она утолщается, образует желоб, который, отшнуровавшись от кишки, превращается в плотный продольный стержень — хорду (рис. 6, Б), лежащую над кишечником, непосредственно под нервной трубкой.

По бокам формирующейся хорды образуются мешковидные выпячивания, вскоре отшнуровывающиеся от первичной кишки и превращающиеся в парный ряд метамерно расположенных целомических мешков. Их стенки представляют собой мезодерму (третий зародышевый листок), а их полости — зачатки вторичной полости тела, или целома. Разрастаясь, целомические мешки подразделяются на лежащий сбоку хорды и нервной трубки толстостенный спинной отдел — сомит — и находящийся у кишечника брюшной отдел — брюшную пластинку. Каждый отдел — сомит и боковая пластинка — получают свой участок вторичной полости тела. В дальнейшем из сомитов образуются миомеры или мускульные сегменты и соединительная ткань. Из последней возникают: оболочка вокруг хорды, в которой у позвоночных формируется осевой скелет (позвоночник); оболочка нервной трубки; перегородки между миомерами (миосепты) и соединительнотканый слой кожи — корнум, или кулис. Полости брюшных пластинок сливаются в общую вторичную полость тела — целом. Стенки боковых пластинок дают начало мускульному и соединительнотканному слоям кишечной трубки, листкам брюшины и брыжейке. Из эктодермы образуется поверхностный (эпителиальный) слой кожи, а из энтодермы — слизистая оболочка (эпителий) пищеварительной трубки и ее железы. На переднем конце тела зародыша путем прорыва образуется ротовое отверстие, а на заднем, в области заросшего гастропора, — анальное отверстие.

Характер эмбрионального развития видоизменяется у части рыб, у рептилий и птиц: в связи с резким увеличением в яйце питательных веществ происходит не полное, а лишь частичное дробление яйцеклетки и типичная шарообразная бластула не образуется.

Двигательная система. Основой тела хордового животного служит особого типа двигательная система — миохорд, или мышечно-хордальный комплекс, образованный центральной опорной струной — хордой и прилегающей к ней метамерной мускулатурой, состоящей из

мышечных сегментов — миомеров, разделенных соединительноткан-ными перегородками — миосептами. Тесная связь гибкого внутреннего скелета с мускулатурой обеспечивает эффективное движение. Одновременно формируется веретенообразная форма тела, гидродинамически наиболее выгодная для активно двигающегося в воде животного (рис. 7).

Образование миохорда оказалось конструктивно удачным решением, предопределившим дальнейшую прогрессивную эволюцию хордовых. Его последующие перестройки (замещение хорды позвоночным столбом, усложнение мускулатуры и т. п.) при сохранении принципиальной схемы позволили повысить интенсивность движения и увеличили общую подвижность. Даже на суше осевой скелет с парными конечностями позволил эффективно преодолеть силы гравитации, обеспечить появления бегающих, прыгающих, роющих, лазающих и летающих позвоночных животных. Совершенствование двигательной и опорной функции миохорда способствовало заселению хордовыми животными (подтипом позвоночные) пригодных для жизни участков Земли: биотопов суши, включая почву, нижних слоев воздуха и практически всех водных биотопов. Одновременно шло увеличение размеров тела: по абсолютным размерам хордовые значительно крупнее животных других типов. Даже гигантские осьминоги и кальмары (из головоногих моллюсков) уступают по величине наиболее крупным рыбам, китам и ископаемым ящерам.

Биохимические особенности. Развитие двигательных способностей в типе хордовых животных обусловлено не только совершенствованием строения, но и изменением физиолого-биохимических механизмов. У всех животных необходимая для работы мышц энергия передается с помощью аденозинфосфорных кислот. Богатая энергией аденозинтрифосфорная кислота (АТФ) отдает ее сократимым белкам мышц, превращаясь в обедненную энергией аденозиндифосфорную кислоту (АДФ). АДФ вновь «заряжается» энергией, освобождаящейся при постоянно идущих в организме процессах окисления (дыхания) и частично гликолиза. При продолжительной и напряженной работе мышц необходима постоянная «подзарядка» АДФ за счет веществ — фосфагенов, служащих как бы резервом (запасом) энергии (рис. 8).

У большинства беспозвоночных животных таким веществом в мышцах служит аргининфосфат¹, количество которого в организме сильно меняется, так как аминокислота аргинин используется при биосинтезе белков и у высокоактивных животных не может надежно обеспечить потребности организма. У хордовых животных, включая бесчерепных и большинство оболочников, фосфагеном служит креатинфосфат. Креатин образуется при распаде аминокислот (аргинина, метионина и др.) и выводится из организма с мочой, потом и слюзью. Но, присоединяя богатые энергией молекулы фосфорной кислоты, креатин, аналогично аргинину, превращается в фосфаген, способный отдавать энергию для превращения АДФ в АТФ. Запасы креатина в организме

¹ «Фосфорилированная» (связанная) с остатком фосфорной кислоты — H_2PO_4 аминокислота аргинин.

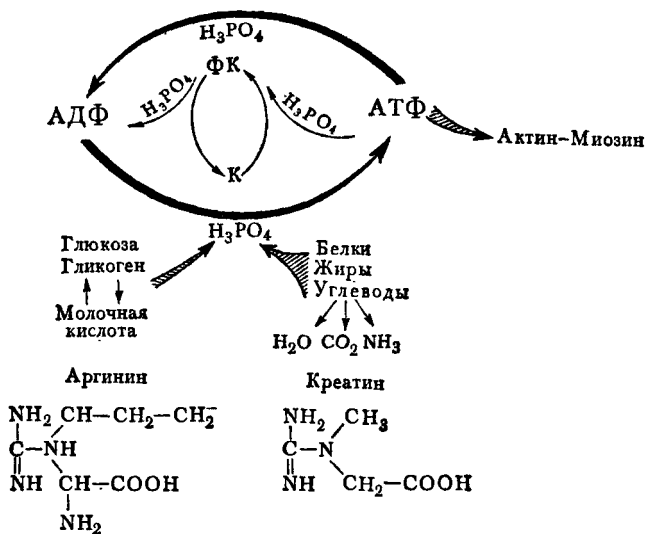


Рис. 8. Схема биохимии мышечного сокращения у позвоночных животных (объяснения в тексте)

относительно постоянны и его использование в качестве фосфагена креатинфосфата представляет известное преимущество для животных с высокой подвижностью. Заметим, что у некоторых асцидий обнаружен лишь аргининфосфат. У полухордовых и некоторых морских ежей есть аргининфосфат и креатинфосфат, у офиур — только креатинфосфат, у голотурий, морских звезд и большинства морских ежей — только аргининфосфат. Встречается креатинфосфат и у некоторых, особенно свободноплавающих полихет. Использование в качестве фосфагена креатинфосфата в разных типах животного царства (хордовые, иглокожие, кольчатые черви) может служить примером конвергентной эволюции биохимических особенностей.

Энергия жизнедеятельности и уровень подвижности определяются интенсивностью окислительных процессов, обеспечиваемых переносом кислорода дыхательными пигментами. У беспозвоночных последние содержат железо (эритрокруорины, гемэритрины, хлорокруорины) или медь (гемоцианины моллюсков, ракообразных и некоторых паукообразных) и обычно имеют высокую молекулярную массу: около 3 млн. эритрокруарин червя *Arenicola*, 6 млн. 680 тыс. — гемоцианин улитки *Helix* и т. д. У большинства низших хордовых (оболочники, бесчерепные), как и у многих беспозвоночных, дыхательных пигментов нет. Лишь у некоторых асцидий (оболочники) в крови находится зеленый пигмент гемованадин; содержание в нем ванадия может достигать 0,2% сухого веса асцидии и значительно превышает концентрацию этого элемента в морской воде. Функция гемованадина остается неизвестной; видимо, она не связана с переносом кислорода.

У всех позвоночных животных (за исключением нескольких видов антарктических рыб) дыхательные пигменты содержат железо: в эри-

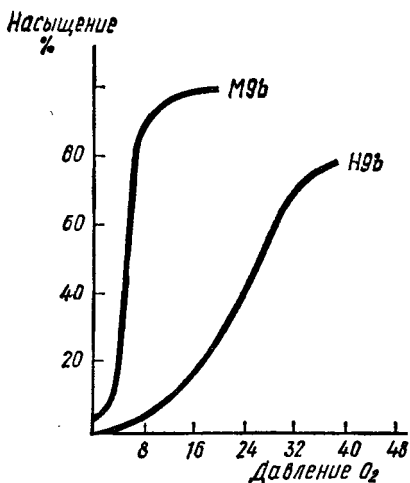


Рис. 9. Диссоциации миоглобина и гемоглобина позвоночных при одинаковых условиях

троцитах крови — гемоглобины, а в красных мышцах — миоглобины. Миоглобин представляет собой мономер с молекулярной массой 17—18 тыс. Молекула гемоглобина построена из четырех таких мономеров (молекулярная масса 68—72 тыс.). Миоглобин обеспечивает накопление запасов кислорода в мышцах и отдает его при недостатке O_2 в мышечной ткани. Гемоглобин крови переносит запасы кислорода по всему организму. В связи с этим кривые диссоциации (отдачи) кислорода у гемоглобина и миоглобина отчетливо различны (рис. 9). Сочетание двух дыхательных пигментов обеспечивает устойчивое снабжение организма кислородом, особенно при значительных мышечных напряжениях.

Повышение уровня окислительных процессов и общей энергии жизнедеятельности связано с совершенствованием органов дыхания. У низших хордовых (многие оболочники, бесчерепные) этому служит увеличение размеров глотки и числа жаберных щелей. У круглоротых образуются жаберные мешки с многочисленными кровеносными капиллярами в их стенках, а у рыб на перегородках между жаберными щелями развиваются жабры. В обоих случаях резко возрастает поверхность соприкосновения капилляров с протекающей водой, что обеспечивает быстрое изъятие кислорода из окружающей среды. Его эффективность увеличивается тем, что ток омывающей жабры воды направлен против тока крови в сосудах жабр («принцип противотока», см. ниже). Образование специальных механизмов, ускоряющих ток воды через жабры (жаберных крышек и др.), развитие добавочных органов дыхания (поглощение кислорода капиллярами кожи, участками ротовой полости, кишечника и др.), увеличивая интенсивность дыхания, в еще большей степени повышают возможности газообмена организма. Переход к дыханию атмосферным кислородом с помощью легких дал возможность позвоночным животным заселить сушу.

Питание и пищеварение последовательно интенсифицируются в ряду хордовых животных. Усиление тока воды и образование слизистой сети в глотке у низших хордовых увеличило улавливание пищевых частиц. У позвоночных животных возник аппарат активного захвата пищи (челюсти, у некоторых групп — и конечности), а совершенствование зрения, обоняния и слуха позволило перейти к активным поискам и добыванию корма. Морфологическая и функциональная дифференцировка пищеварительного тракта привела к появлению в нем «конвейера ферментов»: определенные ферменты размещены в разных участках пищеварительной трубки, последовательно подвер-

гая гидролизу пищевой комок. Это обеспечило специфические для каждого фермента условия и повысило скорость и эффективность пищеварения. Как выросты пищеварительного тракта возникают печень и поджелудочная железа, первая появилась уже у бесчерепных. В печени осуществляется синтез животного сахара — гликогена, креатина и мочевины, идет детоксикация (обезвреживание) чужеродных белков и разрушение старых эритроцитов; образующаяся в печени желчь поступает в кишечник и участвует в омылении (эмульгировании) жиров. В поджелудочной железе образуются пищеварительные ферменты, поступающие по протокам в начальную часть кишечника; она является и железой внутренней секреции, вырабатывающей гормоны инсулин и глюкагон.

Возникновение характерной для хордовых (кроме оболочников) замкнутой кровеносной системы, образование разделенного на камеры сердца и появление эндотелиальной выстилки стенок кровеносных сосудов усилило активную регуляцию и стабильность внутренней среды организма. В эволюционном ряду хордовых животных росла устойчивость осмотического давления, содержания воды, солей, белков; заметно увеличивалось содержание сахаров в плазме крови. В повышении буферности крови (ее способности сохранять определенный уровень рН) важную роль играет соотношение ионов одновалентных и двухвалентных металлов. В крови большинства беспозвоночных отношение $\frac{Na+K}{Ca+Mg}$ колеблется в пределах 1,5—7, тогда как у позвоночных оно значительно выше (10—60). Повышение содержания углеводов в крови сопровождало увеличение подвижности; оно особенно возросло при переходе от экзотермных (пойкилотермных или холодокровных) животных к эндотермным (гомойотермным или теплокровным). Увеличение белков в плазме крови связано с повышением сопротивления инфекциям и усилением механизмов активного иммунитета.

В регуляции и стабилизации внутренней среды важную роль играют органы водного обмена и выделения. У бесчерепных функционирует выделительная система нефридиального типа, напоминающая аналогичную систему кольчатых червей. У позвоночных на той же основе возникают новые органы выделения — почки, выводящие из организма продукты распада и принимающие участие в водном и солевом обмене. В водном обмене и выделении участвуют также жабры, кожа и ее железы.

Усложнение строения организма хордовых сопровождалось усилением регуляции и координации процессов жизнедеятельности с помощью центральной нервной системы и функционально связанной с ней гормональной или химической регуляцией. По сравнению с беспозвоночными обе системы отличаются сложностью.

Нигде в животном царстве не обнаружено такого разнообразия гормонов, работающих интегрированно, как в гормональной системе хордовых и особенно позвоночных (Баррингтон, 1964). Только у них встречаются тиреоидные гормоны (йодированные аминокислоты — йодтиронины, тиреоглобулины). У низших хордовых они выделяются эндостилем глотки, а у позвоночных — образующейся на его месте

щитовидной железой. Йодсодержащие гормоны (тироксин, триодтиронин) регулируют рост, развитие и метаморфоз, поддерживают нормальный уровень функционирования нервной системы и сердечной мышцы, регулируют потребление кислорода тканями, контролируют линьку роговых образований кожи. Гормоны щитовидной железы влияют на секреторную активность коры надпочечников. В свою очередь секреторная активность щитовидной железы находится под воздействием тиреотропного гормона гипофиза.

Стероидные гормоны, выделяемые корой надпочечников и интерстициальной тканью половых желез, регулируют водно-солевой и углеводный обмен, проницаемость клеточных мембран, стимулируют секреторную деятельность желез желудка, регулируют сезонную ритмику половых желез и половое поведение. Мозговое вещество надпочечников выделяет гормоны (адреналин, норадреналин), которые участвуют в передаче нервных импульсов, регулируют силу сокращений мышц сердца, кровеносных сосудов и кишечника, содержание сахаров в крови и тканях и многие другие процессы. Гормоны паращитовидных желез регулируют обмен кальция и фосфора. Островки Лангерганса поджелудочной железы секретируют инсулин и глюкагон, воздействуя на углеводный обмен и содержание сахара в крови.

Особая роль принадлежит гормонам, выделяемым гипофизом. Они регулируют сезонную перестройку метаболизма, размножение, линьку, миграции, спячку. Тиреотропный, или тиреостимулирующий, гормон (ТСГ) стимулирует деятельность щитовидной железы. Гонадотропные гормоны (ГТГ) стимулируют образование и рост половых клеток и гормональную деятельность половых желез, усиливают действие гормонов, определяющих половое поведение, заботу о потомстве и лактацию (у млекопитающих). Антидиуретический гормон (АДГ) стимулирует секрецию гормонов надпочечниками, влияет на всасывание воды в почечных канальцах и на сокращения стенок капилляров. Гормоны роста, или соматотропные гормоны (СТГ), стимулируют рост, ускоряют синтез белков, способствуют росту костей, влияют на гормональную секрецию поджелудочной железы. Аденокортикотропные гормоны (АКТГ) стимулируют секреторную активность коры надпочечников. Меланоцитостимулирующий гормон (МСГ) регулирует образование и распределение пигментов. Гормональная деятельность гипофиза регулируется центральной нервной системой (преимущественно гипоталамусом); на него влияют и гормоны других эндокринных желез.

Совокупность нервных и гормональных механизмов представляют пример кибернетической системы, построенной на отрицательных и положительных обратных связях. Это обеспечивает постоянное приспособление организмов к меняющейся внешней среде и устойчивость их внутренней среды. Функциональная зависимость эндокринных желез друг от друга и регулирующая роль нервной системы создали у хордовых животных механизм, обеспечивающий подготовку и осуществление сезонных явлений: размножения, линьки, миграций, спячки и т. д. Сезонная перестройка обмена веществ и поведения обычно требует времени, растягиваясь на недели и месяцы, но обеспечи-

вает состояние предварительной готовности к приближающимся переменам условий существования. Другие гормоны действуют быстрее. Так, поступление пищи в двенадцатиперстную кишку сразу же вызывает выделение гормонов, стимулирующих поступление в кишечник желчи и ферментов поджелудочной железы.

Неизмеримо быстрее работают механизмы нервной регуляции. Ответ на раздражение занимает доли секунды, что особенно необходимо высоко подвижным организмам, встречающимся со множеством быстро меняющихся условий, событий и явлений. Поэтому развитие подвижности в разных группах хордовых животных идет параллельно с совершенствованием центральной нервной системы и органов чувств.

Центральная нервная система бесчерепных имеет вид трубки. У оболочников трубчатая нервная система с расширением («головным мозгом») в передней части образуется у личинок, но в ходе метаморфоза редуцируется, частично сохраняясь в виде спинного ганглия. У позвоночных нервная трубка дифференцируется на головной и спинной мозг. Число нервных клеток головного мозга огромно и различно в разных классах; у млекопитающих их больше миллиарда. Вместе с рецепторами они создают сложные нейронные цепи, обеспечивающие сбор, передачу и переработку информации о состоянии организма и внешней среды, формируют и передают команды, по которым осуществляются ответные реакции организма.

С развитием центральной нервной системы усложняются органы чувств. У низших хордовых они относительно просты. Рассеянные по поверхности тела чувствующие клетки, глазки Гессе (комплексы из пигментной и чувствующей клеток) в нервной трубке, статисты (органы равновесия оболочников) воспринимают механические, световые и химические сигналы из внешней среды. Чувствующие клетки имеются и во внутренних органах (интерорецепторы). У позвоночных животных сохраняются осязательные, термо- и хеморецепторы в коже, ротовой полости и т. д. Одновременно формируются специальные органы чувств, где наряду с нервными клетками — собственно рецепторами, развиваются так называемые сервомеханизмы — структуры, обеспечивающие отбор биологически важных сигналов и их усиление, что увеличивает возможность ориентации в окружающей среде. Такковы сложные камерные глаза, органы слуха, органы обоняния, боковой линии (у водных животных) и др. Как правило, органы чувств парные, что отвечает принципу двухсторонней симметрии и увеличивает их разрешающую способность при ориентации в пространстве.

Значение хордовых животных для человека

В современной фауне тип хордовые занимает всего около 3% общего числа видов животных (15 классов из 70). Но в биосфере хордовые животные представляют одну из наиболее влиятельных групп организмов. Особенно существенна роль высших хордовых — позвоночных животных, которые в биоценозах моря и суши обычно занимают завершающие звенья в цепях питания. Будучи конечными потребителями растений и низших животных, вместе с членистоногими и немно-

гими моллюсками (головоногими) они оказывают существенное влияние не только на численность и ее изменения, но и на эволюцию партнеров по сообществам — растений и животных. Так, причудливая форма, окраска и запахи цветов, вкусовые качества плодов и защитные приспособления (шипы и др.) исторически могли возникнуть под воздействием позвоночных, насекомых и некоторых других беспозвоночных.

Позвоночные, особенно теплокровные (птицы, млекопитающие), обладают относительно устойчивым и высоким уровнем метаболизма, что увеличивает их значение в круговороте веществ. Так, при температуре 15—20° С мелкие грызуны и птицы потребляют по сравнению с беспозвоночными животными примерно в 400 раз больше кислорода (на единицу массы). Позвоночные животные, совершая регулярные миграции нередко на сотни и тысячи километров, перемещают большие массы органического вещества в пределах биосферы.

Велико значение позвоночных и в жизни человека. Среди одомашненных видов они составляют 80%. Промысел рыб, диких птиц и млекопитающих дает значительную долю белка и животного сырья. Многие виды позвоночных — вредители, нападающие на домашних животных, повреждающие посевы сельскохозяйственных и лесных культур, вредящие продовольственным запасам и т. п. Некоторые птицы и млекопитающие хранят в природных условиях и передают человеку опасные заболевания: чуму, туляремию, энцефалиты, лептоспирозы, лейшманиозы, спирахитозы и многие другие. Другие виды животных приносят пользу, ограничивая численность вредителей и хранителей инфекций; они способствуют повышению устойчивости природных и искусственных биоценозов.

Большая изменчивость и широкая адаптивная радиация хордовых (по сравнению с другими типами) позволяет показать значение преобразования морфологических структур, связанных с ними функций и поведения в изменении взаимоотношений со средой и эволюционном процессе. Материалы по хордовым животным во многих случаях послужили основой для разработки биологических теорий и представлений в систематике и биогеографии, морфологии и палеонтологии.

НИЗШИЕ ХОРДОВЫЕ, ИХ ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ

Осевой скелет низших хордовых — хорда — существует в течение всей жизни (бесчерепные) или только у личинок (оболочники — личиночордовые). Питаются пассивно, фильтруя воду и собирая пищу в большой глотке, на дне которой имеется выделяющий слизь и гормоны орган — эндостиль. Нервная трубка со слабо намеченным разделением на головной и спинной мозг. У взрослых оболочников она редуцируется; сохраняется лишь нервный ганглий и связанные с ним невральная железа и тяж.

Низшие хордовые — только морские животные — включают два подтипа: бесчерепные (*Acrania*) и оболочники (*Tunicata*, или *Urochordata*).

Не имеющие твердого скелета оболочники и бесчерепные не сохранились в ископаемых остатках. Однако сравнительно-анатомические и эмбриологические исследования, среди которых особо надо отметить работы А. О. Ковалевского и А. Н. Северцова, позволяют с достоверностью предполагать, что предки хордовых были ограниченно подвижными, ползающими придонными, двухсторонне-симметричными животными с хордой по всей длине тела, нерасчлененной на отделы нервной трубкой и сегментированной мускулатурой. Число сегментов тела было относительно небольшим, как и число жаберных щелей. Питались они пассивно, фильтруя воду.

Их дальнейшая эволюция, видимо, шла тремя путями. Особи одной ветви первичных бесчерепных, увеличивая подвижность и приобретая способность к активному питанию, перешли к нектонному образу жизни и дали начало позвоночным животным.

Представители другой ветви сохранили донный образ жизни, но выработали приспособления для закапывания в грунт и в связи с этим упростили исходную организацию. Видимо, часть из них приспособилась к лежанию на боку. Поэтому их ротовое и анальное отверстия сместились на нижнюю, левую сторону, а жаберные щели на верхнюю (правую) сторону. Отражением этой филогенетической стадии может быть асимметрия личинки ланцетника и асимметричные ланцетники семейства *Erigonichtidae*. Развитие миохордального комплекса позволило им увеличить подвижность, а разрастание глотки, увеличение числа жаберных щелей и развитие атриальной полости дали возможность перейти к жизни в грунте, сохранив пассивный характер питания. Увеличение воздействия хищников в биоценозах того времени могло способствовать таким преобразованиям. В результате эта ветвь

уцелела до наших дней в виде бесчерепных, освоивших относительно простые биоценозы песчаных грунтов, где им не противостояли ни сильные конкуренты, ни опасные враги. Небольшое число видов современных бесчерепных, ограниченность освоенных ими морских биотопов отражает противоречивость их организации: архаичный пассивный характер питания при довольно высокой подвижности.

Наконец, какие-то примитивные бесчерепные, видимо, уже на раннем этапе эволюции перешли к донному, но сидячему образу жизни на твердых грунтах. Образование на поверхности тела мощной туники защитило сформировавшихся на этом эволюционном направлении асцидий от большинства врагов, а развитие эффективного фильтровального аппарата обеспечило получение пищи при неподвижном образе жизни и пассивном характере питания. Эти адаптивные особенности вырабатывались путем регрессивной эволюции, в ходе которой строение взрослых животных упростилось (исчезла хорда и нервная трубка, редуцировались органы чувств и т. д.). Наличие подвижной, более сложной по строению личинки (имеет хорду, нервную трубку и т. д.; см. ниже) позволяло асцидиям расселяться, а способность к бесполому размножению (почкованием) дала возможность быстро заселять занятые участки. Все это обеспечило им более устойчивое, по сравнению с современными бесчерепными, положение в морских биоценозах. О процветании этой древней группы свидетельствует большое число ныне живущих видов асцидий (около 1 тыс.) Но жизненная форма асцидии оказалась конструктивно способной перейти и к подвижному образу жизни, использовав реактивное движение (огнетелки, сальпы, аппендикулярии).

ПОДТИП 1. БЕСЧЕРЕПНЫЕ — ASCRANIA

Мелкие морские, иногда проникающие в эстуарии животные, по форме напоминающие рыбок. Сохраняют все основные признаки хордовых животных: имеется внутренний скелет (хорда) и нервная система в виде трубки; глотка прободена отверстиями и служит органом дыхания, в пищеварительной трубке имеется печеночный вырост. Подтип объединяет 30—35 видов, составляющих один класс — головохордовые.

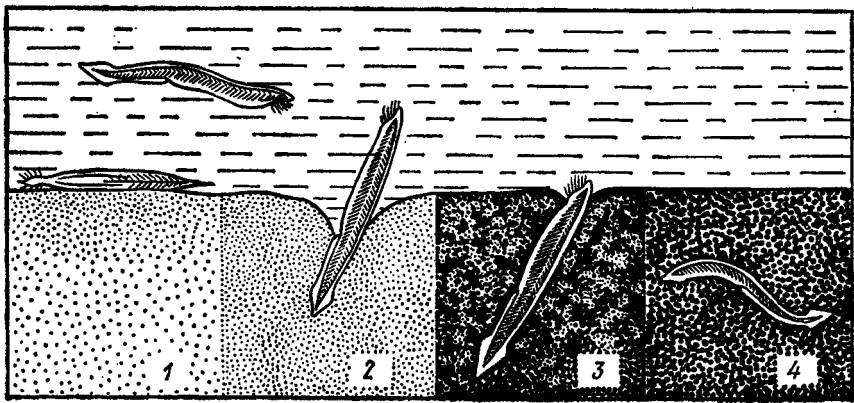
КЛАСС ГОЛОВОХОРДОВЫЕ — CEPHALOCHORDATA

Включает три семейства. Сем. Branchiostomidae объединяет около 20 видов типичных ланцетников; они имеют симметричное строение и достигают 6—8 см длины. Сем. Epigonichtidae включает несколько видов мелких ланцетников (длина до 5 см), отличающихся асимметричным строением: половые железы располагаются только на правой стороне тела, а правая метаплевральная складка переходит в подхвостовой плавник. Семейство Amphioxidae состоит из нескольких видов мелких (до 1,5 см) пелагических ланцетников с личиночными чертами строения. У них отсутствует атриальная полость, ротовое отверстие лежит на левой стороне, лишь один ряд жаберных отверстий расположен на брюхе; глотка, как у миног, разделена на пищеводный (спинной) и дыхательный (брюшной) отделы. Предполагают, что, возможно, это личинки каких-то Epigonichtidae, не прошедшие метаморфоз: у них не обнаружены половые железы. Это семейство изучено слабо.

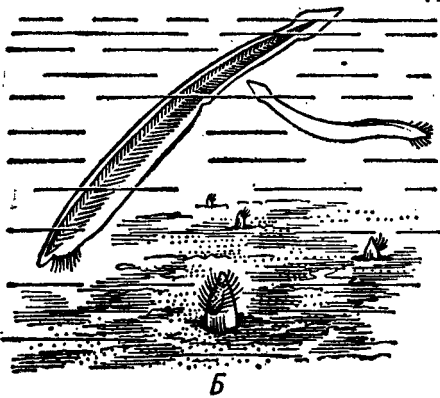
Хорошо известны ланцетники р. *Branchiostoma*. Они живут на дне, преимущественно на глубинах 10—30 м. Чаще держатся на песчаных участках, зарываясь в грунт и выставив наружу переднюю часть тела (рис. 10). Реже встречаются на илистых или глинистых грунтах; на таких участках животные лежат на поверхности. Ланцетники совершают сезонные перемещения. Так, у берегов штата Джорджия (США) на глубинах 20 м в июне — июле обнаруживают огромные скопления *Branchiostoma caribaena* в 1300—1400 особей на 1 м². К ноябрю их численность уменьшается до 100 животных и продолжает сокращаться до весны, вновь увеличиваясь летом.

Удлиненное, сжатое с боков полупрозрачное тело ланцетника окаймлено плавниковой складкой: от переднего конца тела она идет по спинной стороне (здесь ее называют спинным плавником), плавно переходит в ланцетовидный хвостовой плавник и далее продолжается как подхвостовой плавник; от предротовой воронки по бокам брюшка тянутся правая и левая метаплевральные складки, сливающиеся с подхвостовым плавником.

Кожа ланцетника образована однослойным эпителием (эпидермисом) и подстилающим его тонким слоем студенистой соединительной ткани — кориумом. Выделения эпидермальных желез образуют тонкую поверхностную пленку (кутикулу из мукополисахаридов), предохраняющую нежную кожу от повреждений частицами грунта.



А



Б

Рис. 10. Поведение ланцетника.
А — на разных грунтах (по Веббу
и Хиллу, 1958); Б — плавание и
питание (по Невман):

1 — ил, 2 — мелкий песок, 3 — сме-
шанный песок, 4 — крупный песок

От переднего до заднего конца тела тянется хорда, или нотохорд, у ланцетников представленная уникальным образованием, не встречающимся у других хордовых (Guthrie, Banks, 1970). Хорда образуется из энтодермы, отшнуровываясь от спинной стороны первичной кишки, прилегающей к миогенному (образующему мышцы) комплексу. Нотохорд ланцетника — сложная система поперечных мышечных пластинок, окруженных соединительнотканной оболочкой (рис. 11). Пластинки на большом протяжении изолированы друг от друга и только местами соединяются тонкими поперечными выростами. Нотохорд действует как мускульный орган: сокращение мышц увеличивает его жесткость; нотохорд ведет себя как гидростатический скелет. Активации нотохорда предшествует возникновение потенциалов в гигантских нервных волокнах Роон-Боардовских клеток нервной трубки (см. ниже).

К хорде прилежит 50—80 мышечных сегментов — миомеров, разделенных соединительными перегородками — миосептами (рис. 12 и 13). Миомеры состоят из поперечнополосатых мышц. Миосепты сливаются с оболочкой хорды и соединительнотканном слоем кожи. Каждый миомер имеет форму половины конуса с вершиной, входящей в выемку впереди

лежащего миомера. Это обеспечивает связь миомеров друг с другом и хордой. Миомеры одной стороны смещены на половину сегмента по отношению миомеров другой стороны: мио-септа располагается против середины миомера противоположной стороны (асимметрия мускулатуры). Сокращение миомеров последовательно изгибает тело в горизонтальной плоскости (червеобразное, или ундулирующее, движение; рис. 14). Упругие лопасти хвоста при таком движении, изгибаясь, работают как гребной винт, толкая тело вперед.

Центральная нервная система представлена толстой нервной трубкой, лежащей над хордой (см. рис. 12 и 13); ее передний конец немного не доходит до конца хорды (отсюда название класса «головохордовые»: передний конец хорды выдается за передний конец нервной трубки). Внешне нервная трубка не делится на головной и спинной мозг, но во внутреннем строении и функциях различия существуют: головной конец нервной трубки (протяженностью примерно на два сегмента) оказывает регулирующее влияние на всю рефлекторную деятельность животного. Разрушение передней части нервной трубки приводит к нарушению координации движений; узкая полость нервной трубки — невроцель — образует здесь небольшое расширение, которое считают зачатком (или остатком?) мозгового желудочка. У личинки эта полость отверстием (невропором) соединена с лежащей на поверхности тела ямкой Келликера (органом обоняния); позже невропор зарастает. На дне этого расширения обособляется воронка — скопление реснитчатых и секреторных клеток, видимо, рецептора движения или зачатка гипофизарной системы; по-видимому, она не является аналогом воронки промежуточного мозга позвоночных. В стенках головного отдела есть скопления особых ганглионарных клеток, а в передней части расположено пигментное пятно (непарный «глазок»). Его функция не выяснена; предполагают, что это остаток органа равновесия. От переднего конца нервной трубки отходит две пары чувствующих головных нервов, иннервирующих передний конец тела.

В остальной части нервной трубки в каждом сегменте тела отходят по две пары (правая и левая) нервов: спинных и брюшных (рис. 15, 1 и 2). Двигательный брюшной нерв начинается несколькими корешками

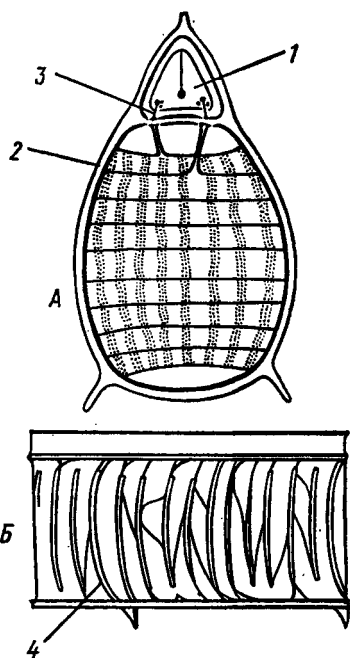


Рис. 11. Структура хорды ланцетника (по Гутрие и Байксу, 1970). Поперечный (А) и продольный (Б) разрезы:

1 — нервная трубка, 2 — оболочка, 3 — мотонейрон, 4 — мышечная пластинка

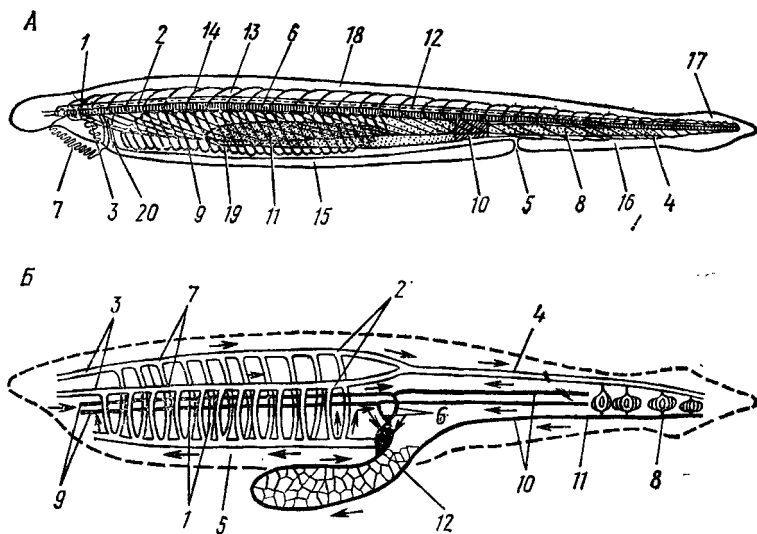


Рис. 12. Строение ланцетника:

А — общая схема: 1 — ямка Гатчека, 2 — глазки Гессе, 3 — мерцательный орган, 4 — анальное отверстие, 5 — атриопор, 6 — хорда, 7 — окологоротовые шупальцы, 8 — кишка, 9 — эндостиль, 10 — желудок, 11 — печеночный вырост, 12 — нервная трубка (спинной мозг), 13 — миомер, 14 — миосепта, 15 — метаплевральная складка, 16 — подхвостовой плавник, 17 — хвостовой плавник, 18 — спинной плавник, 19 — жаберная щель, 20 — парус;

Б — кровеносная система: 1 — приносящие жаберные артерии, 2 — выносящие жаберные артерии, 3 — сонные артерии, 4 — спинная аорта, 5 — брюшная аорта, 6 — Кювьеровы протоки, 7 — корни спинной аорты, 8 — хвостовая вена, 9 — передние кардинальные вены, 10 — задние кардинальные вены, 11 — подкишечная вена, 12 — воротная вена печени

и ветвится в миомере. Спинной нерв отходит одним корешком и включает как чувствующие волокна (ветвятся преимущественно в коже), так и двигательные (оканчиваются в мускулатуре внутренних органов). Нервы правой и левой сторон как бы сдвинуты на половину метамера. На уровне спинного нерва правой стороны отходит брюшной нерв левой стороны и т. д. Положение нервов отвечает расположению правых и левых миомеров.

В каждом сегменте нервной трубки имеются нервные клетки, образующие рефлекторные дуги и нейроны, связывающие его правую и левую стороны. Очень характерны так называемые Роон-Боардовские клетки, дендритами связанные с чувствующими нервами от кожи, а аксонами с вышележащей Роон-Боардовской клеткой; они обеспечивают проведение импульсов в передний мозг. Кроме того, в 6—11-м и 39—61-м сегментах нервной трубки ланцетника есть гигантские нервные клетки Овсянникова-Родэ, осуществляющие межсегментные цепные связи от головы к хвосту (вверху нервной трубки) и обратно (внизу нервной трубки). Вместе с ганглиозными клетками головного отдела они координируют работу миохордального комплекса, обеспечивая все формы несложного поведения животного: уплывает от опасности и закапывается в грунт, принимает наиболее выгодное положение на разных типах грунта и др. Однако центральная нервная система

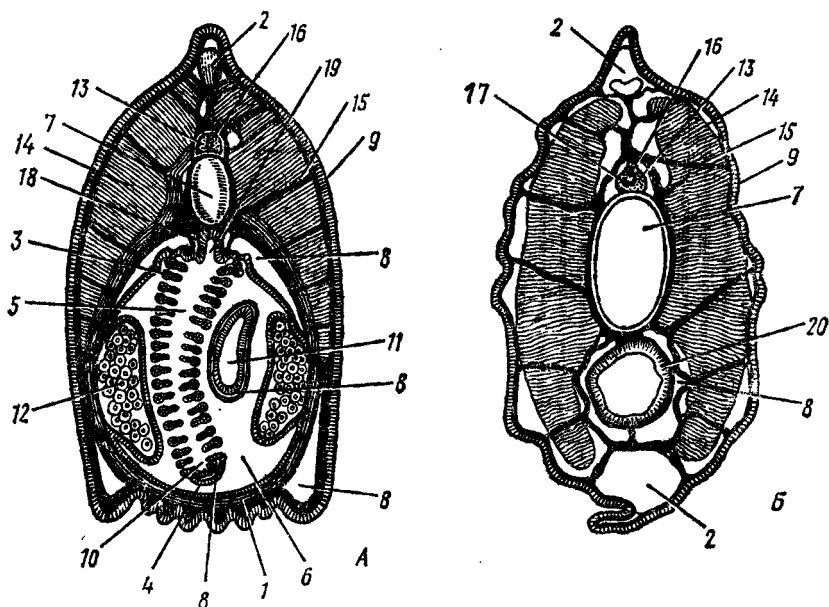


Рис. 13. Поперечный разрез в жаберной области (А) и позади атриопора (Б):

1 — брюшная мускулатура, 2 — плавниковая камера, 3 — жаберная дужка, 4 — брюшная аорта, 5 — ротоглоточная полость, 6 — атриальная полость, 7 — нотохорд (хорда), 8 — целом, 9 — кожа, 10 — эндостиль, 11 — печеночный вырост, 12 — гонада, 13 — нервная трубка (спинной мозг), 14 — мюмер, 15 — миоцелла, 16 — невроцель, 17 — глазки Гессе, 18 — корни спинной аорты, 19 — наджаберная борозда, 20 — кишечная трубка

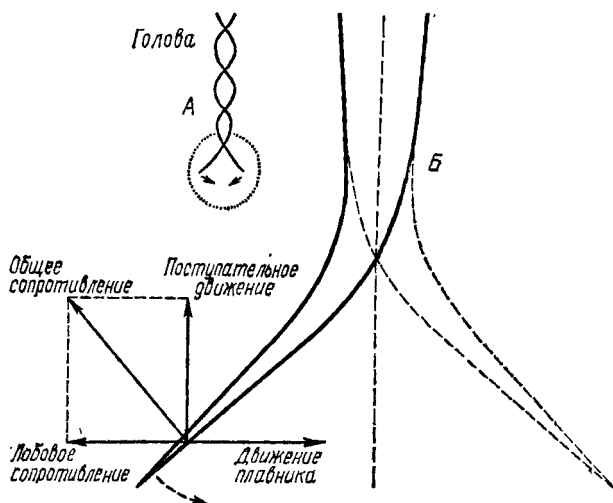


Рис. 14. Перемещение ланцетника. А — движение тела; Б — движение хвостового отдела.

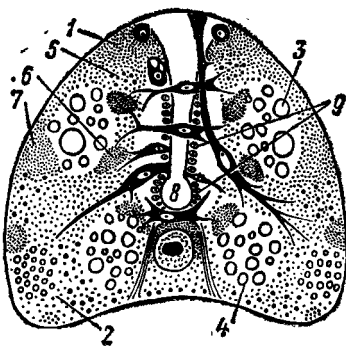


Рис. 15. Поперечный разрез нервной трубки ланцетника:

1 — спинные корешки, 2 — брюшные двигательные корешки, 3 — восходящие и 4 — нисходящие волокна (аксоны) клеток Родэ-Овсянникова, 5 — межсегментные связи, 6 — латеральные (право-левые) связи, 7 — висцеральные чувствующие волокна, 8 — полость нервной трубки, 9 — глазки Гессе (по Волье, 1960)

современного ланцетника, как указывают рудименты в ее головной части, у предков, видимо, была сложнее, что связано с их более активным образом жизни.

Органы чувств ланцетника просты. Механические (тактильные) ощущения воспринимаются нервными окончаниями в поверхностном слое кожи. Там же располагаются инкапсулированные нервные клетки, воспринимающие химические раздражения; они выстилают и ямку Келликера. В нервной трубке, преимущественно в области невроцеля, расположены глазки Гессе, состоящие каждый из чувствующей клетки, к которой прилежит вогнутая пигментная клетка. Проходящие через полупрозрачные ткани животного световые лучи улавливаются глазками Гессе. Последние работают как фотореле, регистрируя, какая часть тела животного погружена в грунт.

Многие нервные клетки ланцетника выделяют вещества (нейросекреты), участвующие в передаче нервного импульса. Интенсивная секреторная деятельность наблюдается в больших дорзальных клетках, в глазках Гессе и гигантских клетках Овсянникова-Родэ.

Образование миохордального комплекса, особенности нервной системы и органов чувств обеспечило возрастание подвижности бесчерепных. Потрясенный ланцетник, вырываясь из грунта, быстро проплывает небольшое расстояние и вновь закапывается. Питание остается пассивным, и большая подвижность не используется для активных поисков и сбора пищи, но она обеспечивает сезонные миграции протяженностью в несколько километров.

На переднем конце тела расположена предротовая воронка с венчиком щупалец (см. рис. 12). В ней находится ротовое отверстие, окруженное парусом — мускулистой перегородкой, на передней поверхности которой размещаются тонкие лентовидные выросты мерцательного органа, а на задней — обращенные в полость глотки короткие щупальцы паруса; последние препятствуют попаданию в глотку слишком крупных пищевых частиц. Ротовое отверстие ведет в огромную глотку, стенки которой пронизаны — более сотни пар — жаберными щелями. Они отделены друг от друга тонкими межжаберными перегородками, покрытыми реснитчатым эпителием. Жаберные щели ведут в атриальную полость, открывающуюся наружу атриопором (см. рис. 12, А—5). Вода через рот поступает в глотку, проходит через жаберные щели в окружающую глотку атриальную полость и через атриопор выводится наружу. Ток воды создается движением выростов мерцательного органа и колебаниями ресничек, покрывающих межжаберные перегородки. На дне глотки лежит эндостиль — желобок,

выстланный железистым и реснитчатым эпителием (см. рис. 13, А—10). От переднего конца эндостилиа идут две полоски реснитчатого эпителия; обогнув ротовое отверстие, они сходятся у начала наджаберной борозды, лежащей на спинной стороне глотки (см. рис. 13, А—19). Клетки эндостилиа выделяют слизь. Мерцанием ресничек эндостилиа и межжаберных перегородок она гонится к наджаберной борозде, по пути обволакивая и увлекая вверх попавшие в глотку с током воды пищевые частицы. Реснитчатый эпителий наджаберной борозды направляет слизь с захваченными пищевыми частицами назад, где она попадает в начало кишечника.

Резко сужаясь на заднем конце, глотка переходит в относительно короткую кишку (см. рис. 12), заканчивающуюся анальным отверстием. От ее начальной части, сразу же за глоткой, отходит направленный вперед печеночный вырост; его стенки выделяют пищеварительные ферменты. Переваривание пищевых частиц происходит как в полости печеночного выроста, так и по всей длине кишечника (рис. 16, Б). Большой объем фильтруемой воды обеспечивает получение достаточного количества пищи при таком пассивном характере питания.

Кровеносная система бесчерепных замкнута и кровь движется только по сосудам, имеющим собственные стенки (см. рис. 12, Б). В общей схеме она близка к кровеносной системе водных позвоночных, но отличается отсутствием сердца. Под глоткой проходит крупный сосуд — брюшная аорта *aorta ventralis*, по которой венозная кровь течет к переднему концу тела. От нее отходит более сотни — по числу межжаберных перегородок — жаберных артерий. Ток крови создается пульсацией брюшной аорты и оснований жаберных артерий. Жаберные артерии впадают в парные корни спинной аорты, дающие вперед две короткие веточки — сонные артерии. Они снабжают кровью передний конец тела. У заднего края глотки парные корни сливаются в спинную аорту *aorta dorsalis*, идущую под хордой до конца

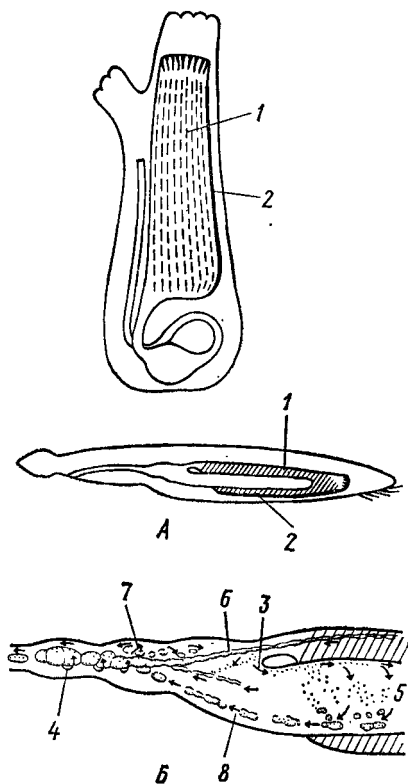


Рис. 16. Пищеварительная система ланцетника. А — Сходство с асцидиями (по Баррингтону, 1964); Б — средняя часть пищеварительной трубки и сложное движение в ней пищеварительных частиц (стрелки):

1 — глотка, 2 — эндостиль, 3 — вынос пищевых частиц в печеночный вырост, 4 — перемешивание пищи с ферментами, 5 — обработка пищи в печеночном выросте, 6 — боковой реснитчатый тракт, 7 — средняя кишка, 8 — вентральный поток из печеночного выроста в среднюю кишку

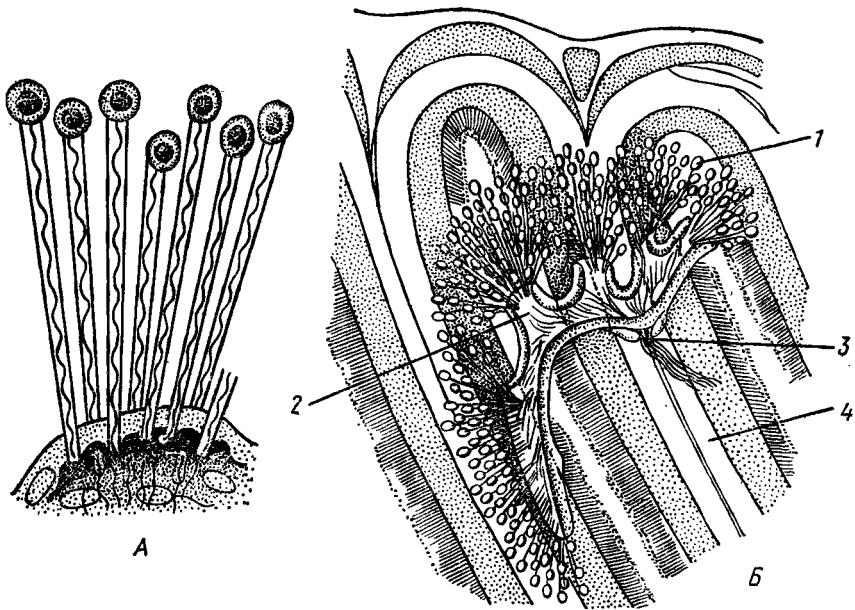


Рис. 17. Нефридий (выделительный каналец) ланцетника. Часть нефридия с семьей соленоцитами (А) и каналец с нефростомами (Б):

1 — булавовидные клетки-соленоциты, 2 — отверстия в полость тела (целом), 3 — отверстие в атриальную полость (с зоной мерцательных волосков), 4 — жаберная щель

хвоста; по отходящим от нее артериям кровь поступает во все участки тела.

Пройдя систему капилляров, венозная кровь от стенок кишечника собирается в непарную подкишечную вену, идущую к печеночному выросту. Там, вновь распадаясь на капилляры, она образует воротную систему печени. Капилляры печеночного выроста вновь сливаются в короткую печеночную вену (*vena hepatica*), впадающую в небольшое расширение — венозный синус (*sinus venosus*). От переднего и заднего конца тела кровь собирается в парные передние и задние кардинальные вены (*venae cardinales anterior et posterior*). С каждой стороны они сливаются в правый и левый кювьеровы протоки (см. рис. 12, Б—9), впадающие в венозный синус. От венозного синуса начинается брюшная аорта. Таким образом, у бесчерепных лишь один круг кровообращения. Их кровь бесцветна и не содержит дыхательных пигментов. Малые размеры животного и тонкая кожа позволяют насыщать кровь кислородом не только в жаберных артериях, но и во всех поверхностных сосудах тела. Благодаря этому насыщенность кислородом крови в артериях и венах сходна.

Выделительная система бесчерепных похожа на нефридиальную систему кольчатых червей. Над глоткой лежат около ста пар нефридиев. Нефридий представляет собою короткую, сильно изогнутую трубку (рис. 17), отверстием открывающуюся в атриальную полость над вершиной жаберной щели. Почти вся трубка нефридия вдается в полость

тела — целом (остатки целома сохраняются у ланцетника в виде двух полостей по бокам верхнего отдела глотки, в основании эндостия и метаплевральных складок). На этой части трубки имеются несколько отверстий — нефростом, каждое из которых замкнуто группой специальных клеток — соленоцитов. Соленоцит — булавовидная клетка; в ее длинной ножке имеется узкий канал, внутри которого находится мерцательный волосок. В стенках тела у нефридиев располагаются клубочки капилляров. Продукты распада через эти клубочки фильтруются в полость целома, а оттуда проникают в тело соленоцита и в канал в его ножке; мерцательная ресничка облегчает стекание продуктов распада из канала соленоцита в просвет нефридиальной трубки, откуда они через отверстие выделяются в атриальную полость и с постоянно идущим через нее током воды выводятся наружу. Такой тип выделения возможен лишь при относительно невысоком уровне обмена веществ, характерном для бесчерепных.

Ланцетник и другие бесчерепные раздельнополы: у каждой особи развиваются яичники либо семенники, внешне похожие: это округлые вздутия на стенке тела, примыкающей к атриальной полости (см. рис. 13, А—12). У каждой особи развивается около 25 пар половых желез. Они не имеют протоков, и зрелые половые клетки выпадают в атриальную полость через разрыв стенки половой железы; подхватываются там током воды и через атриопор выводятся наружу. Выделение зрелых половых продуктов обычно происходит сразу после захода солнца. Подобная синхронность облегчает оплодотворение, которое всегда происходит в воде, вне материнского организма.

Индивидуальное развитие ланцетника типично для хордовых, в том числе и низших позвоночных (с. 20). Его начальные стадии протекают быстро. Оплодотворенное яйцо (диаметр около 0,1 мм) испытывает полное и почти равномерное дробление (см. рис. 6), в результате которого образуется шаровидная бластула. Через 5—8 ч после оплодотворения начинается инвагинация: формируется двухслойная гастрюла. В период 12—24 ч происходит образование мезодермы (среднего зародышевого листка) и дальнейшая дифференцировка зародыша; формируются нервная трубка, хорда, целомические мешки. Целомические мешки образуются не одновременно, а последовательно спереди назад. Разрастаясь, каждый из них подразделяется на лежащий по бокам хорды и нервной трубки толстостенный сомит и ниже расположенную тонкостенную боковую пластинку. Дифференцируясь, стенки сомитов образуют соединительнотканную оболочку хорды и нервной трубки, миомеры и соединительнотканый слой кожи — кутис. Стенки боковых пластинок дают листки брюшины и мускулатуру кишки, а слившиеся полости боковых пластинок превращаются во вторичную полость тела — целом.

На этой стадии в возрасте около суток зародыш разрывает оболочку яйца и выходит в воду в виде личинки длиной около 3 мм. Она плавает в толще воды с помощью покрывающих тело ресничек. Через 30—36 ч после вылупления на левой стороне переднего конца тела образуется углубление, в которое позже прорывается полость кишечника; так асимметрично закладывается ротовое отверстие (рис. 18). На брюшной

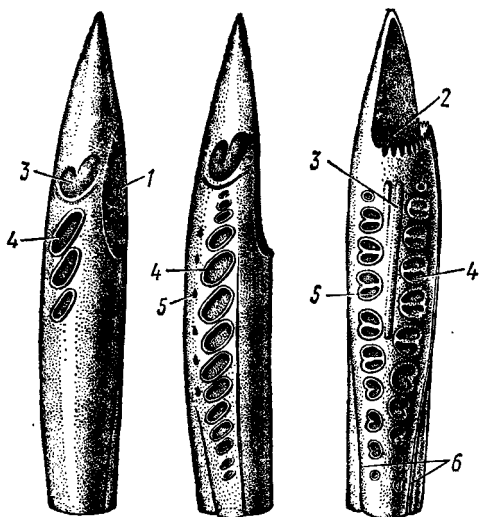


Рис. 18. Развитие жаберных щелей у личинки ланцетника (по Деляжу и Эруару):

1 — закладка предротовой ямки, 2 — закладка рта и личиночный рот, 3 — зачаток эндостила, 4 — закладка жаберных щелей левой стороны, 5 — то же, правой стороны, 6 — метаплевральные складки, разрастание которых образует атриальную полость

прорыва новых жаберных отверстий и деления образовавшихся щелей на две выростом их верхней стенки (рис. 18). По бокам тела, над жаберными щелями образуются продольные выросты — метаплевральные складки. Разрастаясь книзу и навстречу друг другу, они смыкаются под брюшком животного, образуя атриальную полость. В виде слепых выростов стенок тела у верхней части глотки возникают нефридии, позже прорывающиеся в атриальную полость.

Личиночная стадия продолжается около 3 месяцев. Все это время личинка плавает в толще воды, перемещаясь при помощи колебательных движений ресничек эпидермиса, а позже — и движений хвоста. Она заглатывает не только мелких, но и довольно крупных планктонных животных, т. е. ведет в какой-то степени хищный образ жизни. Затем личинка опускается на дно; вокруг ротового отверстия формируется околоротовая воронка с венчиком щупалец и образуются зачатки половых желез. К концу первого года жизни ланцетник достигает 3 см длины, к концу второго — 4, третьего — 5—6, четвертого — 7—8 см. Половозрелость наступает на 2—3-м году жизни.

Свободно плавающий образ жизни личинки, ее активное питание и более сложная морфология (в частности, наличие не только соматической, но и внутренностной мускулатуры) позволяют считать, что личиночная организация ланцетников ближе к гипотетическому предку позвоночных животных, нежели строение взрослых. Упрощение организации современных взрослых ланцетников, очевидно, связано с переходом к жизни в грунте и пассивному питанию (Webb, 1969).

стороне тела, позади ротового отверстия возникает первая, а затем последовательно еще 14 жаберных щелей, позднее перемещающихся на правую сторону. На правой стороне дорзальнее переместившихся щелей прорываются 8 новых жаберных щелей. Далее нижний (ранее образовавшийся) ряд щелей вновь смещается на брюхо, при этом число жаберных щелей также сокращается до 8, и потом на левую сторону. Одновременно ротовое отверстие перемещается на брюшную сторону, и личинка становится симметричной. К этому времени прорывается анальное отверстие, а на дне глотки формируется эндостиль, после этого личинка начинает питаться. Число жаберных щелей увеличивается за счет

ПОДТИП 2. ОБОЛОЧНИКИ, ИЛИ ЛИЧИНОЧНОХОРДОВЫЕ, — TUNICATA, SEU UROCHORDATA

Оболочники — рано отделившаяся от основного ствола и наиболее уклонившаяся ветвь хордовых животных, развивавшаяся в основном по пути морфологически регрессивной эволюции. Типичные признаки хордовых четко выражены лишь на личиночной стадии. Распространены только в морях. Часть видов ведет неподвижный (сидячий) образ жизни, другие медленно перемещаются в толще воды. Тело покрыто оболочкой или туникой. Питаются пассивно, профильтровывая большие массы воды. Кровеносная система незамкнутая, лакунарного типа. Гермафродиты; большая часть видов способна и к бесполому размножению почкованием.

Подтип включает три класса: асцидий (Ascidiae), сальп (Salpae) и аппендикулярий (Appendiculariae).

КЛАСС АСЦИДИИ — ASCIDIAE

Встречаются одиночные и колониальные асцидии (в последнем случае отдельные животные более или менее тесно соединены друг с другом). По внешнему облику одиночная асцидия напоминает двугорлую банку (рис. 19), плотно прикрепленную основанием к субстрату и имеющую два отверстия — ротовой и клоакальный (атриальный) сифоны. Тело снаружи покрыто туникой, обладающей сложной структурой: она одета тонкой, обычно твердой кутикулой, под которой лежит плотная фиброзная сеть, содержащая клетчаткоподобное вещество — туницин¹ и кислые мукополисахариды. Туника выделяется эпителием и обычно пропитывается неорганическими солями, превращаясь в упругую и плотную защитную оболочку. В нее проникают отдельные эпителиальные и мезенхиматозные клетки, нередко и кровеносные сосуды. У одних видов асцидий туника тонкая, гладкая, полупрозрачная, иногда студенистая или желеобразная, у других — толстая, бугристая. У асцидий *Siona* оболочка образована тремя слоями волокон; в ее составе около 60% туницина, 27% белковых и 13% неорганических веществ. У части видов туника плотно прилегает к эктодерме, у других — срастается с ней лишь по краям сифонов.

Под туникой лежит мантия или кожно-мышечный мешок из однослойного кожного эпителия (эктодермы) и сросшихся с ним двух-трех слоев продольных и поперечных мышечных пучков, лежащих в рыхлой соединительной ткани. В области сифонов расположены особые кольцевые пучки мышц, закрывающие и открывающие эти отверстия. Сокращение и расслабление мантийной мускулатуры наряду

¹ Это единственный в мире животных случай образования большого количества вещества, близкого к растительной клетчатке (целлюлозе).

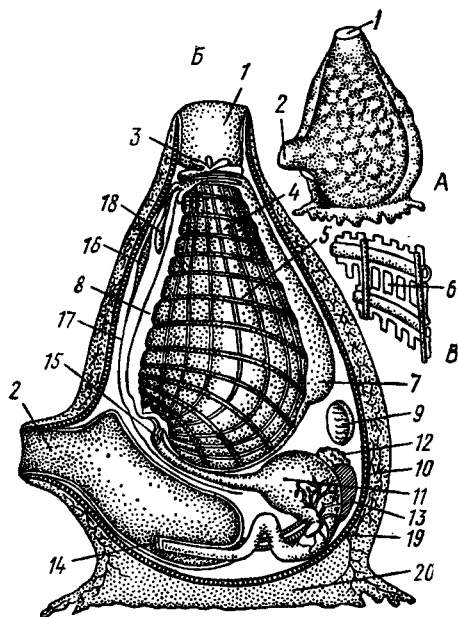


Рис. 19. Строение асцидии. А — общий вид; Б — продольный разрез; В — увеличенная часть стенки глотки с стигмами и сосудами:

1 — ротовой сифон, 2 — клоакальный сифон, 3 — ротовые щупальцы, 4 — глотка, 5 — кровеносные сосуды, 6 — стигма, 7 — эндостиль, 8 — спинная борозда, 9 — сердце, 10 — тунка, 11 — желудок, 12 — семенники, 13 — яичники, 14 — анальное отверстие, 15 — начало пищевода, 16 — нервный узел, 17 — спинной нервный ствол, 18 — субневральная железа, 19 — эпителий, 20 — подошва асцидии

в выделяемой ими слизи содержатся тиреоидные гормоны. С противоположной стороны в полость глотки вдается тонкая подвижная складка — спинная борозда, или пластинка (см. рис. 19, 8). Движения ресничек мерцательного эпителия, окаймляющего края жаберных отверстий (стигм), создают ток выделенной эндостилем слизи, близ внутренних стенок глотки по направлению к спинной пластинке. Так возникает непрерывно движущаяся пелена («сеть») слизи (рис. 20, 10, 11), улавливающая пищевые частицы из поступившей в глотку через ротовой сифон воды, через жаберные отверстия вытекающей в атриальную полость и через клоакальный сифон — наружу. Потоки слизи с захваченными пищевыми частицами у спинной пластинки

с мерцанием ресничек эпителия внутренних стенок ротового сифона обеспечивает нагнетание воды в глотку.

Ротовой сифон ведет в огромную глотку (рис. 19, 4), занимающую большую часть тела асцидии. Границу между внутренней поверхностью ротового сифона и стенками глотки образует утолщенный кольцевой валик — околожаберная или окологлоточная борозда, вдоль которой расположены невидимые снаружи тонкие щупальцы; у некоторых видов их бывает до 30 штук. Стенки глотки пронизаны множеством мелких жаберных отверстий — стигм, открывающихся не наружу, а в атриальную полость (рис. 20) ¹. От дна глотки отходит короткий пищевод, переходящий в расширение — желудок, за которым идет кишка, открывающаяся анальным отверстием в атриальную полость вблизи клоакального сифона (рис. 19, 14; рис. 20) ².

По брюшной стороне глотки проходит эндостиль (рис. 19, 7; рис. 20) — желобок, выстланный мерцательным эпителием и имеющий железистые поля (рис. 21);

¹ У глубоководных асцидий Octachemidae, перешедших к хищническому образу жизни, жаберный аппарат существенно редуцирован (Mappiot, 1972).

² Клоакальный сифон находится на спинной стороне. Противоположная сторона тела асцидии считается брюшной.

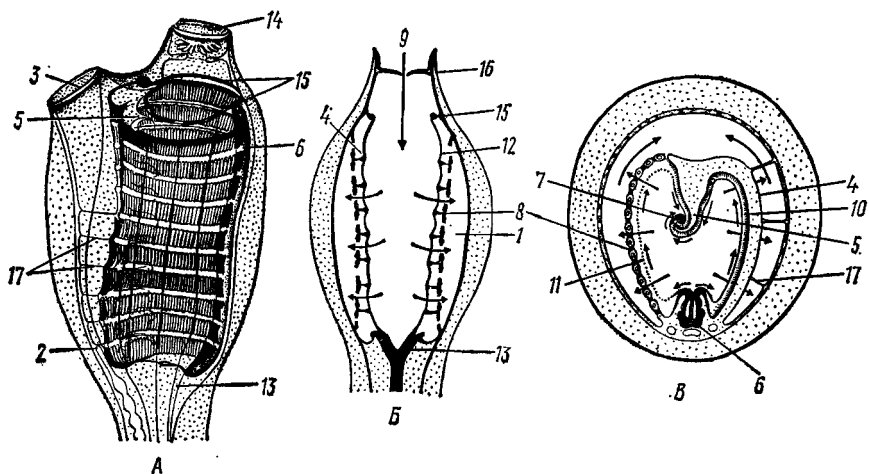


Рис. 20. Строение и работа глоточного аппарата асидии *Clavelina lepadiformes* (по Вернеру, 1954). А — вид асидии сбоку; Б — фронтальный разрез (схема); В — схема поперечного разреза глотки (слева он проведен через стигмы, справа — по перегородке):

1 — атриальная полость, 2 — анус, 3 — клоакальный сифон, 4 — перегородка с ресничками, 5 — спинная пластинка, 6 — эндостиль, 7 — шнур из слизи с захваченной пищей, 8 — жаберные щели-стигмы, 9 — ток воды, 10 — левая и 11 — правая слизистые сети, улавливающие пищу, 12 — та же слизистая сеть (завеса на фиг. Б), 13 — пищевод, 14 — ротовой сифон, 15 — глоточное реснитчатое кольцо, 16 — щупальцы, 17 — глоточные трабекулы. Стрелками обозначены: на фиг. Б — направления движения воды, на фиг. В — жирными — движение воды через стигмы и в атриальной полости, тонкими — направления потоков слизи от эндостыля к спинной борозде

тинки превращаются в слизистый жгут, стекающий в пищевод. В желудке и кишечнике пища переваривается и всасывается, а неперева- ренные остатки через анальное отверстие выбрасываются в атриаль- ную полость и с током воды выводятся наружу. На стенках желудка у некоторых видов имеются складчатые или бугорчатые выпячивания, которые называют печеночными выростами. Их, однако, нельзя считать аналогом печени высших хордовых. Выделяющие пищеварительные ферменты трубчатые пилорические железы расположены в стенке желудка.

Глотка служит и органом дыхания. Кровеносная система оболочни- ков своеобразна. Сердце (см. рис. 19, 9) имеет вид короткой трубки, от одного конца которой вдоль спинной пластинки идет сосуд, ветвя- щийся в стенках глотки; сосуды, отходящие от другого конца сердца, направлены к внутренним органам (желудку, кишечнику, половым железам и т. д.) и мантии, где и изливают кровь в небольшие полости — лакуны. Сердце последовательно, в течение нескольких минут, сокра- щается сначала в одном, потом в противоположном направлении. Поэтому кровь направляется то ко внутренним органам и мантии, то в стенки глотки, где она насыщается кислородом. Таким образом, кровообращение заменено маятникообразным движением крови по одним и тем же сосудам, попеременно выполняющим функцию то ар- терий, то вен. Такой тип «кровообращения», видимо, сокращает трение

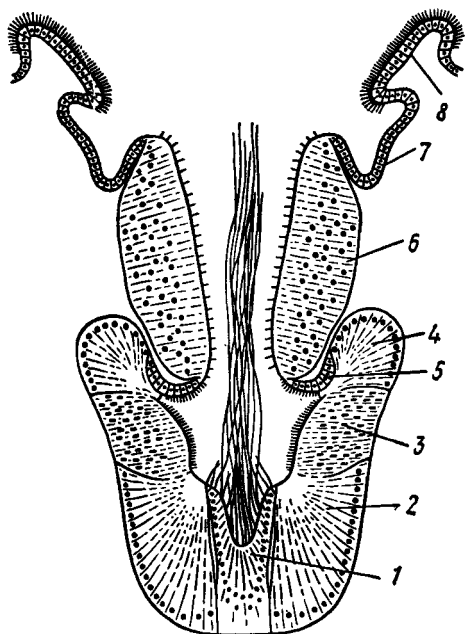


Рис. 21. Поперечный разрез эндостили асцидии *Ciona* (по Баррингтону, 1957):

1, 3, 5, 8 — зоны преобладания ресничных клеток, 2, 4, 6 — нижние, средние и верхние железистые поля, 7—8 — зоны локализации иодтирозинов

рис. 20, 3); стенки атриальной полости выстланы эктодермой. Между стенкой тела — мантией — и стенками глотки развиваются мезентериальные спайки (рис. 20, 17). Образование атриальной полости усиливает ток воды через глотку, интенсифицируя и дыхание, и пищедобывание. На обращенной к атриальной полости стенке мантии, иногда на стенках кишечника располагаются мелкие вздутия — почечные пузырьки (у некоторых видов развивается один крупный пузырек). В таких «почках накопления» скапливаются кристаллы мочевой кислоты, удаления которых из пузырьков в течение жизни особи не происходит. У некоторых колониальных асцидий (*Botryllus*) продукты азотистого обмена выводятся из организма в окружающую среду в виде аммиака (свойство многих беспозвоночных), одновременно накапливаются и конкреции мочевой кислоты в «почечных пузырьках».

Асцидии, как и остальные оболочники, — гермафродиты. Обычно парные яичники (см. рис. 19, 13) в виде длинных, заполненных яйцами мешков лежат в полости целома и прикреплены к стенкам мантии; короткие трубчатые яйцеводы открываются в атриальную полость близ клоакального сифона. У некоторых видов есть до десятка небольших округлых яичников. Семенники (см. рис. 19, 12) в виде многочис-

вязкой жидкости (крови) в очень сложной сети сосудов громадной глотки, в то же время обеспечивая относительно невысокую потребность в кислороде этих сидячих животных.

В крови асцидий встречаются клетки — ванадоциты, содержащие ванадий и свободную серную кислоту, концентрация которой доходит до 9%; они составляют 98% клеток крови. Есть и клетки, содержащие зеленые тельца, состоящие из железа в соединении с белком. В крови и тканях асцидий содержится относительно большое количество Ti, Cr, Si, Na, Al, Ca, Fe, Mn, Cu, Ni. Все это подчеркивает высокую биохимическую специфичность асцидий (и оболочников в целом).

Глотка и большая часть внутренних органов окружены атриальной полостью, открывающейся наружу клоакальным сифоном (см. рис. 19, 2,

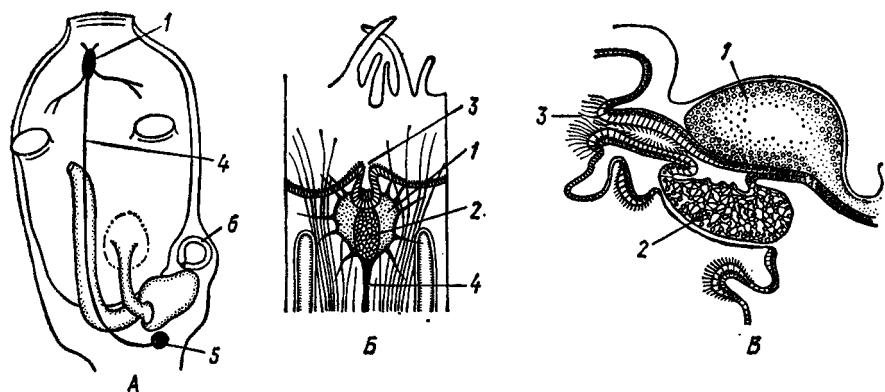


Рис. 22. Аппарат, синхронизирующий размножение одиночных асцидий *Corella* (по Хусу). А — схема связи гонад с нервным ганглием; Б, В — строение ганглионарного аппарата:

1 — ганглий, 2 — субневральная железа, 3 — мерцательная воронка, 4 — нервный ствол, 5 — гонада, 6 — сердце

ленных долек или компактных овальных тел также расположены на стенках мантии; их короткие протоки открываются в атриальную полость. Самооплодотворение предотвращается тем, что у каждой особи половые клетки созревают неодновременно, и поэтому она функционирует то как самец, то как самка. Оплодотворение яиц происходит в воде вне организма или в клоакальном сифоне, куда сперматозоиды проникают с током воды через жаберные отверстия. Оплодотворенные яйца выносятся из клоакального сифона и развиваются вне организма. Однако у некоторых асцидий развитие яиц идет в клоакальной полости, а сформировавшиеся личинки после разрыва яйцевых оболочек выплывают наружу.

Для успешного размножения сидячих животных особенно важна синхронизация созревания половых клеток у соседних особей. Она обеспечивается особым механизмом. Выведенные наружу половые продукты (яйца и сперматозоиды) первых созревших особей с током воды попадают к соседним животным. При этом частью они захватываются мерцательной воронкой субневральной железы, связанной с околожаберной бороздой и тесно примыкающей к нервному ганглию, расположенному на спинной стороне животного (см. рис. 19, 16, 18; рис. 22). Половые продукты активизируют секрецию субневральной железы, а последняя возбуждает нервный узел, в свою очередь активизирующий деятельность гонад через идущие к им нервы (рис. 22). Такая нейрогуморальная регуляция в короткие сроки вовлекает в размножение животных на значительной территории.

В результате развития оплодотворенного яйца образуется хвостатая личинка, резко отличающаяся по строению от взрослых асцидий. Она имеет небольшое овальное тело и довольно длинный хвост (рис. 23). Маленькое ротовое отверстие ведет в глотку, еще не пронизанную жаберными отверстиями, но уже имеющую сформировавшийся эндостиль (рис. 23, 18). За глоткой идет заканчивающийся слепо кишечник,

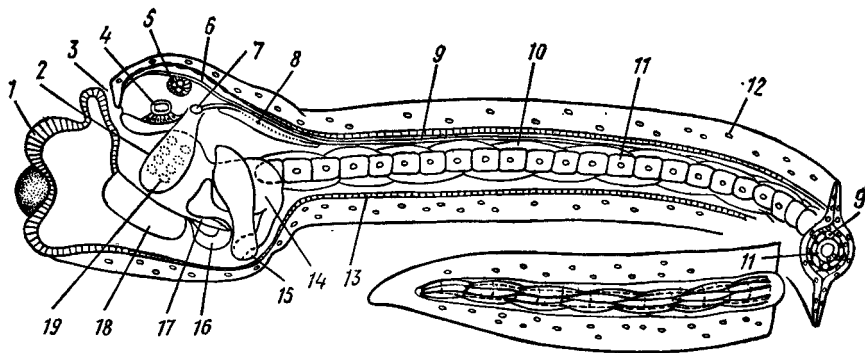


Рис. 23. Схема строения личинки асцидии *Clavelina*:

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

в котором намечается дифференцировка на отделы. В результате обособления от эктодермы возникает нервная трубка (рис. 23, 9), передний конец которой образует расширение — мозговой пузырек; в последнем формируются пигментный глазок и статоцист. Мозговой пузырек (рис. 23, 6) открывается отверстием в начальную часть глотки (в ходе метаморфоза на месте этого отверстия сформируется мерцательная ямка)¹. Позади глотки начинается хорда (рис. 23, 11) — упругий тяж из сильно вакуолизированных клеток, продолжающийся почти до конца хвоста; нервная трубка расположена над хордой. По бокам хорды лежат мускульные клетки, число которых мало меняется у разных видов. На этой стадии личинка, имеющая длину в несколько миллиметров, разрывает яйцевые оболочки и, выйдя в воду, плавает, работая хвостом подобно головастiku лягушек. На спинной части тела позади мозгового пузырька образуются парные углубления, затем сливающиеся вместе и обрастающие глотку; так возникает атриальная полость (рис. 23, 2). Одновременно в стенках глотки прорываются жаберные отверстия; у личинок разных видов их число варьирует от 2 до 6, редко больше. На этой стадии личинка асцидий обладает основными характерными признаками хордовых (хордой, расположенной над ней нервной трубкой, глоткой с жаберными отверстиями), но она не питается.

Стадия свободно плавающей личинки продолжается всего несколько часов. На переднем конце ее тела образуются эктодермальные выросты — сосочки прикрепления, выделяющие клейкую слизь. При их помощи личинка, обнаружив пригодный грунт, прикрепляется к подводному предмету (камню, крупной раковине и т. п.) и проходит регрессивный метаморфоз (рис. 24). Хвост (хорда, нервная трубка, мускульные клетки) подвергается резорбции и постепенно исчезает.

¹ Мерцательную воронку и субневральную железу обычно гомологизируют с гипофизом позвоночных. У асцидии *Ciona intestinalis* действительно обнаружены гормоны, схожие с гормонами задней доли гипофиза позвоночных животных.

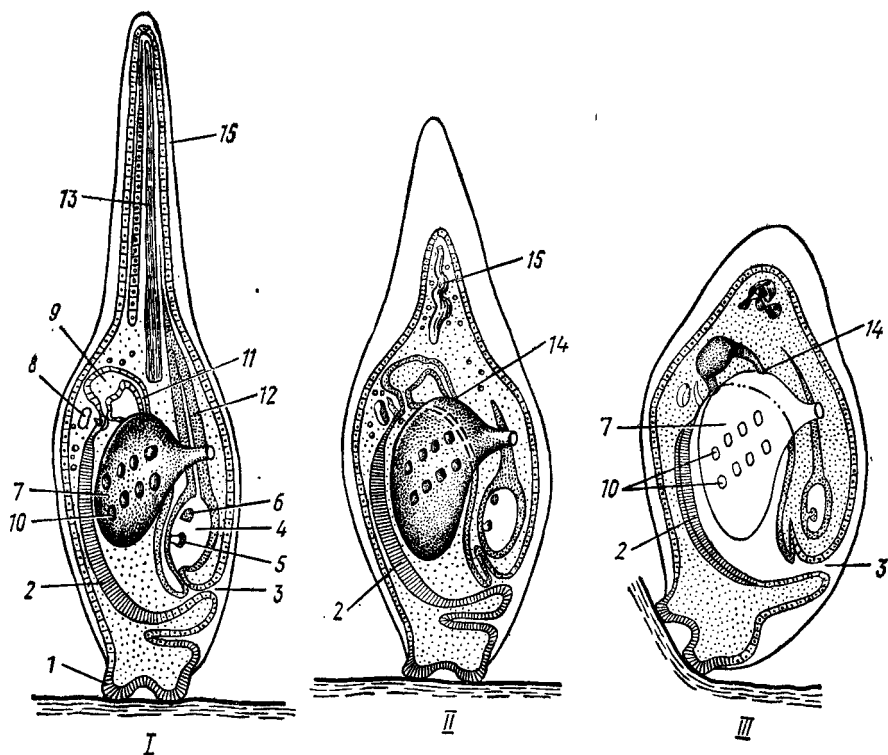


Рис. 24. Метаморфоз личинки асцидии (по Деляжу и Эрзуару). I, II, III — последовательные стадии:

1 — присоска, 2 — эндостиль, 3 — рот, 4 — расширение нервной трубки (мозговой пузырьек). 5 —статоцист, 6 — глазок, 7 — атриальная полость, 8 — сердце, 9 — желудок, 10 — жаберные отверстия, 11 — кишка, 12 — нервная трубка, 13 — хорда, 14 — анальное отверстие, 15 — хвост

Разрастается глотка, в которой резко увеличивается число жаберных отверстий; дифференцируется кишечная трубка, а ее конец прорывается в разросшуюся атриальную полость. Одновременно формируется кровеносная система, образуются гонады (половые железы), перемещаются ротовой и клоакальный сифоны, и тело приобретает характерный для взрослой асцидии мешкообразный вид. В ходе метаморфоза исчезает пигментный глазок истатоцист, а нервные клетки стенок мозгового пузырька группируются в компактный нервный узел — спинной ганглий. При этом, однако, сохраняется рецепторная система, обеспечивающая реакции сидячего животного на изменения температуры, химизма и других особенностей среды.

Помимо полового у асцидий широко распространено и бесполое размножение. Развившаяся из оплодотворенного яйца, осевшая на дно и прошедшая метаморфоз асцидия растет; затем в нижней части ее тела образуется вырост — почкородный столон (иногда их бывает несколько), в который вырастают отростки всех внутренних органов.

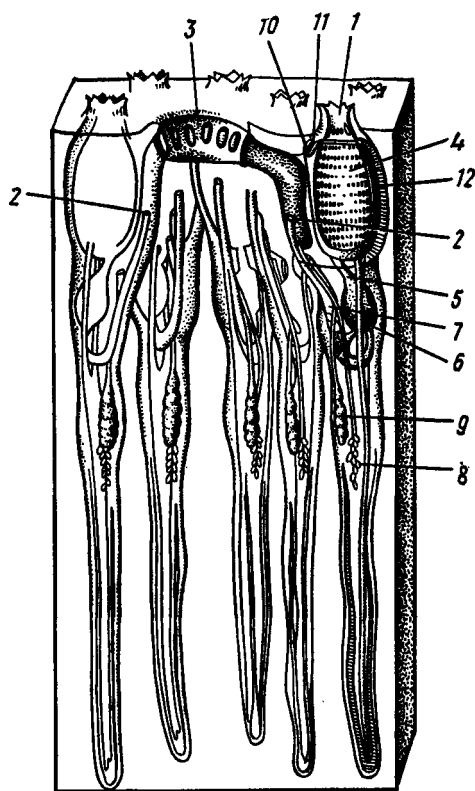


Рис. 25. Колониальная (сложная) асцидия (участок колонии):

1 — ротовой сифон, 2 — анус, 3 — общая клоака, 4 — глотка со стигмами, 5 — пищевод, 6 — желудок, 7 — кишка, 8 — семенник, 9 — яичник, 10 — нервный ганглий, 11 — субoesophageal железа, 12 — эндостиль

На конце столона формируются вздутия — почки; в каждой из них путем сложной дифференцировки формируются органы взрослой половой особи. Образовавшиеся в результате почкования животные либо отрываются от столона, падают на грунт и прикрепляются рядом с материнским организмом (одиночные асцидии), либо сохраняют с ним тесную связь (колониальные асцидии).

Специализированная и недолго существующая форетическая личинка, развивающаяся из оплодотворенного яйца, дает асцидиям возможность, расселяясь, занимать части морского дна, отдаленные от места рождения. Бесполое размножение почкованием позволяет закрепить новый участок, предотвращая проникновение конкурентов. Тесное соседство сидячих фильтраторов одного вида улучшает условия существования, создавая мощные токи воды, приносящие пищу и удаляющие продукты выделения. Не следует преувеличивать сидячесть (неподвижность).

Взрослые особи как простых, так и сложных асцидий могут производить медленные движения, а у некоторых видов прикрепление возможно после метаморфоза (Carlsiste, 1961).

Класс асцидии — *Ascidiae* объединяет около 1 тыс. видов, обычно распределяемых по трем отрядам: одиночные асцидии, сложные асцидии и огнетелки.

Отряд одиночные асцидии — *Monascidiae* включает одиночные формы от 2—3 мм до 40—50 см высоты. Как редкое исключение среди них встречаются и подвижные формы. Представитель р. *Gasterascidia* — шаровидная асцидия передвигается по дну, захватывая похотом мелкими беспозвоночными; медленно ползают и интерстициальные асцидии (Manniot, 1968).

Отряд колониальные асцидии — *Synascidiae* объединяет виды, у которых развившиеся из почек дочерние особи сохраняют связь с материнским организмом. Колонии разных видов сильно варьируют,

Отдельные особи могут быть связаны друг с другом только основаниями, располагаться беспорядочно в общей студенистой тунике или объединенные общей туникой зооиды имеют самостоятельные ротовые сифоны, но общую клоакальную полость с одним выводным клоакальным сифоном (рис. 25). Отдельные колонии могут достигать десятков сантиметров в диаметре. «Колониальные организмы» сложных асцидий индивидуальны. Легко срastaются после разреза части одной колонии, реже удается срастить материнские и дочерние колонии, колонии же разного происхождения, как правило, не срastaются. Оплодотворение возможно между разными колониями («колониальными организмами») и не удается между дочерними и родительскими колониями. Возможность срастания и невозможность оплодотворения, видимо, обусловлены действием генетических факторов. Каждая колония сложных асцидий обладает механизмами внутренней регуляции, обеспечивающими ее стойкость и ограничивающими число индивидов и поколений в ее составе (Sabbadia, 1966).

Обособленное положение занимает третий отряд огнетелки — *Pyrosomata*, он включает только 10 видов. Из оплодотворенного яйца огнетелки развивается асцидиеподобный зооид — основатель колонии. Путем почкования возникает группа из четырех крестообразно расположенных особей, лежащих в общей тунике. На их брюшных столонах формируются почки, которые преобразуются в зооиды, отрываются от столона и занимают в тунике определенное положение. В результате возникает колония в виде конуса или замкнутого с одного конца цилиндра, пробирки; она может включать несколько сотен отдельных особей — зооидов (рис. 26). Их ротовые сифоны открываются на поверхности колонии, а клоакальные — в ее внутреннюю полость. Поступающая через ротовые сифоны вода под давлением выбрасывается через общее отверстие колонии, двигая колонию закрытым концом вперед. Согласованность сокращений отдельных зооидов, обеспечивающая создание достаточно мощного потока воды, создается упругими тонкими нитями туники, соединяющими тела рядом расположенных особей. Строение каждого зооида сходно с асцидиями, только ротовой и клоакальный сифоны располагаются на противоположных концах тела (подобно сальпам). Около ротового сифона каждого зооида образуется пальцеобразный вырост туники. У всех особей

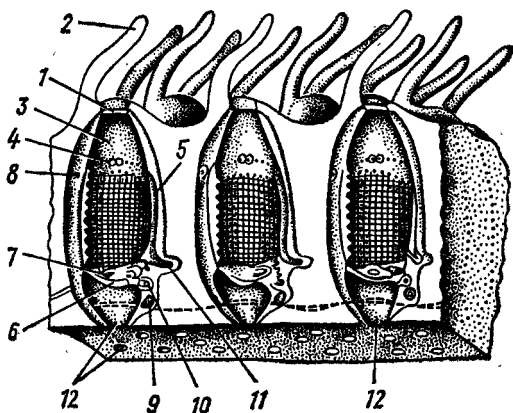


Рис. 26. Огнетелки *Pyrosoma* (часть колонии, видны зооиды):

1 — рот, 2 — щупальце, 3 — глотка, 4 — фосфоресцирующий орган, 5 — эндостиль, 6 — анус, 7 — желудок, 8 — ганглий, 9 — семенник, 10 — яичник, 11 — столон, 12 — клоакальное отверстие, открывающееся в общую полость колонии

колонии развиваются семенники и яичники (рис. 26), в которых формируется по одному яйцу. Подвижная расселительная личинка (как и у салпы) отсутствует. Она не нужна, так как способна передвигаться вся колония. Огнетелками эти животные названы потому, что по бокам передней части глотки у каждого зооида имеются группы светящихся клеток (рис. 26, 4). Свечение создается живущими в этих клетках симбиотическими бактериями. Обычно длина колонии составляет 20—40 см при размерах отдельных зооидов в 3—5 мм. Но есть и гигантские огнетелки, у которых при зооиде около 2 см колония достигает длины 3—4 м, а ее диаметр 20—30 см, у берегов Австралии встречена колония длиной 14,7 м (Griffin, 1970).

Асцидии встречаются во всех морях и океанах, заселяя преимущественно каменистые участки морского дна. Обильны на глубинах до 500 м, но около 50 видов живут на глубинах до 2000 м, а единичные виды обнаружены на глубине до 7000 м. В тропиках видовой состав более разнообразен. Местами образуют необычно плотные поселения: на 1 м² насчитывают до 8—10 тыс. особей общим весом до 140 кг. Высокое содержание ванадия (до 0,7% в зольном остатке) и клетчатка в ряде случаев, видимо, делает перспективной промышленное использование асцидий. В местах их высокой плотности с гектара дна можно получать до 30 кг ванадия и до 300 кг клетчатки. Некоторые виды (*Ciona* и др.) участвуют в обрастании днищ кораблей. Огнетелки ведут пелагический образ жизни и встречаются на глубинах до 200—300 м, но иногда спускаются и на 2—3 км. Местами образуют скопления до 2—3 колоний на 1 м³, могут быть пищевыми конкурентами пелагических ракообразных.

КЛАСС САЛПЫ — SALPAE

Салпы — плавающие (пелагические) морские животные. Имеют общие с асцидиями черты строения, но отличаются способностью к реактивному движению. Тело внешне напоминает огурец или боченок (рис. 27). Ротовой и клоакальный сифоны расположены на противоположных концах тела, окруженного тонкой, студенистой, полупрозрачной туникой. Мантия образована однослойным эпителием, к внутренней поверхности которого прилегают мускульные ленты (часто их 8—9), наподобие обручей охватывающие тело животного. У боченочников эти мускульные ленты замкнутые, а у настоящих салп прерываются на брюшной стороне. В отличие от взрослых асцидий, имеющих гладкую мускулатуру¹, у салп волокна мускульных лент поперечнополосатые. Почти все тело занимают глоточная и атриальная полости (рис. 28), разделенные перегородкой — спинным выростом. Эта перегородка прободена несколькими жаберными отверстиями — стигмами; у настоящих салп их всего две, у боченочников — от десяти до пятидесяти. Последовательное, от переднего конца тела, сокращение мускульных лент гонит воду из глоточной в атриальную полость и с силой выталкивает ее из относительно узкого клоакаль-

¹ Хвостатые личинки асцидий имеют поперечнополосатую мускулатуру.

ного сифона, благодаря этому животное толчками медленно продвигается вперед.

По дну глотки проходит хорошо развитый эндостиль, спереди соприкасающийся с околоротовым кольцом мерцательных клеток. От задней части глотки отходит короткий пищевод, переходящий в желудок; кишечник открывается в атриальную полость.

На стенках желудка заметны выпячивания — печеночные выросты. Сердце лежит под пищеводом. В передней части тела на спинной стороне имеется нервный узел (ганглий), к которому примыкает пигментированный глазок (орган световых восприятий). Под ганглием расположена нервальная железка. На некотором расстоянии от него лежит статоцист — орган равновесия, соединенный с ганглием нервом.

Для сальп характерно чередование полового и бесполого поколений (метагенез), обычно связанное с образованием сложных полиморфных колоний. Из оплодотворенного яйца развивается бесполое сальпа, у которой гонад не образуется, а на брюшной стороне тела, у конца глотки, формируется вырост — почкородный столон. Он разрастается, и по его бокам формируются почки, постепенно превращающиеся в цепочку дочерних особей. На столоне нередко развиваются сотни

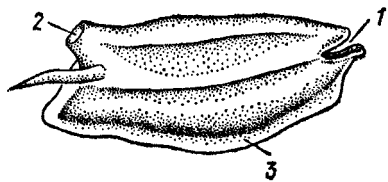


Рис. 27. Сальпа, одиночная бесполое особь:

1 — рот, 2 — клоачное отверстие, 3 — брюшная сторона

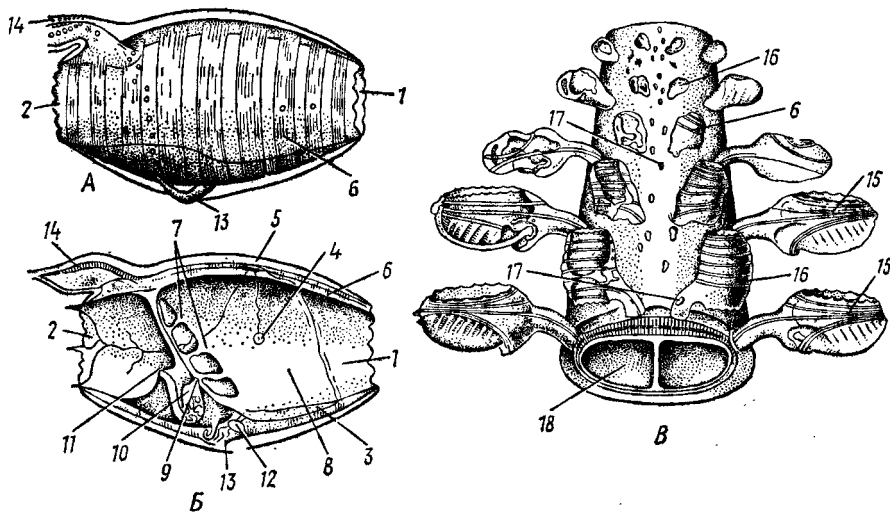


Рис. 28. Боченочник *Doliolum*. А — внешний вид; Б — продольный разрез; В — спинной столон с разными типами почек:

1 — ротовой сифон, 2 — клоакальный сифон, 3 — эндостиль, 4 — статоцист (орган равновесия), 5 — нервный ганглий, 6 — мышечные ленты, 7 — перегородка со стигмами, 8 — глотка, 9 — отверстие пищевода, 10 — желудок, 11 — анус, 12 — сердце, 13 — брюшной столон, 14 — развивающиеся половые особи, 15 — гастрозоиды, 16 — форозоиды, 17 — гонозоиды (формирующиеся половые особи), 18 — лакуна спинного столона

и даже тысячи дочерних особей. Подростшие животные отрываются от столона; у них в отличие от материнской особи образуются гонады: семенник и яичник (гермафродиты). В яичнике обычно формируется одно яйцо, после созревания оплодотворяемое сперматозоидом, проникшим в яичник по яйцеводу из атриальной полости. Вокруг оплодотворенного яйца образуется заполненная кровью лакуна, напоминающая плаценту млекопитающих, — «элеобласт»; из крови материнского организма зародыш получает питательные вещества. Сформировавшись, он разрывает окружающую оболочку и с током воды выходит из клоакального сифона. Материнский организм при этом погибает, а зародыш, продолжая расти, превращается в бесполоую особь с почкородным столонем. Цикл размножения замыкается.

Еще сложнее метагенез боченочников (рис. 28). Из оплодотворенного яйца развивается личинка, имеющая короткий хвост с зачатком хорды. Сразу же после вылупления хвост редуцируется и личинка преобразуется в молодую бесполоую особь, у которой функционируют все внутренние органы, но нет половых желез. На ее брюшной стороне образуется короткий почкородный стolon, а на спинной стороне, над клоакальным сифоном, вырастает длинный спинной стolon, внутренняя полость которого представляет собой две заполненные кровью обширные лакуны. На брюшном столоне последовательно формируются многочисленные почки трех генераций. После образования маленькая почка отшнуровывается от столона и подхватывается крупными подвижными амебовидными клетками — фороцитами. Последние, перемещаясь по поверхности тела особи — основательницы колонии, — транспортируют почки на спинной стolon и размещают их там в определенном порядке.

Почки первой генерации располагаются по бокам спинного столона и, вырастая, превращаются в гастрозооиды (рис. 28, 15), имеющие огромные ротовые сифоны и мощный пищеварительный аппарат; интенсивно фильтруя воду и собирая пищу, гастрозооиды снабжают питательными веществами всю колонию. Пищеварительные органы основательницы редуцируются, и она превращается в двигательный снаряд, влекущий возникшую на спинном столоне сложную колонию. Почки второй генерации размещаются в два ряда вдоль средней линии спинного столона и превращаются в форозооиды (рис. 28, 16): они сидят на ножках, имеют меньшие размеры; их назначение — расселять половые особи (поэтому они и названы «расселителями» — форозооидами). Наконец, третья генерация почек размещается на ножках форозооидов и превращается в половых особей — гонозооидов (рис. 28, 17), у которых имеется пищеварительный аппарат и развиваются гонады. Через некоторое время форозооиды отрываются от колонии, плавают и кормят растущих гонозооидов. Последние вскоре отрываются от форозооидов, самостоятельно плавают и кормятся, в них созревают половые клетки. Из оплодотворенных яиц развиваются бесполое особи и начинают новый цикл размножения. Полиморфная колония боченочников может состоять из тысяч дочерних особей.

Сочетание полового и бесполого размножения путем чередования поколений в классе сальп, видимо, связано с высокой смертностью

от многочисленных врагов. Приобретение сальпами способности к реактивному движению сопровождалось исчезновением типичной для асцидий расселительной личинки. В редуцированном виде она на короткое время сохраняется лишь у некоторых боченочников, но функционального значения не имеет. Сложные полиморфные колонии боченочников, состоящие из несущих различные функции особей, представляют своеобразные «сверхорганизмы», нередко встречающиеся среди некоторых беспозвоночных.

Класс сальп состоит из 25 видов, распределяемых между двумя отрядами. Отряд настоящие сальпы — *Desmouyaries* включает 15 видов. Одиночные особи некоторых видов достигают 5—15 см длины. Образующиеся при почковании колонии мономорфны (состоят из однородных особей) и существуют относительно непродолжительное время. Отряд боченочники — *Cyclouyaries* объединяет 10 видов; для них характерно образование полиморфных колоний, длина которых может достигать 30—40 см. Размеры одиночных особей — от нескольких миллиметров до 5 см.

Сальпы и боченочники встречаются преимущественно в теплых морях; в холодные воды проникают лишь немногие виды. Все они ведут пелагический образ жизни, обитая в поверхностном 200—300-метровом слое, но иногда боченочников добывали и на глубинах до 2—3 км. Кормятся они мелкими планктонными организмами. Местами образуют большие скопления: иногда в 1 м³ воды насчитывали до 2—3 тыс. мелких сальп. Сальп и боченочников рыбы, видимо, не едят. Местами они могут быть кормовыми конкурентами планктонных ракообразных.

КЛАСС АППЕНДИКУЛЯРИИ — APPENDICULARIAE

Объединяет около 60 видов мелких плавающих оболочников длиной в несколько миллиметров; только немногие виды достигают длины 1—2 см. По внешнему виду и строению (рис. 29) аппендикулярии похожи на личинок асцидий, отличаясь лишь в деталях. От брюшной поверхности маленького овального тела отходит длинный, сильно сжатый с боков хвост. Лежащее на переднем конце тела ротовое отверстие переходит в объемистую глотку, на брюшной поверхности которой есть хорошо развитый эндостиль, а на противоположной — спинная пластинка. Жаберных отверстий только одна пара; это короткие трубочки, открывающиеся на поверхности тела. Атриальной полости нет. Отходящий от конца глотки короткий пищевод переходит в объемистый желудок; короткий кишечник заканчивается анальным отверстием на брюшной поверхности тела.

Над глоткой лежит мозговой ганглий (рис. 29, 9), с которым связаныстатоцист, субневральная железка и обонятельная ямка. От ганглия отходит проходящий почти до конца хвоста нервный ствол, на котором в основании хвоста есть утолщение из скопления нервных клеток (хвостовой ганглий). Под желудком лежит маленькое трубчатое сердце. Оно совершает до 250 сокращений в минуту; как и у остальных оболочников, в течение нескольких минут кровь нагнетается в кровеносные сосуды стенок глотки, а затем направление сокращений

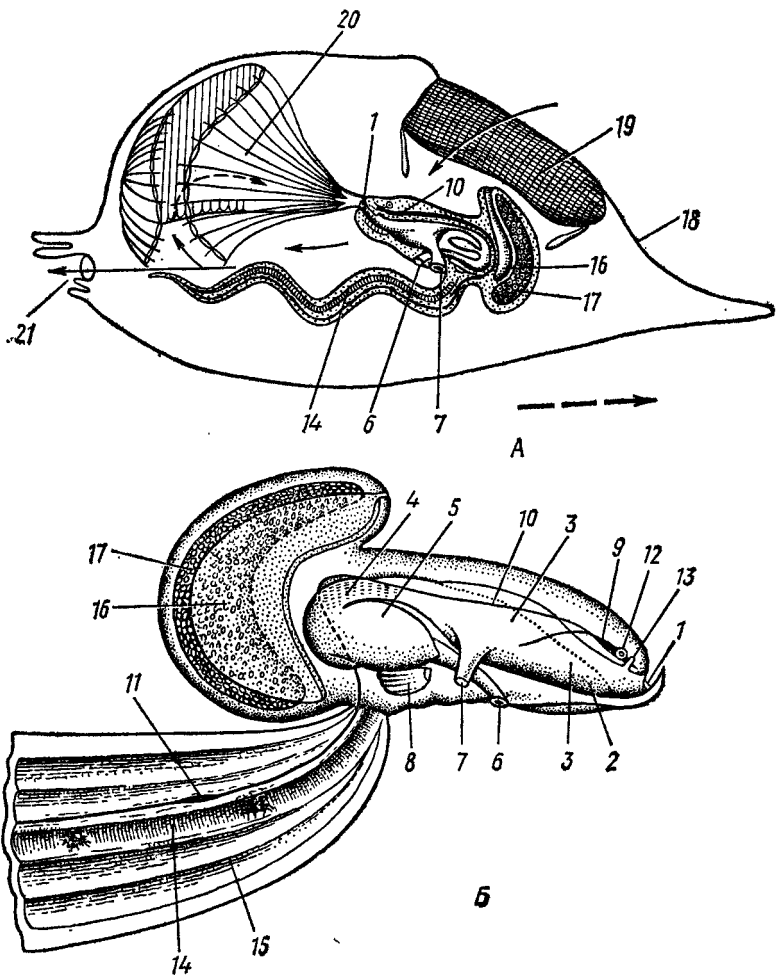


Рис. 29. Аппендикулярия (*Oicopleura*). А — животное в домике; Б — строение животного:

1 — рот, 2 — эндостиль, 3 — глотка, 4 — пищевод, 5 — желудок, 6 — анус, 7 — жаберное отверстие-стигма, 8 — сердце, 9 — нервный ганглий, 10 — нервный спинной ствол, 11 — его утолщение в хвостовом отделе, 12 — статоцист, 13 — обонятельная ямка, 14 — хорда, 15 — мускулатура хвоста, 16 — семенник, 17 — яичник, 18 — домик, 19 — его решетка, 20 — ловчая сеть, 21 — отверстие домика; тонкими стрелками обозначено направление тока воды; толстой пунктирной стрелкой — направление движения домка

меняется; кровь отсасывается от глотки и перекачивается в остальные участки тела. От основания до конца хвоста тянется хорда — полая тонкостенная трубка, образованная плоскими клетками; внутри нее — неклеточное вещество (Olson, 1965). Хорда окружена тонкой соединительнотканной оболочкой. Над хордой лежит нервный ствол, а по ее бокам тянутся два мускульных тяжа, образованных гигантскими клетками. В задней расширенной части тела находится яичник, сжа-

тый расположенными по бокам двумя семенниками. Интересно, что каждый орган аппендикулярий состоит из постоянного для данного вида числа клеток.

Настоящей туники у аппендикулярий нет. Эктодермальные клетки мантии периодически выделяют прозрачную слизь, не содержащую туницина, но имеющую хитиноподобные вещества. В результате энергичных движений животного из этой слизи формируется тонкий прозрачный домик (рис. 29, А), форма которого у разных видов неодинакова. В его передней части образуется отверстие, закрытое решеткой из загустевших нитей слизи; ее ячейки имеют диаметр в 10—120 мкм. В домике размещается конусовидная «ловчая сеть» из тонких слизистых нитей, к вершине которой обращен рот животного. В задней части домика есть выходное отверстие. Постоянная энергичная работа широкого уплощенного хвоста животного создает ток воды, которая всасывается через решетку и с силой выбрасывается из заднего отверстия домика; эта струя воды реактивно толкает домик вперед. Мелкие, преимущественно одноклеточные водоросли и животные, а также мелкие частицы органического вещества с током воды засасываются через решетку и, концентрируясь в вершине «ловчей сети», попадают в ротовое отверстие. Через 4—20 ч решетка домика засоряется и ток воды прекращается. Тогда животное резкими ударами хвоста пробивает стенку домика, выплывает из него; эктодермальные клетки вновь начинают продуцировать слизь, из которой в течение 1—1,5 ч животное формирует новый домик¹.

У достигшего половой зрелости животного в семенниках формируются сперматозоиды, через короткие протоки выводимые наружу. После прекращения сперматогенеза в яичнике созревают мелкие яйца (диаметром около 0,1 мм). Они оплодотворяются сперматозоидами, которые через короткий проток проникают внутрь яичника. Сформировавшиеся в яйцах зародыши похожи на взрослых; они разрывают оболочки яиц, яичника и стенку тела материнского организма; взрослая особь при этом погибает. После вылупления у молодой аппендикулярии завершается формирование пищеварительной системы (прорываются ротовое и анальное отверстия и образуются жаберные отверстия). Она формирует слизистый домик, растет, у нее созревают половые продукты, и весь цикл повторяется. Таким образом, у аппендикулярий нет чередования поколений, нет бесполого размножения и нет четко выраженной стадии личинки.

Существуют две гипотезы происхождения аппендикулярий. Согласно первой, весь класс представляет собой потомков каких-то асцидий, которые в ходе эволюции утратили неподвижную взрослую стадию и приобрели способность к половому размножению в личиночной фазе (неотения), что дало им возможность освоить пелагическую зону морей и океанов. Сторонники второй, на наш взгляд менее вероятной², гипо-

¹ *Oicopleura dioica* тратит на это всего 25 мин (Sepaux, 1972).

² В пользу первой гипотезы говорит не только удивительное сходство аппендикулярий с личинками асцидий, но и специализация обеих: червеобразные предки хордовых, в том числе и оболочников, по-видимому, имели хорду по всей длине тела, а не только в хвостовом отделе (Ливанов, 1958).

тезы считают, что аппендикулярии обособились непосредственно от каких-то примитивных хордовых, давших начало и другим группам оболочников, но это обособление шло по пути выработки способности к плаванию; они не проходили сидячей (асцидиоподобной) стадии и, вероятно, в большей степени, чем другие оболочники, сохранили сходство с предковыми формами.

Аппендикулярии распространены практически по всем морям и океанам, местами многочисленны и в холодных водах (до 50 особей в 1 м³ воды). Приурочены преимущественно к поверхностным слоям, но иногда встречаются и на глубинах до 3 км. При высокой численности, выедавая мелкий фитопланктон, могут быть пищевыми конкурентами мелких пелагических ракообразных. Служат кормом многим видам рыб.

* * *

Включение оболочников в тип Хордовые обосновано в конце прошлого века преимущественно работами А. О. Ковалевского. Можно предположить, что эта группа обособилась от еще малоподвижных примитивных хордовых животных и приспособилась к обитанию на каменистом грунте морского дна, перейдя к сидячему образу жизни. Развитие туники, образование мощного фильтрационного аппарата, бесполое размножение и другие особенности обеспечили им успех в борьбе за существование. При этом он был достигнут путем морфологически регрессивной эволюции, в ходе которой утратились многие характерные для хордовых черты организации. Подвижность сохранилась (в измененной форме) у личиночной стадии, обеспечивающей расселение, особенно важное при неподвижной жизни. Так сложилась основная жизненная форма асцидий.

Дальнейшая эволюция и особенно усиление механизма фильтрации позволила оболочникам освоить и морскую пелагиаль. Переход к реактивному движению одиночных животных осуществлен сальпами. Тесное сожителство зооидов и их согласованная фильтрация в трубкообразной колонии огнетелок представляет другой тип реактивного движения. В обоих случаях полностью или частично выпала стадия расселительной личинки. Третий тип реактивного движения, также соединенного с питанием, приобрели аппендикулярии, используя совершенно своеобразный путь. У них, видимо, исчезла взрослая форма и сложилось неотеническое размножение.

Насколько достоверны эти соображения и как в действительности шло становление и эволюция подтипа оболочники, помогут выяснить дальнейшие исследования, в которых, видимо, важное место должны занять работы генетиков, цитологов, биохимиков. Несмотря на древность и своеобразный регрессивный путь эволюции, оболочники отнюдь не вымирающая группа. Об этом свидетельствует довольно большое число ныне живущих видов — около 1100. Как сидячие, так и пелагические оболочники играют важную роль в современных морских биоценозах на дне и в толще воды, оказывая местами существенное влияние на окружающую среду прежде всего как мощные фильтраторы, выедающие планктон.

ПОДТИП 3. ПОЗВОНОЧНЫЕ, ИЛИ ЧЕРЕПНЫЕ,— VERTEBRATA, SEU CRANIOTA

Характеристика подтипа

Более высоко организованные хордовые животные. Отличаются активным питанием: пища разыскивается, нередко преследуется, а после поимки часто измельчается, что облегчает переваривание. Переход к активному питанию сопровождался усилением подвижности и перестройкой двигательной системы, хотя ее принципиальная схема сохраняется. Хорда замещается позвоночником, развивается череп (защита головного мозга), вооруженный челюстями (органом захвата и измельчения пищи); возникают парные конечности и их пояса. Уровень метаболизма у позвоночных существенно повышается за счет интенсификации питания, пищеварения, дыхания, кровообращения и выделения. Существенно усложняется строение и функции центральной нервной системы, органов чувств и гуморальной (гормональной) регуляции. На этой основе усложняется поведение и популяционная (внутривидовая) организация. Растущую роль в жизни позвоночных начинают играть группировки особей (семьи, стаи, колониальные поселения и др.), упорядочивающие использование среды, увеличивающие возможности питания, эффективность размножения и снижающие смертность. Все это объясняет явную тенденцию к падению индивидуальной плодовитости в ряду позвоночных. Рост уровня жизнедеятельности, совершенствование размножения и заботы о потомстве сопровождалось расселением позвоночных по всей поверхности Земли: в морях и океанах, пресных водоемах и на суше — от тропиков до высоких широт Арктики и Антарктики.

Подтип позвоночных разделяют на два раздела (см. с. 12): бесчелюстные — *Agnatha*, который включает два вымерших класса, и современный класс круглоротые, и челюстноротые — *Gnathostomata*, которые объединяют два надкласса: рыбы — *Pisces* (включает два ископаемых и два современных класса) и четвероногие — *Tetrapoda* с четырьмя классами — земноводные, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие. Челюстноротые обычно подразделяются на две группы, не имеющие таксономического значения: первичноводные — *Apsamnia* (рыбы и земноводные; последние вышли на сушу, но сохранили тесные связи с водой) и первичноназемные — *Amniota* (пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие; некоторые из них вторично перешли к водному образу жизни). Наконец, различия в устойчивости метаболизма и степени стабильности внутреннего климата отличают пойкилотермных (холоднокровных или экзотермных) позвоночных — круглоротых, рыб, земноводных и пресмыкающихся — от гомойотермных (теплокровных или эндотермных) позвоночных — птиц и млекопитающих. В современной фауне к подтипу позвоночные относятся около 42 тыс. видов (Майр, 1971).

Форма тела. Водные позвоночные обычно имеют «рыбообразное» веретеновидное удлинненное тело, подразделяемое на голову, туловище и хвост. Развиваются парные (отсутствуют у круглоротых) и непарные плавники. Форма тела наземных позвоночных более разнообразна. У них появляется шейный отдел, увеличивающий подвижность головы; во многих группах уменьшается хвостовой отдел. Непарные плавники редуцируются, а парные превращаются в рычажные конечности наземного типа, у китообразных и ихтиозавров (вымерших рептилий) преобразующиеся в плавники.

Кожные покровы. Кожа позвоночных животных двухслойна: наружный слой — многорядный эпидермис, внутренний — кориум, или собственно кожа. Эпидермис развивается из наружного зародышевого листка — эктодермы — и состоит из многих рядов клеток, из которых нижний представлен энергично размножающимися клетками (мальпигиев слой), восстанавливающими нарушаемые поверхностные слои. В эпидермальном слое имеются различного назначения железистые клетки, у наземных позвоночных часто образующие многоклеточные железы, которые погружаются в слой кориума. В эпидермальном слое возникают защитные образования: эмалевые части плакоидных чешуй, роговые чешуи пресмыкающихся, когти и перья птиц, когти и волосы млекопитающих. Скопление пигмента в клетках эпидермиса обуславливает окраску кожи (хроматофорные клетки).

Кориум развивается из наружного листка миотомов зародыша, т. е. из мезодермы. Обычно он толще слоя эпидермиса и образуется путем разрастания волокнистой соединительной ткани, пронизанной кровеносными сосудами и нервными окончаниями. В этом слое возникают покровные скелетные образования: костные чешуи и покровные кости. Скопления пигмента концентрируются в отдельных пигментных клетках и обуславливают вместе с пигментами эпителиального слоя специфичную для каждого вида окраску, подчас очень яркую и сложную (имеет важное сигнальное значение).

Помимо функции механической защиты подлежащих тканей кожа участвует в обмене веществ (водном и солевом обмене, дыхании и др.), в терморегуляции и иных физиологических процессах. Ее особо важная роль — защита организма от проникновения болезнетворных агентов с помощью механизмов фагоцитарной и биохимической природы.

Скелет. Существенно дифференцируется скелет. Он представлен осевым скелетом, черепом, скелетом конечностей и их поясов. У бесчелюстных и хрящевых рыб он построен разными типами хряща. Иногда хрящ импрегнируется кальциевыми солями и принимает внешне вид кости. У остальных позвоночных внутренний скелет в основном костный с некоторым участием хряща.

В эволюционном ряду позвоночных кость вначале появилась в покровных образованиях (костные шипы и щитки бесчелюстных, панцирные пластинки и костная чешуя у рыб). Она служила защитой от механических повреждений и врагов. У пресноводных обитателей костный покров уменьшал обводнение организма, грозившее наруше-

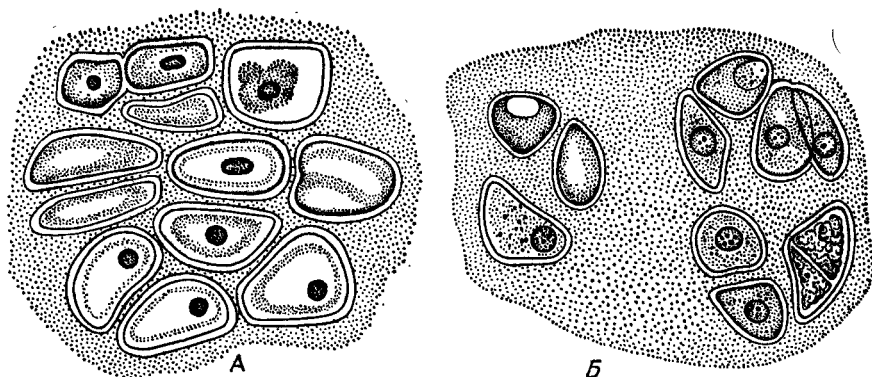


Рис. 30. Гистологическое строение хряща. А — хрящ круглоротых (межклеточное вещество слабо развито); Б — гиалиновый хрящ челюстноротых (хорошо развито межклеточное вещество) (по Румянцеву, 1958)

нием нормального осмотического давления внутренней среды. Предполагают, что в эволюции скелета исходной тканью был «слизистый хрящ», малопрочный и слабоупругий, подобно встречающемуся в скелетах личинок круглоротых. Позднее в скелетных образованиях появились упругие, эластичные и высокопрочные гиалиновые и волокнистые хрящи (рис. 30) и, наконец, возникла настоящая кость разного строения и прочности: от грубоволокнистой у рыб до тонковолокнистой пластинчатой кости со сложной остеонной организацией у рептилий, птиц и млекопитающих (А. В. Румянцев, 1958)¹.

Таким образом, в ходе эволюции внутреннего скелета позвоночных соответственно среде обитания и образу жизни усложнялось и совершенствовалось не только его анатомическое строение, но и гистологическая структура материала, из которого построен скелет. На этом примере можно видеть, как эволюционные преобразования на уровне организма (анатомия) сочетаются с изменениями на клеточно-молекулярном уровне. Важно заметить, что оба ряда изменений взаимосвязаны, но и относительно независимы, т. е. не строго синхронны.

В онтогенезе позвоночных скелетные элементы возникают в волокнистой соединительной ткани (вероятно, представляющей преобразованную слизистую опорную ткань бесчелюстных) в виде хрящевых образований, которые затем могут замещаться костью (замещающие, хрящевые или хондральные кости). Другие кости образуются в соединительнотканном слое кожи сразу, не проходя хрящевой стадии, — это покровные или кожные кости. Нередко они погружаются под кожу и срастаются с хрящевыми костями. По внешнему виду или положению определить тип и происхождение кости невозможно, оно устанавливается лишь при изучении ее развития.

В эволюционном ряду позвоночных животных хорда замещается позвоночным столбом, состоящим из хрящевых или костных позвонков. Они образуются в соединительнотканной оболочке хорды. У круглор-

¹ Подробнее о микроструктуре костей см. в описаниях скелетов разных классов.

ротых хорда полностью сохраняется, но в ее соединительнотканной оболочке развиваются палочковидные хрящи, которые рассматриваются как зачатки верхних дуг позвонков. У большинства рыб хорда, в большей или меньшей степени сжатая и деформированная образовавшимися телами хрящевых или костных позвонков, все же сохраняется, но опорой не служит. В остальных классах позвоночных животных хорда развивается лишь у зародышей, а затем вытесняется позвонками. Замещение хорды сегментарным позвоночным столбом увеличивает прочность осевого скелета при сохранении его гибкости (подвижности). Сложный рельеф позвонков обеспечивает возможности прикрепления мощной мускулатуры. Верхние дуги позвонков образуют канал, в котором лежит спинной мозг.

Зачатки парных и непарных конечностей в виде примитивных стабилизаторов — метаплевральных и непарной плавниковой складки — наметились еще и у бесчерепных. У водных позвоночных на их основе развились парные (грудные и брюшные) и непарные (хвостовой, спинной, анальный) плавники с их внутренним и наружным скелетом. У наземных позвоночных парные плавники рыбообразных предков превратились в членистые конечности, в зависимости от способов передвижения приобретающие форму лап, ног, ласт или крыльев. Скелет парных конечностей крепится с помощью переднего или грудного и заднего или тазового поясов конечностей. Они по-разному соединяются с осевым скелетом, соответственно характеру движения.

Мускулатура. Позвоночный столб, скелет конечностей и их поясов служат опорой и местом прикрепления двигательной мускулатуры, мощность которой у позвоночных по сравнению с низшими хордовыми резко возрастает. У водных позвоночных двигательная мускулатура имеет метамерное строение, что обусловлено участием большей части тела в двигательном акте. Метамерность нарушается лишь в области парных плавников, где путем слияния и дифференцировки брюшных участков миомеров формируются глубокие и поверхностные мышцы плавников. Не имеет метамерного строения и мускулатура висцерального черепа, приводящая в движение челюсти и жаберный аппарат. С переходом к наземному образу жизни, в связи с опорой преимущественно на парные конечности метамерность двигательной мускулатуры существенно нарушается: участки отдельных миомеров сливаются друг с другом, образуя лентовидные и иной формы мышцы (мускулы), лежащие в нескольких сегментах тела; возникают мощные и сложные мускульные комплексы сгибателей и разгибателей. При этом возрастает масса мускулатуры конечностей, которая частично размещается и на туловище. Одновременно собственно туловищная мускулатура уменьшается. У высших позвоночных метамерность проявляется лишь в расположении мелких мускулов позвоночного столба, части мышц брюшного пресса и межреберных мышц. Все эти изменения в скелете и мускулатуре обеспечивают значительное возрастание подвижности и маневренности позвоночных животных.

Центральная нервная система. Одновременно с совершенствованием органов движения развивалась центральная нервная система с ее периферией, управляющая сложным комплексом движений орга-

низма и регулирующая его физиологические функции. Эти функции выполняются на основе анализа сигналов, воспринимаемых органами чувств. На той же базе осуществляется ориентация животного в пространстве и формирование его поведения в меняющейся среде.

Закладывающаяся на спинной стороне зародыша позвоночных нервная пластинка (рис. 31) погружается под кожу и сворачивается в трубку, передний конец которой открывается отверстием — невропором — наружу, а задний — нейрокишечным каналом соединяется с полостью первичной кишки. Оба отверстия вскоре закрываются.

При замыкании трубки нервные складки образуют в ее верхней части парные боковые выросты — ганглионарные пластинки, из которых в дальнейшем образуются спинномозговые узлы, часть ганглиев головных нервов и ганглии симпатической (вегетативной) нервной системы.

Далее нервная трубка дифференцируется на головной и спинной мозг. В ее передней части возникает небольшое вздутие, из которого последовательно образуются три мозговых пузыря: передний, средний и задний (рис. 32). Дальнейшая дифференцировка приводит к образованию пяти отделов головного мозга. Передняя часть переднего пузыря, разрастаясь, дает собственно передний мозг (*telencephalon*), который у большинства позвоночных, разделяясь продольной складкой, образует обособленные полушария мозга; заключенные в них полости называются боковыми желудочками. Задняя часть переднего пузыря превращается в промежуточный мозг (*diencephalon*), образующий парные боковые выпячивания — глазные пузыри, из которых в дальнейшем формируются сетчатка и пигментная оболочка глаза (см. ниже); полость промежуточного мозга получает название третьего желудочка. Средний пузырь превращается в средний мозг (*mesencephalon*), а его полость называется силвиевым водопроводом. Передняя часть заднего пузыря образует выступающий вверх задний мозг, или мозжечок (*cerebellum*). Остальная часть заднего пузыря разрастается в продолговатый мозг (*myelencephalon*), без резкой границы переходящий в спинной мозг. Полость продолговатого мозга — четвертый желудочек, или ромбовидная ямка, — продолжается в полость спинного мозга — невроцель. Эти пять отделов головного мозга характерны для всех позвоночных животных, но степень их развития, детали строения и функции существенно отличаются в разных классах.

Нервные клетки позвоночных в общем сходны с нейронами других животных, но имеют свои особенности; их тела и короткие отростки — дендриты — составляют серое вещество мозга, а длинные отростки нервных клеток — аксоны, или невриты, окруженные неврилеммой

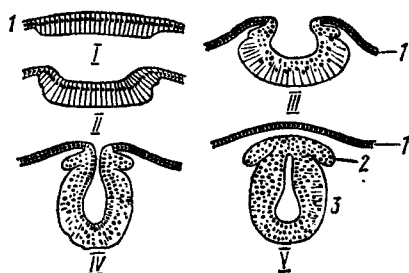


Рис. 31. Последовательные стадии развития центральной нервной системы позвоночных (по И. Шмальгаузену) (I—V):

1 — эпидермис, 2 — ганглионарная пластинка, 3 — нервная трубка (поперечные разрезы)

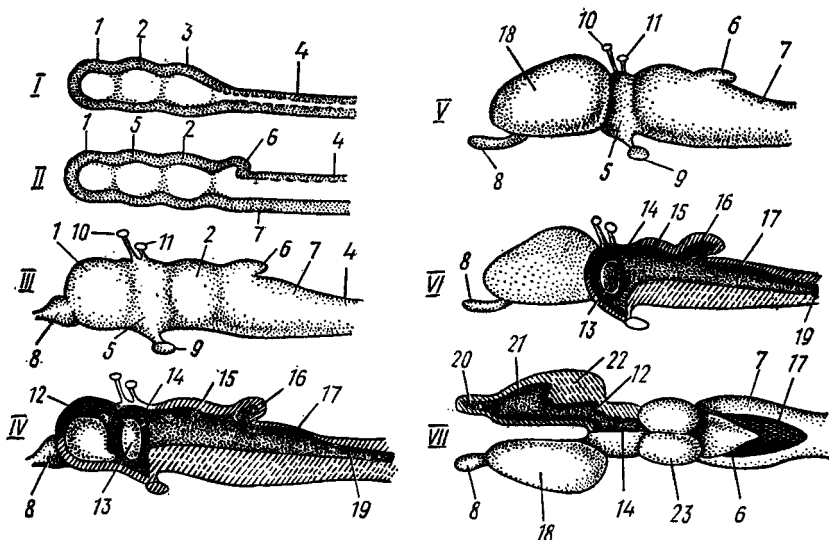


Рис. 32. Схема развития головного мозга позвоночных (по Паркеру, с изменен.): I — первая стадия (сбоку); II — вторая стадия (сбоку); III — развитый мозг с неразделенным передним мозгом; IV — то же, сагиттальный разрез; V — головной мозг с парными полушариями; VI — то же, сагиттальный разрез; VII — то же, сверху (правая сторона переднего и среднего мозга вскрыты):

1 — передний мозг, 2 — средний мозг, 3 — задний мозг, 4 — спинной мозг, 5 — промежуточный мозг, 6 — мозжечок, 7 — продолговатый мозг, 8 — обонятельная доля, 9 — гипофиз, 10 — парниатальный орган, 11 — эпифиз, 12 — желудочек переднего мозга, 13 — зрительный бугор, 14 — третий желудочек, 15 — желудочек среднего мозга, 16 — желудочек мозжечка, 17 — четвертый желудочек, 18 — полушарие переднего мозга, 19 — канал спинного мозга, 20 — желудочек обонятельной доли, 21 — правый боковой желудочек, 22 — полосатое тело, 23 — зрительная доля (двуххолмие)

(шванновскими клетками) и миелиновой оболочкой, образуют белое вещество (рис. 33). Оболочка изолирует нервные волокна, обеспечивая независимость проведения импульса (подобно изоляции электрических проводов). В организме позвоночного животного, где одновременно получается, передается и обрабатывается огромное количество разнообразной информации, подобное усложнение нервных путей необходимо.

Основная масса серого вещества переднего мозга расположена в виде полосатых тел на дне и в его парных выпячиваниях — обонятельных долях. От каждой обонятельной доли отходит обонятельный тракт, образующий у обонятельной капсулы расширение — луковичу. Короткий обонятельный нерв (*pervus olfactorius*) (1 пара головных нервов) состоит из чувствующих волокон, связывающих клетки эпителия обонятельной капсулы с луковичей. Тонкий слой серого вещества выстилает стенки полостей желудочков. Верх переднего мозга — мантия — у большинства низших позвоночных образован только белым веществом; лишь у двоякодышащих рыб и земноводных в ее поверхностном слое появляется небольшое число нервных клеток. У пресмыкающихся в мантии имеется серое вещество (скопление нервных клеток), представляющее зачаток коры больших полушарий. У птиц

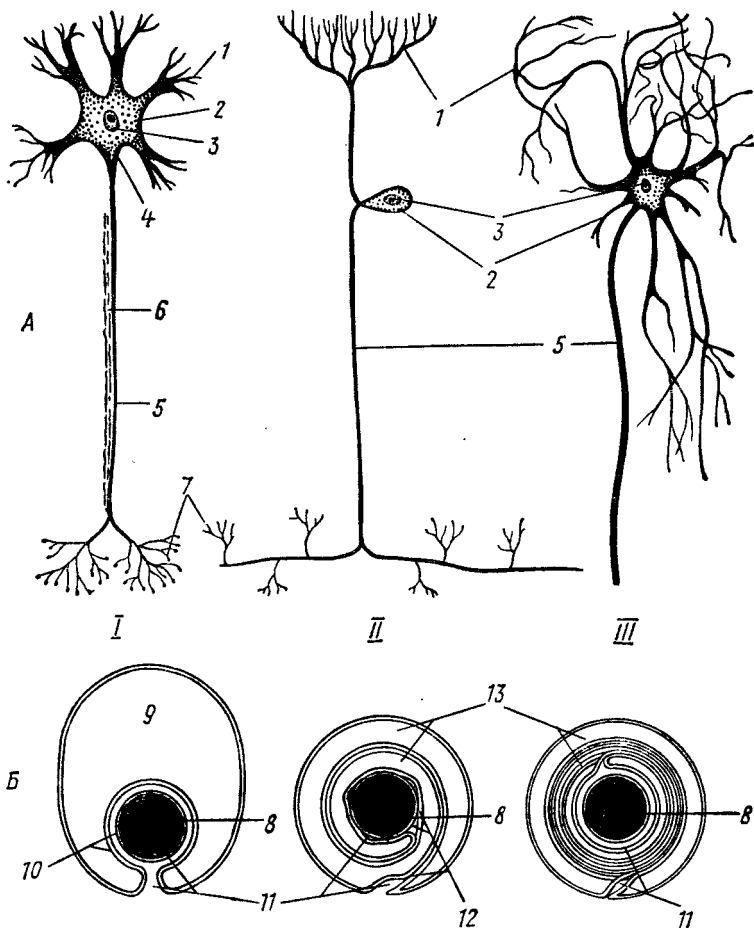


Рис. 33. Три типа нейронов (А) и этапы формирования оболочек аксона (Б) (по Гриффину и Новику, 1973): I — двигательный нейрон (мотонейрон); II — чувствительный (рецепторный) нейрон; III — нейрон центральной нервной системы:

1 — дендриты, 2 — тело клетки, 3 — ядро, 4 — цитоплазма, 5 — аксон, 6 — шванновская клетка, 7 — окончания аксона, 8 — аксон, 9 — шванновская клетка, 10 — оболочка аксона и шванновской клетки, 11 — щель, 12 — собственная оболочка аксона, 13 — цитоплазма шванновской клетки

объем переднего мозга резко возрастает, но сохраняется тот же тип строения, что и у пресмыкающихся. У млекопитающих величина переднего мозга увеличивается не столько за счет разрастания полосатых тел, сколько путем развития серого вещества на поверхности мантии. Этот слой нервных клеток, функционирующий как высший ассоциативный центр, называют корой больших полушарий. Его подразделяют на первичную кору, или гиппокамп (*archipallium*, seu *hipocampus*) — разрастание образовавшегося у пресмыкающихся зачатка коры, и на вторичную кору (*neopallium*). На ней образуются

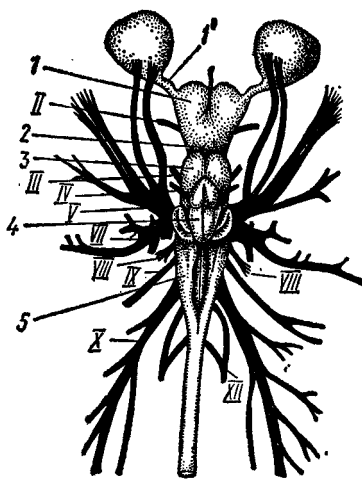


Рис. 34. Схема отхождения головных нервов у хрящевых рыб (по Матвееву):

1 — передний мозг, 1' — обонятельный тракт, 2 — промежуточный мозг, 3 — средний мозг, 4 — мозжечок, 5 — продолговатый мозг. Головные нервы: II — зрительный, III — глазодвигательный, IV — блоковый, V — тройничный, VI — отводящий, VII — лицевой, VIII — слуховой, IX — языкоглоточный, X — блуждающий, XII — подъязычный

как железа внутренней секреции. Теменной (париентальный) орган сохраняется у некоторых рыб, земноводных и у части пресмыкающихся как светочувствительный орган; у остальных позвоночных исчезает.

Крыша среднего мозга приподнята парными зрительными долями (lobi optici) и образует двуххолмие (см. рис. 32, 23); у млекопитающих оно превращается в четверохолмие. Здесь в сером веществе заканчиваются волокна зрительного тракта. Начиная с двоякодышащих рыб и земноводных, значение среднего мозга как зрительного центра уменьшается. От него отходят две пары головных нервов, иннервирующих мышцы глаз: глазодвигательный нерв (n. oculomotorius) (III пара) и блоковый (n. trochlearis) (IV пара, рис. 34).

У круглоротых, части рыб и земноводных задний мозг имеет вид небольшой складки — мозжечка (см. рис. 32, 6), ограничивающей спереди крышу четвертого желудочка. У хрящевых рыб он разрастается, прикрывая заднюю часть среднего и переднюю часть продолговатого мозга. У пресмыкающихся и особенно у птиц и млекопитающих размеры мозжечка еще более возрастают, а поверхность его коры, образованной серым веществом, увеличивается благодаря образованию глубоких и сложных складок. Мозжечок — центр координации движений и равновесия; участвует он и в регуляции тонуса мышц и других физиологических процессов.

борозды (извилины), за счет которых возрастает наружная поверхность коры.

Утолщенные стенки промежуточного мозга называют зрительными буграми (thalami optici) (см. рис. 32, 13); выросты их стенок образуют зрительные нервы (n. optici) (II пара головных нервов), имеющие хиазму (перекрест): часть волокон нерва правой стороны уходит в левый нерв, а часть волокон слева переходит в правый нерв. Зрительные нервы иннервируют только сетчатку глаза. Позади хиазмы на дне промежуточного мозга образуется полый вырост — воронка (infundibulum), к передней стенке которого примыкает железа внутренней секреции — гипофиз (hypophysis) (см. рис. 32, 9). На тонкой крыше промежуточного мозга развиваются два пузырьвидных образования: передний называется теменной или париетальным органом, а задний — пинеальным органом или эпифизом (epiphysis) (см. рис. 32, 10, 11). У круглоротых оба образования выполняют роль светочувствительных органов; оба несут и секреторную функцию. У остальных позвоночных животных эпифиз функционирует только

Продолговатый мозг (см. рис. 32, 7) имеет утолщенное дно и стенки, тогда как крыша его объемистой полости — четвертого желудочка (ромбовидной ямки) — образована лишь тонким эпителием и сосудистым сплетением мягкой мозговой оболочки. Значительную массу продолговатого мозга составляет белое вещество (в том числе и волокна, приходящие сюда из спинного мозга); его разрастания по дну мозга образуют так называемые пирамиды. Серое вещество располагается в верхней части дна и стенок продолговатого мозга; от него отходят V—X (у млекопитающих V—XII) пары головных нервов (рис. 34).

V пара — тройничный нерв (п. *trigeminus*) берет начало от боковой поверхности продолговатого мозга и тут же разделяется на три основные ветви: глазничную, верхнечелюстную и нижнечелюстную; иннервирует зубы и мускулатуру челюстной дуги, слизистую рта и кожу передней части головы. От дна мозга отходит тонкий отводящий нерв (п. *abducens*) (VI пара), иннервирующий наружную прямую мышцу глаза. За тройничным нервом несколькими корешками, сливающимися в крупный ганглий, отходит VII пара — лицевой нерв (п. *facialis*). Он распадается на мощную глазничную (идет вместе с одноименной ветвью V нерва), щечную, небную и подъязычную ветви; лицевой нерв иннервирует кожу головы, слизистую ротовой полости и мускулатуру подъязычной дуги. Далее начинается короткий слуховой нерв (п. *acusticus*), VIII пара, иннервирующий чувствующий эпителий внутреннего уха. Языкоглоточный нерв (п. *glossopharyngeus*), IX пара, отходит позади слухового нерва и иннервирует слизистую глотки и мускулатуру первой жаберной дуги, а у наземных позвоночных — глотку, ее мускулатуру и вкусовые тельца языка. От заднебоковой поверхности продолговатого мозга многочисленными корешками, сливающимися сразу в крупный ганглий, отходит X пара — блуждающий нерв (п. *vagus*), разделяющийся затем на ряд ветвей: четыре жаберных (иннервируют слизистую глотки и мускулатуру II—V жаберных дуг), внутренностную (иннервирует сердце, кишечник, плавательный пузырь, легкие), боковую (иннервирует органы боковой линии; редуцируется у наземных позвоночных). XI пара — добавочный нерв (п. *accessorius*) образуется из задних корешков блуждающего нерва; хорошо обособлен только у млекопитающих и слабо различим у других амниот; иннервирует мускулатуру плечевого пояса. XII пара — подъязычный нерв (п. *hypoglossus*) хорошо выражен только у амниот, отходит от брюшной стенки задней части продолговатого мозга к мускулатуре языка и подъязычному аппарату.

I, II, VIII пары головных нервов — только чувствующие, III, IV, VI, XI и XII — только двигательные, V, VII, IX и X — смешанные (включают чувствующие и двигательные волокна).

Без отчетливых внешних границ продолговатый мозг переходит в спинной, лежащий в канале, образованном верхними дугами позвонков. Он имеет форму плоской ленты (круглоротые) или округлого тяжа; в нем имеется небольшая полость — невроцель. Вокруг нее концентрируется серое вещество (скопление нервных клеток с их дендритами и опорных клеток); у наземных позвоночных на поперечном разрезе спинного мозга оно по своему очертанию напоминает

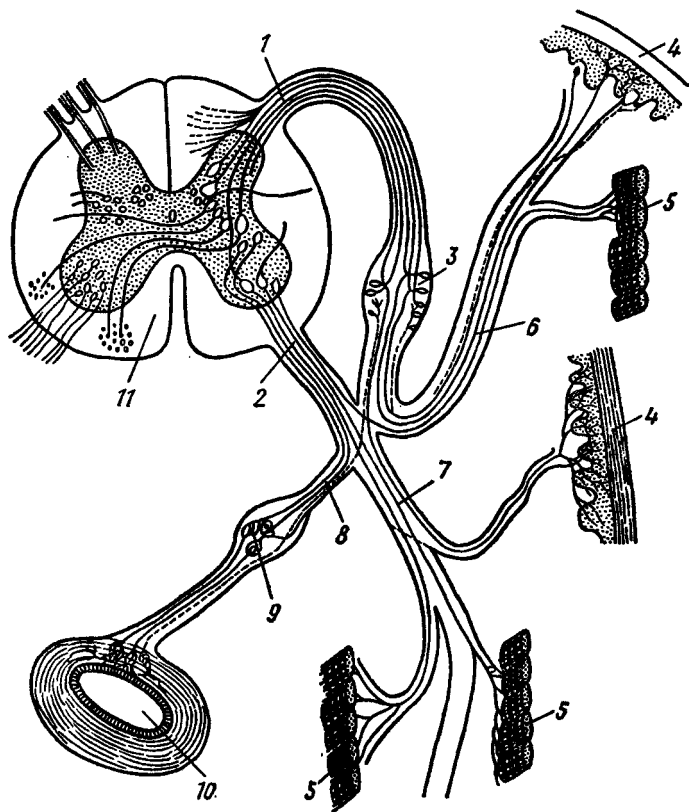


Рис. 35. Поперечный разрез спинного мозга. Показано образование и ветвление спинного нерва:

1 — спинной корешок, 2 — брюшной корешок, 3 — спинальный ганглий, 4 — кожа, 5 — мышцы, 6 — спинная ветвь, 7 — брюшная ветвь, 8 — ветвь к внутренним органам, 9 — симпатический ганглий, 10 — кишечник, 11 — спинной мозг

крылья бабочки (рис. 35). В отличие от головного мозга в спинном мозге белое вещество (проводящие пути, образованные длинными отростками — аксонами нервных клеток с вкрапленными между ними опорными клетками) расположено снаружи. От боковой поверхности спинного мозга метамерно отходят спинномозговые нервы. От спинного выроста (рога) серого вещества отходит спинной корешок, состоящий из чувствующих волокон (передают нервные импульсы в головной мозг); на нем образуется расширение — спинномозговой узел (нервный ганглий). От брюшного выроста (рога) серого вещества отходит брюшной корешок, состоящий только из двигательных волокон (передают импульсы двигательной мускулатуре). Спинной и брюшной корешки сливаются в спинной нерв, выходящий между верхними дугами соседних позвонков и почти сразу же распадающийся на три ветви: спинную (иннервирует кожу и мышцы спины), брюшную (идет

в боковые и брюшные стенки тела) и внутренностную (соединяется с ганглием симпатической нервной системы) и иннервирует внутренние органы). Каждая из них включает как двигательные (эфферентные), так и чувствующие (афферентные) волокна.

В спинном мозге замыкаются рефлекторные дуги, независимо от головного мозга обеспечивающие элементарные безусловно рефлекторные акты, как, например, оборонительные. Нейроны, связывающие правые и левые стороны каждого сегмента спинного мозга, увеличивают эти возможности. Однако работа всего спинного мозга подчинена контролю головного мозга, осуществляемому через так называемые спинальные тракты — совокупности нервных волокон, по которым передается информация в головной мозг (восходящие) или распространяются импульсы, идущие от головного к сегментам спинного мозга (нисходящие пути). У бесчелюстных (круглоротых) восходящий путь не непрерывен, а состоит из коротких волокон Роон-Боардовских клеток, связывающих между собой соседние сегменты спинного мозга; этот путь кончается в продолговатом мозге. Нисходящий путь представлен идущими по всей длине спинного мозга волокнами Маутнеровских клеток, имеющихся в среднем и продолговатом мозге (их считают близкими к гигантским волокнам мозга ланцетника), идущим от клеток Овсянникова-Роде. У хрящевых рыб к этим путям прибавляются два восходящих: спинно-бульбарный, кончающийся в продолговатом мозге, и спинно-мезэнцефалический, идущий в средний мозг. У костных рыб связи между головным и спинным мозгом усложняются путем образования двух новых путей — восходящего спинно-мозжечкового тракта и нисходящего вестибулярно-спинального. В других классах позвоночных усложнение этих связей усиливается и сопровождается все большим подчинением работы спинного мозга контролю головного. Следует обратить внимание на то, что в большинстве случаев новые пути связей образуются при сохранении старых систем, как некоторая надстройка над ними. Существование параллельных иерархических организованных каналов связи — важное условие эффективного управления работой всех систем организма, обеспечивающее ее изменение соответственно внешним условиям.

Такая адаптивность увеличивается и вегетативной нервной системой, возникающей в результате разрастания участков ганглионарных пластинок (см. рис. 31). При этом по бокам позвоночного столба образуются цепочки ганглиев вегетативной симпатической и парасимпатической¹ нервной системы. Длинные отростки клеток этих ганглиев направляются частично к внутренним органам (чувствующие и двигательные симпатические нервные волокна), частично входят в состав спинных корешков спинномозговых нервов. У двоякодышащих и костистых рыб и у всех наземных позвоночных ганглии вегетативной системы связаны друг с другом продольным нервным тяжом (truncus sympaticus). Соединительные ветви ганглиев обеспечивают связь центральной и вегетативной нервной системы. Чувствующие

¹ Симпатическая нервная система состоит из ганглиев головного и крестцового отделов, парасимпатическая — из ганглиев шейного и туловищного отделов.

и двигательные волокна нервов, отходящих от симпатических ганглиев, иннервируют внутренние органы, не подчиняющиеся волевому контролю (сердце, кишечник, почки, половые и эндокринные железы и др.). Показано, что вывод из строя вегетативной системы не ведет к гибели животного, но значительно снижает шансы выживания при отклонениях условий существования от нормы и при перенаселении.

Взаимосвязи центральной и вегетативной нервной системы создают возможность известной взаимозаменяемости нервных центров.

Гормональная система представлена разнообразными железами внутренней секреции. Ее сложность нарастает в эволюционном ряду позвоночных. При этом число и химизм участвующих в регуляции метаболизма гормонов в разных классах меняется мало, но существенно усложняются их функции: точнее — меняется реакция органов (тканей) на воздействие гормонов. Хорошим примером может служить пролактин из группы гонадотропных (ГТГ) гормонов гипофиза, который у млекопитающих стимулирует образование молока, функционирование желтого тела (в яичнике), влияет на придаточные железы половых органов самцов и оказывает общее воздействие на метаболизм при неспецифической стимуляции, например при стрессе. Пролактин у птиц стимулирует образование «зобного молочка» (у голубей), обуславливает поведение при насиживании яиц, вызывает образование «наседных пятен» и усиливает рост. У амфибий тот же пролактин регулирует проницаемость кожи для воды (тритоны), а у морских рыб способствует выживанию при осмотическом стрессе в пресной воде.

Деятельность отдельных звеньев гормональной системы взаимно координирована и находится под контролем центральной нервной системы; возникает сложный нейрогуморальный аппарат, координирующий все процессы в организме, включая особенности поведения и реакций на абиотические и биотические факторы внешней среды. Развитие нейрогуморального аппарата в ряду позвоночных животных приводит к становлению более сложных связей с окружающей средой и обеспечивает возрастание гомеостаза — внутренней устойчивости организма при меняющихся внешних воздействиях. Наконец, он участвует и в регуляции внутривидовых отношений и межвидовых связей в сообществе.

Органы чувств. Развитие и дифференцировка центральной нервной системы сопровождалось возникновением и совершенствованием органов чувств — зрения, слуха и равновесия, обоняния, вкуса, восприятия движения воды (органы боковой линии водных позвоночных). Это улучшало возможности ориентации в пространстве, необходимость которой росла по мере увеличения подвижности животных.

Органы зрения позвоночных животных представлены парными глазами более или менее шаровидной формы, лежащими в орбитах — впадинах черепа. Слой плотной соединительной ткани или хряща образует наружную оболочку глаза — склеру (рис. 36, 1). На передней поверхности глаза (перед зрачком) склера переходит в тонкую прозрачную роговицу, покрытую прозрачным эпителием. Изнутри

к склере прилегают сосудистая оболочка, обильно снабженная кровеносными сосудами, за которой следует темная пигментная оболочка. На границе между склерой и роговицей края сосудистой и пигментной оболочек образуют кольцевую складку — радужину (рис. 36, 5), ограничивающую отверстие — зрачок, который может расширяться и сужаться благодаря присутствию в радужине радиальных и кольцевых мышечных волокон. Насыщение радужины пигментами обеспечивает различную окраску глаза. Позади радужины образуется кольцевой валик — ресничное тело, представляющее скопление мышечных волокон, прикрепляющихся к оболочке хрусталика. Ресничное тело участвует в аккомодации глаза, изменяя форму хрусталика, и, у части наземных позвоночных, перемещая его по отношению к сетчатке. За зрачком лежит круглое или сплюснутое в двояковыпуклую линзу прозрачное тело — хрусталик (рис. 36, 7).

Внутренний слой стенки глаза — сетчатка — тесно примыкает к пигментной оболочке (рис. 36, 8). Она сложна устроена и состоит из светочувствительных (рецепторных), нервных и опорных клеток. К пигментному слою примыкает слой фоторецепторов (рис. 37, 2), наружные членики которых имеют вид палочек или колбочек (рис. 37, а и б) и содержат светочувствительный пигмент. Ядра светочувствительных клеток образуют наружный клеточный слой (рис. 37, в), а далее идет наружный сетчатый слой, где конечные разветвления чувствующих клеток контактируют с дендритами биполярных клеток. Отростки последних соприкасаются с дендритами ганглиозных клеток во внутреннем сетчатом слое (рис. 37, 5). Ганглиозные клетки (рис. 37, 6) дают длинные нервные волокна (аксоны), образующие внутренний слой сетчатки (рис. 37, 7) и далее составляющие зрительный нерв. В месте выхода зрительного нерва светочувствительный слой сетчатки редуцируется и этот участок называют «слепым пятном». В центре сетчатки обычно располагается область повышенной оптической чувствительности — желтое пятно; в его центре часто имеется углубление — ямка (см. рис. 36, 9), где плотность фоторецепторов и нервных клеток увеличена. Внутренняя полость глазного бокала (яблока) заполнена прозрачным студенистым стекловидным телом.

Движение глаза в орбите обеспечивается сокращением четырех прямых и двух косых мышц глаза, прикрепляющихся к стенкам глазницы

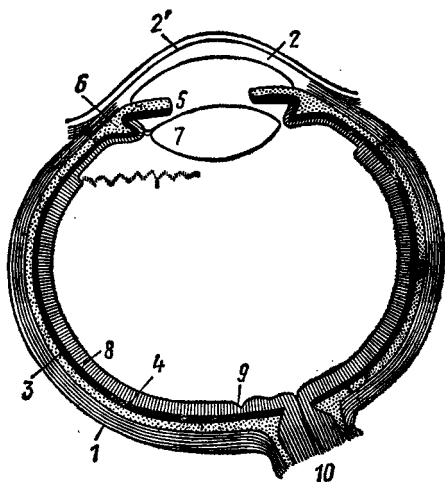


Рис. 36. Поперечный разрез глаза человека (по Паркеру):

1 — склера, 2 — роговица, 2' — эпителий роговицы, 3 — сосудистая оболочка, 4 — пигментная оболочка, 5 — радужина, 6 — ресничное тело, 7 — хрусталик, 8 — сетчатка, 9 — желтое пятно с ямкой в центре, 10 — зрительный нерв

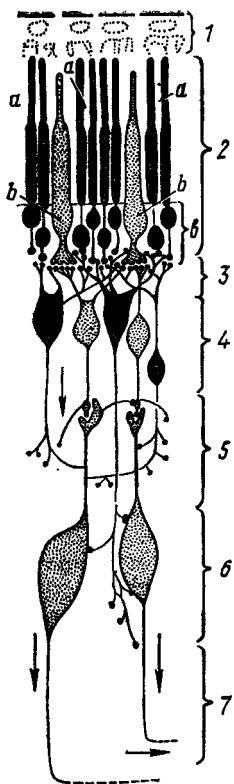


Рис. 37. Схематический разрез через сетчатку глаза (по Поляку):

1 — пигментный слой, 2 — слой фоторецепторов (светочувствительных) клеток (а — палочки, б — колбочки, в — ядра светочувствительных клеток — наружный ядерный слой), 3 — наружный сетчатый слой, 4 — слой биполярных клеток — внутренний ядерный слой, 5 — внутренний сетчатый слой, 6 — слой ганглиозных клеток, 7 — слой нервных волокон, идущих в зрительный нерв

и склере. Вокруг глаза развивается складка кожи, которая у наземных позвоночных, начиная с амфибий, превращается в подвижное верхнее и нижнее веки. У многих позвоночных развивается еще тонкое полупрозрачное третье веко — мигательная перепонка. В области век развиваются железы, секрет которых смачивает роговицу, предохраняя ее от высыхания.

Глаза позвоночных животных закладываются на ранних стадиях зародышевого развития. Одновременно с обособлением промежуточного мозга на его стенках образуются боковые выпячивания — глазные пузыри (рис. 38, 2). По мере роста зародыша глазные пузыри отодвигаются от мозга, их ножки удлиняются и сужаются, а наружная часть стенки каждого пузыря впячивается. Образуются два глазных бокала с двойными стенками, лежащие под кожей. Эктодерма над глазными бокалами образует утолщение, которое отшнуровывается от кожи, располагается у отверстия глазного бокала и превращается в хрусталик. Внутренняя, более толстая, стенка глазного бокала преобразуется в сетчатку, а более тонкая наружная — в пигментный слой. Отверстие глазного бокала сужается. Из окружающей глазной бокал мезодермы формируются сосудистая оболочка, склера и роговица (рис. 38, 7—9); последнюю снаружи покрывает тонкий слой прозрачного эпителия — участок эктодермы.

Схема строения глаза одина во всех классах позвоночных животных. Отличия сводятся к частным деталям строения и связанных с ним образований — век, глазных желез. Уже указывалось на существование у круглоротых добавочных светочувствительных органов: париетального (теменного) и пинеального (эпифиз). У части рыб, некоторых амфибий и пресмыкающихся имеется теменной орган, принимающий глазоподобное строение: утолщенная передняя стенка образует хрусталик, задняя стенка пигментирована и содержит светочувствительные клетки, палочковидные окончания которых (в отличие от настоящего

глаза) направлены к внутренней полости теменного органа; под светочувствительными клетками в слое нервных волокон лежат ганглиозные клетки, отростки которых образуют нерв, идущий в крышу промежуточного мозга.

Органы слуха анатомически связаны с органами равновесия; у позвоночных животных они всегда парные (правое и левое «ухо»).

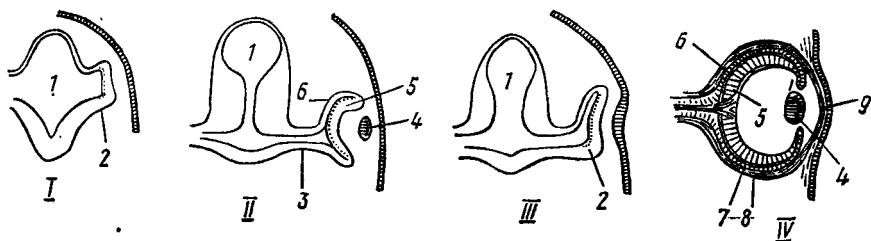


Рис. 38. Последовательные стадии развития глаза (I—IV — схема) (по Шмальгаузену):

1 — промежуточный мозг, 2 — глазной пузырь, 3 — ножка глазного пузыря, 4 — хрусталик, 5 — сетчатка, 6 — пигментный слой, 7 — сосудистая оболочка, 8 — склера, 9 — роговица

У водных позвоночных такой комплексный орган образован капсулами внутреннего уха, закладывающимися по бокам головы зародыша в виде парных утолщений эктодермы (рис. 39). Каждая из них превращается сначала в ямку, а затем в пузырек, сообщающийся с поверхностью каналом, и позднее отшнуровывающийся от эктодермы. Слуховой пузырек перехватом разделяется на два отдела: из верхнего формируется овальный мешочек и соединенные с ним три полукружных канала (рис. 39, 2—4), лежащие в трех взаимно перпендикулярных плоскостях, — орган равновесия (вестибулярный аппарат); нижний отдел превращается в круглый мешочек (рис. 39, 5), от которого отходит полый выступ — лагена, у высших позвоночных образующий спирально завитой канал (улитку) — орган слуха. С круглым мешоч-

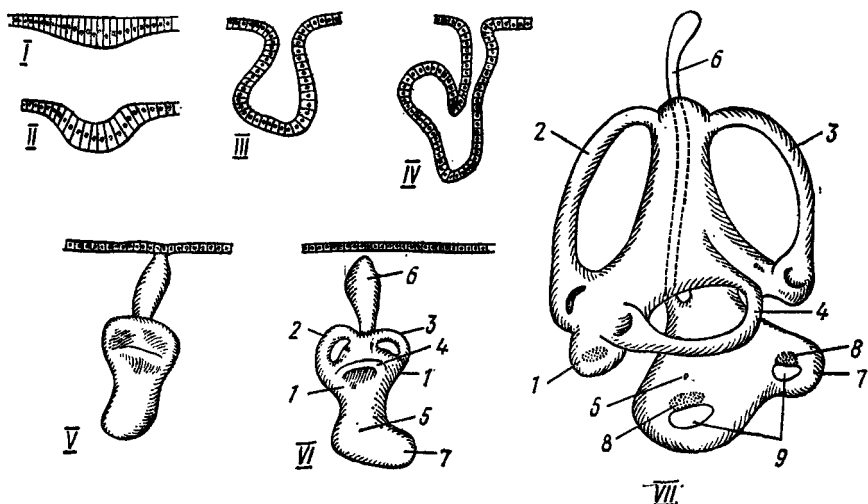


Рис. 39. Схема развития внутреннего уха позвоночных животных. I—VII — последовательные стадии (по Шмальгаузену):

1 — овальный мешочек, 2—4 — полукружные каналы, 5 — круглый мешочек, 6 — эндолимфатический канал, 7 — полый выступ круглого мешочка — лагена, 8 — слуховые чувствительные поля, 9 — отолиты

ком связан длинный, обычно замкнутый, эндолимфатический канал — остаток соединения полости первичного слухового пузырька с внешней средой.

Эпителий, выстилающий перепончатый лабиринт, на некоторых участках круглого и овального мешочка и в полукружных каналах имеет чувствующие клетки, снабженные упругими волосками, вдающимися в просвет внутренней полости; основания грушевидных чувствующих клеток оплетаются разветвлениями конца слухового нерва. Внутренняя полость перепончатого лабиринта заполнена эндолимфой, в которой взвешены мелкие кристаллики извести — отоконии, иногда сливающиеся в крупные образования (отолиты костистых рыб). Всякое изменение положения головы вызывает перемещение эндолимфы и отокониев, раздражающих при этом чувствующие клетки. Перепончатый лабиринт, таким образом, функционирует как орган равновесия. Звуковые волны, вызывающие колебания эндолимфы и находящейся в ней включений, также вызывают раздражение чувствующих клеток. Однако слуховую функцию у рыб несут чувствующие поля палого возраста круглого мешочка. У наземных позвоночных его размеры заметно увеличиваются, и в образовавшейся таким путем улитке происходит усложнение воспринимающего аппарата за счет разрастания чувствующих клеток и добавочных мембран. Наряду с усложнением воспринимающего аппарата внутреннего уха у наземных позвоночных образуется среднее ухо, снабженное барабанной перепонкой и слуховыми косточками, а затем формируется и наружное ухо (хорошо развито у млекопитающих). Эти преобразования обеспечивают возможность слуха в воздушной среде, отличающейся более слабой звукопроводимостью. Часть лабиринта, функционирующая в качестве органа равновесия (овальный мешочек, полукружные каналы), у всех позвоночных сохраняется примерно на одном уровне развития; лишь у круглоротых он, видимо, вторично упрощен.

У водных позвоночных имеются специальные сейсмочувствительные кожные органы боковой линии. Они служат преимущественно для восприятия слабых колебаний и токов воды. У круглоротых и живущих в воде амфибий эти органы представляют собой лежащие на

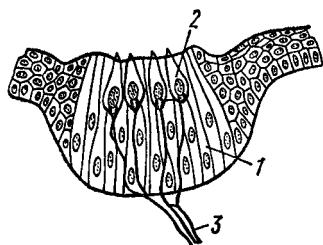


Рис. 40. Разрез органа боковой линии амфибии (по Шмальгаузену):

1 — опорные клетки, 2 — чувствующие клетки, 3 — нерв

поверхности или в мелких ямках утолщения небольших участков эктодермы, в которых среди опорных клеток лежат грушевидные чувствующие клетки (рис. 40): их выдающиеся над поверхностью части снабжены щетинками (жутиками), а основания оплетены концевыми окончаниями боковой ветви блуждающего нерва. Эти органы располагаются в один — три продольных ряда на боковой поверхности тела и в несколько рядов, иногда в виде сложной сети — на голове. У рыб в толще кожи образуются каналы, открывающиеся наружу специальными отверстиями; у костистых рыб эти отверстия пронизы-

вают чешуи и покровные кости. На стенках каналов располагаются отдельные рецепторы боковой линии (рис. 41, 4), имеющие описанное строение. У рыб встречаются и отдельные органы боковой линии, лежащие на поверхности кожи. Улавливая органами боковой линии слабые токи воды, водные позвоночные могут ориентироваться в течениях, а воспринимая волны, идущие от плывущих животных или отраженных волны собственного перемещения, могут обнаруживать приближение хищника или добычи, плыть, не натываясь в темноте на подводные предметы. У наземных позвоночных органы боковой линии исчезают.

Орган обоняния развивается как утолщение эктодермы, которое затем погружается в кожу, образуя обонятельный мешок, открывающийся наружу отверстием — ноздрей. Эпителий обонятельного мешка состоит из опорных и удлинённых чувствующих клеток. Выходящие на поверхность эпителия концы чувствующих клеток несут пучок волосков, а проксимальные концы их соединяются с волокнами обонятельного нерва. У круглоротых парные вначале обонятельные мешки срастаются в один мешок, открывающийся наружу одной ноздрей. У остальных позвоночных органы обоняния парные. У некоторых рыб каждая ноздря разделяется кожистой перемычкой на два отверстия — через одно вода поступает в обонятельный мешок, а через

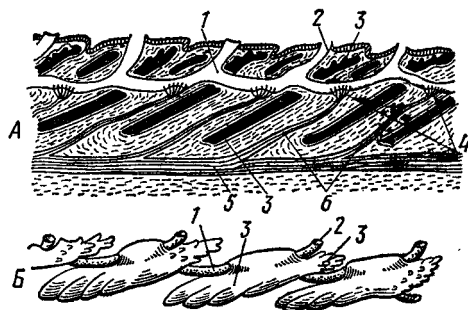


Рис. 41. Схема органа боковой линии костистой рыбы (по Гудричу). А — продольный разрез; Б — вид сбоку:

1 — канал, 2 — наружные отверстия канала, 3 — чешуя, 4 — рецепторы боковой линии, 5 — боковая ветвь блуждающего нерва, 6 — ответвление нерва, идущее к органу боковой линии

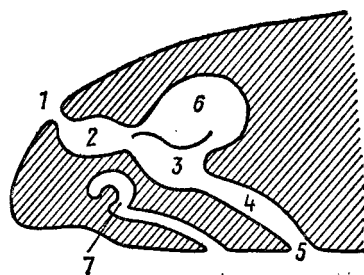


Рис. 42. Дифференцировка обонятельного мешка у ящериц (разрез):

1 — наружная ноздря, 2 — преддверье, 3 — респираторный отдел, 4 — носоглоточный канал, 5 — хоана (внутренняя ноздря), 6 — обонятельный отдел, 7 — яacobсонов орган

второе выводится наружу. Образование складок на стенках обонятельного мешка увеличивает поверхность чувствующего эпителия. У двоякодышащих и кистеперых рыб полость обонятельного мешка через ноздрю открывается наружу, а через внутреннюю ноздрю или хоану сообщается с ротовой полостью.

Переход к воздушному дыханию и выход на сушу сопровождался превращением обонятельного тракта в дыхательно-обонятельный: воздух через наружные ноздри проходит в обонятельный мешок и через хоаны поступает в ротовую полость, гортань и легкие. В связи с этим уже у амфибий обонятельный мешок начинает подразделяться на дыхательный, или респираторный (выст-

лан простым эпителием), и обонятельный, или ольфакторный (выслан чувствующим эпителием) отделы. В обонятельном отделе обычно появляются складки, увеличивающие его поверхность. Еще отчетливее дифференцировка у настоящих наземных позвоночных (рис. 42). Особенно сложно строение обонятельного отдела у млекопитающих, у которых развиваются ажурные переплетения решетчатой кости, образующей костные обонятельные раковины с очень большой общей поверхностью, высланной обонятельным эпителием.

Органами вкуса у позвоночных служат вкусовые почки, представляющие скопления чувствующих и опорных клеток. Основания чувствующих клеток оплетаются концевыми окончаниями нервов (лицевого, а у млекопитающих еще и языкоглоточного). Вкусовые почки у рыб есть в пищеводе, глотке и ротовой полости, а также на губах, усиках, иногда на плавниках и других участках тела, у остальных позвоночных они сосредоточены в ротовой области (преимущественно на языке и иногда в начальной части глотки).

Восприятие тактильных, химических, электрических (электромагнитных), температурных и других раздражений обеспечивается наличием свободных окончаний чувствующих нервов по всей поверхности кожи. В некоторых случаях они представляют специальные органы (электрорецепторы хрящевых рыб, см. ниже) или входят в состав системы органов боковой линии. Простое строение (свободные нервные окончания) имеют и так называемые интерорецепторы, собирающие информацию о состоянии внутренней среды и органов тела животного — химизме, температуре, осмотическом состоянии и других показателях. Информация от органов чувств (экстерорецепция) и интерорецепторов поступает в соответственные отделы головного мозга, регулирующие физиологические параметры и поведение животного.

Скелет черепа. Развитие головного мозга и связанных с ним сложно устроенных органов чувств требовало образования защитных скелетных образований. Эту функцию выполняет мозговой или осевой череп. С другой стороны, переход к активному питанию подвижными пищевыми объектами должен был сопровождаться образованием органов активного захвата и переработки пищи. Это обеспечено формированием висцерального скелета, окружающего передний конец пищеварительной трубки; у водных позвоночных он служит и опорой жабр. Висцеральный и мозговой череп у всех позвоночных животных, кроме круглоротых, объединяется в единый комплекс — череп (cranium), подразделяемый на мозговой и висцеральный отделы.

Мозговой череп (neurocranium) закладывается под головным мозгом в виде двух-трех пар хрящей (рис. 43). По бокам переднего конца хорды образуются парахордалии (слившиеся зачатки верхних дуг передних позвонков), а впереди них — маленькие боковые хрящи (развиваются не всегда) и крупные трабекулы. Одновременно, но независимо от этих зачатков возникают хрящевые капсулы органов чувств: обонятельные, слуховые и склера глазных яблок. Парахордалии, трабекулы и боковые хрящи, разрастаясь, сливаются друг с другом, и начинают обрастать головной мозг с боков. К этой хряще-

вой основе спереди прирастают обонятельные капсулы, а по бокам сзади — слуховые капсулы. Между ними на боковых поверхностях черепа образуются углубления — глазницы, в которых размещаются глаза. Такая стадия развития мозгового черепа, еще лишенного крыши, присуща круглоротым. У остальных позвоночных еще на личиночной или зародышевой стадии разросшийся хрящ образует и крышу черепа, в которой обычно остаются небольшие отверстия — фонтанели, затянутые соединительнотканными перепонками. У низших костных рыб (хрящевых ганоидов) мозговой череп остается хрящевым, а поверх него образуется панцирь из покровных (кожных) костей. У остальных групп костных рыб в первичном хрящевом мозговом черепе возникают окостенения, завершающиеся образованием так называемых первичных, или хрящевых, костей. Одновременно покровные кости погружаются под кожу и вступают в соединение с хрящевыми костями. По внешнему виду и гистологическому строению покровные и хрящевые кости очень похожи; различить их можно лишь проследив развитие. У костистых рыб мозговой череп состоит из большого числа хрящевых и покровных костей; хрящ сохраняется только в области обонятельных и слуховых капсул и глазниц. У современных амфибий в мозговом черепе остаются значительные участки хряща и развивается относительно небольшое число хрящевых и покровных костей. У рептилий, птиц и млекопитающих мозговой череп во взрослом состоянии образован лишь костями (хрящевыми и покровными).

Различают два основных типа мозгового (осевого) черепа: 1) платибазальный — с широким основанием; между его глазницами расположена мозговая полость черепа (рис. 44, А) — свойствен многим группам рыб, амфибий, части рептилий; 2) тропибазальный — с узким основанием; стенки глазниц сближены и разделены лишь тонкой межглазничной перегородкой; мозговая полость расположена позади глазниц (рис. 44, Б).

Висцеральный отдел черепа (splanchnocranium) развивается независимо от мозгового черепа в виде висцеральных (жаберных) дуг, лежащих в перегородках между жаберными щелями. У круглоротых эти хрящевые зачатки преобразуются в сложную хрящевую жаберную коробку (окружает область жаберных мешков), в околосоердечный хрящ и в хрящи, поддерживающие мускулатуру языка и ротовой воронки. У водных челюстноротых позвоночных животных рудименты

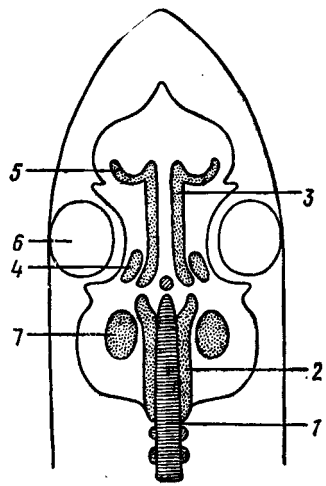


Рис. 43. Расположение хрящевых закладок черепной коробки акулы на фоне контура головы и черепа взрослой акулы (по Шмальгаузену):

1 — хорда, 2 — парахордали, 3 — трабекулы, 4 — боковые хрящи, 5 — обонятельная капсула, 6 — глазное яблоко, 7 — слуховая капсула

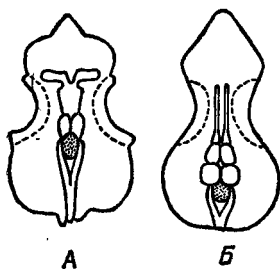


Рис. 44. Положение головного мозга в платибазальном (А) и тропибазальном (Б) черепе

первых двух жаберных дуг образуют губные хрящи (развиты у акулых рыб). Третья висцеральная дуга, которую называют челюстной, расчленяется на два отдела, образуя собственно челюсти: верхний элемент называют небно-квадратным хрящом (*palatoquadratum*), нижний — меккелевым хрящом (*cartilago meckeli*). Эти элементы выполняют функцию челюстей только у низших рыб. У высших рыб они окостеневают и лишь частично участвуют в удержании добычи; основная функция захвата добычи переходит к вторичным челюстям, т. е. к покровным, по происхождению, костям: верхнечелюстной (*maxillare*) и предчелюстной (*praemaxillare*) — в верхней челюсти; зубной (*dentale*) — в нижней челюсти. Вторичные челюсти связаны с костями, возникшими в результате окостенения первичных хрящевых челюстей.

Следующая висцеральная дуга, подъязычная, обычно состоит из двух крупных парных хрящевых элементов: гиомандибулярного, или подвеска (*hyomandibulare*), и гиоида, или подъязычного (*hyoideum*). Гиоиды правой и левой сторон соединяются друг с другом при помощи небольшого непарного элемента — копулы (*copulae*); у высших рыб подъязычная дуга окостеневают. Остальные дуги служат опорой жабр (жаберные дуги) и обычно состоят из четырех подвижно сочлененных друг с другом парных элементов; правая и левая половина каждой дуги соединяется друг с другом на брюшной стороне при помощи непарного элемента. У примитивных рыб число дуг может достигать 7 пар, у большинства хрящевых рыб — 5 пар хрящевых жаберных дуг, у костистых рыб часто их 4 пары (V-рудиментарна) и они окостеневают. За счет покровных костей у костных рыб формируется скелет жаберной крышки, тоже относящийся к висцеральному черепу.

Различают несколько типов прикрепления челюстного аппарата к мозговому черепу. 1. Протостилия — челюстная и подъязычная дуги независимо друг от друга связками подвешивались к мозговому черепу. Этот гипотетический исходный тип черепа, вероятно, был свойствен примитивным челюстноротым. 2. Гиостилия — верхний конец гиомандибулярного отдела подъязычной дуги прикрепляется к слуховому отделу мозгового черепа и служит подвеском для челюстной дуги (многие группы рыб, в том числе большинство хрящевых и все костистые рыбы). 3. Амфистилия — верхний элемент челюстной дуги соединяется с мозговым черепом при помощи одного-двух специальных отростков и, кроме этого, как и при гиостилии, задние концы обоих челюстных элементов прочно связаны с нижним концом гиомандибулярного элемента (некоторые примитивные и современные акулы, костные ганоиды). 4. Аутостилия — верхний элемент челюстной дуги соединяется или срастается с мозговым черепом, гиомандибулярный элемент подъязычной дуги в прикреплении челюстей не участвует, и подъязычная дуга в большей или меньшей степени подвергается

редукции (цельноголовые и двоякодышащие рыбы, земноводные и все другие наземные позвоночные).

С переходом к воздушному дыханию висцеральный скелет видоизменяется. В ряду земноводные — млекопитающие происходит усиление вторичных челюстей, а развитие аутостилии приводит к редукции подъязычной дуги: нижний ее элемент вместе с редуцирующими жаберными дугами участвует в образовании подъязычного аппарата и скелета гортани, а верхний элемент — гиомандибулярный, или подвесок, — превращается в косточку среднего уха — стремечко. Скелет жаберной крышки полностью редуцируется.

Пищеварительная система существенно усложняется. У древних бесчелюстных рот сосущий, у современных круглоротых развивается присасывательная воронка и аппарат всасывания крови и лизированных тканей жертвы (особенно у миксии). У челюстноротых образование вооруженных зубами челюстей обеспечило возможность захвата, удержания, а у некоторых и механической обработки пищи. Дифференцируется жевательная мускулатура, управляющая движением челюстей. Преобразования зубов и челюстного аппарата (включая жевательную мускулатуру) сопровождались расширением спектра питания. Отчетливо проявляется процесс дифференцировки и удлинения пищеварительной трубки, разделяющейся на ротовую полость, глотку, пищевод, желудок и несколько отделов кишечника.

На дне ротовой полости имеется язык с собственной мускулатурой и скелетом (подъязычный аппарат); у рыб он представляет лишь складку слизистой оболочки. В слизистой языка и всей ротовой полости рассеяны вкусовые и осязательные тельца. Начиная с амфибий в ротовой полости появляются слюнные железы. Их секрет — слюна — увлажняет слизистую рта, предохраняя ее от высыхания, и смачивает пищу, облегчая ее проглатывание. У змей отдельные слюнные железы преобразуются в ядовитые железы. Липкая слюна некоторых амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих обеспечивает прилипание к языку мелкой подвижной добычи. У млекопитающих слюна содержит и пищеварительный фермент пتيالлин (амилазу), расщепляющий углеводы (крахмал).

Глотка у водных позвоночных животных пронизана жаберными щелями; у наземных позвоночных с глоткой связаны легкие. За глоткой идет пищевод — тонкая, растяжимая трубка, без резкой границы переходящая в желудок. Последний представляет расширение кишечной трубки, с более или менее развитой мускулатурой стенок; это обеспечивает перемешивание, а у некоторых групп, особенно птиц, и перетирание пищи. В слизистой желудка расположены трубчатые пищеварительные железы, выделяющие имеющий кислую реакцию желудочный сок. В его составе преобладает пепсин, но входят и ферменты химозин и липаза. Размеры, форма и детали строения желудка во всех классах позвоночных варьируют в очень широких пределах, отражая пищевую специализацию отдельных групп.

Кишечник обычно дифференцируется на три-четыре отдела: тонкая кишка (в ее переднюю часть, называемую двенадцатиперстной кишкой, открываются протоки печени и поджелудочной железы),

толстая кишка и задняя (или прямая) кишка, открывающаяся в клоаку или самостоятельным анальным отверстием; на границе между тонкой и толстой кишками развивается слепая кишка (в зачаточном состоянии она есть у пресмыкающихся, обычно слабо развита у птиц и хорошо — у большинства млекопитающих). Слизистая кишечника содержит слизистые и пищеварительные железы, выделяющие слизистый секрет муцин (предотвращает самопереваривание тканей стенок кишечной трубки), комплекс пищеварительных ферментов и гормоны, регулирующие процесс переваривания. Хорошо развита мускульная оболочка, осуществляющая перистальтику кишечника и движение пищевых масс. В кишечник поступают образующаяся в печени желчь и ферменты поджелудочной железы. В передних отделах кишечника идет химическая переработка пищи (переваривание) и ее всасывание; в задней кишке происходит преимущественно всасывание воды и формирование каловых масс. Внутренняя поверхность кишечника увеличивается за счет развития складки (спиральный клапан круглоротых и низших рыб) либо удлинением кишечника, образующего петли. Помимо этого, увеличение всасывательной поверхности достигается развитием мелкой складчатости слизистой или образованием на ней многочисленных мелких сосочков — ворсинок. Особенно многочисленны и хорошо развиты ворсинки в кишках птиц и млекопитающих. Часть слизистой оболочки ротовой и клоакальной полостей образуется из эктодермы, а слизистая всего остального кишечного тракта — из первичной кишки, или энтодермы.

Печень и поджелудочная железа хорошо развиты у всех позвоночных животных. В эмбриогенезе печень развивается как слепой вырост, отшнуровывающийся от кишечника и превращающийся в компактную железу. В печени вырабатывается желчь, которая по желчному протоку (часто предварительно накапливаясь в желчном пузыре) поступает в начальную часть тонкой кишки. Желчь эмульгирует жиры и активизирует расщепляющую жиры липазу — фермент, выделяемый поджелудочной железой; благодаря своей щелочной реакции желчь нейтрализует кислый желудочный сок и возбуждает перистальтику кишечника. Кроме того, печень — важный кровеочистительный орган: в ней нейтрализуются поступающие в кровь вредные для тканей продукты распада. Наконец, в печени синтезируется гликоген (животный крахмал) и некоторые витамины (К). Запасы гликогена служат энергетическим резервом организма, а витамин К играет важную роль в механизмах свертывания крови.

Поджелудочная железа развивается из нескольких мелких выпячиваний кишки в области печеночного выроста и превращается в компактную или дольчатую железу, лежащую на брыжейке начальной части тонкой кишки. Поджелудочная железа выделяет комплекс пищеварительных ферментов, среди них — трипсин (переваривает белки), амилаза (расщепляет углеводы — крахмал и др.) и липаза (переваривает жиры). В ткани поджелудочной железы обособляются островки Лангерганса, представляющие орган внутренней секреции, гормоны которого (инсулин и глюкагон) регулируют углеводный обмен.

У высших рыб (хрящевые и костные ганоиды, костистые рыбы) как вырост спинной части начала кишечника образуется плавательный пузырь, выполняющий функцию гидростатического органа и барорецептора, а иногда и добавочного органа дыхания.

Дыхательная система. У первичноводных позвоночных животных (бесчелюстные и рыбы), как и у низших хордовых, образуются жаберные щели, сообщающие полость глотки с внешней средой. У бесчелюстных (круглоротых) в жаберных щелях развиваются складчатые стенки.

У водных челюстноротых на перегородках между жаберными щелями развиваются складки слизистой оболочки — жаберные лепестки; их совокупность составляет жабры. К жаберным лепесткам кровь приносится артериями, а в них развивается густая сеть капилляров. Обмен газами в жабрах позвоночных построен по типу так называемых «противоточных систем»: при встречном движении кровь контактирует со все более богатой кислородом водой, что обеспечивает ее эффективное насыщение (рис. 45). Увеличение поверхности поглощения кислорода благодаря образованию жабр сопровождалось уменьшением числа жаберных щелей у позвоночных по сравнению с низшими хордовыми. У цельноголовых (из хрящевых рыб) намечается редукция межжаберных перегородок и образуется кожистая (не имеющая костей) жаберная крышка, прикрывающая снаружи область жаберных щелей. У костных рыб в жаберной крышке возникает костный скелет, а межжаберные перегородки редуцируются, что способствует более интенсивному омыванию водой жаберных листков. Основная функция жабр — газообмен: поглощение кислорода и выделение углекислоты. Наряду с этим жабры рыб выполняют и роль добавочных органов водного и солевого обмена (поглощают и выделяют воду и ионы солей, особенно хлористого натрия), способствуя поддержанию устойчивого осмотического давления крови и тканевых жидкостей, выделяют в значительных количествах аммиак и мочевину. В качестве добавочных органов дыхания у отдельных групп рыб функционируют кожа, плавательный пузырь и специализированные участки кишечной трубки (см. ниже).

У многоперых и двоякодышащих рыб в виде парного выпячивания задней брюшной части глотки развиваются полые образования, внешне напоминающие плавательный пузырь, коротким каналом открывающиеся на брюшной стенке начальной части пищевода. Они функционируют как легкие. У личинок земноводных образуются жаберные щели и внутренние и наружные жабры, редуцирующиеся во время метаморфоза и заменяемые легкими, возникающими как парные выпячивания брюшной части глотки в области последней жаберной щели.

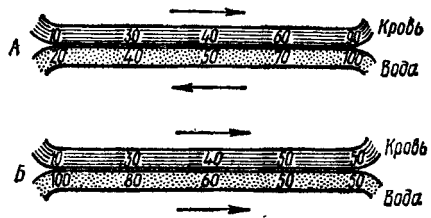


Рис. 45. Эффективность газообмена в жаберных лепестках; цифрами обозначен процент насыщения кислородом: в реальных жабрах (противоточная система) (А) и в эксперименте, в параллельных потоках (Б)

У первично наземных позвоночных — амниот (пресмыкающихся, птиц и млекопитающих) на относительно ранних стадиях зародышевого развития возникают зачатки жаберных щелей, вскоре исчезающие. На брюшной стороне глотки обособляется непарный желоб, у конца которого возникают парные выросты, превращающиеся в легкие; желоб превращается в трахею (воздуховод). Внутренняя поверхность легких резко увеличивается благодаря развитию сложной сети перекладин и складок, разделяющих полость легкого на мелкие ячейки. Интенсификации дыхания способствует не только рост внутренней поверхности легких, но и образование грудной клетки, обеспечивающей интенсивное вентилирование легких. В зародышевом периоде у высших позвоночных (амниот) в качестве основного органа дыхания функционирует зародышевый мочевой пузырь — аллантоис. С момента вылупления (рождения) функция дыхания переходит к легким.

Кровеносная система. Как и у бесчерепных, кровеносная система позвоночных замкнутая: кровь циркулирует по системе кровеносных сосудов, стенки которых имеют гладкие мускульные волокна и тонкую внутреннюю эндотелиальную оболочку; через такую систему биологических мембран обеспечивается активный обмен веществами между кровью и тканевой жидкостью. Замыкание кровеносной системы и появление эндотелиальной выстилки стенок кровеносных сосудов, наметившееся еще у бесчерепных, привело к появлению в организме трех сред: внутриклеточной, внутритканевой с межклеточной жидкостью — лимфой, и кровяного русла с кровью. Такая организация внутренней среды тела позвоночных обеспечивает ее устойчивость, необходимую для протекания биохимических процессов в подвижном организме, быстро меняющем как места пребывания (внешние условия), так и свое внутреннее состояние. Замыкание кровеносной системы, анатомически кажущееся малозначительным событием в эволюции, в действительности имело большое приспособительное значение; с ним связано оформление особой лимфатической системы (см. ниже).

Важное эволюционное приобретение позвоночных — образование сердца — специального органа, обеспечивающего ток крови по сосудам тела. Сердце возникло как расширение брюшной аорты. Его стенки образованы поперечнополосатой мускулатурой, тогда как в стенках кровеносных сосудов имеются лишь гладкие мышечные волокна. Сердце может быть двухкамерным (круглоротые, рыбы), т. е. состоять из одного предсердия (atrium) и одного желудочка (ventriculus), трехкамерным (земноводные, пресмыкающиеся) — из двух предсердий и одного желудочка, и четырехкамерным (птицы, млекопитающие) — из двух предсердий и двух желудочков. Дополнительные отделы сердца — венозная пазуха и артериальный конус; степень их развития варьирует в разных классах. В зависимости от направления движения крови различают два типа кровеносных сосудов: по более толстостенным артериям (arteriae) кровь течет от сердца (из желудочка), по венам (venae) она двигается к сердцу, попадая в венозную пазуху и предсердие. Самые мелкие разветвления артерий распадаются на мельчайшие кровеносные сосуды — капилляры, затем соединяющиеся в вены. В немногих случаях вены также могут распадаться

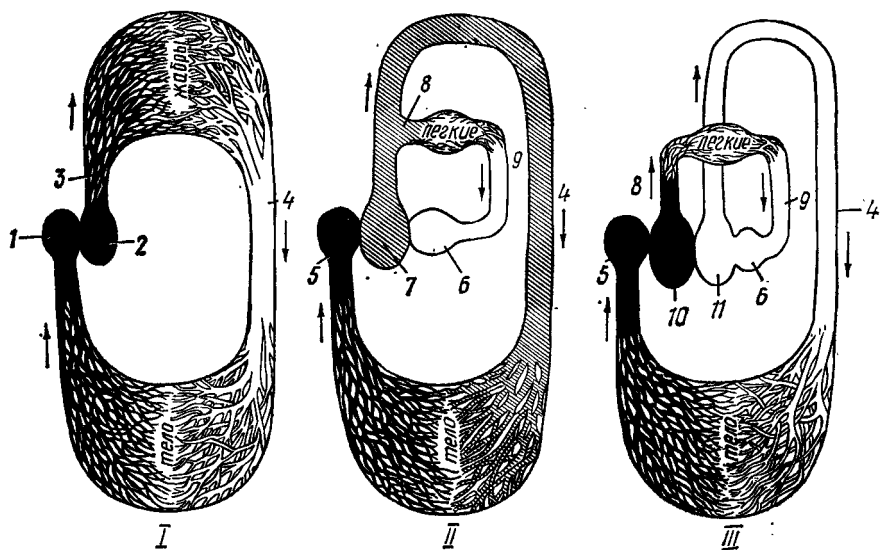


Рис. 46. Схема кровообращения позвоночных животных (по Бобринскому и Матвееву, 1966), I — первичноводное; II — земноводное; III — высшее наземное позвоночное; черным цветом показана венозная кровь, белым — артериальная, штриховкой — смешанная:

I — предсердие, 2 — желудочек, 3 — брюшная аорта, 4 — спинная аорта, 5 — правое предсердие, 6 — левое предсердие, 7 — общий желудочек, 8 — легочная артерия, 9 — легочная вена, 10 — правый желудочек, 11 — левый желудочек. Стрелки указывают направление тока крови

на капилляры, вновь объединяющиеся в вены. Тогда говорят об образовании воротной системы (воротная система печени, почек, гипофиза и др.).

У водных позвоночных (круглоротые, рыбы) только один круг кровообращения (рис. 46, I): из желудочка двухкамерного сердца кровь идет в жабры, где насыщается кислородом; по ответвлениям спинной аорты кровь разносится по всему телу, отдавая питательные вещества и кислород и насыщаясь продуктами распада; по венам венозная кровь возвращается в сердце (в предсердие). У земноводных и пресмыкающихся возникают два круга кровообращения (намечаются у двоякодышащих рыб): малый (легочный) и большой, четко не разделенные друг от друга, так как при трехкамерном сердце кровь из предсердий поступает в единый (хотя иногда перегородками частично разделенный) желудочек. Малый круг начинается в желудочке, включает легкие и завершается в левом предсердии. Большой круг кровообращения: от желудочка по сосудам всего тела в правое предсердие (рис. 46, II). В левое предсердие попадает артериальная кровь из легких, в правое — венозная кровь со всего тела и — у земноводных — примесь артериальной крови, окислившейся в капиллярах кожи и ротовой полости. При одновременном сокращении предсердий кровь поступает в желудочек; развитие в его полости неполных перегородок и карманов уменьшает, но не предотвращает перемешивание крови.

Разделение потоков крови по ее составу при выходе из желудочка (наиболее богатая кислородом — в голову, наиболее бедная — в органы дыхания) обеспечивается расположением перегородок, работой клапанов желудочка и местом отхождения от него основных артериальных стволов. Этот тип кровеносной системы можно рассматривать как переходный между типично водным и типично наземным типами кровеносной системы.

У птиц и млекопитающих (рис. 46, III) образуются полностью разделенные два круга кровообращения, что обеспечивается четырехкамерностью сердца и полной изолированностью его венозной правой части от левой, артериальной. Малый круг кровообращения: правый желудочек — легочные артерии — легкие — легочные вены — левое предсердие. Большой круг: левый желудочек — аорта — артерии к голове, конечностям, внутренним органам — вены, впадающие в правое предсердие (рис. 46, III). С преобразованиями сердца, впадающих и отходящих от него кровеносных стволов идет перестройка периферической системы кровеносных сосудов.

В ряду позвоночных животных (круглоротые — млекопитающие) интенсифицируется кроветворение. У круглоротых форменные элементы крови (эритроциты, лимфоциты) образуются в жаберных лепестках, лимфоидной ткани кишечника и в почках. У рыб образование эритроцитов идет в селезенке, почках, отчасти в кровяном русле и стенке кишечника, лейкоцитов — в селезенке, ткани почек и других участках тела. У земноводных эритроциты образуются в селезенке, в костном мозге впервые образовавшихся крупных трубчатых костей и кровяном русле; лейкоциты — в печени и в почках. У рептилий, птиц и млекопитающих эритроциты образуются главным образом в костном мозге и менее в селезенке и в кровяном русле, а лимфоциты — в лимфоидных участках селезенки, печени, костного мозга и в лимфатических узлах (особенно у млекопитающих); утрачивая роль основного органа кроветворения, селезенка становится основным депо крови.

В ряду позвоночных животных увеличивается число эритроцитов, количество гемоглобина и объем крови (табл. 2). Одновременно повышается кровяное давление и растет буферность крови: она обеспечивается щелочным резервом (бикарбонаты — уголекислота). Высокое содержание белков, сахаров и других веществ в плазме крови обуславливает ее энергетические и защитные свойства (иммунитет). Широкие колебания всех этих показателей в пределах каждого класса определяются экологическими особенностями отдельных видов (степенью их подвижности, богатством кислорода в среде и др.). Депонирование крови в ряде органов (печень, селезенка, кожа и др.) позволяет быстро восстановить потери при кровотечениях и увеличить объем циркулирующей крови при усилении движений.

Лимфатическая система. При замкнутой кровеносной системе кровь не является жидкой средой, окружающей клетки. Эту роль выполняет тканевая (межклеточная) жидкость — лимфа. У позвоночных обособляется лимфатическая система, включающая разного диаметра лимфатические сосуды и полости. Крупные сосуды имеют

соединительнотканые стенки с мышечными волокнами; их внутренняя оболочка образует складки — клапаны, допускающие ток лимфы лишь в одном направлении. Мелкие сосуды (лимфатические капилляры) со стенками из однослойного эпителия открываются непосредственно в межклеточные пространства. Собираемая капиллярами лимфа изливается в вены. Ток лимфы обеспечивается сжатием лимфатических сосудов окружающими мышцами и органами, а также пульсацией расширений этих сосудов — лимфатических сердец. Способствует току лимфы и присасывающее действие сердца. По ходу лимфатических сосудов расположены лимфатические железы — особенно выраженные у млекопитающих; в них образуются белые кровяные тельца — лимфоциты и происходит фагоцитоз проникших в организм болезнетворных агентов.

Таблица 2. Изменения количества крови и ее кислородной емкости в разных классах позвоночных животных
(по П. А. Коржуеву, 1964, с изменен.)

Класс	Количество крови в % от массы тела	Количество гемоглобина		Число эритроцитов в 1 мм ³ крови в млн. шт.
		в г на 1 кг массы тела	в г% в крови	
Круглоротые	4,0—5,0	?	3,0—8,0	0,13—0,17
Рыбы	1,1—7,3	0,5—3,4	0,8—17,4	0,09—3,9
Земноводные	1,2—7,2	0,2—4,8	1,9—10,0	0,02—0,7
Пресмыкающиеся	3,9—8,3	2,1—4,9	4,0—11,0	0,5—1,6
Птицы	6,5—15,6	4,6—17,8	17,0—20,0	1,6—6,0
Млекопитающие	4,8—16,0	4,9—21,1	8,0—23,0	3,0—25,0

Выделительная система. С возрастанием уровня обмена веществ в ряду позвоночных животных шло совершенствование органов выделения; ими служат парные почки (renes). У зародышей (личинок) позвоночных образуется головная почка или предпочка (procephros). Она представляет собрание нефридиальных канальцев, открывающихся мерцательными воронками (нефростомамн) в полость тела, а другими концами — в собирательные канальцы, впадающие в выводной проток пронефроса. Около части нефростомов в стенках полости тела возникают грушевидные выросты из клубочков артериальных капилляров (рис. 47, А — 1). Они выделяют плазму крови, содержащую как продукты распада, так и полезные вещества. Образующиеся в головной части нефридиальных канальцев капсулообразные расширения охватывают такие клубочки сосудов, создавая боуменовы капсулы. Так образуется основной элемент почки позвоночных — мальпигиево тельце (рис. 47, 2). Продукты распада попадают в почечные канальцы пронефроса из целомической жидкости через нефростомы, а из крови — путем фильтрации через сосудистые клубочки. Черты строения пронефрической почки сохранились в дефинитивной мезонефрической почке взрослых миног.

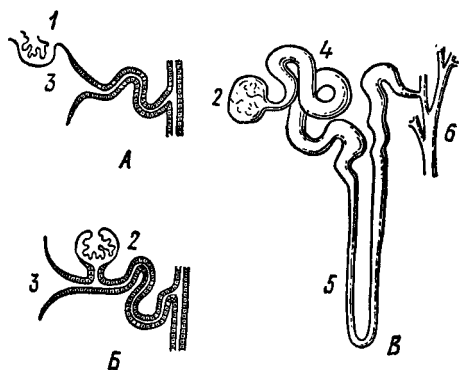


Рис. 47. Схемы почечных канальцев. А — предпочки с наружным клубком (1); Б — предпочки или первичной (туловищной) почки с внутренним клубочком (2); В — тазовой почки млекопитающего:

1 — наружный клубок, 2 — внутренний клубочек, 3 — мерцательная воронка (нефростом) почечного канальца, 4 — извитой каналец, 5 — петля Генле, 6 — собирательный каналец

позвоночных мюллеров канал возникает как новообразование. В вольфов канал открываются протоки мезонефроса. У самцов анамний отходящие от семенника семявыносящие каналы впадают в переднюю (у двоякодышащих рыб в заднюю) часть мезонефрической почки, которая теряет выделительную функцию, превращаясь фактически в придаток семенника. Поэтому у самцов анамний вольфов канал выполняет функцию и мочеточника, и семяпровода (иногда он вновь расщепляется или образует внутри почки длинные выросты, благодаря чему половой и мочевой тракты разобщаются); пронефрос и мюллеров канал у них редуцируются. У самок вольфов канал выполняет только функцию мочеточника; тогда как мюллеров канал становится яйцеводом (рис. 48, II, III); при этом один из нефростомов пронефроса превращается в воронку яйцевода. Созревшая в яичнике яйцеклетка разрывает оболочку фолликула, выпадает в полость тела и через воронку попадает в мюллеров канал — яйцевод; нижняя часть яйцевода часто образует расширение — матку. Мюллеров и вольфов каналы открываются в клоаку. В брюшной части клоаки обычно образуется тонкостенное выпячивание — мочевой пузырь (рис. 48, 9). У части костистых рыб парные вольфовы каналы служат только мочеточником и у самцов и у самок; они впадают в мочевой пузырь. У обоих полов обособляются короткие самостоятельные половые протоки, открывающиеся наружу.

У зародышей первично наземных позвоночных (амниот) образуется пронефрос, потом закладывается мезонефрос и возникают вольфов и мюллеров каналы. Но во второй половине зародышевого развития в тазовой области образуются канальцы вторичной, или тазовой, почки (metanephros); они удлинены и извиты, не имеют воронок и заканчи-

Еще в зародышевом (личиночном) состоянии позади пронефроса образуется первичная, или туловищная, почка (mesonephros). Часть почечных канальцев мезонефроса также имеют нефростомы (воронки) и мальпигиевы тельца, тогда как большинство их теряет воронки, имея только хорошо развитые мальпигиевы тельца. Возвращение в кровяное русло содержащихся в фильтрате мальпигиевых телец ценных веществ (воды, сахаров, витаминов и др.) производится в выводных канальцах.

Ко времени образования мезонефроса проток предпочки (пронефроса) у хрящевых рыб расщепляется на два канала: вольфов и мюллеров; у других

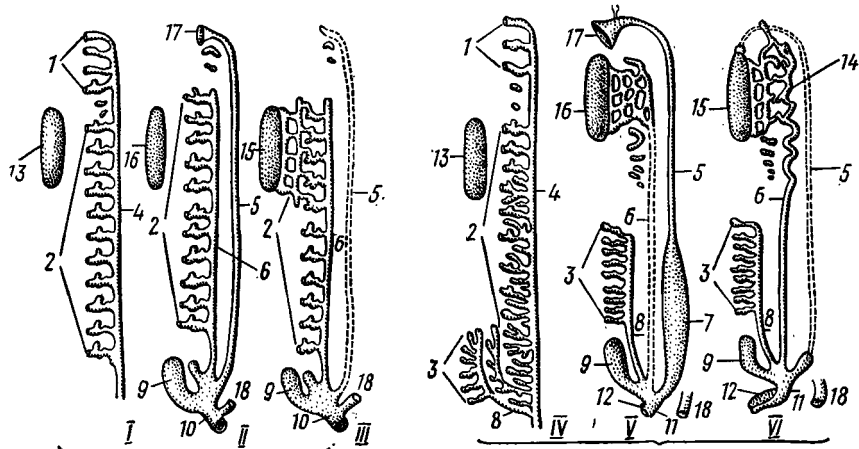


Рис. 48. Схема взаимоотношений половой и выделительной систем позвоночных животных (по Шмальгаузену, с изменен.) I — нейтральное зародышевое состояние; II — самка анамний; III — самец анамний; IV — зародыш амниот; V — самка амниот; VI — самец амниот (пунктиром обозначены редуцирующиеся отделы):

1 — proneфрос, 2 — мезонефрос, 3 — метанефрос, 4 — канал proneфроса, 5 — мюллеров канал, выполняющий у самок функцию яйцевода, 6 — вольфов канал, выполняющий у самок анамний функцию мочеточника и семяпровода, у самцов амниот — только семяпровода, 7 — матка, 8 — мочеточник метанефрической почки, 9 — мочевой пузырь, 10 — клоака, 11 — мочеполовой синус, 12 — половой член у самцов или клитор у самок, 13 — половая железа, 14 — придаток семенника — остаток мезонефрической почки, 15 — семенник, 16 — яичник, 17 — воронка яйцевода, 18 — задняя кишка

ваются мальпигиевыми тельцами (рис. 48, IV—VI). При формировании метанефрической почки задний конец вольфова канала дает боковое выпячивание, растущее в ткань метанефроса; в него прорываются каналы метанефроса и он превращается в мочеточник (рис. 48, 8). Вольфов канал у самок редуцируется, а остатки мезонефроса превращаются в лимфоидную ткань; мюллеров канал сохраняется и функционирует как яйцевод. У самцов передняя часть мезонефроса, в которую открываются семявыносящие каналы семенников, превращается в придаток семенника (epididymis), а вольфов канал продолжает выполнять функцию семяпровода (рис. 48, 14, 6). В связи с клоакой формируются совокупительные органы. У млекопитающих клоака исчезает и формируется самостоятельное мочеполюе и анальное отверстие.

Половая система. Позвоночные животные, как правило, раздельно-попы. Половые железы обычно парные. Яичники (ovarii) имеют более или менее заметное зернистое строение. Семенники (testiculi) отличаются гладкой поверхностью.

Для анамний характерно наружное оплодотворение, но у хрящевых и некоторых костных рыб, хвостатых и безногих земноводных возникает внутреннее оплодотворение. Яйца анамний способны развиваться только в водной (или, в редких случаях, в очень влажной) среде. Лишь у немногих групп появляется яйцеживорождение (задержка развивающегося яйца в нижних частях яйцеводов), настоя-

щее живорождение (когда устанавливается обмен между развивающимся зародышем и материнским организмом, например у некоторых акулых рыб) или развитие яйца идет в специальных наружных складках кожи (игла рыба, сумчатые квакши, пипа и др.). Яйца имеют наружную белковую оболочку, обеспечивающую защиту от механических и химических повреждений (иногда приобретающую большую прочность и водонепроницаемость — у миксин и хрящевых рыб — и приспособления для прикрепления яйца к субстрату). Яйца анемий содержат умеренное количество желтка, испытывают полное, но неравномерное дробление; формирование зародышевых слоев, полости тела и внутренних органов идет у них сходно с эмбриональным развитием бесчерепных (см. выше). Из яйца вылупляется личинка, ведущая водный образ жизни и более или менее похожая на взрослое животное. Сильно отличается строение личинок бесхвостых амфибий, которые лишь путем сложной перестройки — метаморфоза — приобретают признаки взрослых животных.

Для амниот (первично-наземных животных) характерно усложнение строения яйца (увеличение количества желтка и белка, образование плотных наружных оболочек), внутреннее оплодотворение и способность яйца развиваться только в воздушной среде. Это достигнуто изменением хода эмбрионального развития. На сильно перегруженном желтком яйце делится только анимальный полюс и образуется плавающий на желтке однослойный зародышевый диск. На нем возникает первичная бороздка, через которую часть эктодермальных клеток перемещается под эктодерму, давая начало энтодермальному и мезодермальному слоям. Далее идет образование сомитов и обособление всех внутренних органов. Из краевых участков зародышевого диска формируются специальные зародышевые оболочки, внутренняя из них — амнион — выделяет амниотическую жидкость, в которую оказывается погруженным тело зародыша. Как выросст задней части первичной кишки развивается аллантаис, или зародышевый мочевой пузырь, служащий зародышевым органом дыхания.

Полость тела. Полость тела — целом — выстлана тонкой эпителиальной оболочкой — брюшиной (peritoneum): покрывающая внешние стенки полости тела, называется париетальным листком, а покрывающая внутренние органы — висцеральным листком. На двухслойной брыжейке (mesenterium) как бы подвешены к спинной стороне полости тела внутренние органы, в том числе и пищеварительный тракт. В эмбриогенезе всех позвоночных от передней части полости тела обособляется особая околосоудная полость, в которой лежит сердце; ее оболочка называется околосоудной сумкой (pericardium). У млекопитающих диафрагма делит полость тела на две половины: грудную, в которой лежат легкие и окруженное околосоудной сумкой сердце, и брюшную, где расположены желудок, кишечник, печень, почки, яичники и др. У предков хордовых целомическая полость впервые возникала как опорное образование. У хордовых в связи с образованием миохорда целом потерял опорную функцию, но сохранил рессорное значение, уменьшая опасность повреждения внутренних органов при движении.

Предки позвоночных животных, видимо, были близки к примитивным формам придонно-пелагических бесчерепных, еще не приобретшим атриальной полости. Предположительно это были небольших размеров водные животные, с типичными признаками хордовых, но еще не имевшие прочного внутреннего скелета и мощной мускулатуры. Вероятно, они отделились от исходных групп в ордовике, т. е. не менее 500 млн. лет назад. Однако они нам не известны и вряд ли когда-либо будут обнаружены, так как мелкие размеры и отсутствие твердых скелетных образований делает маловероятным сохранение ископаемых остатков. Плохо сохранившиеся остатки примитивных, но, несомненно, уже вполне сложившихся позвоночных (щитковые бесчелюстные) известны из отложений ордовика — нижнего силура (возраст около 450 млн. лет). Жили они, вероятно, в пресных водоемах, а их остатки выносились течением в мелководные морские заливы, где и откладывались. Не исключено их существование в дельтах рек и опресненных участках моря. Очень интересно, что в типичных морских отложениях остатки позвоночных начинают встречаться лишь с середины девона, т. е. в отложениях возраста около 350 млн. лет назад и позже. Эти палеонтологические данные позволяют предполагать, что становление позвоночных животных шло не в морях, а в пресных водах. Что же могло быть причиной перехода морских хордовых — предков позвоночных животных из морей в пресные водоемы?

Судя по палеонтологическим данным, в ордовике и в силурийском периоде придонные биоценозы морей и океанов были богаты разнообразными животными — червями, моллюсками, ракообразными и иглокожими. На дне, вероятно, были многочисленны низшие хордовые, в том числе и оболочники; здесь же жили и такие мощные хищники, как крупные головоногие моллюски и гигантские рако-скорпионы (достигали 3—5 м длины). Возможности возникновения новой крупной группы (подтипа позвоночных) в условиях таких насыщенных биоценозов с напряженным соперничеством кажется маловероятным. В то же время в пресных водоемах существовала уже довольно богатая флора (преимущественно водоросли) и значительное число разнообразных беспозвоночных; крупные и сильные хищники были малочисленны. Поэтому проникновение сюда предков позвоночных и их последующее развитие представляется возможным. Однако по сравнению с морями пресные воды имели и неблагоприятные особенности, препятствующие вселению морских организмов. Ничтожное количество растворенных в воде солей угрожало морским вселенцам с проницаемыми для воды покровами избыточным обводнением организма, резким нарушением солевого состава и осмотического давления в тканях, что должно было приводить к общему нарушению обмена веществ. Пресные водоемы, по сравнению с морем, отличаются более неустойчивым химизмом (в том числе и резкими колебаниями содержания кислорода) и изменчивым температурным режимом. Вселение в реки требовало и высокой подвижности, чтобы удержаться на определенном участке и противостоять сносу течением.

Но слабый пресс хищников, относительное богатство пищи и меньшая острота конкуренции в пресноводных биоценозах создали возможности для проникновения каких-то представителей хордовых и их последовательного приспособления к новым условиям. Видимо, именно этим путем и произошло становление позвоночных, предки которых сначала проникли в эстуарии, затем перешли в низовья рек и стали подниматься вверх по течению, заселяя и озера. В таких местах и могли возникнуть характерные для позвоночных почки, способные, фильтруя, выводить из организма громадные количества воды, устраняя нарушение осмотического давления соков тела и предотвращая потерю дефицитных в новых условиях солей. Сезонные колебания содержания кислорода в пресных водоемах требовали совершенствования органов дыхания, эволюционным ответом на что, видимо, и было возникновение жабр. Необходимость преодоления силы течений способствовала совершенствованию подвижности: развивался более прочный, но сохранивший гибкость осевой скелет в виде позвоночника — опоры для возросшей массы двигательной мускулатуры. В свою очередь большая подвижность требовала усложнения нервной системы и органов чувств, кровеносной, пищеварительной и выделительной систем. Усилению миохордального комплекса способствовало увеличение размеров тела, что в свою очередь позволяло повысить скорость движения, так как механически выгодны более редкие колебания длинного тела, чем частые при коротком теле. Возрастание скорости движения в воде с увеличением абсолютных размеров тела можно показать на примере рыб (табл. 3).

Таблица 3. Изменение скорости плавания рыб при возрастании абсолютных размеров тела

Вид	Длина тела, см	Скорость плавания, км/ч
Форель (<i>Salmo trutta</i>)	5,1	3,3
	15,0	5,8
	30,5	13,2
Лосось (<i>Salmo salar</i>)	3,2	0,4
	75,0	21,6
Карась (<i>Carassius auratus</i>)	1,2—1,9	0,8
	8,0—10,0	4,5—5,4
	13,2	6,0

Первые позвоночные, относящиеся к бесчелюстным (Agnatha), видимо, обособились от предковых групп в опресненных эстуариях и устьях крупных рек. Это произошло в конце ордовика — начале силура. Они не имели челюстей и парных плавников, вели придонный образ жизни, питались детритом и, может быть, мелкими малопо-
движными донными беспозвоночными. В дальнейшем эти животные приобрели прочный наружный панцирь, видимо, защищавший их от хищных скорпионоподобных пресноводных хищников — эврипетрид и одновременно способствовавший уменьшению проникновения прес-

ной воды в организм. В ордовике — силуре (примерно 400—450 млн. лет назад) возникло не менее трех групп щитковых бесчелюстных, от одной из которых, видимо, в то время начала обособливаться другая ветвь позвоночных — челюстноротые — Gnathostomata (панцирные рыбы — Placodermi). В отличие от бесчелюстных предки челюстноротых, вероятно, проникали в реки с более быстрым течением, где отбор способствовал формированию более прочного внутреннего скелета и мощной мускулатуры, образованию парных плавников, дальнейшему совершенствованию органов чувств и центральной нервной системы. Это обеспечивало большую подвижность и лучшую ориентировку и позволяло жить и охотиться за разнообразными пищевыми объектами в быстротекущих водах. Постепенно формировался челюстной аппарат — орган активного захвата подвижной добычи.

Предполагают, что примитивное позвоночное (Protocraniota) — предок бесчелюстных и челюстноротых — обладал подобно бесчерепным (Ascapia) сложно прободенной глоткой и был микрофагом-фильтратором. Ток воды через глотку, поддерживаемую нерасчлененными жаберными дугами, подобно сейчас живущей личинке миног — пескоройке, обеспечивался сокращением сжимавшей жаберную полость мускулатуры (выдох); вдох же происходил при эластическом расслаблении стенок (дуг); захват пищи при этом осуществлялся током слизи в начальной части глотки. На следующем этапе эволюции жаберные дуги приобрели членистое строение и появилась связанная с ними мускулатура, активно расширявшая жаберную полость. При этом с усилением тока воды крупные частицы пищи могли задерживаться передними дугами. Наконец, при становлении челюстноротых позвоночных нижняя (мандибулярная) часть одной из передних жаберных дуг (видимо, третьей) преобразовалась в нижнюю челюсть, а верхняя часть этой дуги (небно-квадратная) прикрепилась к осевому черепу, образовав хватательный орган — челюсти. Передние дуги превратились в губные хрящи (есть у хрящевых рыб), а задние сохранились как опора жаберного аппарата (Lessertisseur, Robine, 1970).

В верхнем силуре — нижнем девоне (примерно 370—380 млн. лет назад) из примитивных предковых форм челюстноротых формируются классы рыб: панцирные (Placodermi), челюстножаберные (Aphetohyoïdi), а позднее — хрящевые (Chondrichthyes) и костные (Osteichthyes) (рис. 49). Примерно к середине девона (около 330—320 млн. лет назад) рыбы широко заселили разнообразные пресные водоемы и успешно стали вселяться в моря. К этому времени почти полностью вымирают бесчелюстные, вероятно, не выдержав конкуренции и прямого давления более активных и подвижных рыб; до наших дней они сохранились в небольшом числе, ведут полупаразитический образ жизни, объединяются в класс круглоротые — Cyclostomata. Эволюция рыб шла сложным путем: одни группы бесследно вымирали, другие давали начало новым группам, третьи сохранились до наших дней в относительно мало измененном, по сравнению с предками, виде. В среднем девоне одной из процветающих групп рыб, населявшей моря и разнообразные пресные водоемы, были кистеперые рыбы (Crossopterygii).

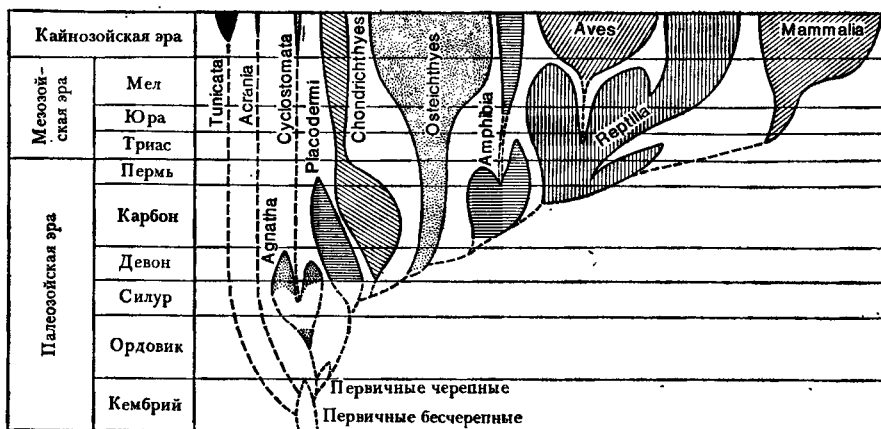


Рис. 49. Родословное древо хордовых животных (по Матвееву, 1968, упрощено)

Уже в среднем девоне (т. е. примерно около 320 млн. лет назад) от кистеперых рыб обособились земноводные (*Amphibia*). В каменноугольном периоде они были представлены несколькими разнообразными по величине, строению и облику группами, освоившими прибрежные зоны пресных водоемов, но затем многие из них исчезли; в триасовом периоде (примерно 170—180 млн. лет назад) вымерли крупные земноводные — стегоцефалы.

В середине каменноугольного периода (около 250—260 млн. лет назад) от земноводных обособились пресмыкающиеся (*Reptilia*). В течение всей мезозойской эры, на протяжении более 120 млн. лет, они господствовали на Земле, успешно освоив практически все сферы жизни, включая пресные и морские водоемы и воздух. Приспособившись жить в разнообразных местообитаниях, рептилии распались на 6—7 подклассов. Расцвет пресмыкающихся предопределил угасание древних земноводных. К концу мелового периода (около 60—80 млн. лет назад) относительно быстро вымерли и многие группы пресмыкающихся. Дошедшие до наших дней виды представляют сравнительно бедные остатки трех подклассов. Вымиранию рептилий способствовали не только неблагоприятные изменения климата и смена характера растительного покрова, сопровождавшие альпийский горообразовательный цикл, но и интенсивное видообразование птиц и млекопитающих, к тому времени ставших серьезными конкурентами мезозойских рептилий. Однако эти два класса высших позвоночных животных обособились от своих рептилеобразных предков значительно раньше, длительное время (десятки миллионов лет) были малочисленны и, видимо, вели относительно скрытый образ жизни.

Лишь в конце мела начинается быстрое развитие птиц и млекопитающих и одновременно угасание рептилий. Этому способствовали глобальные изменения на Земле (горообразовательные процессы и усиление вулканической деятельности, повышение континентальности климата во многих районах и т. п.; высказывались даже предположения о вли-

янии космических факторов). Птицы (*Aves*) отделились от высоко организованных рептилий — каких-то архозавров, — видимо, в середине триаса, хотя самые древние и примитивные птицы сейчас известны лишь из отложений юрского периода (возраст около 135 млн. лет). В отложениях конца мелового периода уже обнаружены представители некоторых современных отрядов.

Млекопитающие (*Mammalia*) обособились от одной из самых древних по времени появления группы пресмыкающихся — звероподобных рептилий (подкласс *Thegomorpha, seu Synapsida*); синапсиды, вероятно, возникли в середине каменноугольного периода, испытали широкую адаптивную радиацию в пермском периоде, а в конце триасового периода уже исчезли. Поэтому становление млекопитающих, вероятно, должно было произойти в начале триаса (по мнению некоторых палеонтологов, еще в конце перми). История мезозойских млекопитающих известна плохо. В середине мезозоя (триас—юра), очевидно, уже обособилось несколько групп, относительно скоро вымерших (но среди них были и однопроходные, дожившие до нашего времени). Сумчатые и плацентарные известны с юры, некоторые с мела. Широкая адаптивная радиация плацентарных млекопитающих и становление современных отрядов проходило уже в третичном периоде кайнозойской эры (примерно 60—40 млн. лет назад).

Образное представление о последовательной эволюции хордовых можно получить из такого сопоставления. Если за масштаб всей истории планеты Земля принять период в один земной год, то возникновение жизни придется на конец мая — начало июня, появление низших типов беспозвоночных — на конец июня — начало июля, а прочих типов беспозвоночных и наиболее примитивных хордовых — на конец сентября (кембрийский период палеозойской эры). В середине октября появляются первые позвоночные — примитивные бесчелюстные (конец ордовика — начало силура), а в конце октября (силур) от бесчелюстных обособляются первые челюстноротые — примитивные рыбы. В конце первой — начале второй декады ноября (средний девон) от кистеперых рыб отделяются первые земноводные; вероятно, в начале последней пятидневки ноября (в середине каменноугольного периода) появляются первые пресмыкающиеся, а с конца ноября — первых дней декабря (пермский период) начинается угасание земноводных и начало расцвета рептилий, продолжавшиеся до конца второй декады декабря (всю мезозойскую эру). В начале триасового периода (примерно 3—4 декабря нашей шкалы) от примитивных рептилий обособились древние млекопитающие, а в конце этого же периода (7—8 декабря) от прогрессивных рептилий — архозавров отделились древние птицы.

Однако лишь в конце второй декады декабря (конец мелового периода) начинается быстрое развитие птиц и млекопитающих и угасание многих групп мезозойских рептилий. Кайнозойская эра — период формирования современных групп высших позвоночных — начинается лишь примерно 23 декабря, а образование многих современных семейств — с 28 декабря (начало неогена). Начало плейстоценового (четвертичного) периода (при этом масштабе) приходится примерно на

6—8 часов вечера 31 декабря; это время появления первобытных (древних) видов людей и современных или близких к современным видам млекопитающих и птиц. Современный человек (*Homo sapiens* — человек разумный) появился примерно 100 тыс. лет назад, т. е. по нашей шкале времени лишь в последние 20—15 минут 31 декабря, а история человеческой культуры от древнего Египта до наших дней занимает только последние 3—5 минут года!

Хронология эволюции хордовых животных заставляет обратить внимание на неравномерность эволюционного процесса, в котором периоды энергичного формообразования сменялись временем относительно медленных и узких адаптивных преобразований. Такое закономерное чередование А. Н. Северцов предложил обозначить как смену периодов ароморфных эволюционных изменений, приводящих к морфофизиологическим преобразованиям, поднимающим жизнедеятельность организма на более высокую энергетическую ступень (возрастание энергии жизнедеятельности) — периодами идиоадаптаций или реализации приобретенных преимуществ путем увеличения численности, широкого расселения, приспособления к местным условиям и распада на подчиненные группы (семейства, роды, виды). Г. Осборн последний процесс назвал адаптивной радиацией. Становление и эволюция хордовых представляет собой классический пример ароморфного пути — возникновение классов — с последующим идиоадаптивным расцветом каждого из них, поочередно занимавшего господствующее положение в фауне отдельных периодов.

Следует обратить внимание еще на одну особенность эволюции хордовых. Формировавшийся путем ароморфозов новый класс, обычно на ранних стадиях своего развития, отделял ветви, занимавшие подчиненное положение, нередко оттесняемые в неблагоприятные биотопы. Вынужденные осваивать новые среды и приспособляться к чуждым условиям обитания, они эволюционировали медленно, но могли приобретать адаптации общего значения и после их становления и закрепления вытесняли своих предшественников. Как правило, этому предшествовало изменение земной поверхности (циклы горообразования), климата и растительного покрова.

Так, *Agnatha* и *Gnathostomata* формировались, видимо, в близкое время, но далее челюстноротые, приспособляясь к жизни в текущих водах, вытеснили бесчелюстных из большинства экологических ниш. То же произошло и в эволюции рыб: панцирные рыбы были вытеснены хрящевыми, а последние — костными рыбами. При появлении наземных позвоночных (амфибий) от древней их группы (ихтиостегов) рано отделилась ветвь, давшая позднее пресмыкающихся, а на ранних этапах формирования последних отделилась группа зверозубых, давшая начало млекопитающим. Следует подчеркнуть, что становление нового класса хордовых всегда было связано с освоением новой «адаптивной зоны», новой среды обитания (Г. Симпсон). Так, позвоночными стали хордовые, ушедшие из моря в пресные воды; эволюция и смены классов рыб были связаны с последовательным проникновением в воды эстуарий и из низовий — в верховья рек. В еще большей степени это очевидно для надкласса четвероногих (наземных) позвоночных. Подроб-

нее условия, факторы и пути эволюции рассматриваются при описании отдельных классов позвоночных.

При эволюции позвоночных животных прогрессивно развивалось не только строение (телесная организация), но на основе развития нервной системы и деятельности усложнялись отношения индивидов и возрастало значение популяционной организации. Усложнение средств связи, передающих сложную и емкую информацию по оптическим, акустическим, химическим и другим каналам, обеспечивает эффективное размножение, упорядочивает пространственное распределение животных, улучшает ориентацию в пространстве, усиливает воздействие на окружающую среду. Подвижные группировки (семьи, стада и стаи) расширяют возможности использования природных ресурсов и повышают шансы в борьбе за существование.

РАЗДЕЛ БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ, ИЛИ ЭНТОБРАНХИАТЫ,— AGNATHA, SEU ENTOBANCHIATA

Происхождение, положение в системе

В эту группу включают ископаемых и современных позвоночных, у которых хорда в течение всей жизни выполняет роль основного опорного стержня тела; лишь у части форм развиваются зачатки позвонков. Мозговой череп прикрывает головной мозг только снизу и с боков; он хрящевой (у некоторых ископаемых частично окостеневал). Висцеральный скелет состоит из системы жаберных дуг, сливающихся в околожаберную решетку, либо не связанную с мозговым черепом, либо (у некоторых ископаемых форм) прирастающую к нему. Челюстей нет. Рот округлый или треугольный, сосущий; находится на дне более или менее выраженной предротовой воронки. Непарный обонятельный мешок открывается наружу единственной ноздрей (у ископаемых разнощитковых, вероятно, были парные обонятельные мешки и парные ноздри). В капсуле внутреннего уха есть только два полукружных канала (иногда один). Более или менее хорошо развиты хвостовой и один-два спинных плавника; парные плавники отсутствуют, хотя у некоторых ископаемых групп, видимо, существовали примитивного типа грудные плавники. Имеют 7—20 жаберных щелей, в которых развиваются жаберные мешки; их складчатые внутренние стенки выстланы энтодермой (отсюда другое название этой группы — энтобранхиаты).

Бесчелюстные позвоночные обособились от примитивных бесчерепных в конце ордовика — начале силурийского периода. В отложениях этого времени встречаются плохо сохранившиеся костные остатки, относимые к ископаемым бесчелюстным, имевшим окостенения в кожном покрове. В конце силурийского и в девонском периоде образовались группы бесчелюстных, имевшие хорошо развитый кожный скелет. Они относятся к двум классам, включающим только ископаемые формы. Их называют щитковыми — *Ostracodermi*, обычно не придавая этой группе определенного таксономического ранга¹. Ныне живущие бесчелюстные объединяются в самостоятельный класс.

Пути происхождения и эволюции бесчелюстных во многом остаются неясными. Можно, однако, предполагать, что ареной их развития были предустьевые опресненные участки морей и лиманы, где отсутствовало быстрое течение и содержание солей в воде не было столь низким, как в реках. Об этом свидетельствуют относительно малая подвижность, развитие защитных костных образований в коже или массовое слизеотделение; относительный примитивизм строения и функций почек и многое другое. Видимо, бесчелюстные сложились на первых этапах

¹ Их можно считать надклассом *Ostracodermes*, достаточно резко отличающихся от современных круглоротых, которых в этом случае следует называть надклассом *Cyclostomes* с единственным классом *Cyclostomata*.

перехода предков позвоночных из морских в пресные воды. В пользу этого свидетельствуют и довольно широкие связи современных круглоротых с солоноватоводными и даже морскими бассейнами.

Ниже приведена система бесчелюстных (включая и ископаемые формы).

Раздел Agnatha — Бесчелюстные

- + Класс Pteraspidomorphi — Птераспидоморфы
- + Подкласс Thelodontia (Coelolepida) — Телодонты
- + Подкласс Heterostraci — Разнощитковые
- + Класс Cephalaspidomorphi — Цефаласпидоморфы
- + Подкласс Osteostraci — Костнощитковые
- + Подкласс Anaspida — Бесщитковые
- Класс Cyclostomata — Круглоротые
- Подкласс Petromyzones — Минюги
- Подкласс Muxini — Миксины

КЛАСС ПТЕРАСПИДОМОРФЫ — PTERASPIDOMORPHI

Наружный костный скелет в виде панциря из пластин и крупных щитков, особенно мощных на переднем конце тела (Heterostraci, рис. 50, I) или в виде разбросанных в коже шипов и мелких пластинок (Thelodontia, рис. 50, II). Размеры животных от 3 см до 1—1,5 м. Форма тела более или менее веретенообразная или уплощенная дорзо-вентрально. Хвост с более крупной нижней лопастью. У части форм, видимо, имелись зачаточные грудные плавники. Глаза по бокам головы, обонятельные капсулы парные. Вероятно, вели придонный образ жизни. Описаны из силурийских (по мнению некоторых палеонтологов — из позднего ордовика) и девонских отложений; вымерли в конце девона. Вероятно, от примитивных птераспидоморф (каких-то разнощитковых) еще в конце силура обособились первые челюстноротые (рис. 51).

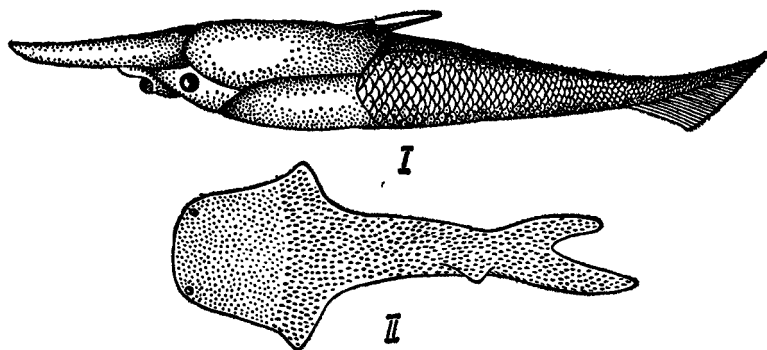


Рис. 50. Pteraspis (Heterostraci) (I). Девон. Реконструкция, вид сбоку; Thelodus (Thelodontia) (II). Вид сверху.

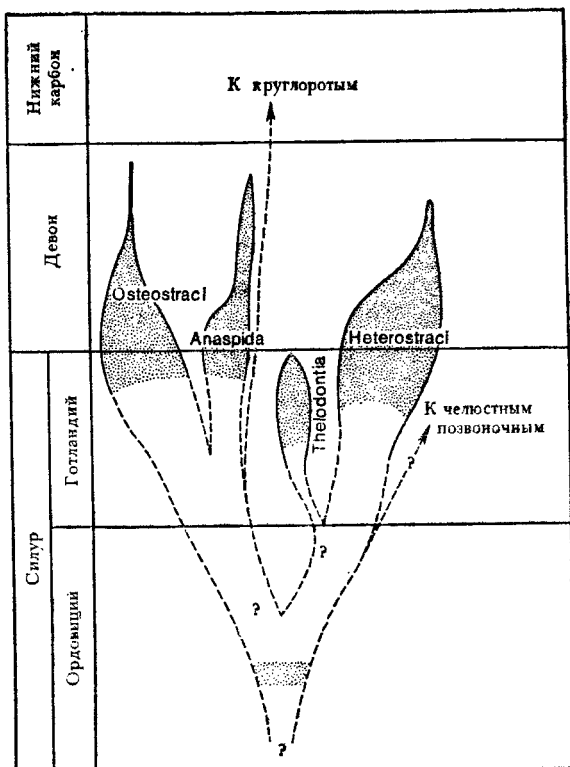
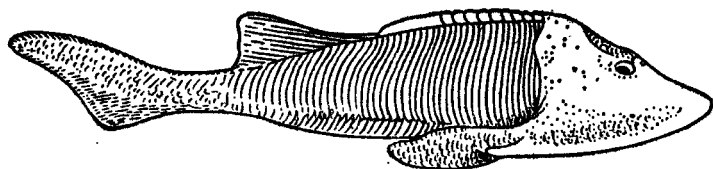


Рис. 51. Филогенетическое древо бесчелюстных (по Ромеру, с изменен.)

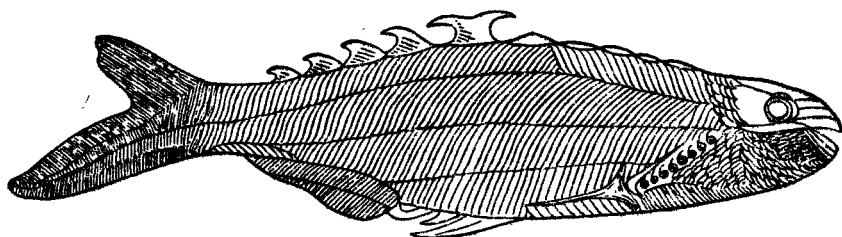
КЛАСС ЦЕФАЛАСПИДОМОРФЫ — CERHALASPIDOMORPHI

Голова сверху покрыта почти сплошным костным щитом (Osteostraci, рис. 52, А) или голова и все тело покрыты несколькими рядами относительно мелких пластинок, снаружи имеющих бугорчатый слой дентина. В отличие от птераспид это уже настоящая кость, с характерной гистологической структурой. Размеры животных от 5 до 60 см. Форма тела веретенообразная (Anaspida, рис. 52, Б) или сплюснутая дорзо-вентрально. У части форм, видимо, были подвижные грудные плавники. Непарная обонятельная капсула открывалась наружу одной ноздрей. Жаберные мешки (10—15 пар) открывались наружу на боках или нижней стороне тела самостоятельными отверстиями.

Хорошая сохранность многих ископаемых остатков позволила шведским и советским палеонтологам (Стеншио, Д. В. Обручеву и др.) выяснить ряд тонких деталей внешнего и внутреннего строения у Cerhalaspis и близких форм из подкласса костнощитковые — остеострак (рис. 53). Голова и тело их были сплюснуты дорзо-вентрально; хвост гетероцеркальный. На верхней поверхности головного щита имелись углубления, в которых предположительно помещались электрические



A



B

Рис. 52. *Cephalaspis* (Osteostraci) (A). Нижний девон; *Birkenia* (Anaspida) (B), силур, реконструкция

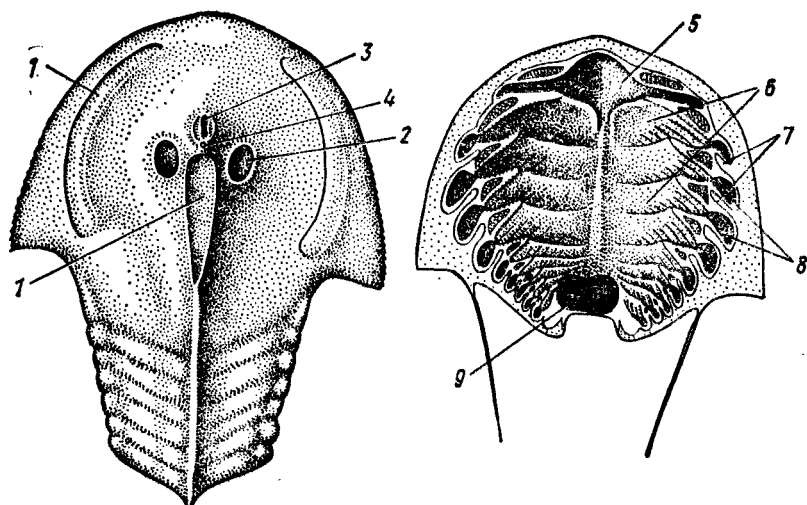


Рис. 53. Анатомия черепа *Kiaeraspis*, Osteostraci (по Стеншио). Слева голова и часть туловища сверху, справа — реставрация брюшной поверхности головы (пластинки, покрывающие нижнюю часть головы, удалены; видны 10 пар жаберных мешков):

1 — предполагаемые спинной и боковые электрические органы, 2 — орбита, 3 — непарная позвля, 4 — отверстие теменного глаза, 5 — ротовая полость, 6 — полости жаберных мешков, 7 — перегородки между жаберными мешками, 8 — каналы, ведущие к наружным отверстиям жаберных мешков, 9 — начало пищевода

органы. Сближенные орбиты лежат почти в центре головного щита; спереди расположена щелевидная ноздря, а за ней — небольшое отверстие, в котором, вероятно, помещался теменной глаз. На отпрепарированной жаберной области головы хорошо видно маленькое треугольное ротовое отверстие, ведущее в небольшую ротовую полость; около нее нет никаких скелетных образований, напоминающих челюсти. Далее лежат 10 пар жаберных мешков; от каждого отходит канал, открывающийся округлым наружным отверстием на нижней стороне тела. Головной мозг по строению и относительным размерам удивительно похож на головной мозг современных миног. Обнаружены окостенения в мозговом черепе. Вели относительно малоподвижный придонный образ жизни в пресноводных водоемах, питались донными беспозвоночными. Мощное развитие кожного скелета и органов чувств, видимо, позволяли костнощитковым избегать преследования крупных скорпионообразных хищников — эвриптерид. Костнощитковые, несомненно, близки к бесщитковым (см. рис. 51). Появились они в силуре и вымерли к концу девона.

Подкласс Бесщитковые включает мелких бесчелюстных (длина 5—10 см), имевших веретенообразное тело (рис. 52, Б), грудные плавники в виде колючек и обратно-гетероцеркальный хвост (с более крупной нижней лопастью). Голова покрыта мелкими костными пластинками, тело — крупными чешуями. Глаза помещались по бокам головы. Между ними, на спинной стороне, располагалась непарная ноздря и выше нее — отверстие теменного глаза. Видимо, вели более подвижный образ жизни, чем костнощитковые, питались пелагическими беспозвоночными. Некоторые зоологи предполагают, что анаспиды (бесщитковые) могли нападать (присасываться) на более крупных, чем они, животных. Жили в пресных водоемах верхнего силура и девона; возможно, некоторые формы опять проникали в море. Полагают, что обособившиеся от бесщитковых, возможно еще в конце силура, формы дали начало современным круглоротым (рис. 51). По-видимому, личинки всех цефаласпид не имели кожного скелета.

КЛАСС КРУГЛОРОТЫЕ — CYCLOSTOMATA

Включает современных бесчелюстных, распределяемых по двум подклассам. Это наиболее древний класс из ныне живущих позвоночных.

Представители класса характеризуются голой, слизистой кожей, отсутствием парных плавников, удлинненным червеобразным телом. Ротовое отверстие находится в глубине присасывательной предротовой воронки. Челюсти отсутствуют. Висцеральный скелет хрящевой. Осевой скелет образован хордой. Ее окружает толстая соединительнотканная оболочка, охватывающая и спинной мозг. Органы дыхания — 5—16 пар энтодермальных жаберных мешков. Обитают в морях, опресненных приустьевых пространствах и в реках. Плавают, змееобразно изгибая все тело. Большинство видов — своеобразные паразиты и

хищники: они присасываются к водным животным, преимущественно рыбам.

Система класса (включает 38—45 ныне живущих видов).

Класс Круглоротые — Cyclostomata

Подкласс Миноги — Petromyzones

Отряд Миногообразные — Petromyzoniformes

Подкласс Миксины — Muxini

Отряд Миксинообразные — Muxiniformes

Подкласс миноги включает один отряд и одно семейство миноговых — Petromyzonidae, объединяющее 20—24 вида 7 родов. Делятся на 3 группы: а) наиболее крупные виды (до 1 м длины) — морские или проходные миноги — большую часть времени проводят в море, в прибрежных водах, на нерест входят в реки (атлантическая морская минога — *Petromyzon marinus*, каспийская минога — *Caspiomyzon wagneri* и др.); б) речные проходные миноги населяют более опресненные прибрежные участки морей, нерестуя в реках (европейская речная минога — *Lampetra fluviatilis*, японская минога — *L. ayresii* и др.); в) в пресных водах Европы и Азии живут непроходные речные, озерные и ручьевые мелкие миноги р. *Lampetra*, а в Северной Америке — р. *Ichthyomyzon*.

Подкласс миксины включает один отряд с двумя семействами: миксиновых Muxinidae (наружные протоки жаберных мешков впадают в подкожный канал, который открывается наружу одним отверстием на боковой стороне в конце передней трети тела) и бделлостомовых Bdellostomidae (каждый из 5—16 пар жаберных мешков открывается наружу самостоятельным отверстием). В отряде 18 видов, относимых к 5 родам. Живут в морях; при солёности ниже 29⁰/₀₀ перестают питаться, а при 25⁰/₀₀ и ниже погибают. Держатся около дна на глубинах от нескольких метров до 400—500 и более. Достигают длины 50—60 см.

Особенности организации круглоротых

Форма тела угребобразная или червеобразная. Небольшой хвостовой плавник протоцеркальный (равнолопастный). Парных плавников нет. У миног есть два (редко один) спинных плавника, а у самок перед нерестом развивается небольшой анальный плавник. У миксин спинные плавники не развиты.

Покровы. Кожа мягкая, без следов наружного скелета. В эпидермисе многочисленны одноклеточные железы, выделяющие обильную слизь, покрывающую тело круглоротых. Слизь имеет защитное значение; у миксин она, вероятно, облегчает проникновение в тело жертвы.

Двигательная система. Миохордальный комплекс полностью сохраняет свое значение. В течение всей жизни осевой скелет представлен плотной хордой. Ее окружает толстая соединительнотканная оболочка («жировая подушка», рис. 54, 12); она охватывает и лежащий

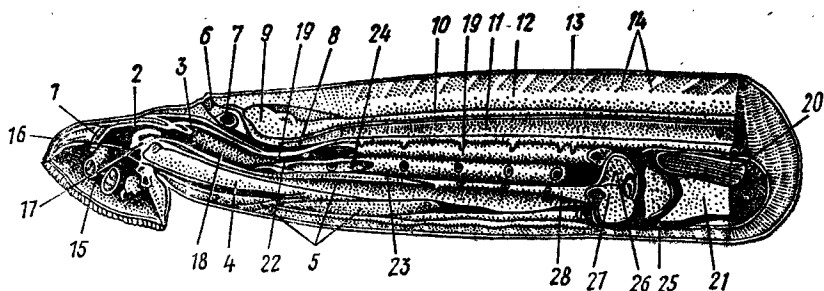


Рис. 54. Сагиттальный разрез головной части миноги:

1 — кольцевой хрящ, 2 — передний верхний хрящ, 3 — задний верхний хрящ, 4 — подъязычный хрящ, 5 — мускулатура языка, 6 — непарная ноздря, 7 — обонятельная капсула, 8 — питуитарный вырост, 9 — головной мозг, 10 — спинной мозг, 11 — хорда, 12 — оболочка хорды, 13 — миомер, 14 — миосепта, 15 — предротовая воронка, 16 — ротовое отверстие, 17 — зубная пластинка на конце языка, 18 — ротовая полость, 19 — пищевод, 20 — кишечник, 21 — печень, 22 — парус, 23 — дыхательная трубка, 24 — внутренние отверстия жаберных мешков, 25 — околосердечный хрящ, 26 — предсердие, 27 — желудочек, 28 — брюшная аорта.

над хордой спинной мозг. У миног в толще этой оболочки по бокам спинного мозга образуются маленькие палочковидные хрящики (по две пары в каждом сегменте тела), представляющие собой зачатки позвонков; их называют верхними (невральными) дугами (рис. 55, 14). У миксин не образуются.

Мозговой череп круглоротых находится на эволюционной стадии, соответствующей ранним этапам эмбрионального развития черепа остальных позвоночных. Он представляет собой разрастание паракордалий и окружает головной мозг только снизу и с боков (у миксин боковые участки не развиты); сверху мозг закрыт соединительноткан-

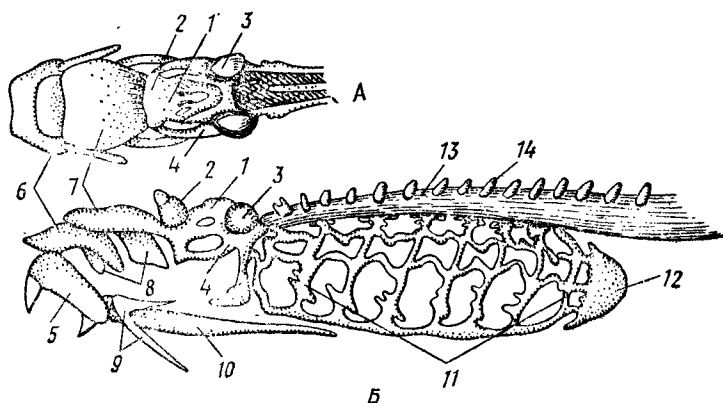


Рис. 55. Скелет миноги. А — вид сверху; Б — вид сбоку:

Мозговой череп: 1 — черепная коробка, 2 — обонятельная капсула, 3 — слуховая капсула, 4 — подглазничная дуга. Висцеральный череп: 5 — кольцевой хрящ, 6 — передний верхний хрящ, 7 — задний верхний хрящ, 8 — боковые хрящи, 9 — палочковидные хрящи, 10 — подъязычный хрящ, 11 — околожаберная решетка, 12 — околосердечный хрящ. Осевой скелет: 13 — хорда, 14 — верхние дуги (невральные хрящи)

ной пленкой. Затылочный отдел мозговой коробки не развит. Спереди к мозговому черепу примыкает непарная, но двураздельная обонятельная капсула, а к задним боковым стенкам — парные слуховые капсулы (рис. 55, 2 и 3).

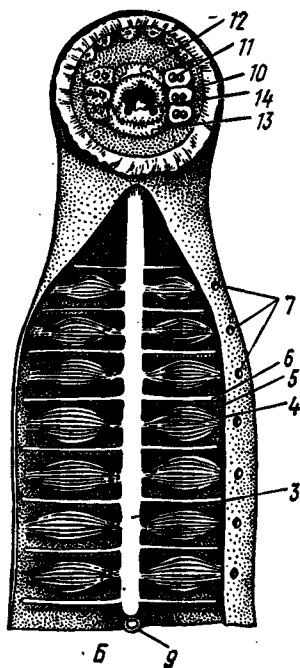
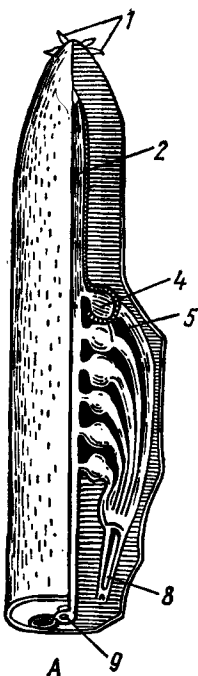
Своеобразен висцеральный скелет; он включает скелет предротовой воронки, жаберную решетку и околосоердечный хрящ. Кольцевой хрящ и несколько непарных хрящей поддерживают стенки предротовой воронки и мощную мускулатуру языка. Некоторые из них (задний верхний хрящ) прирастают к мозговому черепу. Жаберная решетка развита только у много и отсутствует у миксин. Она расположена под кожей, снаружи от жаберных мешков и состоит из изогнутых 9 вертикальных и 4 продольных хрящевых балочек, сливающихся в точках пересечения (рис. 55, 11). К жаберной решетке прирастает околосоердечный хрящ (рис. 55, 12), охватывающий сердце сзади и с боков. К висцеральному скелету относится и подглазничная дуга, прирастающая к мозговому черепу и ограничивающая снизу плохо выраженную глазницу. Такой висцеральный скелет, очевидно, развился путем дифференцировки висцеральных дуг предков — скелетных образований, находившихся в перегородках между жаберными щелями.

Хвостовой и спинные плавники поддерживаются длинными и толстыми хрящевыми лучами, доходящими до наружного края плавников.

Мышечная система круглоротых значительно мощнее, чем у бесчерепных. Она состоит из мышечных сегментов — миомеров, отделенных друг от друга соединительнотканными перегородками — миосептами. Каждая миосепта образует ломаную линию в виде лежащей на боку латинской буквы W; средний угол расположен примерно посередине тела и вершиной направлен вперед. В голове и жаберной области под миомерами соматической мускулатуры дифференцируется висцеральная мускулатура, образующая сложную систему мышц предротовой воронки, языка и жаберных мешков. Они обеспечивают присасывание к жертве, пробуравливание отверстия в ее покровах и насасывание пищи, а также создание тока воды через жаберные мешки. Двигаются в толще воды с помощью боковых изгибов туловища (ундулирующих движений).

Органы пищеварения и питание. Пищеварительная трубка начинается предротовой воронкой, более развитой у много. По краям воронки у них расположены облегчающие присасывание мелкие складочки кожи, а у миксин — две пары подвижных усиков. Ороговевшие сосочки эпителия внутренней поверхности воронки образуют роговые зубчики и зубные пластинки (рис. 56); их размеры, форма и расположение имеют систематическое значение. В глубине воронки расположено округлое ротовое отверстие, снизу ограниченное вершиной мощного языка, вооруженного 1—2 крепкими роговыми зубами или сложной роговой зубной пластинкой (рис. 54, 17). Мелкую добычу много засасывают с током воды.

Присосавшись к крупной добыче, много вершиной языка пробуравливает ее кожу, а миксинна вгрызается зубом языка, проникая в тело жертвы. Парные слюнные железы, открывающиеся протоками под вершиной языка, выделяют в рану антикоагулянты, препятствующие



свертыванию крови, и протеолитические ферменты, растворяющие (лизирующие) белки. Особенно много выделяют в добычу протеолитических ферментов миксины; это позволяет им растворить и затем всосать все мягкие ткани добычи, оставив лишь кожу и кости. Крайне своеобразное и не свойственное остальным позвоночным «внекишечное пищеварение» позволяет круглоротым питаться крупной добычей. Благодаря сокращению и расслаблению мощной мускулатуры языка, объем ротовой полости (рис. 54, 18) меняется в значительных пределах, и в нее, как в полость шприца, насасывается пища. За ротовой полостью у миксин и личинок миног идет глотка, в которую открываются внутренние отверстия жаберных мешков. При насасывании пищи миксинами внутренние отверстия мешков закрываются специальными мышцами — сфинктерами, и пища проходит в кишечник, не попадая в жаберные мешки.

У личинок миног в начальной части глотки есть мерцательный желобок, выделяющий слизь — эндостиль. Мерцанием их ресничек и движениями паруса — складки на границе ротовой полости и глотки — создается подвижный шнур слизи, тянущийся к кишечнику. Попавшие с током воды в глотку пищевые частицы захватываются потоком слизи и направляются в кишечник, а вода проходит в жаберные мешки и через их наружные отверстия вытекает наружу. Такой способ питания личинки миноги-пескоройки удивительно близок к тому, что имеет место у взрослого ланцетника, и служит примером рекапитуляции — повторения в развитии потомков предковых признаков.

Рис. 56. Положение жаберных мешков у миксины (А) и миноги (Б):

1 — щупальцы, 2 — глотка, 3 — дыхательная трубка, 4 — жаберный мешок, 5 — околожаберный синус, 6 — межжаберная перегородка, 7 — наружные отверстия жаберных мешков, 8 — общий жаберный канал, 9 — пищевод, 10 — кожистая бахрома, 11 — боковые зубы, 12 — верхнечелюстная зубная пластинка, 13 — нижнечелюстная зубная пластинка, 14 — зубная пластинка языка

Во время метаморфоза личинки миноги складка, вырастающая от дна задней части глотки (рис. 57, А), разделяет глотку на два изолированных отдела: переходящий в кишечник пищевод (см. рис. 54, 19) и кончающуюся слепо дыхательную трубку (см. рис. 54, 23; рис. 56, Б—3), в которую открываются внутренние отверстия жаберных мешков. Со стороны ротовой полости вход в дыхательную трубку прикрывает подвижная складка — парус (рис. 54, 22). У плавающей миноги парус отогнут и прикрывает вход в пищевод; вода через рот проходит в дыхательную трубку и оттуда в жаберные мешки.

Когда минога присосалась к добыче, парус закрывает вход в дыхательную трубку и насыщаемая кровь жертвы идет в пищевод и кишечник, не попадая в жаберные мешки. За счет сокращения мускулатуры и эластичности жаберной решетки изменяется объем жаберных мешков и вода поступает в них и выводится через наружные отверстия; при этом дыхательная трубка способствует перераспределению воды между жаберными мешками. Тонкостенный пищевод миног незаметно переходит в кишечник. У всех круглоротых кишечник, не образуя петель, опускается вдоль печени на вентральную сторону (см. рис. 54, 20) и открывается самостоятельным анальным отверстием. У миног всасывательная поверхность кишечника увеличивается развитием крупной складки — спирального клапана, идущего вдоль всей кишечной трубки.

Крупная компактная печень (см. рис. 54, 21) лежит за сердцем и имеет форму конуса, вершиной направленного назад; желчный пузырь протоком открывается в кишечник. У идущих на нерест и прекращающих в это время питаться миног желчный пузырь и проток редуцируются. Поджелудочная железа островками рассеяна по стенке кишечника и при обычном анатомировании не видна.

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

Миноги присасываются к рыбам (рис. 58). Они нападают даже на здоровых рыб, включая таких крупных, как осетры и акулы; даже на китах встречали присосавшихся морских миног. Но чаще добычей служит больная или попавшая в сети рыба. Мелкие рыбы после нападения миног гибнут от обескровливания, крупные часто погибают из-за различных инфекций, проникающих через трудно заживающие раны. Миксины нападают на рыб и крупных головоногих, нередко по несколько на одну жертву. Однажды в крупной треске нашли 123

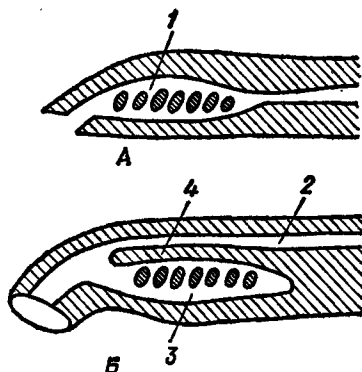


Рис. 57. Возрастные изменения жаберной области миноги (по Гудричу). А — пескоройка; Б — взрослое животное:

1 — глотка, прободенная жаберными отверстиями, 2 — пищевод, 3 — дыхательная трубка, 4 — складка, разделяющая глотку на пищевод и дыхательную трубку

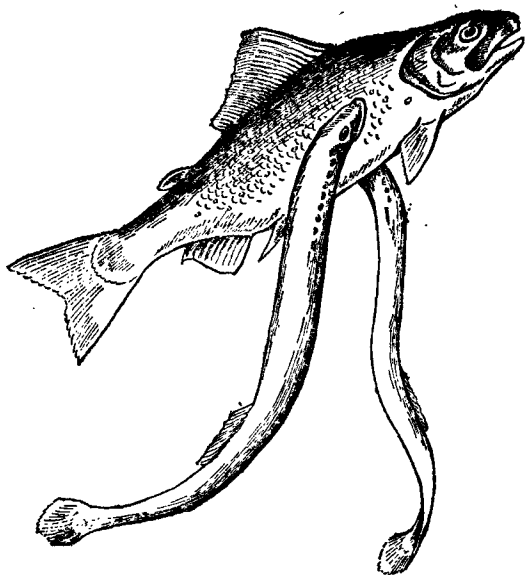


Рис. 58. Миноги *Petromyzon marinus*, присосавшиеся к гольцу (по Эльтону, 1968)

ми. Мешок внутренним узким каналом открывается в полость глотки, а наружным — на боковой поверхности тела животного. Просветы между межжаберными перегородками и жаберными мешками — околожаберные синусы (см. рис. 56, 5 и 6) — заполнены лимфой. У миксин от 5 до 16 пар жаберных мешков; у семейства бделлостомовые каждый из них открывается наружу самостоятельным отверстием, а у семейства миксиновых наружные каналы жаберных мешков каждой стороны, соединяясь, открываются наружу общим отверстием (см. рис. 56, А—8) примерно посредине тела. У миног 7 пар жаберных мешков, каждый из которых открывается наружу самостоятельным отверстием (см. рис. 56, Б—7). У личинок (пескороек) каждый мешок внутренним отверстием открывается в глотку, у взрослых миног — в дыхательную трубку.

Дыхание осуществляется путем ритмичных сжатий и расслаблений мышечной стенки жаберной области. Вода может поступать через ротовое отверстие в глотку (у взрослых миног — в дыхательную трубку) и жаберные мешки. У закопавшихся в ил миксин вода идет через ноздрю (расположена на конце головы) и назогипофизарный канал. У питающегося круглоротого вода поступает и выводится через наружные отверстия жаберных мешков (у миксин — через общий жаберный канал). Видимо, существует и кожное дыхание, в котором участвуют капилляры кожи.

Кровеносная система и кровообращение. Кровеносная система круглоротых близка к системе ланцетника. Но у круглоротых появляется настоящее сердце, состоящее из предсердия и желудочка. Есть один круг кровообращения и в сердце только венозная кровь. Крупные

миксины, пожиривших ее внутренности и мышцы. Охотно едят тухлую рыбу; поедают и мелких беспозвоночных. При поисках добычи и нападении на нее используются преимущественно обонянием. Охотятся ночью; днем обычно закапываются в ил, выставляя из него лишь переднюю часть головы.

Органы дыхания и газообмен. Уже у эмбрионов круглоротых образуются жаберные щели, соединяющие полость глотки с внешней средой. Из выстилающей жаберные щели энтодермы формируются чечевицеобразные жаберные мешки, внутренняя поверхность которых покрыта многочисленными складка-

вены впадают в тонкостенную венозную пазуху (или венозный синус, рис. 59, 1), откуда кровь переходит в предсердие и затем в желудочек, имеющий мощные мышечные стенки. От желудочка отходит брюшная аорта, расширенная начальная часть которой называется луковицей аорты (рис. 59, 4). От брюшной аорты к межжаберным перегородкам отходят парные приносящие жаберные артерии, каждая из которых снабжает кровью половины впереди и сзади от нее лежащих жаберных мешков. В капиллярах складок жаберных мешков кровь насыщается кислородом и отдает углекислоту. Капилляры сливаются в выносящие жаберные артерии (рис. 59, 7), впадающие в лежащую под хордой непарную спинную аорту (рис. 59, 8). От ее начальной части отходят сонные

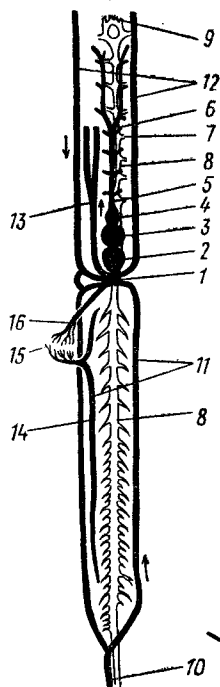


Рис. 59. Схема кровеносной системы ивской миноги (вид с брюшной стороны; по Гуртовому):

1 — венозная пазуха, 2 — предсердие, 3 — желудочек, 4 — луковица аорты, 5 — брюшная аорта, 6 — приносящие и 7 — выносящие жаберные артерии, 8 — спинная аорта, 9 — сонные артерии, 10 — хвостовая вена, 11 — задние кардинальные вены, 12 — передние кардинальные вены, 13 — нижняя яремная вена, 14 — подкишечная вена, 15 — воротная вена печени, 16 — печеночная вена

артерии, снабжающие кровью передний конец головы, далее отходят артерии к миомерам, пищеварительной трубке и другим органам.

Венозную кровь в хвостовом отделе собирает хвостовая вена, затем распадающаяся на две задние кардинальные вены (рис. 59, 11). Кровь из головы несут парные передние кардинальные вены (рис. 59, 12). Передние и задние кардинальные вены впадают в венозную пазуху. От мускулатуры языка и нижних частей головы венозная кровь идет по нижней яремной вене, также впадающей в венозную пазуху. Содержащая усвоенные питательные вещества кровь от кишечника идет по подкишечной вене, которая в печени распадается на сеть капилляров, образуя воротную систему печени (рис. 59, 14 и 15). Ее капилляры сливаются в короткую печеночную вену, впадающую в венозную пазуху.

Селезенка у круглоротых отсутствует. Кроветворение осуществляется в стенках пищевода и кишечника, а также в почках, печени и в тяже жировой ткани вдоль спинной струны (Piavis, 1971; Lykovsky, 1972). Общее количество крови составляет 4—5% массы тела животного. В 1 мм³ крови находится 130—170 тыс. эритроцитов, содержащих от 3 до 8 г % гемоглобина.

Органы выделения и водно-солевое равновесие. У круглоротых образуются характерные для позвоночных и отсутствующие у других подтипов хордовых органы выделения — почки, обладающие способностью с помощью фильтрационного аппарата удалять из организма избыток воды, с которой выводятся и продукты метаболизма. Поэтому

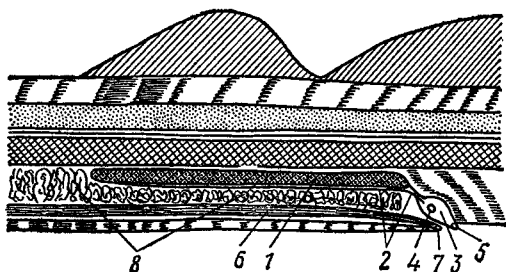


Рис. 60. Продольный разрез задней части туловища миноги:

1 — мезонефрическая почка, 2 — мочеточник, 3 — мочеполовой синус, 4 — половая пора, 5 — мочеполовой сосочек с мочеполовым отверстием на вершине, 6 — кишечник, 7 — анальное отверстие, 8 — половая железа

не полости тела в виде лентовидных образований (рис. 60, 1), прикрывающих верхнюю часть половой железы; по нижнему краю каждой почки проходит мочеточник. Оба мочеточника впадают в мочеполовой синус, открывающийся наружу мочеполовым отверстием на вершине мочеполового сосочка (рис. 60, 5), сразу за анальным отверстием. У большинства круглоротых предпочка редуцируется: от нее остается лишь несколько канальцев, открывающихся в околосердечную сумку; у бделлостом сохраняется часть предпочки и в туловищном отделе.

Почки круглоротых микроанатомически существенно отличаются от почек челюстноротых, представляя как бы первую фазу возникновения гломерулярного фильтрующего аппарата (мальпигиевых телец). По всей длине почки круглоротых проходит в виде шнура гломус, представляющий еще слабо упорядоченное собрание артериальных капилляров, выделяющих фильтрат. Последний по межклеточным промежуткам стекает в короткие почечные канальцы, где происходит частичное изъятие ценных для организма веществ из фильтрата. Таким образом, у круглоротых анатомического объединения обоих элементов — фильтрующего клубочка и принимающей фильтрат капсулы — еще не произошло.

У живущих в морях миксин осмотическое давление крови сходно с осмотическим давлением морской воды: показатель Δ (понижение температуры замерзания, зависящее от содержания солей в воде) в открытых морях 1,85—1,93, в крови миксин 1,97. Такое повышенное осмотическое давление крови, предотвращающее обезвоживание тканей, обеспечивается преимущественно высоким содержанием ионов неорганических солей, а также увеличением содержания в крови мочевины. У обитающих в более опресненных участках моря проходных миног осмотическое давление крови ниже (Δ 0,54) и близко к таковому окружающей воды. При входе животных в реки возрастает поступление воды в организм через покровы и поддержание устойчивого осмотического давления крови и тканей достигается увеличением количе-

почки участвуют в водном и солевом обмене, наряду с кожей поддерживая осмотическое постоянство внутренней среды организма.

У эмбрионов круглоротых, подобно остальным позвоночным, закладываются парные головные почки, или предпочки (пронефрос). Позднее позади них развиваются парные туловищные почки (мезонефрос), функционирующие у взрослых особей. Они лежат на спинной стороне

ства выводимой жидкой мочи, за сутки достигающего 45% массы тела.

Половая система и размножение. Все круглоротые раздельнополы. Дифференцировка гонад у миксин происходит поздно, непосредственно перед наступлением половой зрелости (поэтому ранее ошибочно полагали, что миксины гермафродиты). Непарная многодольчатая половая железа (семенник у самцов и яичник у самок) у половозрелых особей занимает почти всю брюшную полость (рис. 60, 8) и на брыжейке подвешена к ее дорзальной стенке. Специальных половых протоков у круглоротых нет: зрелые половые продукты при разрыве стенки половой железы выпадают в полость тела, через половые поры (рис. 60, 4) попадают внутрь мочеполового синуса и через мочеполовое отверстие выводятся наружу. Оплодотворение наружное.

Примерно половина видов миног относится к так называемым проходным видам: они живут в прибрежных районах моря, а на нерест уходят в реки (невская, каспийская, дальневосточная и др.). Во время хода на нерест проходные миноги не питаются и живут за счет накопленных запасов жира. Так, у каспийской миноги *Caspiomyzon wagneri* в начале миграции в дельте Волги жир составляет до 34% массы тела, в районе Волгограда — около 20%, а на нерестилищах (раньше они доходили до г. Калинина) — всего лишь 1—2%. У мигрирующей на более короткие расстояния европейской (невской) речной миноги — *Lampetra fluviatilis* запасы жира перед началом миграции составляют 16—20% массы тела. При миграции миноги двигаются медленно, проплывая за сутки до 8—10 км. У идущей на нерест в р. Неву европейской миноги существуют две расы: особи «озимой» расы заходят в Неву в августе—сентябре с еще незрелыми половыми продуктами, зимуют в реке и нерестятся следующей весной; «яровая» раса идет в реку в мае с уже зрелыми половыми продуктами и сразу же приступает к нересту. Благодаря этому одни и те же нерестилища, которых обычно не так много, используются дважды, но в разное время.

Постоянно обитающие в пресной воде ручьевые миноги выметывают до 1,5—3 тыс. икринок, более крупные проходные европейская и каспийская миноги — до 20—40 тыс., проходная дальневосточная минога — *Lampetra japonica* — до 50—125 тыс. Особенно велика плодовитость морской миноги, откладывающей до 240 тыс. икринок.

Ко времени нереста увеличиваются размеры спинных плавников, наступает дегенерация кишечника, исчезают желчный пузырь и желчный проток, прекращается функционирование желез ротовой воронки, у самок вырастает анальный плавник. Нерест обычно идет на песчаных грунтах или на мелкой гальке. Самец и самка змееобразными движениями тела роют неглубокую ямку. Самка присасывается к камешку у края гнезда, а самец — к самке; самка выметывает икру, а самец одновременно выделяет семенную жидкость. После икрометания взрослые особи обычно погибают (размножаются раз в жизни, т. е. моноцикличны). Лишь некоторые виды (например, непроходные популяции морской миноги), возможно, размножаются несколько раз в жизни (полицикличны).

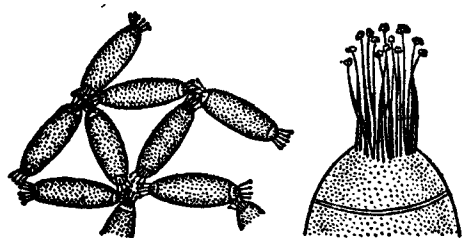


Рис. 61. Яйца миксины (по В. К. Солдатову)

к субстрату. Видимо, все миксины полицикличны и откладывают яйца несколько раз в жизни. В период иереста миксины также не питаются.

Развитие и рост миног и миксин существенно отличаются. Миноги имеют яйца с малым количеством желтка, претерпевающие полиодробление. Через 3—12 дней после оплодотворения из икринки вылупляется личинка длиной около 1 см, называемая пескоройкой. Она отличается от взрослых миног отсутствием присасывательной воронки и роговых зубчиков, сильным развитием верхней губы, более слабо развитыми спинными плавниками, недоразвитыми глазами (рис. 62). Личинки имеют большую глотку с жаберными отверстиями и эндостилем. По образу жизни они напоминают ланцетника. Через несколько дней после вылупления пескоройки перемещаются на участки рек с илистыми грунтами и начинают питаться детритом, мелкими животными и водорослями. Большую часть времени они проводят, зарывшись в ил. Только через 4—5 лет происходит метаморфоз, в ходе которого образуется присасывательная воронка, на ее стенках и на языке формируются роговые зубчики, глотка разделяется на пищевод и дыхательную трубку (см. рис. 57), развивается мощная мускулатура языка, увеличиваются размеры глаз и пескоройка превращается в миногу. У проходных форм молодь после метаморфоза скатывается в море, активно питается, присасываясь к своим жертвам, растет и через не-

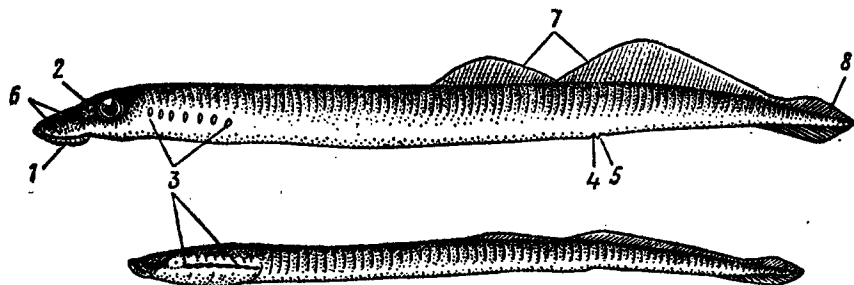


Рис. 62. Взрослая ручьевая минога *Lampetra planeri* (вверху) и ее личинка — пескоройка:

1 — кожистая бахрома, окружающая предротовую воронку, 2 — непарная ноздря, 3 — наружные отверстия жаберных мешков, 4 — анальное отверстие, 5 — мочеполовой сосочек, 6 — органы боковой линии, 7 — спинные плавники, 8 — хвостовой плавник

сколько лет начинает свою нерестовую миграцию. Часть видов мелких ручьевых миног после метаморфоза не питается и относительно быстро приступает к размножению. Развитие миксин идет без метаморфоза: вылупившаяся из яйца молодая особь отличается от взрослой только величиной.

Нервная система, органы чувств. Нервная система примитивнее, чем у других позвоночных. Головной мозг относительно мал, его отделы лежат в одной плоскости и не налегают друг на друга. Передний мозг невелик; дно его образуют полосатые тела, крыша тонкая, эпителиальная. Обонятельные доли заметно больше переднего мозга и слабо от него обособлены (рис. 63, 1 и 2); их сильное развитие связано с важной ролью химического чувства в жизни круглоротых — основного средства поиска добычи. На боковых стенках промежуточного мозга хорошо видны габенулярные ганглии — первичные зрительные центры (рис. 63, 5 и 6), а на крыше расположены два выроста, у некоторых видов приобретающие глазоподобное строение (имеют пигмент, светочувствительные и ганглиозные клетки): передний — парietальный (или теменной) орган и лежащий над ним более развитый пинеальный орган, у остальных позвоночных превращающийся в эпифиз (рис. 63, 7).

От передней части дна промежуточного мозга отходит пара зрительных нервов, у круглоротых не образующих перекреста (хиазмы). Сзади располагается воронка, к которой примыкает слабо развитый у круглоротых гипофиз. Боковые стенки среднего мозга образуют небольшие зрительные доли (отражение невысокого уровня зрения), между которыми из-за недоразвития крыш имеется отверстие. За средним мозгом в виде валика, ограничивающего ромбовидную ямку спереди, лежит очень маленький мозжечок. Его слабое развитие связано с простотой движения круглоротых. Удлиненный продолговатый мозг незаметно переходит в лентовидный спинной мозг. В связи с недоразвитием затылочного отдела черепа IX и X пары головных нервов отходят позади слуховых капсул уже вне пределов черепа.

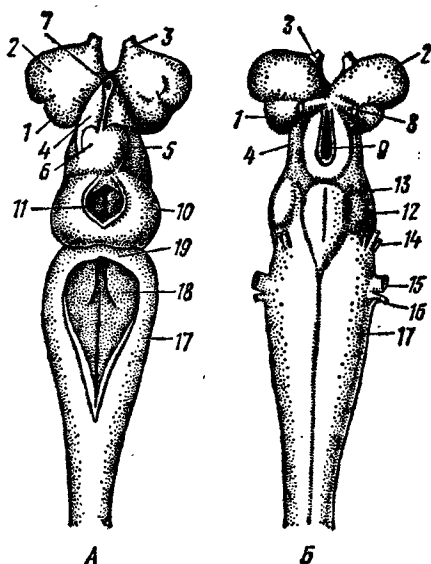


Рис. 63. Мозг миноги (по Паркеру), А — сверху; Б — снизу:

1 — передний мозг, 2 — обонятельные доли, 3 — обонятельный нерв, 4 — промежуточный мозг, 5 и 6 — правый и левый габенулярные ганглии, 7 — пинеальный орган (эпифиз), прикрывающий парietальный орган, 8 — зрительный нерв, 9 — воронка, 10 — зрительные доли, 11 — отверстие в крыше среднего мозга, 12 — дно среднего мозга, 13 — глазодвигательный нерв, 14 — тройничный нерв, 15 — лицевой нерв, 16 — слуховой нерв, 17 — продолговатый мозг, 18 — ромбовидная ямка, 19 — зачаточный мозжечок

У миног спинные корешки спинного мозга не соединяются с брюшными, а у миксин, как и у всех челюстноротых позвоночных, такое соединение образуется. Развита симпатическая нервная система. Спинной мозг и периферическая нервная система обладают высокой автономностью; обезглавленная минога или миксина после раздражения начинает совершать плавательные движения.

Сравнительно низкому уровню организации центральной нервной системы соответствует и строение большинства органов чувств.

В водной среде, где запахи не рассеиваются так быстро, как в воздухе, химическое чувство имеет особенно важное значение, позволяя водным животным находить пищу и различать струи воды с разным химизмом. От непарной ноздри (см. рис. 54, 6) начинается носовой ход, ведущий к обонятельной капсуле и продолжающийся в виде длинного питуитарного выроста (см. рис. 54, 8), слепой конец которого заканчивается под черепом и передним концом хорды. В среднюю часть питуитарного выроста через затянутое тонкой соединительнотканной пленкой отверстие в дне черепа вдается гипофиз. Поэтому весь этот путь (ноздря — носовой ход — питуитарный вырост) называют назо-гипофизарным мешком. Обонятельная капсула складкой подразделяется на две части. Это позволяет предполагать, что у предков круглоротых обонятельные капсулы и ноздри были парными. Внутри обонятельной капсулы находится сильно пигментированный обонятельный мешок; хорошо выраженная складчатость его стенок увеличивает поверхность соприкосновения обонятельного эпителия с водой. Забор воды в обонятельный мешок и выталкивание ее обратно осуществляется изменением объема питуитарного выроста. У миксин питуитарный вырост открывается отверстием в ротовую полость; поэтому у зарывшегося в ил животного вода может поступать к жаберным мешкам через ноздрию.

Вторым рецептором круглоротых служат органы боковой линии (сейсмочувствительные органы). В виде мелких бугорков, они хорошо заметны на головном конце (см. рис. 62, 6), располагаясь в несколько рядов; редкой цепочкой они тянутся по спинной стороне до хвостового плавника. Эти органы воспринимают токи воды, регистрируя приближение других животных или встречу с препятствиями.

Парные глаза расположены по бокам головы, имеют строение, типичное для позвоночных животных, но покрыты полупрозрачной кожей. У миксин глаза развиты хуже. Миноги, вероятно, могут видеть контуры подводных предметов лишь на близком расстоянии. Зрение миксин еще слабее. Добавочными светочувствительными рецепторами служат париетальный и пинеальный органы. Орган слуха и равновесия представлен внутренним ухом, заключенным в слуховую капсулу. У миног развиваются два вертикальных полукружных канала, у миксин — только один (видимо, результат дегенерации).

На голове у морской миноги и миксин имеется слабый электрический орган. Регулярно генерируя импульсы длительностью 50—80 миллисекунд, животное создает около своей головы электрическое поле напряжением до 1 милливольт. По изменению этого поля животное может чувствовать приближение другого организма или препят-

ствия. Более мощные электрические органы, иннервированные ветвью лицевого нерва и, вероятно, служившие средством защиты от врагов и нападения, описаны для ископаемых бесчелюстных (см. рис. 53).

В толще кожи разбросаны нервные окончания, воспринимающие температурные, тактильные и химические раздражения (механо-, термо- и хеморецепторы). Пороги восприятия обоняния, термо- и хеморецепторов, видимо, не ниже, чем у рыб.

Эндокринная система. Круглоротые имеют гипофиз (hypophysis), эпифиз (epiphysis) и париетальный орган — эндокринные железы, связанные с промежуточным мозгом. Их функции в общем сходны с известными и для других животных, но изучены значительно хуже. Эпифиз (пинеальный орган) более развит и функционирует как светочувствительная система. Париетальный (парапинеальный) орган невелик и у многих видов во взрослом состоянии отсутствует. Гипофиз соединяется с органом обоняния, образуя у миног назо-гипофизарный мешок, у миксин прорывающийся в глотку (образуется назо-гипофизарный канал). Железистая часть гипофиза (его передняя доля) прилегает к воронке промежуточного мозга, образующей заднюю долю гипофиза (нейрогипофиз). Щитовидная железа (glandula thyroidea) развивается на брюшной стенке глотки из эндостилия пескороек (личинки миног); у взрослой миноги она представлена несколькими слепо кончающимися трубками, лежащими под языком. Вилочковая, или зубная, железа (glandula thymus), — лимфоидный орган — существуют только у личинок.

Поведение и образ жизни. Образ жизни современных круглоротых несложен. Они подстерегают добычу; обнаружив ее с помощью органов чувств, стремятся приблизиться и прикрепиться. Перед нерестом перестают питаться и совершают миграции на нерестилища. При этом морские миноги входят в предустьевые пространства и низовья рек, а некоторые поднимаются далеко вверх по течению. Речные миноги совершают лишь небольшие передвижения. Нерестом завершается жизненный цикл большинства видов миног.

Миксины держатся в прибрежных водах морей, предпочитая участки, где есть горизонтальные токи воды, видимо, облегчающие обнаружение добычи при помощи обоняния. Для размножения и на зимовку отходят из прибрежной зоны в более глубокие места.

Значение для человека. В биоценозах морей и пресных вод круглоротые не занимают видного положения. Но как полупаразиты-полухищники они оказывают влияние на численность своих жертв, иногда причиняя ощутимый вред запасам ценных промысловых рыб. Часть видов миног — ценные промысловые виды, с высокими питательными и вкусовыми качествами мяса. Почти всюду миноги немногочисленны и добываются в небольших количествах. Местами приносят заметный ущерб рыбному хозяйству. Проникновение озерной формы морской миноги из р. Св. Лаврентия и оз. Онтарио (Северная Америка) по каналу в оз. Эри (1921 г.), Гурон, Мичиган и Верхнее (1948 г.) причинило большой ущерб рыболовству: они снизили уловы лососевых рыб в 300—340 раз. Лишь в последнее время численность миног в Великих озерах начала снижаться, а численность промысловых рыб---

возрастать. Вероятно, здесь сказалось влияние как биологических факторов¹, так и интенсивная борьба с миногами путем обработки мест их размножения специфическими ядами (Буш, 1970). Мелкие речные и ручьевые миноги обычно малочисленны, промыслом не используются и ущерба рыбному хозяйству не приносят.

Миксины местами наносят существенный вред рыболовству, поедая и повреждая попавших в сети или другие снасти рыб (в заливе Мэн, Северная Америка, до 3—5% пойманных пикш бывают сильно повреждены миксинами). Сами миксины промыслового значения не имеют, так как обычно не образуют заметных скоплений. Лишь в некоторых районах, например у берегов Японии, вылавливаются в небольших количествах и используются в пищу.

¹ Во многих случаях после вселения вида в новый район, где условия жизни для него оказываются благоприятными, отмечается вспышка численности, нередко совпадающая с резким снижением численности местных видов — его пищевых объектов и конкурентов. Однако через какое-то время устанавливается новое равновесное состояние: численность вселенца снижается, а численность местных видов возрастает. Человек может способствовать установлению такого равновесия.

РАЗДЕЛ ЧЕЛЮСТНОРОТЫЕ, ИЛИ ЭКТОБРАНХИАТЫ, — GNATHOSTOMATA, SEU ECTOBRANCHIATA

Включает всех позвоночных животных, кроме круглоротых и близких к ним ископаемых бесчелюстных. Характерный признак челюстноротых — появление в висцеральном отделе черепа челюстей, захватывающих, а часто и измельчающих пищу. У большинства челюстноротых хорда выполняет роль основного опорного скелета лишь у зародышей и личинок; затем она частично или полностью редуцируется и ее функция переходит к позвоночному столбу. Только у некоторых групп рыб тела позвонков развиты слабо или отсутствуют; опорой всю жизнь служит хорда, усиленная плотной и толстой оболочкой, иногда пропитанной солями. Мозговой череп (хрящевой или костный) окружает головной мозг со всех сторон. Челюсти, развивающиеся из преобразованной жаберной дуги, разными способами соединяются с мозговым черепом. Жаберные дуги имеют членистое строение.

Предротовая воронка не образуется; ротовое отверстие имеет вид щели. Обонятельные мешки парные; каждый из них открывается наружу самостоятельным носовым ходом (ноздри парные). В капсуле внутреннего уха всегда три полукружных канала, лежащих во взаимно перпендикулярных плоскостях. У водных челюстноротых (рыб) помимо непарных плавников (спинных, анального и хвостового) развиваются подвижные парные грудные и брюшные плавники, у наземных челюстноротых преобразующиеся в передние и задние конечности (у небольшого числа видов они вторично редуцируются). У водных челюстноротых в жаберных щелях, число которых обычно не превышает 5 (у немногих акул 6—7), кнаружи от жаберных дуг из эктодермы образуются складчатые образования — жабры (челюстноротых поэтому называют эктобранхиатами), а у некоторых рыб наряду с жабрами формируются и особые органы воздушного дыхания — легкие. У наземных челюстноротых на ранних стадиях эмбрионального развития возникают вскоре зарастающие жаберные щели, но жабры в них не развиваются; органами дыхания служат легкие.

Примитивные челюстноротые в ископаемом состоянии пока не обнаружены. Предполагают, что они могли обособиться от примитивных бесчелюстных (видимо, от разнощитковых — *Heterostraci* из класса птераспидоморф — *Pteraspidomorphi*; см. рис. 51), у которых, вероятно, жаберные мешки еще не образовались. Это обособление завершилось, видимо, в силуре и привело к возникновению двух позже полностью вымерших классов: панцирных рыб — *Placodermi* и челюстножаберных — *Aphetohyoidea*. Дальнейшая эволюция привела к появлению еще двух других классов рыб: хрящевых — *Chondrichthyes* и костных — *Osteichthyes* (см. рис. 49), а позднее и четвероногих — земноводных — *Amphibia*, пресмыкающихся — *Reptilia*, птиц — *Aves* и млекопитающих — *Mammalia*.

НАДКЛАСС РЫБЫ — PISCES

Рыбы — наиболее древние первичноводные челюстноротые позвоночные, способные жить только в воде. Большинство рыб — подвижные, хорошие пловцы. Основной тип поступательного движения — боковые волнообразные движения всего тела или только мощного хвоста. Парные плавники — грудные и брюшные — выполняют функцию стабилизаторов, несущих плоскостей, рулей и реже — органов движения; непарные плавники обеспечивают устойчивость тела. Высокая активность рыб, маневренность их движений связаны не только с совершенствованием двигательной системы, но и развитием головного мозга и органов чувств. Пищеварительный тракт дифференцирован: у большинства видов обособляется желудок, кишечник подразделяется на тонкий и толстый отделы. Дышат жабрами: у видов, обитающих в водоемах с недостатком кислорода, формируются добавочные органы дыхания, способные усваивать атмосферный кислород. Один круг кровообращения; у двоякодышащих рыб намечается образование второго, легочного, круга кровообращения. В коже возникают защитные костные образования — чешуи, иногда имеющие сложное строение; у некоторых видов чешуи редуцируются. В коже много слизистых желез. Хорошо развиты органы боковой линии.

В современной фауне насчитывается около 20—22 тыс. видов рыб (вариации в числе видов определяются различиями взглядов на видовую самостоятельность отдельных форм). Распространены по всем водоемам земного шара. Некоторые виды приспособились к жизни в периодически мелеющих и даже полностью пересыхающих водоемах (караси, вьюны, двоякодышащие африканские рыбы р. *Protopterus* и др.). Населяют водоемы с разной соленостью воды, кроме пересоленных, и с разным температурным режимом. Некоторые виды (карась, линь и др.) выдерживают промерзание водоемов, а замечательная калифорнийская рыбка *Cyprinodon macularis* (из карпозубообразных) живет в горячих источниках при температуре воды около 50° С. Илестые прыгуны (р. *Periophthalmus*), живущие в прибрежных тропических водах, охотясь за насекомыми, выходят из воды и ползают и прыгают по илу и наклонным стволам деревьев, передвигаясь при помощи хвоста и грудных плавников.

Разнообразие заселенных рыбами водных биотопов соответствуют большие различия величины, формы тела и образа их жизни. Среди рыб есть такие великаны, как китовая акула — *Rhincodon typus* — до 20 м длины и массой 15—20 т, скат — *Manta* массой до 2—3 т при поперечнике диска 7 м. Живущая в бассейнах Черного, Азовского и Каспийского морей белуга — *Huso huso* и населяющая бассейн р. Амура калуга — *H. dauricus* достигают 5,5 м длины и массы до 1,5 т. Широко распространенная по Мировому океану, включая и умеренные воды, меч-рыба — *Xiphias gladius* достигает 4 м длины и имеет массу более 3 ц, а голубой тунец — более 3 м длины и массу 5 ц. С другой стороны, бычок *Mistichthys luzoensis* (Филиппины) не превышает 1,5 см длины, а морская собачка из рода *Schindleria* достигает половой зрелости при

длине в 1,2 см. В Каспийском и Азовском морях живут бычки *Hypocanogobius*, созревающие при длине в 2,1—2,4 см.

В наше время рыбы — господствующая в водных биоценозах группа животных. Наряду с китообразными и крупными головоногими моллюсками они завершают цепи питания, являясь конечными (основными) потребителями водных организмов. Велико значение рыб как пищевых объектов, дающих ценное мясо и жир.

Формирование биологических типов (жизненных форм) рыб шло под знаком приспособления к водной среде, движение в которой встречало значительное сопротивление. При больших скоростях плавное обтекание водой поверхности тела превращается в вихревые возмущения (турбулентность) пограничного слоя, увеличивая сопротивление движению. Поэтому важное значение имеют гидродинамические особенности тела. Размеры рыбы, форма ее тела и соотношение частей эволюционно определялось местом обитания вида, характером движения, составом пищи и способом ее добывания. Внешний вид формировался и под контролем отношений к особям своего и других видов: сигнальная, маскировочная (криптическая) или демонстрационная (апосематическая) окраска и форма тела или его частей.

Огромное разнообразие видов рыб (два сейчас существующих класса — хрящевые, и костные — составляют около 50% всех видов современных позвоночных) может быть сгруппировано в относительно небольшое число экологических типов, отличающихся местом обитания, характером питания и образом жизни (поведением).

По местам обитания различают морских и пресноводных рыб. Промежуточное положение занимают проходные рыбы, большую часть жизни проводящие в море, а размножающиеся в пресных водах (андромные виды, например лососи) или, наоборот, для размножения уходящие в моря (катодромные виды — речные угри). Многие рыбы все или большую часть времени проводят в движении, держась в толще воды, — это нектонные (пелагические) рыбы; они обычно обладают торпедообразным телом и высокой плавучестью. Среди нектонных пелагических рыб можно выделить такие жизненные формы (экологические типы).

1. Активные охотники, хищники-рейдеры, ведущие поиск на широких просторах морей своей основной добычи — стайных, реже одиночных рыб среднего и крупного размера. Обычно держатся одиночно или небольшими группами, но почти всегда в пределах возможной сигнализации (прямой или эстафетной), что позволяет быстро собираться большими группами при обнаружении обильной добычи. Отличаются высоким развитием органов чувств, особенно средств дальней связи и сложным поведением. Представители — наиболее хищные акулы *Carcharinus glaucus*, *Isurus oxyrinchus* и др., крупные осетровые *Huso*, *Acipenser*, тунцы *Thynnus*, *Axias*, меч-рыба *Xiphias gladius*, парусники *Istiophorus*.

2. Мирные пастбищники-кочевники (номады), питающиеся планктоном и (или) мелкими стайными нектонными рыбами. Среди них есть медленно плавающие гиганты — акулы планктоеды (*Cetorhinus maximus*, *Rhincodon*), крупные скаты (*Manta birostris*, *Ceratopterus*

vampirus) и огромная костная луна-рыба (*Mola mola*), держащиеся небольшими скоплениями (до 30 особей) или одиночно. Сюда же относятся стайные рыбы средних и мелких размеров, держащиеся подчас огромными и плотными стадами (сельди, анчоусы и многие другие рыбы-планктоеды). Для группы в целом характерна высокая согласованность поведения в группе (стае).

Все нектонные рыбы — хорошие пловцы, способные преодолевать значительные расстояния, с чем связано развитие способностей к ориентации и регулярным миграциям.

Среди придонных и донных рыб можно выделить следующие группы.

1. Подкарауливатели-преследователи, нападающие на добычу стремительным, но коротким броском, реже преследующие ее, — щука *Exos lucius*, панцирная щука *Lepisosteus*, многие морские формы, особенно обитатели коралловых рифов. Тело их стреловидно, характерно мощное развитие спинного, анального и хвостового плавников, работа которых обеспечивает быстрое развитие скорости. Держатся рассеянно, часто на определенных индивидуальных участках;

2. Подкарауливатели-засадчики. Чаще обитатели дна, обладающие сплюснутым телом, большим ртом и маскирующей окраской, а иногда и своеобразными выростами тела, играющими роль приманки для добычи. Представители — скаты *Rajiformes*, крупные камбалы *Pleuronectidae*, сом *Silurus glanis*, морской черт (*Lophius piscatorius*) и многие другие виды хищных рыб. Ведут одиночный образ жизни, защищают индивидуальные участки от вторжения конкурентов.

3. Мирные донники-бентосоеды, питающиеся различными обитателями дна и его грунта; отличаются сплюснутым телом (большинство скатов, удильщики, многие камбалы, химеры, псевдоскафирины, нильский клюворыл), либо червеобразные (угри, выюны); живут поодиночке.

4. Стайные бентосоеды-пастбищники (многие карповые — сазан и др.). Кочевники, совершающие сезонные миграции и держащиеся подчас крупными стаями.

Донные рыбы отличаются относительно невысокими скоростями плавания и, часто, своеобразной формой тела (морские коньки, рифовые рыбы и др.). Настоящие донники ведут одиночный образ жизни. Многие вооружены защитными механическими средствами (колючки, шипы, иглы) и покровительственной окраской, а иногда и электрическими средствами защиты и нападения. У многих появляется способность к электролокации, используемой при поисках пищи и защите своей территории.

Ряд видов рыб занимает промежуточное положение, используя разные слои водоема и питаясь как планктоном и нектоном, так и находящимися на дне кормами. Примерами их могут быть стайные виды карповых рыб — лещ *Abramis brama*, плотва *R. rutilus*. Для них характерно сплюснутое с боков и увеличенное в высоту «блюдеобразное» тело, выгодное для удержания положения в воде и сбора корма со дна при минимальных затратах энергии.

Глубоководные (абиссальные) относительно мало подвижные хищные рыбы живут обычно поодиночке в толще воды на больших глуби-

нах (3—5 км и более), разыскивают или подстерегают немногочисленную случайную добычу: часто имеют змеевидное тело, большой рот, с мощным вооружением и сильно растяжимый пищеварительный тракт, что дает им возможность справиться с относительно крупной добычей. У многих видов имеются органы свечения, привлекающие добычу.

Форма тела, свойственный виду характер передвижений и его образ жизни — взаимообусловлены и исторически сложились как основные черты экологического типа рыб. Разнообразие таких типов (жизненных форм) в надклассе рыб — свидетельство его процветания в настоящее время. Экологические типы у хрящевых и костных форм имеют много сходного, представляя хороший пример параллельного развития или так называемой конвергентной эволюции, когда из исходно различных форм в определенных условиях возникают аналогичные (близкие) типы организации.

Из гидростатических особенностей тела рыб, обеспечивающих движение в водной среде, важное значение имеет плавучесть — способность держаться в толще воды, не затрачивая особых усилий. Рыбы приобрели относительную невесомость в воде путем выравнивания плотности тела и окружающей среды. В наиболее полной мере она свойственна нектонным (пелагическим) рыбам, в массе — хорошим пловцам. Показатель плавучести (отношение плотности тела рыб к плотности воды) равен нулю у многих акул, осетра *Acipenser güldenstädti*, головля *Leuciscus cephalus* и многих других нектонных рыб. У донных рыб он становится отрицательным, что позволяет им удерживаться на дне, не затрачивая мускульных усилий. Этот коэффициент достигает у морского черта — *Lophius piscatorius* — 0,03, у камбалы — *Pleuronectes flesus* — 0,06, у ската — *Raja clavata* — 0,07, а некоторых глубоководных рыб даже 0,12.

Относительная невесомость достигается в двух классах рыб разными способами. У хрящевых рыб накапливаются запасы жира, преимущественно в печени и реже в других тканях тела. У акул печень достигает 14—25% общей массы тела, а у костных рыб — лишь 1—8%. Важную роль играет и состав жиров. У видов с отрицательной плавучестью преобладают триглицериды, а у хороших пловцов — диацилглицериновые жиры, «подъемная сила» которых выше на 10—14% (Маллиус, Барон, 1970). У костных рыб возник специальный гидростатический орган — плавательный пузырь — полый вырост спинной (у подкласса лучеперые рыбы — Actinopterygii) или брюшной (у подкласса лопастеперые рыбы — Sarcopterygii) стороны начальной части пищевода.

Эти гидростатические приспособления при движении рыб дополняются возникающими при движении гидродинамическими силами. Характер и значение последних обуславливаются формой тела и его отдельных частей (парных и непарных плавников, головы и хвоста), эволюционно сложившихся как адаптации к разным типам передвижения, способам добывания пищи и маскировки. Приобретение телом обтекаемой торпедообразной формы, его сплющивание с боков или дорзо-вентрально, образование плоского или выпуклого брюха или спины, удлинение или укорочение тела и изменения размеров и формы



Рис. 64. Продольная вертикальная проекция тела катрана со вписанным в нее профилем крыла самолета (толстая линия) (по Алееву)

уплощенную брюшную поверхность тела многих акул и осетровых сходно с профилем крыла самолета (рис. 64) и при движении создает подъемную силу. Однако асимметричность корпуса вызывает влияние вращательного момента, стремящегося повернуть голову книзу. Направленные под некоторым углом к движению грудные плавники и рострум не только создают добавочную подъемную силу (рис. 65), но и нейтрализуют действие вращательного момента; брюшные и хвостовой плавники также создают дополнительную подъемную силу. В опытах с ампутацией грудных плавников плавание резко ухудшалось, и рыба с трудом сохраняла горизонтальное положение. Боковые движения хвоста и его плавника не только перемещают тело вперед, но помогают изменению направления движения и в вертикальной плоскости, так как движения верхней и нижней лопастей могут быть относительно самостоятельными. Таким образом, тело рыбы представляет сложную систему гидродинамических приспособлений, работающих комплексно и обеспечивающих плавание, соответствующие жизненным потребностям вида.

Более сильное дорзо-вентральное уплощение тела у донных акул, многих костных рыб (удильщиков, сомовых) и особенно у скатов облегчает маскировку на дне. Одновременно такая уплощенность увеличивает подъемную силу, создаваемую всем телом. Это обеспечивает возможность быстрых перемещений на короткие расстояния, что важно

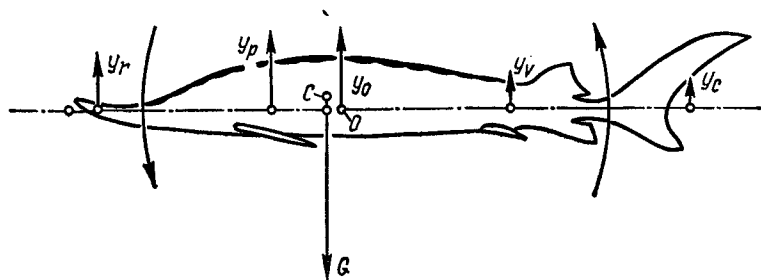


Рис. 65. Схема вертикальных сил, возникающих при поступательном движении акулы в направлении продольной оси тела (по Алееву, с изменен.):

$с$ — центр тяжести, $о$ — центр динамического давления, G — сила гравитации, Y_o — подъемная сила, создаваемая корпусом, Y_p — подъемная сила, создаваемая грудными плавниками, Y_b — подъемная сила, создаваемая брюшными плавниками, Y_c — подъемная сила, создаваемая хвостовым плавником, Y_r — подъемная сила, создаваемая рострумом. Изогнутые стрелки показывают действие вращательного момента

при броске на добычу и бегстве от напавшего хищника (проплыть небольшое расстояние и замаскироваться, полузакопавшись в грунт).

Необычайно большое разнообразие форм тела в обоих классах рыб и различный образ их жизни определяют многообразие способов движения, которое можно свести к шести основным типам.

1. Ундулирующее (синусоидное) движение при помощи боковых колебательных изгибов всего тела (рис. 66). Такие рыбы имеют удлиненное тело, более или менее заметно сжатое с боков, особенно в его задней части, удлиненный анальный и относительно небольшой хвостовой плавники (угри, вьюны и др.). При каждом колебательном движении у головы рыбы то с той, то с другой стороны возникают вращательные (вихревые) движения воды, отталкиваясь от которых тело перемещается вперед. Коэффициент полезного действия такого движения высок, но скорости перемещения невелики. Свойственно рыбам, ведущим донный и придонный образ жизни, а также многим глубоководным видам, вынужденным при малой кормности мест их обитания экономить энергию.

2. Движение с помощью частых боковых колебательных движений задней части тела (иногда только хвостового стебля, рис. 66, внизу) свойственно большинству рыб. Они имеют более или менее компактное тело и мощный хвостовой стебель. Передняя часть тела выполняет функцию рассекающего воду клина, а хвостовая — движителя. По сравнению с первым типом движения уменьшается амплитуда колебаний хвостового отдела, но резко возрастает их частота, а в результате — скорость движения. При больших скоростях работа хвостового плавника в зоне завихрений становится мало эффективной. В этой связи у быстроплавающих рыб изменяется его форма; концевые лопасти выносятся за пределы зоны завихрения (рис. 67).

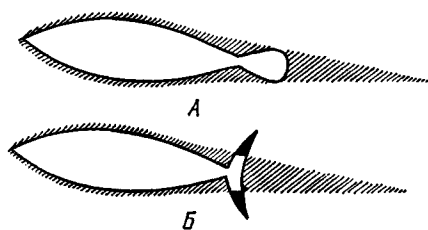


Рис. 67. Схема положения хвостового плавника различной формы относительно зоны вихрей и слоя трения (по Алееву):

А — при низком и длинном хвостовом плавнике (возможна при медленном движении), Б — при коротком и высоком плавнике (необходима при быстром движении); слой трения и зона вихрей заштрихованы

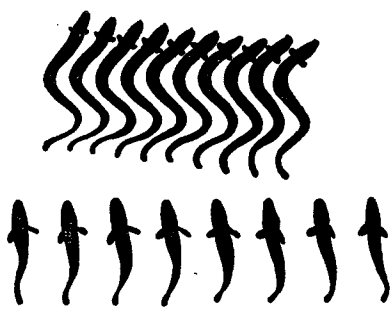


Рис. 66. Способы движения рыб. Вверху — угря (изгибается все тело) внизу — трески (заметно изгибается только задняя часть тела)

3. Перемещение с помощью волнообразных (ундулирующих) движений одних плавников свойственно малоподвижным пелагическим и особенно придонным рыбам (скаты, камбалы). У луны-рыбы, солнечника, кузовков и некоторых других видов функцию движителей выполняют удлиненные спинной и

анальный плавники, у электрических угрей — лентовидный анальный плавник (рис. 68), у морских игл — спинной плавник. У плывущих камбал ундулирующие движения окаймляющих тело спинного и анального плавников (рис. 68, E) дополняются боковыми изгибами всего тела.

4. Машущие движения плавников, особенно грудных, служат добавочным движителем у многих костистых рыб при медленном плавании. Некоторые рыбы (бычки, скорпены и др.) используют грудные плавники при ползании по грунту. У морских петухов (семейство Triglidae из отряда скорпенообразных) три луча каждого грудного плавника обособляются в пальцевидные придатки, с помощью которых рыбы ползают по дну.

5. Летучие рыбы из отряда сарганообразных, планируя на неподвижных, широко расставленных удлинённых парных плавниках, используемых как несущие поверхности, способны пролетать 200—400 м (с. 198). Необходимая для такого планирующего полета начальная скорость движения создается за счет энергичных движений заднего отдела тела и хвостового плавника. Мелкие длиной 3—9 см пресноводные рыбки Южной Америки из семейства клинобрюхих (Gasteropelecidae, подотряд харциновидных из отряда карпообразных) способны выпрыгивать из воды и «пролетать» над водой 3—5 м. Выпрыгивание и полет над водой спасают от хищных рыб.

6. Особую категорию представляют так называемые паразитические формы движения. Довольно широко распространено «лоцманирование»: передвижение мелких рыб-спутников в слоях воды, увлекаемых быстро плывущей крупной рыбой или другим животным (рис. 69), лодкой или кораблем. Крайним примером паразитического движения могут служить рыбы прилипалы (семейство Echepidae из отряда окунеобразных, см. с. 204).

Большинство хрящевых и костных рыб перемещаются со скоростями 2—6 км/ч, но при броске на добычу и уходе от хищника развивают большие скорости. Кормящаяся на скоплении планктона гигантская акула плавает со скоростью 3—4 км/ч, но может двигаться и быстрее. Наилучшие пловцы среди пелагических акул (голубая, тигровая и др.) плавают со скоростью до 30—40 км/ч, увеличивая ее при броске на

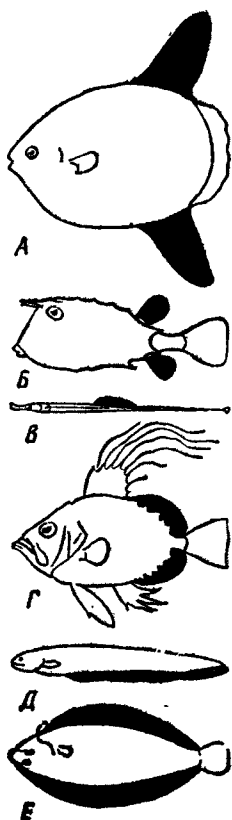


Рис. 68. Органы движения — ундулирующие плавники (закрашены черным) (по Алееву):

A — луна рыба — *Mola mola*, B — кузовок — *Ostracion*, B — игла рыба — *Syngnathus*, Г — солнечник — *Zeus*, Д — электрический угорь — *Gymnotus*, E — камбала — *Solea*

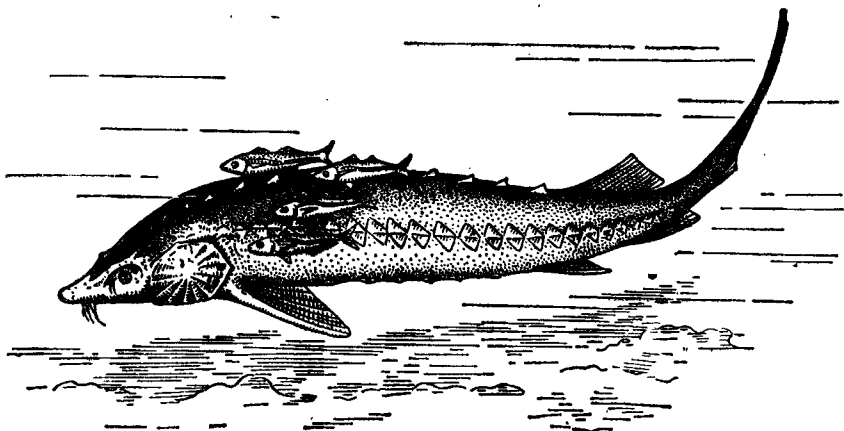


Рис. 69. Лощманирование осетра ставридами (по Алееву)

добычу. Мигрирующие лососи, преодолевая встречное течение, двигаются в реках со скоростью в 10—20 км/ч; преодолевают порожистые участки прыжками длиной до 2 м. Стаи тунцов двигаются со скоростью 20—25 км/ч, временами повышая ее до 70 км. Скорость летучих рыб перед выскакиванием из воды достигает 90 км/ч, а у парусников и меч-рыбы при броске на добычу — до 110—130 км/ч. Лучшие пловцы среди костистых рыб способны развивать большие скорости, чем наиболее быстро плавающие хрящевые рыбы. У тунцов, скумбрий и других хороших пловцов при быстром движении температура тела может превышать температуру окружающей воды на 8—10 °С.

Происхождение рыб и система надкласса Pisces

Остатки рыб, преимущественно в виде обломков чешуи и шипов, известны лишь с позднего силура. В отложениях нижнего девона обнаружены остатки уже нескольких, довольно четко различных групп рыб. Поэтому можно определенно говорить о том, что становление надкласса рыб — появление наиболее примитивных рыб и их дивергенция — происходили в начале — середине силура. Считают, что возникновение рыб шло в пресноводных водоемах, и лишь позднее разные группы рыб независимо и многократно проникали в моря, а некоторые потом вновь распространялись по пресным водоемам. Пресноводное происхождение рыб подтверждается палеонтологическими данными (табл. 4).

Скудность и плохая сохранность ископаемых остатков рыб не позволяют проследить пути возникновения отдельных групп. Наряду с неполнотой палеонтологической летописи этот анализ затруднен и тем, что за столь длительный период (400 — 450 млн. лет) эволюция рыб протекала сложными путями: возникали многочисленные группы, часть которых впоследствии вымерла; в ряде случаев эволюция шла конвергентным путем: приспособляясь к жизни в сходных место-

обитаниях, далеко отстоящие друг от друга группы вырабатывали сходные приспособления и их морфофизиологические особенности вторично сближались. Все это затрудняет выяснение хода эволюции рыб и усложняет разработку их системы.

Таблица 4. Процентное соотношение остатков пресноводных и морских рыб в палеозое
(по Ромеру и Гров)

Периоды	Пресноводные виды рыб	Морские виды рыб
Силурийский	100	0
Нижнедевонский	77	23
Среднедевонский	13	87
Верхнедевонский	29	71

Предполагается, что рыбы обособились от живших в пресных водоемах примитивных птераспидоморф (*Pteraspidomorphi*; разнощитковые бесчелюстные), видимо, в начале силура. От первичных, пока неизвестных примитивных челюстноротых произошли две группы: панцирные и челюстнотжаберные; их рассматривают как самостоятельные классы.

Класс панцирные рыбы — *Placodermi* объединяет мелких и крупных рыб (некоторые достигали 6 м); их голова и передняя часть туловища были покрыты сложным панцирем из костных пластин (рис. 70).

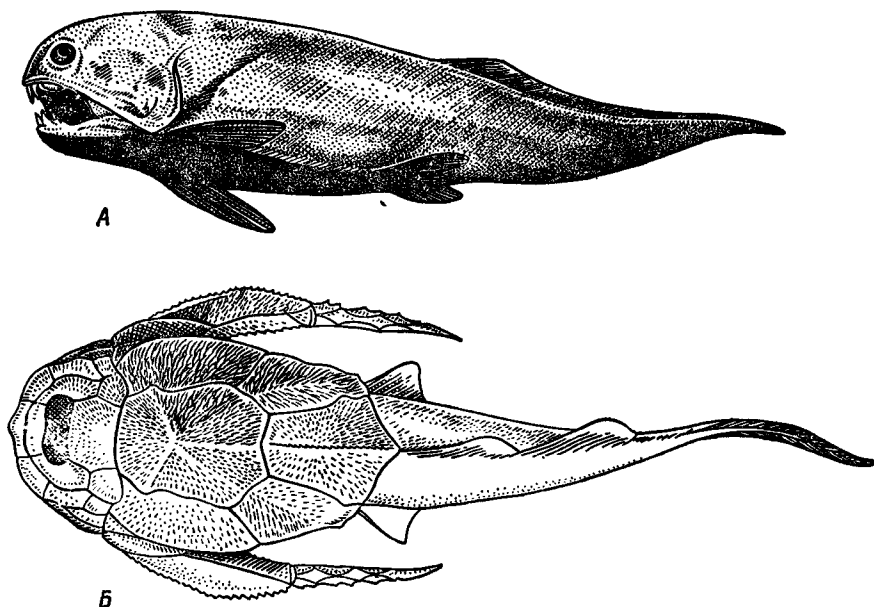


Рис. 70. Различные панцирные рыбы:

А — *Diniichthys* (до 6 м); Б — *Bothriolepis* (около 1 м), вид сверху

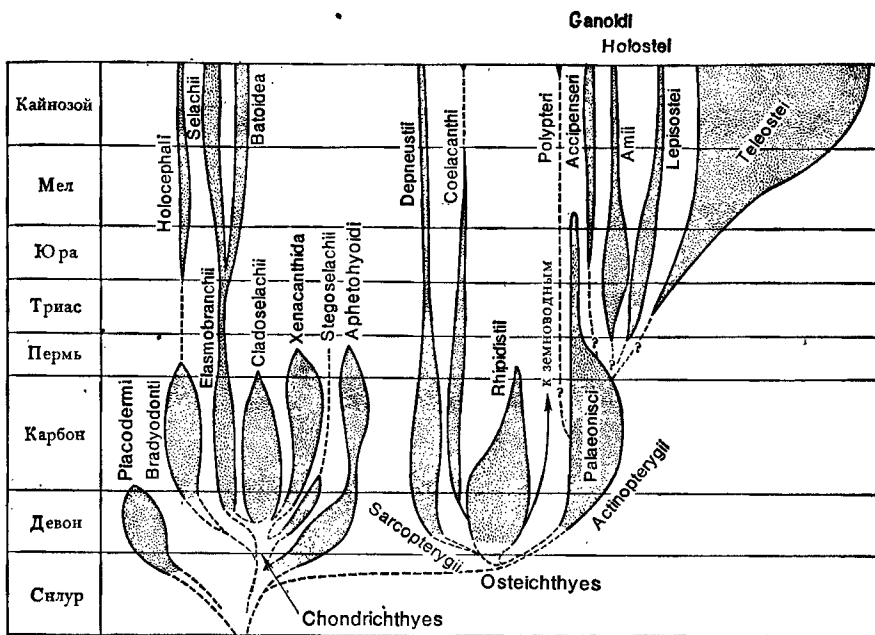


Рис. 71. Филогенетическое дерево надкласса рыб (по Ромеру, с изменен.)

Задняя часть тела покрыта чешуей или оставалась голой; массивные челюсти нередко окостеневали. Грудные плавники обычного типа либо они были покрыты костными щитками, подвижно сочлененными с панцирем тела. У части видов имелись брюшные плавники. В образующемся позвоночнике развивались дуги позвонков, а их тел, видимо, еще не было. Жаберные щели прикрывал отросток головного панциря. Эти рыбы жили в реках, но в середине девона появились и морские формы. Вероятно, питались беспозвоночными. Полностью вымерли к концу девона — началу каменноугольного периода (рис. 71).

Близкие к панцирным рыбам челюстножаберные рыбы (кл. Aphetohyoidei, или Acanthodii) имели мелкие и средние размеры и веретенообразное тело. Видимо, жили в реках с быстрым течением и отличались более высокой подвижностью. Голова и тело были покрыты костными пластинками и многочисленными чешуями, напоминающими ганойдные чешуи некоторых костных рыб. Череп хрящевой, иногда частично окостеневал. Челюстная дуга напоминала по своему строению лежащие за ней жаберные дуги и отличалась лишь большей массивностью; верхняя челюсть состояла из двух-трех элементов, нижняя — из одного-двух. Жаберные щели, видимо, открывались наружу самостоятельными отверстиями, но у части видов развивались жаберные крышки; сохранялась жаберная щель между челюстной и подъязычной дугами. Хорошо развитые парные и непарные плавники поддерживались мощными костными шипами. У части видов между крупными грудными и брюшными плавниками располагалось до шести пар ма-

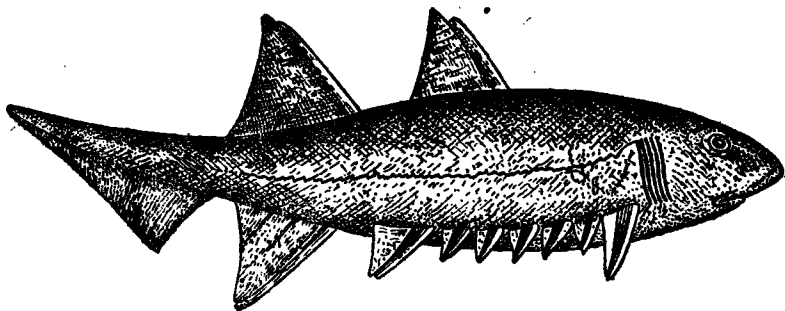


Рис. 72. *Climatius* — представитель челюстножаберных рыб из нижнего девона — с добавочными парными плавниками, длина около 8 см (по Ромеру)

леньких плавничков (рис. 72) или парных шипов. Эту особенность обычно рассматривают как свидетельство возникновения парных плавников путем частичной редукции участков прежде сплошных парных плавниковых складок, аналогичных метаплевральным складкам бесчерепных. Скелет парных плавников и их поясов, вероятно, был схож со скелетом современных хрящевых рыб.

В середине девона представители этого класса распространились и по морям; к середине пермского периода они вымерли. Вероятно, от каких-то примитивных челюстножаберных в начале девона обособились хрящевые рыбы (кл. *Chondrichthyes*), а другая группа примитивных челюстножаберных, может быть, еще в конце силура дала начало костным рыбам (кл. *Osteichthyes*, см. рис. 71). Можно предположить, что обитание в реках с быстрым течением способствовало формированию костного скелета, что не только обеспечило большее разнообразие движений, но создало возможность опоры плавников на грунт.

В отложениях среднего девона встречаются зубы и, реже, отпечатки тела акулopodobных хрящевых рыб *Cladoselachii*. Вероятно, большинство видов этой группы жили уже в морях. Это рыбы мелких и средних размеров (длиной немногим более метра) со стройным веретенообраз-

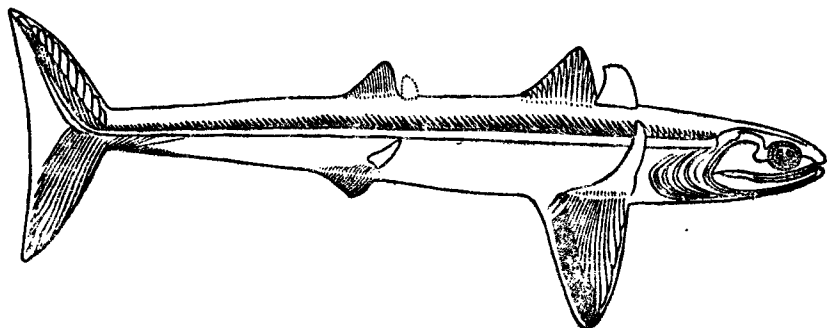


Рис. 73. *Cladoseleche* — верхнедевонская морская акулopodobная рыба, длина 0,4—1,2 м (по Ромеру)

ным телом (рис. 73), с мощным гетероцеркальным хвостом. Их парные плавники, как и у челюстножаберных, прикреплялись к телу широким основанием; грудные плавники были крупнее брюшных, тело покрывала плакоидная чешуя. Скелет хрящевой; тел позвонков не было. Верхняя и нижняя челюсти состояли из отдельных элементов, но поддерживались подъязычной дугой. Жаберных дуг более пяти. Рот находился почти на конце морды; хорошо развиты крупные глаза. Эта группа вымерла к концу каменноугольного периода. Вероятно, в середине девона от примитивных пресноводных кладоселахий обособляются акулopodobные — *Xenacanthida* (*Pleuracanthodii*) — рыбы длиной до 1 м, со стройным телом, удлинённым спинным плавником и дифицекальным хвостом. Скелет грудных плавников образован центральной осью с расположенными по бокам радиалиями (бисериальный); брюшные плавники моносериальные, у самцов в них обособляются птеригоподии (совокупительные органы). Скелет хрящевой, иногда частично обызвестлявшийся, тел позвонков не было. Остатки этих рыб обычны в отложениях пресноводных водоемов каменноугольного периода и нижней перми. Видимо, были активными хищниками, питавшимися мелкими рыбами. К концу перми они вымерли, и с этих пор акулopodobные рыбы в пресных водоемах практически не встречаются.

Видимо, к середине девона от каких-то морских примитивных кладоселахий обособляются настоящие акуловые рыбы — пластиножаберные — *Elastobranchii* (см. рис. 71). Они сохраняют часть черт своих предков (например, плакоидную чешую), но приобретают ряд новых признаков: дифференцируется скелет плавников; у самцов участок брюшного плавника преобразуется в совокупительный орган — птеригоподий; появляются наряду с верхними дугами хрящевые тела позвонков; верхняя и нижняя челюсти состоят каждая из одного парного элемента; челюстная дуга укрепляется на мозговом черепе амфистилически или, позже, гиостилически; усложняется строение зубов. Эти рыбы жили в морях, питаясь различными беспозвоночными, а с появлением там разнообразных костных рыб — и рыбами. Видимо, в юрский период начинается дифференцировка пластиножаберных рыб на две группы: акул (*Selachomorpha*) и скатов (*Batomorpha*). Представители некоторых семейств, возникших еще в юре, встречаются и сейчас, остальные ныне существующие семейства сформировались к концу мезозойской эры.

С конца девона и особенно в каменноугольном периоде встречаются остатки морских придонных рыб, питавшихся преимущественно моллюсками. Они имели уплощенное тело и большие грудные плавники. Верхняя челюсть прирастала к мозговому черепу (аутостилия); зубы уплощенные, плотно прилегали друг к другу или сливались в крепкие костные пластинки, что помогало разрушать раковины моллюсков. Этих рыб объединяют в группу *Bradyodonti*. Полагают, что они обособились от каких-то примитивных акулобразных рыб (высказывалось предположение, что это древняя самостоятельная ветвь рыб). В пермском периоде брадиодонты вымирают, но с конца триаса начинают встречаться остатки глубоководных морских цельноголовых рыб, или

химер, — Chimaeriformes. Их считают потомками брадиононтов (см. рис. 71), объединяя обе группы в подкласс Holocerphali.

Выше уже говорилось, что от какой-то примитивной группы челюстножаберных рыб, возможно, уже в конце силура обособились костные рыбы (класс Osteichthyes). Отсутствие достоверных палеонтологических остатков не позволяет проследить начальные этапы их эволюции. В девоне встречаются представители обоих достаточно четко обособленных подклассов костных рыб: лопастеперые — *Sacropterygii* (нижний девон) и лучеперые — *Actinopterygii* (средний девон). Оба подкласса, видимо, имели общих или близких предков.

Для лопастеперых рыб характерны покрытые чешуей мясистые основания парных плавников, а их внутренний скелет обычно с центральной осью (крупными скелетными элементами), к которой с боков причленяются радиалии (они могут редуцироваться). Хвост гетероцеркальный или дифицеркальный. Прикрепление челюстной дуги к черепу амфистилическое или аутостилическое. У части видов развиваются внутренние отверстия ноздрей — хоаны. Череп хрящевой или в разной степени окостеневае. Имеются кожные покровные кости в черепе и среди них — чешуйчатая кость. Важно отметить, что окостенение черепа сильнее развито у более древних форм. Хорда сохраняется. Тело покрывают ромбические или округлые чешуи космоидного типа; по ходу эволюции слой космина постепенно исчезает и чешуи становятся обычного циклоидного типа. В начале и середине девона *Sacropterygii* делятся на два надотряда, эволюционировавших в разных направлениях.

Надотряд кистеперые — *Crossopterygimorpha* — активные хищники с сильно развитыми зубами; немногие виды населяли море, большинство встречалось в пресных водоемах. Большая часть девонских и каменноугольных кистеперых относится к отряду *Rhipidistiformes* — рыбам небольших размеров, с торпедообразным телом, короткими, но сильными парными плавниками (рис. 74), с хоанами, соединявшими носовую полость с полостью рта. У части видов развивались кольцевидные тела позвонков. Неравномерность темпов дивергентной эволюции рипидистий и, вероятно, различная биотопическая приуроченность приводили к тому, что одновременно встречавшиеся формы отличались разнообразием морфологических особенностей. От одной из групп рипидистий уже в середине девона обособились первые тетраподы — примитивные земноводные. В начале перми рипидистии вымирают. Другая ветвь кистеперых — целаканты — *Coelacanthiformes* — в конце палеозоя переселились в море. Они были многочисленны в конце

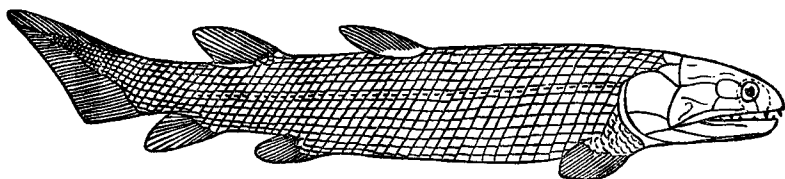


Рис. 74. Кистеперая рыба *Osteolepis*, длина 25 см, средний девон (по Ромеру)

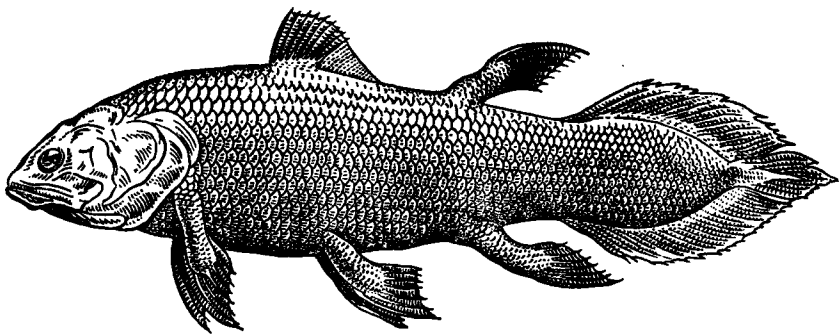


Рис. 75. Латимерия — *Latimeria chalumnae*

палеозоя и в триасе; позднее их число сократилось. Последние ископаемые остатки найдены в меловых отложениях и зоологи считали эту группу вымершей. Настоящей сенсацией было обнаружение в 1938 г. одного из целакантов — латимерии — *Latimeria chalumnae* Smith (рис. 75), живущей в Индийском океане в районе Коморских островов.

Второй надотряд лопастеперых — двоякодышащие рыбы — *Dipneustomograpa* — известны со среднего девона; они близки к древним кистеперым и, вероятно, представляют их боковую, сильно специализированную ветвь; ни в один из периодов эта группа не была многочисленной. Слияние зубов в костные пластинки и аутостилия черепа позволяют предполагать, что в их питании преобладали моллюски, ракообразные и другие донные животные с наружным панцирем. Жизнь в озерах и заводях рек и питание малоподвижными объектами объясняют невысокую подвижность этих рыб. Тело их удлиненное; хвостовой плавник невелик и слит со спинными и анальным плавниками (рис. 76). Окостенение скелета древних форм развито лучше, чем у современных. Образование хоан говорит о наличии легких уже у палеозойских форм. В палеозое встречались во внутренних водоемах практически всего земного шара, но к концу этой эры почти везде вымерли. В начале триаса появляются представители семейств, дожившие до наших дней (всего 3 рода с 6 видами).

У представителей подкласса лучеперые рыбы — *Actinopterygii* — парные плавники лишены мясистого основания и их скелет не имеет центральной оси. Хвост гетероцеркальный у древних и гомоцеркальный у более молодых форм. Череп гиостилический; хоан нет. Среди покровных костей черепа нет чешуйчатой кости. У древних форм сохраняется хорда; у более молодых групп сильно сдавленная разросшимися телами амфицельных позвонков, она приобретает вид четок. У древних лучеперых мозговой череп окостеневал сплошной коробкой или двумя обширными окостенениями; у более молодых групп в нем образуется несколько окостенений.

Становление лучеперых рыб, видимо, проходило в реках с быстрым течением, где они приобрели способность к интенсивному маневренному плаванию. Впоследствии это позволило им, успешно конкурируя с дру-

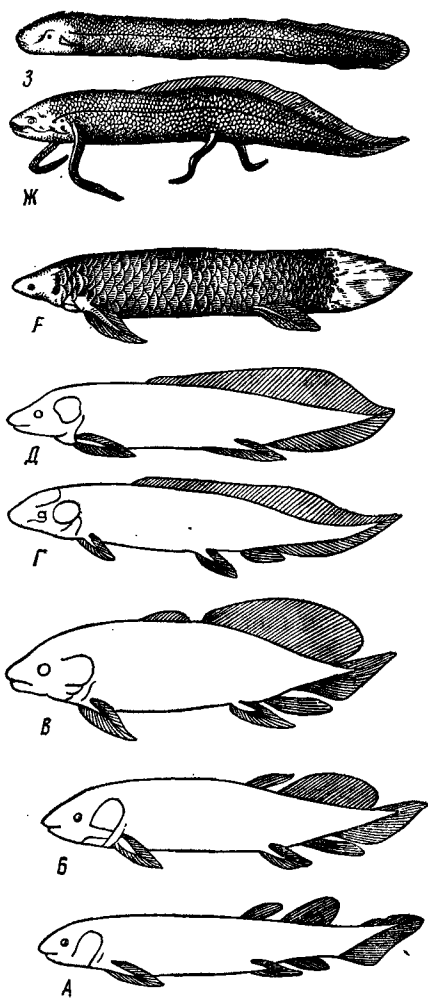


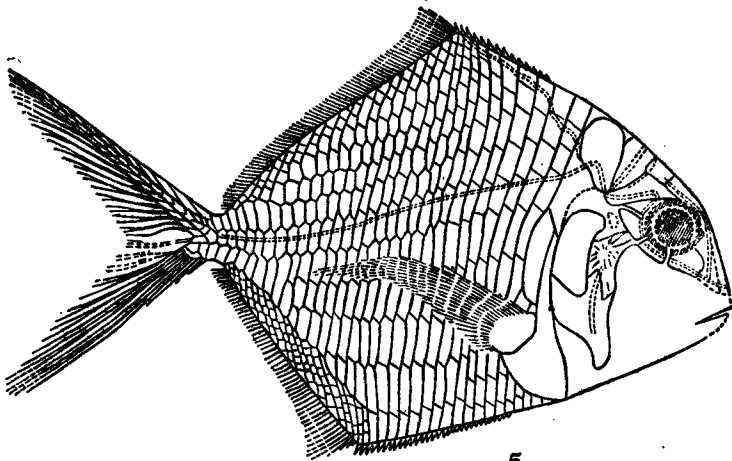
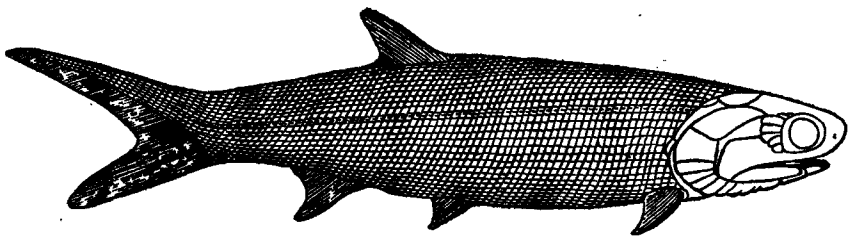
Рис. 76. Ископаемые и ныне живущие двойкодышащие рыбы.

А, Б — *Dipterus* (средний девон); В — *Scaupiasia* (верхний девон), Г — *Phaneroleuton* (верхний девон), Д — *Uronemus* (каменноугольный период), Е — *Neoceratodus* (наше время), Ж — *Protopterus*, З — *Lepidosiren*

этой группы (А. С. Антонов). Осетровые рыбы имеют удлиненное тело с рострумом и гетероцеркальный хвост. Ганоидные чешуи сохраняются только у основания хвоста; тело голое или покрыто пятью рядами сложных костных бляшек — жучек. Окостенения в черепе в отличие от предков развиты слабо, хрящевой череп покрыт панцирем из накладных костей; вторичные верхние челюсти прочно срастаются с небно-квадратным хрящом; тел позвонков нет.

гими рыбами, проникнуть в разные типы водоемов и широко распространиться в морях. Ископаемые остатки лучеперых известны из среднего девона разных районов Европы и Азии, в каменноугольном периоде и перми они обнаружены почти повсюду. Лучеперых рыб палеозоя относят к надотряду *Palaeoniscii*. Палеониски — рыбы мелких и средних размеров и разнообразной формы (рис. 77). Хвостовой плавник у них гетероцеркальный и верхняя лопасть частично покрыта ганоидной чешуей. Мозговая коробка либо окостеневала, либо (у немногих поздних форм) оставалась в значительной степени хрящевой, но с покровными костями. Вторичная верхнечелюстная кость почти неподвижно соединялась с костями жаберной крышки. К концу пермского периода сократилось число видов, а к началу мела эта группа полностью вымерла. Остальные лучеперые рыбы — потомки разных групп палеонисков.

Надотряд ганоидные — *Ganoidomorpha* — возможно, сборная группа, отдельные отряды которой произошли от разных палеонисков уже в конце перми — триасе. Отряд осетрообразные — *Acipenseriformes* — встречается с нижней юры, современные роды — с верхнего мела. Исследования структуры ДНК осетровых показали ее высокую специфичность, что, может быть, заставит повысить таксономический ранг



Б

Рис. 77. Представители надотряда палеонисков. А — *Palaeoniscus* (пермь, длина 25 см); Б — *Bobasatrania* (нижний триас, длина 20 см; по Бергу)

Видимо, от каких-то других палеонисков обособились отряды амиеобразных — *Amiiformes* и панцирничкообразных — *Lepisosteiformes* (ранее их объединяли в группу костных ганоидов *Holostei*). Ископаемые остатки известны с перми; в юре и начале мелового периода эти рыбы, видимо, господствовали в водоемах разных типов. Морфологически они характеризуются развитием множественных окостенений хрящевого черепа, погружением под кожу покровных костей и более четкой их связью с хрящевыми (основными) окостенениями; нижняя челюсть состоит из большего числа костей, чем у других рыб; хвост гетероцеркальный с переходом к гомоцеркальности. В меловом периоде костные ганоиды в большинстве вымирают; до наших дней в каждом отряде сохранилось лишь по одному роду: *Amia* (известна с эоцена, но близкие роды встречались и в верхней юре) и *Lepisosteus* (известен с верхнего мела).

Отряд многоперообразные — *Polypteriformes* сейчас представлен 2 родами и 11 видами в водоемах Африки. Его история неясна: своеобразные анатомические особенности (толстая ганоидная чешуя, костные головные пластинки, брызгальца и др.) сближают его с девонскими палеонисками; некоторые признаки (легкое, задняя полая вена

и др.) говорят о его вероятном родстве с двоякодышащими. Сейчас большинство зоологов полагают, что эту группу можно считать прямыми потомками каких-то древних палеонисков; видимо, она заслуживает выделения в самостоятельный надотряд.

Настоящие костистые рыбы — Teleostei трудно отличимы от костных ганоидов. У современных групп не встречается ганоидная чешуя. Нижняя челюсть состоит обычно из трех костей; сильнее развиты окостенения мозгового черепа (есть верхнезатылочная кость, отсутствующая у костных ганоидов). Впервые появляются в среднем триасе, становятся многочисленными в мелу и достигают расцвета в кайнозойскую эру; несомненно, обособились от костных ганоидов, но не ясно, шло ли это обособление от одной или различных групп триасовых ганоидов. Современные костистые рыбы объединяются в 8—10 надотрядов, включающих 30—40 отрядов с примерно 20 тыс. ныне живущих видов (свыше 90% всех современных видов рыб).

Большое число и разнообразие современных и ископаемых видов и групп рыб, их длительная и сложная эволюция, неполнота палеонтологической летописи, недостаточная изученность отдельных групп — все это приводит к тому, что система (классификация) рыб сложна и до сих пор недостаточно разработана. Сейчас лишь немногие зоологи считают всех рыб одним классом. Обычно выделяют надкласс рыб, включая в него от 3 до 6—8 классов (в том числе и ископаемых). Большие расхождения существуют в определении числа и объема подклассов, надотрядов, отрядов. В этом учебнике мы придерживаемся системы, предложенной Т. С. Расс и Г. У. Линдбергом (1971); в нее включены лишь основные ископаемые группы).

Надкласс Pisces — Рыбы

- + Класс Placodermi — Панцирные рыбы
- + Класс Aphetohyoidi (Acanthodii) — Челюстножаберные
- Класс Chondrichthyes — Хрящевые рыбы
 - + Подкласс Cladoseiachii — Примитивные (древние) акулы
 - + Подкласс Xenacanthida — Ксенакантиды
 - Подкласс Elasmobranchii — Пластиножаберные, или акуловые, рыбы
 - Подкласс Holocephali — Цельноголовые, или химеровые, рыбы
- Класс Osteichthyes — Костные рыбы
 - Подкласс Sarcopterygii — Лопастеперые
 - Подкласс Actinopterygii — Лучеперые

КЛАСС ХРЯЩЕВЫЕ РЫБЫ — CHONDRICHTHYES

Характеристика класса и системы

Морские рыбы (лишь несколько видов живут в пресных водоемах). Есть плакоидные чешуи, или кожа голая. У современных форм скелет хрящевой, кожные окостенения отсутствуют. У пластиножаберных развиваются амфицельные хрящевые позвонки, сдавливающие хорду; у цельноголовых образуются верхние и нижние дуги, но тела позвонков не развиваются, а в оболочке хорды откладываются известковые

соли. Череп амфистиличный или гиостиличный, у цельноголовых — ауостиличный. Хвост гетероцеркальный. Есть 5—7 пар наружных жаберных щелей (пластиножаберные) или с каждой стороны они прикрыты общей кожистой (без окостенений) жаберной крышкой (цельноголовые). Плавательного пузыря нет. В кишечнике хорошо развит спиральный клапан. В сердце есть артериальный конус. Видимо, для всех видов характерно внутреннее оплодотворение; у самцов обособляются участки брюшных плавников — птеригоподий — выполняющие функцию копулятивных органов; яйца крупные в плотной рогоподобной капсуле. У многих видов развивается яйцеживорождение и даже живорождение (редко). Быстрые и ловкие пловцы, питающиеся крупной подвижной добычей, или относительно малоподвижные формы, поедающие преимущественно донных беспозвоночных. Размеры варьируют: от мелких скатов длиной около 15 см до акул длиной в 15—20 м.

Ныне живущие хрящевые рыбы разделяются на два подкласса: пластиножаберные — *Elasmobranchii* и цельноголовые — *Holocephali*. Пластиножаберные распадаются на два надотряда: акул *Selachomorpha* (8 отрядов с 220—250 ныне живущими видами) и скатов — *Batomorpha* (5 отрядов с 300—340 видами). В подклассе цельноголовых один отряд химерообразные — *Chimaeriformes* (около 30 современных видов).

Класс Chondrichthyes — Хрящевые рыбы

- + Подкласс *Cladoselachii* — Примитивные (древние) акулы
- + Подкласс *Xenacanthida* — Ксенакантиды
- Подкласс *Elasmobranchii* — Пластиножаберные, или акулые рыбы
- Надотряд *Selachomorpha* — Селяхоидные, или Акулы
 - Отряд *Chlamydoselachiformes* — Плащеносцеобразные
 - Отряд *Hexanchiformes* — Многожаберникообразные
 - Отряд *Heterodontiformes* — Разнозубообразные
 - Отряд *Lamniformes (Isuriformes)* — Ламнообразные
 - Отряд *Carcharhiniformes* — Кархаринообразные, или Пилозубообразные
 - Отряд *Squaliformes* — Катранообразные
 - Отряд *Pristiophoriformes* — Пилоносообразные
 - Отряд *Squatiformes* — Скватинообразные (Морские ангелы)
- Надотряд *Batomorpha* — Батоидные, или Скаты
 - Отряд *Pristiformes* — Пилорылообразные
 - Отряд *Rhinobatiformes* — Рохлеобразные
 - Отряд *Rajiformes* — Ромбообразные (Ромботелые скаты)
 - Отряд *Myllobatiformes* — Орлякообразные (Хвостоклообразные)
 - Отряд *Torpediniformes* — Гньюсообразные (Электрические скаты)
- Подкласс *Holocephali* — Цельноголовые
 - + Отряд *Bradyodonti* — Брадиодонты
 - Отряд *Chimaeriformes* — Химерообразные

Краткая характеристика современных хрящевых рыб

ПОДКЛАСС ПЛАСТИНОЖАБЕРНЫЕ — ELASMOBRANCHII

Передний конец морды вытянут в более или менее выраженное рыло — рострум. С каждой стороны открывается по 5—7 жаберных щелей. Обычно есть брызгальце — остаток щели между челюстной и подъязычной дугами. Череп амфистиличный, или гиостиличный.

Жаберные лепестки имеют вид пластин, расположенных на кожистых межжаберных перегородках между щелями (отсюда название подкласса).

НАДОТРЯД АКУЛЫ — SELACHOMORPHA

Тело удлинненное, более или менее торпедообразное. Мощный хвостовой стебель заканчивается большим гетероцеркальным хвостовым плавником. Жаберные щели расположены по бокам головы. На челюстях обычно расположено большое число мощных острых зубов хватательно-режущего типа.

Отряд Плащеносцеобразные акулы — *Chlamydoselachiformes*

Включает один вид — плащеносную акулу — *Chlamydoselachus anguineus* — длиной 1,2—2 м. По бокам головы 6 пар жаберных щелей. Перепонки первой щели соединяются на горле, образуя широкую кожистую лопасть — «плащ». Живут около дна на глубинах 400—1200 м в умеренных и теплых морях. Всюду малочисленны. Питаются рыбами и головоногими моллюсками. Яйцеживородящи.

Отряд Многожаберниковообразные акулы — *Hexanchiformes*

Крупные акулы длиной до 4—8 м, с 6—7 парами жаберных щелей, но без кожистой складки на горле. Держатся на больших глубинах в тропиках и субтропиках; с теплыми водами проникают и в умеренные широты. Питаются главным образом рыбой. Яйцеживородящи; у одной самки находили 50—108 эмбрионов. Местами — объекты промысла. Всего 3 рода и 5 видов. Ископаемые представители отряда встречаются с юры.

Отряд Разнозубообразные акулы — *Heterodontiformes*

Акулы длиной до 1,5 м, с массивной головой, с 5 парами, как и у всех следующих отрядов, жаберных щелей. 4 вида населяют теплые прибрежные воды Тихого и Индийского океанов. Зубы в передней части челюстей мелкие и острые, а на остальных участках — мощные и притупленные, дробящие. Питаются крабами, моллюсками, морскими ежами, легко дробя плотные покровы добычи мощными зубами. Скоплений не образуют. Яйцекладущи. Самка выметывает 1—2 яйца размером 10×5 см с двумя спиральными складками на поверхности яйцевой оболочки. Через 7 месяцев после откладки яйца из него вылупляется акулка длиной около 20 см.

Отряд Ламнообразные акулы — *Lamniformes (Isuriformes)*

Включает 6 семейств с примерно двумя десятками довольно крупных видов. Своеобразна морская лисица — *Alopias vulpes*, достигающая 6 м длины (почти половина приходится на хвост) и массой до 450 кг. Ударами длинного хвоста она иногда оглушает добычу (рыбу, морских птиц) или, кружась вокруг стаи, заставляет рыб сбиться в кучу, а

затем бросается на них и заглатывает. Сельдевые акулы (р. *Lamna*) длиной 2,5—3,5 м населяют умеренные воды Мирового океана. Прекрасные пловцы, держатся стаями по 5—30 особей, преследуя стайных пелагических рыб — сельдей, сардин, лососей. Серо-голубые акулы, или мако (р. *Isurus*), достигают 4—5 м длины и населяют тропические воды. Острые треугольные зазубренные зубы у крупных особей достигают 7—10 см длины. Питаются крупными рыбами (в желудке мако массой около 360 кг обнаружили 67-килограммовую меч-рыбу). Опасны для человека. Акула-людоед, или «белая смерть», — *Carcharodon carcharias* достигает длины 6—7 м и массы 2—3 т, становится половозрелой при длине 4 м. Очень агрессивны. Питаются крупными рыбами, в том числе и акулами. Рыб длиной до 2—2,5 м заглатывают целиком, а более крупных разрывают на куски мощными 5—7-сантиметровыми зазубренными зубами. Один из наиболее опасных видов: отмечены многочисленные случаи нападения на человека. На глубинах 1—1,5 км встречается достигающая длины 4 м акула-домовой — *Scaphanorhynchus owstoni*, питающаяся разнообразными донными животными. Ее длинное уплощенное рыло имеет форму клина и, вероятно, используется для раскапывания грунта. Ламнообразные яйцеживородящи. Самка морской лисицы рождает 2—4 акул длиной 1—1,5 м; сельдевая акула — 3—5 детенышей длиной 50—70 см. Часть видов имеет некоторое промысловое значение.

Отряд Кархаринообразные, или Пилозубые, акулы — *Carcharhiniformes*

Объединяет до 150 видов мелких, средних и очень крупных акул, группируемых в 7 семейств. Сюда относятся два самых крупных вида ныне живущих рыб: китовая акула *Rhincodon typus*, достигающая длины до 20 м (при длине 11—12 м имеет массу 12—14 т), и гигантская акула — *Cetorhinus maximus* длиной до 12—15 м (при длине 9 м имеет массу 7 т). Первая встречается поодиночке в тропических, а вторая — группами до 20—30 особей преимущественно в умеренных водах. Оба гиганта питаются планктоиными ракообразными, моллюсками и мелкими стайными рыбами. На жаберных дугах густо сидят длинные тычинки, преграждающие доступ к жаберным щелям и образующие цедильный аппарат. Напавшая на скопление планктонных организмов акула медленно плывет с открытой пастью, пропуская через ротовую полость воду и выбрасывая ее через жаберные щели (они особенно велики у гигантской акулы); планктон задерживается цедильным аппаратом и заглатывается. Зубы у этих акул мелкие, служат не для хватания, а для «запирания» добычи во рту. За час акула профильтровывает до 1,5—2 тыс. кубометров воды. Зимой гигантские акулы погружаются на большие глубины и держатся у дна, видимо, находясь в состоянии, подобном спячке. Китовая акула откладывает яйца (было найдено только одно яйцо в роговой капсуле длиной 67 см и 40 см диаметром; в нем был сформированный эмбрион); гигантская акула, видимо, яйцеживородяща.

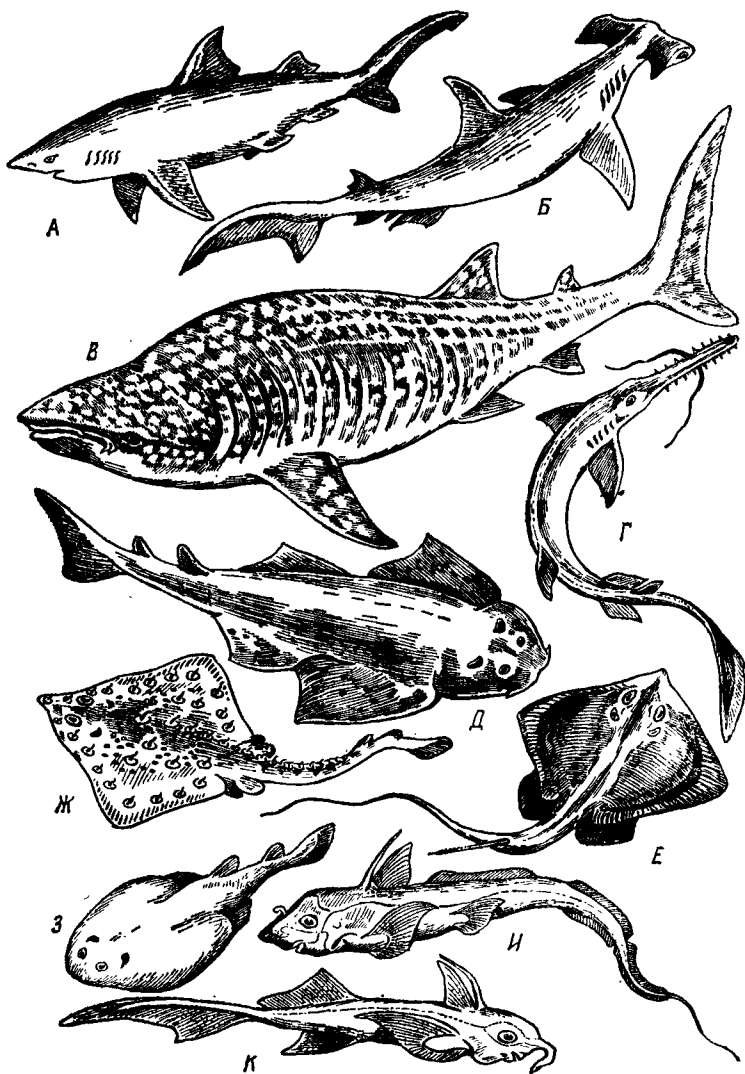


Рис. 78. Хрящевые рыбы:

Акулы — нектонные активные хищники: А — серая акула — *Carcharhinus milberti*, Б — акула-молот — *Sphyrna zygaena*, В — китовая акула — *Rhincodon typus* — фильтратор; придонные акулы: Г — пилонос — *Pristiophorus japonicus*, Д — морской ангел — *Squatina*. Скаты — донные формы: Е — хвостокол — *Dasyatis pastinaca*, Ж — шиповатый скат — *Raja clavata*, З — электрический скат — *Torpedo marmorata*. Цельноголовые: И — европейская химера — *Chimera monstrosa*, К — каллоринх — *C. callorhynchus*

Семейство серых акул, объединяющее до 60 видов, включает серых акул (р. *Carcharhinus*) длиной до 3,6 м, распространенных в прибрежных водах тропической области; проникают в крупные реки Африки, Азии и Южной Америки, поднимаясь на 200—300 км от устья; один вид постоянно живет и размножается в пресном озере Никарагуа (Центральная Америка). Всеядны, отмечены нападения на людей. Более крупная (до 5 и более метров) и подвижная тигровая акула (*Galecerdo cuvieri*) — один из наиболее опасных для человека видов; встречается в прибрежных районах и в открытом море. К серым акулам близки своеобразные акулы-молоты (рис. 78). Их голова сильно уплощена и имеет два больших боковых выроста, на наружных краях которых расположены глаза, а несколько отступя от них — большие ноздри. 7 видов этого семейства имеют длину до 3—6 м. Это быстрые, неутомимые и маневренные пловцы, встречающиеся как в открытых, так и в прибрежных водах тропиков. Питаются донными и пелагическими беспозвоночными, различными рыбами, в том числе и крупными; известны случаи нападения на людей. Мелкие (длиной от 30 см до 1,5 м) кошачьи и куньи акулы тоже относятся к пилозубым акулам. Несколько десятков видов их встречается в прибрежных водах, немногие живут на глубинах до 600—1500 м.

Среди отряда пилозубообразных встречаются яйцекладущие, яйцеживородящие и живородящие формы. Так, самки кошачьих акул откладывают от 2 до 20 яиц в роговых капсулах с длинными роговыми нитями. Самка тигровой акулы рождает до 30—50 детенышей длиной в 45—50 см, а самки акулы-молот — до 30—40 детенышей такой же длины. Некоторые виды служат объектами промысла или спортивного рыболовства.

Отряд Катранообразные — Squaliformes

Около двух десятков видов колючих акул (перед каждым спинным плавником есть острый роговой шип) имеют длину до 1, редко до 2 м. Часть видов характерна для прибрежных вод глубиной до 200 м (катран *Squalus acanthias*), другие встречаются на глубине 1 км и глубже. Питаются рыбами, ракообразными и различными донными беспозвоночными (голотурии, черви). Некоторые ведут стайный образ жизни. Служат объектом промысла, иногда причиняют существенный ущерб рыболовству: объедают рыбу в сетях, разрывают снасти. Катраны становятся половозрелыми, достигнув 1 м длины в возрасте около 19 лет. Яйцеживородящи. Самка через 6—7 месяцев после оплодотворения (а в Атлантике только через 18—22 месяца!) выметывает от 12 до 30 детенышей длиной 20—26 см. Живут свыше 30 лет. Сюда же относятся акул, не имеющих шипов. В Северной Атлантике живет достигающая 6,5 м длины и массой около тонны полярная акула *Somniosus microcephalus*. Летом она держится на больших глубинах (до 1 км), а зимой поднимается в поверхностные слои. Прожорливый хищник, поедающий различных рыб и беспозвоночных, трупы китов и тюленей. Весной на большой глубине самка выметывает до 500 эллипсоидных яиц в мягкой оболочке, диаметром до 8 см. В теплых водах встречаются

карликовые акулы (например, *Euprotomicrus bispinatus*), не превышающие в длину 20—25 см. Они живут в открытом океане, ночью поднимаясь к поверхности, а днем уходя в глубину. Всю нижнюю поверхность тела этих акул густо усеивают мелкие люминесцентные органы — фотофоры (бляшки диаметром 0,03—0,1 мм), излучающие при возбуждении рыбы бледно-зеленый свет. Питаются, видимо, мелкими головоногими моллюсками.

Отряд Пилоносообразные — Pristiophoriformes

Акулы этого отряда (4 вида), длиной до 1,5 м, живут в теплых, преимущественно прибрежных водах Тихого и Индийского океанов. Их внешний облик очень своеобразен и похож на пилу-рыбу (последние относятся к надотряду скатов, не путать!). Форма тела акуля, 5 или 6 пар жаберных щелей расположены по бокам головы, рыло превратилось в длинный и плоский мечевидный отросток, несущий по бокам крупные зубы; примерно посередине отростка расположена пара длинных подвижных осязательных усиков (рис. 78; у пилы-рыбы усиков на «пиле» нет). Это медлительные рыбы, живущие у дна и раскапывающие «пилой» грунт в поисках различных беспозвоночных; ловят и мелких рыб. Самка рождает до 12 акул, у которых уже хорошо сформированные зубы пилы покрыты мягкой, спадающей после рождения оболочкой.

Отряд Скватинообразные, или морские ангелы, — Squatiniformes

Донные акулы (11 видов), приобретшие некоторое сходство со скатами. Тело уплощено в спинно-брюшном направлении, рыло тупое, округлое. Грудные и, в меньшей степени, брюшные плавники увеличены (рис. 78). Как и у типичных акул, жаберные щели расположены по бокам головы. Достигают длины 2,5 м и массы 100 кг. Распространены в тропиках и умеренной зоне. Живут на дне, питаются мелкими рыбами (камбалы, барабульки и др.) и беспозвоночными. Обычно держатся на мелководьях. Встречаются яйцеживородящие и яйцекладущие виды.

НАДОТРЯД СКАТЫ — ВАТОМОРНА

Тело уплощено в спинно-боковом направлении. У многих форм хвостовой стебель развит слабо, а лопасть хвостового плавника может редуцироваться. Грудные плавники сильно увеличены, с широкими основаниями. 5 пар жаберных щелей расположены на брюшной стороне. Зубы обычно имеют вид невысоких призм, плотно прилегающих друг к другу и образующих мощную «терку».

Отряд Пилорылообразные скаты, или Пилы-рыбы, — Pristiformes

Отряд состоит из одного рода и 7 видов пил-рыб. Достигают 5—6 м длины; тело слабо уплощено, грудные плавники относительно невелики. Жаберные щели расположены на нижней поверхности головы.

Удлиненное мечеобразное рыло по краям усажено крупными зубами, но в отличие от пилоносых акул не несет осязательных усиков. Живут на мелководьях тропических и субтропических морей, иногда заходят в нижние участки рек (австралийская пила-рыба постоянно живет в реках). Хорошие пловцы. Питаются мелкими стайными рыбами (ворвавшись в стаю, бьет рыб боковыми ударами «пилы») и различными донными беспозвоночными (вероятно, использует «пилу» и для разрывания грунта). Яйцеживородящи. Зубы на «пиле» детенышей показываются из кожи только после рождения.

Отряд Рохлеобразные — *Rhinobatiformes*

В отряде около полсотни видов; длина тела от 70 см до 3 м. Тело уплощено, но мощный хвостовой стебель заметно не обособлен от туловища и обычно несет хорошо развитую хвостовую лопасть, широкие плавники имеют небольшую длину, рыло удлиненное. Живут у дна в прибрежных районах тропиков и субтропиков, иногда проникают в опресненные эстуарии. Плавают медленно, используя в качестве движителя хвост, а не грудные плавники, как скаты описанных ниже отрядов. Питаются донными беспозвоночными, хватают мелких рыб. Местами причиняют ущерб устричным банкам. Яйцеживородящи.

Отряд Ромбообразные, или Ромботелье, скаты, — *Rajiformes*

Сюда относят более ста видов трех семейств, характеризующихся сильно уплощенным, более или менее ромбовидным телом, заостренным рылом и четко отграниченным от туловища тонким хвостовым стеблем, заканчивающимся маленьким хвостовым плавником (рис. 78). У большинства (но не у всех) видов в коже разбросаны крупные плакоидные чешуи, имеющие вид погруженной в кожу округлой пуговицы с выдающимся над кожей мощным, слегка изогнутым назад зубом. Держатся на дне, населяют холодные и умеренные воды, в тропиках встречаются лишь на больших глубинах. Длина от 30 см до 2 м. Днем обычно лежат на грунте или слегка закапываются в него, ночью плавают у дна. Основной способ плавания, как и у нижеописываемых отрядов, — волнообразные движения грудных плавников (рис. 79). Питаются мелкой рыбой, донными ракообразными, моллюсками, иглокожими. На рыб наплывают сверху, прижимают их телом к грунту и потом поедают. Самки откладывают одновременно только 1—2 яйца, а за растянутый период яйцекладки — несколько десятков яиц в рого-



Рис. 79. Плывущий скат; видна локомоторная волна, проходящая по грудному плавнику (по Алееву, 1963)

вых капсулах с усиками. Развитие длится до 4—6 месяцев. У метровых скатов длина яйца достигает 6—10 см, а выходящий из яйца молодой скат имеет длину 10—15 см.

Отряд Орлякообразные, или Хвостоклообразные, — *Myliobatiformes*

В отряд входит около ста видов скатов различной величины (длиной от 50 см до 4,5—7 м и шириной тела от 30 см до 5—7 м; масса самых крупных видов может достигать 2 т). Тело ромбовидное или, реже, овальное. Резко отграниченный от тела хвостовой стебель имеет вид постепенно утончающегося упругого стержня без следов спинных и хвостового плавников. У многих видов примерно посередине хвостового стебля находится одна (реже две) длинная (у крупных видов — до 30—35 см!) уплощенная роговая игла с острой вершиной и зазубренными краями (см. рис. 78). На нижней поверхности иглы проходит бороздка, выстланная железистыми клетками, выделяющими ядовитый слизистый секрет. При нападении врага (видимо, преимущественно акул) хвостокло бьет его хвостом, нанося иглой глубокие рваные раны; попадающий в рану секрет вызывает резкую боль. Хвостоклолы обычно лежат на песчаном или илистом дне, полузакопавшись в грунт. Если человек случайно наступит на ската, то он сразу же начинает отбиваться хвостом. При попадании в раны даже небольшого количества яда помимо резкой боли падает кровяное давление, начинается рвота, мышечные параличи; известны и смертельные исходы. Обычны в тропических и субтропических морях, редки в умеренных широтах; у черноморского побережья Советского Союза встречается морской кот длиной до 1, редко до 2—2,5 м. Живут на мелководьях, но есть и глубоководные формы. Заходят в устья рек. Несколько видов речных скатов (р. *Potamotrygon*) живут в бассейне Амазонки и в других реках Бразилии и Парагвая.

Близкие к хвостоклоам орляки, достигающие длины 4,5 м и ширины тела (с плавниками) 2,5 м, прекрасно плавают и питаются не только донными животными, но и пелагическими. Хвостовой иглы не имеют. К орлякам близко семейство рогатых скатов или мант, насчитывающее около десятка видов. Самый мелкий вид едва превышает в ширину 1 м, а гигантская манта, или морской дьявол, — *Manta birostris*, особенно многочисленный у тропических берегов Америки, достигает в размахе 7 м и массы 2 т. Передние части грудных плавников образуют выступающие перед глазами выросты («рога»). Ведут пелагическую жизнь, плавая в верхних слоях воды. Двигаются быстро, «взмахивая» заостренными крылообразными грудными плавниками. Могут выпрыгивать из воды на высоту до 1,5—2 м; звук падения громадного плоского тела слышен за несколько километров. Полагают, что таким способом манты избавляются от кожных паразитов (различных ракообразных). Охотятся за стайными пелагическими рыбами. Предполагают, что движения головных выростов («рогов») создают ток воды, облегчающий засасывание мелкой рыбы в широкий, находящийся почти на конце головы рот.

Скаты этого отряда яйцеживородящи или живородящи (выросты стенок матки проникают в брызгальца зародыша и выделяемая ими богатая белками слизь попадает в его пищеварительный тракт). Одновременно рожают 4—12 детенышей; гигантская манта — только одного массой до 15—20 кг и в размахе плавников — более 1,2 м.

Отряд Гнусообразные, или Электрические скаты, — *Torpediniformes*

Три семейства примерно с 40 видами, распространенными в прибрежных районах тропических и субтропических морей всего земного шара. Размеры от мелких — длиной в 12—15 см — до крупных — длиной до 2 м и массой до 100 кг. Тело округлое, короткий хвостовой стебель широк у основания, заканчивается небольшой хвостовой лопастью и несет один-два маленьких спинных плавничка (см. рис. 78). Плакоидных чешуй и шипов нет. В отличие от других скатов часто ярко окрашены. По бокам головы расположены парные электрические органы, образованные видоизмененной мышечной тканью. Их масса может составлять до $\frac{1}{6}$ массы тела. В электрических органах накапливается (конденсируется) животное электричество. Разряд осуществляется произвольно, под влиянием импульсов головного мозга. Одиночный разряд длится 0,003—0,05 с, но обычно скат производит серию быстро следующих друг за другом разрядов: до 20—30. Напряжение при разряде может достигать 60—300 вольт при силе тока до 5 ампер.

Электрические скаты малоподвижны, плавают плохо; обычно лежат на дне, полужарывшись в песок или ил. Когда добыча подплывает к скату, следует короткая серия сильных разрядов, оглушающих жертву. Добычей крупных скатов становятся рыбы массой до 2—3 кг; питаются и донными беспозвоночными. Скаты используют электрические разряды и при обороне; наносят сильные электрические удары, если человек случайно наступит на ската или попытается его схватить. Кроме сильных разрядов, производимых при нападении и защите, скаты создают вокруг себя электрическое поле, генерируя слабые разряды напряжением 0,2—2, редко до 10 и даже 50 В и силе тока около 1 А, такие разряды следуют с частотой 35—300 раз в 1 с. Вторжение любого предмета искажает однородность электрического поля. Восприятие чувствительными рецепторами нарушений электрического поля (вероятно, такими рецепторами служат разбросанные в коже ампулы Лоренцини) дает возможность судить о приближении добычи или врага. Видимо, преобладание подобного способа рецепции обусловило появление нескольких видов слепых скатов. Яйцеживородящи; вынашивание зародышей продолжается до года. Одновременно рождается 4—10 детенышей.

ПОДКЛАСС ЦЕЛЬНОГОЛОВЫЕ — HOLOSERNALI

Конец морды обычно более или менее закруглен. Развиваются кожистые (не имеющие окостенений) жаберные крышки, и поэтому с каждой стороны головы видно только по одному жаберному отвер-

стию. Брызгальце отсутствует. Череп аутостиличный. Зубы сливаются в мощные зубные пластинки (две пары на верхних и одна — на нижних челюстях), несколько напоминающие мощные резцы грызунов. В связи с образованием кожистых жаберных крышек кожистые межжаберные перегородки заметно редуцируются.

Отряд Химерообразные — Chimaeriformes

Вальковатое тело несколько сжато с боков и заметно утончается к хвосту. У высокого первого спинного плавника имеется острый шип; у некоторых видов у его основания лежит ядовитая железа. Хвост гетероцеркальный или продолжается в виде длинного утончающегося бича (см. рис. 78). Морские, преимущественно глубоководные формы. Распространены в умеренных и теплых водах Мирового океана. Лишь немногие виды образуют промысловые скопления. Держатся у дна; мощными зубами легко разгрызают панцири ракообразных и иглокожих, крепкие раковины моллюсков. Плавают за счет волнообразных движений грудных плавников и боковых изгибов хвоста. Длина от 60 см до 1,5—2 м. Размножение растянутое. Одновременно самка откладывает лишь одно-два крупных яйца, каждое из которых заключено в удлиненную овальную роговую капсулу (длиной до 12—20 см) с извитым нитевидным придатком на конце. Яйца падают на каменистое дно или повисают на водорослях. Развитие продолжается 9—12 месяцев. По бокам головы развивающегося зародыша образуются нитевидные кожные выросты — наружные «жабры», которые, вероятно, облегчают всасывание желтка и, возможно, получение кислорода. Перед вылуплением эти «жабры» исчезают, и покидающая оболочку молодая химера отличается от взрослых лишь размерами.

* * *

Экологическая дифференцировка позволила хрящевым рыбам занять основные экологические ниши в морях и успешно конкурировать с более разнообразным классом костных рыб. Распространение по всем морям и значительное число живущих ныне видов (550—620) позволяют считать хрящевых рыб, несмотря на эволюционную древность многих групп и относительную примитивность морфологических особенностей, вполне конкурентноспособными морскими позвоночными животными. Очень малое число видов, постоянно живущих в пресных водоемах, и их ограниченные ареалы (районы распространения) свидетельствуют о том, что в пресных водоемах хрящевые рыбы не смогли противостать давлению костных рыб. Нужно выяснить причину такой ситуации. Есть основания предполагать, что это определяется своеобразными биохимическими особенностями хрящевых рыб.

Особенности организации хрящевых рыб

Покровы. Кожа и ее производные. Кожа хрящевых рыб образована многослойным эпидермисом и подстилающим его соединительнотканью — кориумом. В эпидермисе расположены многочислен-

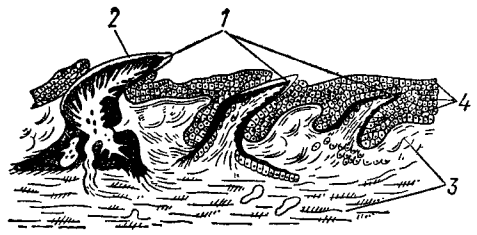


Рис. 80. Продольный разрез через кожу и плакоидные чешуи акулы (по Гудричу):

1 — плакоидные чешуи на разных стадиях развития (черным — дентин, белым — внутренняя полость чешуи, заполненная мякотью), 2 — слой эмали, 3 — кориум, 4 — эпидермис

ные одноклеточные железы, слизистый секрет которых тонким слоем покрывает все тело. Клетки нижних слоев эпидермиса содержат пигменты. Специальные пигментные клетки расположены и в кориуме. В совокупности они создают свойственный каждому виду тип окраски. Некоторые скаты способны менять окраску в зависимости от цвета грунта, на который они легли. Это достигается перемещением пигмента из отростков в тело клетки и наоборот либо сжатием и расширением всей пигментной клетки.

В коже хрящевых рыб образуются плакоидные чешуи. Чешуя такого типа состоит из лежащей в кориуме округлой или ромбической пластинки и сидящего на ней шипа, вершина которого через эпидермис выдается наружу (рис. 80). Внутри чешуи имеется полость, заполненная насыщенной кровеносными сосудами мякотью. Вся чешуя состоит из близкого к кости, но более плотного вещества — дентина, образованного клетками кориума; вершину шипа покрывает чехлик из еще более плотного костеподобного вещества — эмали, образуемой клетками базального слоя эпидермиса. У акул чешуи более или менее равномерно покрывают все тело, у скатов в коже разбросаны крупные чешуи, между которыми в беспорядке рассеяны мелкие чешуйки. У части скатов чешуи редуцируются (скаты-хвостоколы, электрические скаты и др.). У цельноголовых кожа голая, лишь у некоторых видов на ограниченных участках встречаются сильно измененные плакоидные чешуи.

Плакоидные чешуи крупной и усложненной формы располагаются на челюстях, превращаясь в зубы. Шип при этом увеличивается, возрастает и толщина эмали. При изнашивании или поломке зуб отпадает, и ему на смену вырастает новый; замена зубов может проходить в течение всей жизни рыбы. У цельноголовых отдельные зубы сливаются в зубные пластинки. Зубы всех позвоночных животных построены по сходному типу; в сущности это измененные плакоидные чешуи предков.

Кожа хрящевых рыб обеспечивает им достаточно надежную механическую защиту. Но она проницаема для воды, частично и для растворенных в ней веществ.

Скелет и мышечная система. У ныне живущих хрящевых рыб в скелете отсутствуют кости. Внутренний скелет полностью хрящевой; его отдельные участки могут пропитываться солями извести и приобретать значительную твердость. Скелет подразделяется на осевой, скелет черепа (мозговой и висцеральный), скелет парных и непарных плавников и скелет поясов парных плавников.

Осевой скелет пластиножаберных рыб состоит из позвоночного столба (*columna vertebralis*), разделяющегося на туловищный и хвостовой отделы. Он образован многочисленными позвонками (*vertebra*). Тело позвонка спереди и сзади вогнуто. Такие позвонки называют двойковогнутыми, или амфицельными. В центре тела позвонка есть канал, в котором проходит хорда. Она пронизывает весь позвоночный столб и имеет четкообразный вид: расширения в полостях между телами соседних позвонков и сужения — в телах позвонков; реальной опорной функции хорда уже не несет. Над телами позвонков расположены верхние дуги (рис. 81), имеющие широкое основание и суженную вершину. В месте слияния правой и левой верхних дуг образуются короткие остистые отростки. Между верхними дугами расположены вставочные пластинки, вместе с верхними дугами образующие стенки хрящевого канала, в котором лежит спинной мозг.

В туловищном отделе слабо развитые нижние дуги образуют короткие поперечные отростки, к которым причленяются очень короткие хрящевые ребра. В хвостовом отделе разрастающиеся нижние дуги правой и левой стороны смыкаются друг с другом; между ними располагаются небольшие нижние вставочные пластинки; так образуется гемальный канал, в котором проходят хвостовая артерия и вена (защищены от пережимания при резких движениях хвоста).

В ходе онтогенеза в соединительнотканной оболочке хорды вначале в каждом сегменте тела образуются хрящевые зачатки: два парных верхних и два парных зачатка нижних дуг (рис. 81, I). Далее вокруг хорды начинают развиваться сжимающие хорду кольцевидные хрящи — тела позвонков. Основания задних верхних и нижних дуг разрастаются вокруг тела позвонка, увеличивая его толщину (рис. 81, II). Вершины верхних дуг срастаются; нижние дуги в туловищном отделе образуют поперечные отростки, а в хвостовом отделе сливаются, замыкая гемальный канал. Передние пары зачатков верхних дуг превращаются в верх-

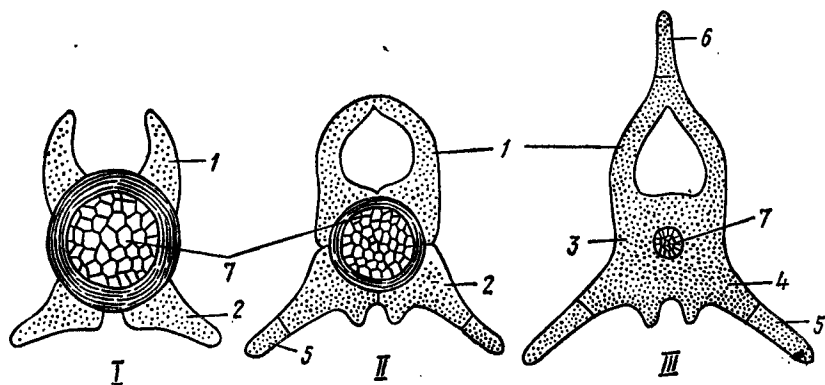


Рис. 81. Последовательные стадии развития (I—III) туловищного позвонка акулы (поперечные разрезы; по Шмальгаузену):

1 — верхняя дуга, 2 — нижняя дуга, 3 — тело позвонка, 4 — поперечный отросток, 5 — ребро, 6 — остистый отросток, 7 — хорда

ние вставочные пластинки, а передние пары зачатков нижних дуг в хвостовом отделе образуют нижние вставочные пластинки.

У цельноголовых рыб тела позвонков не образуются. Соединительнотканная оболочка хорды уплотняется и в ней возникают кольцевые обызвествления, внешне напоминающие тела позвонков. Передняя пара хрящевых зачатков развивается в верхние дуги, опирающиеся на оболочку хорды; задняя пара превращается во вставочную пластинку (у пластиножаберных наоборот: дуги образует задняя пара). В хвостовом отделе развиваются нижние дуги и нижние вставочные пластинки. Ребра отсутствуют.

Череп хрящевых рыб подразделен на два отдела: мозговой (осевой) и висцеральный.

Мозговой череп (neurocranium) пластиножаберных рыб представляет сплошную хрящевую коробку, со всех сторон окружающую головной мозг; в крышке черепа остается затянутая соединительной тканью небольшая фонтанель (отверстие). Передний конец черепа вытянут в рострум, поддерживающий рыло (рис. 82). У основания рострума с черепом срастаются парные обонятельные капсулы, а в заднебоковые стенки вырастают слуховые капсулы. Затылочный отдел прободен затылочным отверстием, через которое проходит начальная часть спинного мозга. На боковых поверхностях черепа находятся глубокие углубления — глазницы, защищающие глаз сверху и с боков. Череп платибазальный: основание широкое, стенки глазниц разобщены и между ними лежит головной мозг (см. рис. 44).

Висцеральный скелет (splanchnocranium) возник из преобразованных жаберных дуг, поддерживавших у предков глоточную область. Его обычно подразделяют на челюстную дугу, подъязычную (гиоидную) дугу и жаберные дуги.

Челюстная дуга образована двумя парными хрящами. Левый и правый элементы каждой пары спереди соединяются (срастаются) друг с другом. Функцию верхней челюсти выполняет небо-квадратный хрящ (palato-quadratum), образующий челюстной сустав (рис. 82, 14) с нижней челюстью — меккелевым хрящом (cartilago Meckeli). На верхней и нижней челюстях сидят зубы. У многих акул спереди челюстной дуги лежат 1—2 пары маленьких губных хрящей, рассматриваемые как остатки двух редуцированных жаберных дуг; они свидетельствуют о том, что челюстная дуга образовалась из третьей жаберной дуги предков.

Подъязычная (гиоидная) дуга лежит сразу за челюстной. Она состоит из двух парных и одного непарного хряща. Крупный верхний парный хрящ — подвесок или гиомандибуляре (hyomandibulare) — у пластиножаберных рыб верхним концом при помощи сустава и связок подвижно прикрепляется к слуховому отделу мозгового черепа (рис. 82, 8), а его нижний конец подвижно сочленяется как с обоими элементами челюстной дуги в области челюстного сустава, так и с нижним парным элементом подъязычной дуги — гиоидом (hyoideum). Гиоиды правой и левой сторон соединяются друг с другом через небольшой непарный хрящ — копулу (copula). Такой тип соединения челюстной дуги с мозговым черепом — через верхний элемент подъязычной

дуги (подвесок или гиомандибуляре) — называется гиостилией. Он характерен для подавляющего большинства ныне живущих пластиножаберных. У наиболее древних и примитивных акул (*Chlamydose-lachiformes*, *Hexanchiformes*) отмечена амфистилия: челюстная дуга прикрепляется к мозговому черепу через подвесок и, кроме этого, отросток небно-квадратного хряща непосредственно сочленяется с основанием мозгового черепа. Для скатов характерна типичная гиостилия, но нижний элемент подъязычной дуги — гионд — редуцируется. Гио-

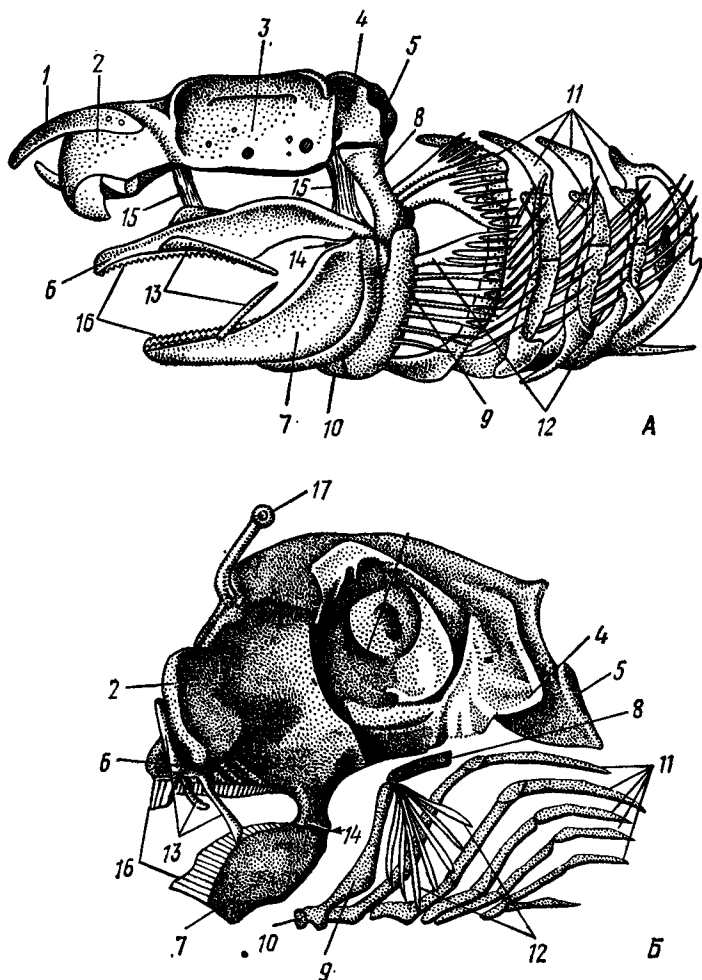


Рис. 82. Череп акулы (А) и химеры (Б) сбоку:

1 — рострум, 2 — обонятельная капсула, 3 — глазница, 4 — слуховой отдел, 5 — затылочный отдел (1-5 — мозговой череп), 6 — небно-квадратный хрящ, 7 — меккелев хрящ, 8 — подвесок (гиомандибуляре), 9 — гионд, 10 — копула подъязычной дуги, 11 — жаберные дуги (I-V), 12 — жаберные лучи, 13 — губные хрящи (6-13 — висцеральный скелет), 14 — челюстной сустав, 15 — связка, 16 — зубы, 17 — хрящевой придаток

стилия, обеспечивающая подвижность всей челюстной дуги (в том числе и верхней челюсти — небно-квадратного хряща) и широкий раствор рта, выгодна при схватывании и заглатывании крупной добычи.

Позади подъязычной дуги расположены пять пар (у плащеносцеобразных и многожаберных акул — 6—7) жаберных дуг, отделенных друг от друга жаберными щелями. Первая жаберная щель расположена позади подъязычной и перед первой жаберной дугой, а пятая — перед пятой жаберной дугой. Каждая жаберная дуга состоит из подвижно сочленяющихся друг с другом четырех парных элементов и замыкающим дугу снизу непарным пятым элементом — копулой. У большинства акул и скатов копулы сливаются в единую пластинку, что укрепляет нижнюю часть жаберного аппарата. Верхние элементы каждой жаберной дуги эластичными связками соединяются с позвоночным столбом. От переднего края всех жаберных дуг отходят палочковидные хрящи — жаберные тычинки, перегораживающие жаберную щель и удерживающие пищу в полости глотки, когда вода проходит через жаберные щели наружу. Тычинки особенно длинны, тонки и густо расположены у планктоноядных видов, образуя настоящий цедильный аппарат. По заднему краю двух центральных элементов каждой жаберной дуги, а также по заднему краю подвеска и гиоида укрепляются тонкие стержневидные хрящи — жаберные лучи; они лежат в толще кожистых межжаберных перегородок, поддерживая и укрепляя их.

В отличие от пластиножаберных в черепа цельноголовых рострума нет или он развит слабо и обонятельные капсулы прирастают к мозговой коробке спереди. Небно-квадратный хрящ (рис. 82, Б) срастается с основанием мозгового черепа (аутостилия); его задний край образует выступ, к которому суставом прикрепляется нижняя челюсть — меккелев хрящ. Не несущая функции прикрепления челюстей и с ними не связанная подъязычная дуга по строению почти неотличима от жаберных дуг. Жаберные лучи подъязычной дуги сильно развиты и поддерживают кожистую жаберную крышку, прикрывающую жаберные щели. Весь жаберный аппарат располагается под черепной коробкой, а не позади нее, как у пластиножаберных. Зубы сливаются в зубные пластинки — мощные орудия грызения (рис. 82, 16). Череп тропибазального типа (между крупными глазами расположена лишь тонкая межглазничная перегородка). Аутостилия и образование зубных пластинок — приспособления, укрепившие челюстной аппарат и позволившие разгрызать прочные раковины моллюсков, панцири ракообразных и иглокожих.

Скелет непарных плавников образован варьирующими по величине рядами палочковидных хрящей — радиалий, погруженных в мускулатуру и проникающих в основание плавника. Иногда часть радиалий сливается в крупные пластинки. Лопасть самого плавника поддерживают эластотрихии — тонкие лучи из рогоподобного вещества, продуцируемого клетками кожи. Хвостовой плавник у большинства хрящевых рыб гетероцеркальный (неравнолопастный): верхняя лопасть значительно больше нижней и в нее заходит конец позвоночного столба. Скелетную основу хвостового плавника образуют удлинненные верхние

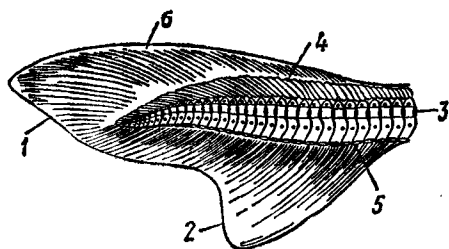


Рис. 83. Гетероцеркальный хвостовой плавник акулы:

1 — верхняя лопасть, 2 — нижняя лопасть хвостового плавника, 3 — позвоночный столб, 4 — дорзо-спинальные хрящи, 5 — вентро-спинальные хрящи, 6 — эластотрихии

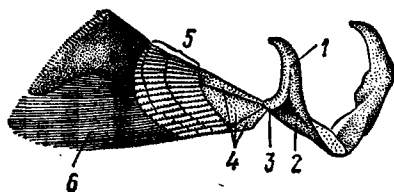


Рис. 84. Пояс передних конечностей и скелет грудного плавника акулы (катран):

1 — лопаточный отдел пояса, 2 — коракоидный отдел пояса, 3 — сочленованный вырост, 4 — базальные хрящи скелета грудного плавника, 5 — ряды радиальных хрящей, 6 — эластотрихин

и нижние дуги позвонков и ряд дорзо-спинальных и вентро-спинальных нерасчлененных хрящей (рис. 83). Кожные лопасти плавника поддерживаются эластотрихиями. У части скатов и химер лопасти хвостового плавника значительно уменьшаются или вовсе исчезают.

Пояс передних конечностей (или плечевой пояс) имеет вид хрящевой дуги, лежащей в толще мускульной стенки позади жаберного отдела. У акул и химер он никак не связан с осевым скелетом, у скатов — в связи с увеличением размеров грудных плавников — верхние части хрящевой дуги пояса сочленяются с позвоночным столбом. На боковой поверхности пояса с каждой стороны находится вырост с сочленованной поверхностью (рис. 84, 3) — место причленения скелета плавника. Часть пояса, лежащая выше сочленованного выроста, называется лопаточным отделом, а ниже лежащая (вентральная) — коракоидным. В основании скелета грудного плавника лежат три массивных уплощенных базальных хряща (*basalia*) (особенно велики их размеры у скатов), суженными вершинами причленяющиеся к сочленованному выросту пояса. К дистальным концам базальных хрящей прикрепляются радиальные хрящи (*radialia*), каждый из которых состоит из 2—3 члеников (рис. 84). Дистальная часть плавника поддерживается эластотрихиями.

Тазовый пояс (или пояс брюшных плавников) хрящевых рыб образован хрящевой пластинкой, лежащей в мускулатуре брюшной стенки непосредственно перед клоакой. К его боковым поверхностям причленяется скелет брюшного плавника. Он состоит из одного удлиненного базального элемента, к наружной поверхности которого прикрепляется ряд радиальных хрящей; первый из них более крупный (рис. 85). Остальная часть плавника поддерживается многочисленными эластотрихиями. У самцов хрящевых рыб удлиненный базальный элемент продолжается за пределы лопасти плавника и служит скелетной основой копулятивного выроста — птеригоподия (рис. 85, 4).

Соматическая мускулатура отчетливо сегментарна и состоит из мышечных сегментов — миомеров. Миомеры разделяются друг от

друга соединительнотканными перегородками — миосептами, образующими сложную ломаную линию в виде лежащей на боку латинской буквы W, средний угол которой вершиной направлен вперед и лежит на горизонтальной соединительнотканной перегородке, делящей все миомеры на спинной и брюшной отделы. На отдельных участках тела метамерия нарушается: перестройка миомеров или их участков приводит к дифференцировке отдельных мышц. Так обособляются глазные, наджаберные и поджаберные мышцы и мышцы парных плавников.

Висцеральная мускулатура — это слой гладких мышц, окружающих пищеварительную трубку. У хрящевых рыб в области челюстных и жаберных дуг гладкие мышечные волокна висцеральной мускулатуры замещаются поперечнополосатыми и формируют довольно сложно дифференцированные группы мышц, управляющих движениями челюстей и жаберных дуг. Участки миомеров соматической мускулатуры в этой области еще сохраняются, но развиты относительно слабо.

Характерной особенностью мускулатуры хрящевых рыб служит ее относительная автономность — сохранение способности сокращаться при нарушении связи с центральной нервной системой. С этой особенностью, физиологические механизмы которой еще достаточно не выяснены, связана хорошо известная необычайная «живучесть» хрящевых рыб. Так, обезглавленная акула довольно долго сохраняет способность к плаванию; акула с вырезанными внутренностями не только нормально плавает, но бросается на добычу и проглатывает ее. Своеобразен и химический состав мышц хрящевых рыб. В них необычайно велико содержание мочевины: до 1,5—2,8% у морских и около 0,7% у пресноводных (пила-рыба *Pristis microdon*); у костистых рыб количество мочевины не превышает 0,02—0,03%. Такая высокая уремия, губительная для прочих позвоночных, связана со своеобразным осморегуляторным механизмом акул, о чем подробнее сказано ниже. Мышцы хрящевых рыб содержат относительно много солей тяжелых металлов: содержание Ti в 10 раз, Mn в 20 раз, Co, Ni в 40 раз выше, чем в мышцах костистых рыб. Физиологическое значение этого феномена не выяснено.

Особенности мускулатуры и всего двигательного аппарата, видимо, обуславливают повышенные резервы мощности хрящевых рыб. Так, в экспериментах акулы заметно не снижали скорость и маневренность плавания при прикреплении к ним дополнительного груза, достигавшего $\frac{1}{4}$ массы их тела (в воздухе), а подвижность костистых рыб зна-

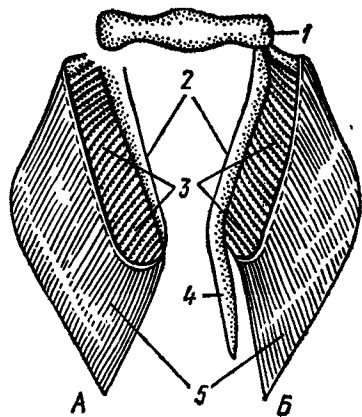


Рис. 85. Тазовый пояс и скелет брюшного плавника акулы. А — плавник самки; Б — плавник самца:

1 — тазовая пластинка, 2 — базальный хрящ брюшного плавника, 3 — радиальные хрящи, 4 — копулятивный вырост базального хряща плавника самца, 5 — эластотрихин

чительно снижается уже при небольшой добавочной нагрузке. Акулы-рейдеры, постоянно находящиеся в движении, имеют температуру тела на 7—8 °С, а акулы *Isurus* на 10% С выше окружающей среды (воды) (Carey, Teal, 1962), что связано с высокими скоростями их передвижений (у *Isurus* около 35 км/ч).

Органы пищеварения и питания. Захват и частичная механическая обработка пищи проводится челюстями, снабженными дифференцированной и мощной жевательной мускулатурой и зубами. У хищников, питающихся преимущественно подвижной и крупной добычей, зубы крупные, многовершинные, с режущими краями. Такое строение зубов позволяет удерживать сильную добычу или мгновенно откусить от жертвы крупный кусок. У видов, питающихся преимущественно моллюсками и ракообразными (разнообразные скаты), уплощенные, бугорчатые, сидящие плотными рядами зубы образуют своеобразную «терку», дробящую или перетирающую панцирь или раковину. Цельноголовые (химеры) раскусывают и дробят раковины моллюсков и панцири ракообразных с помощью зубных пластинок.

На дне ротовой полости находится небольшая складка слизистой оболочки — язык; его поддерживает непарный элемент подъязычной дуги (копула). У всех рыб, в том числе и у хрящевых, язык не имеет собственной мускулатуры, его движения обусловлены движениями подъязычной дуги. Ротовая полость незаметно переходит в глотку, стенки которой пронизаны жаберными щелями. Потере пищи через них препятствуют хрящевые жаберные тычинки. Слизь, выделяемая клетками стенок ротовой полости, не содержит пищеварительных ферментов и лишь облегчает проглатывание пищи. Короткий мускулистый пищевод без заметной границы переходит в объемистый желудок, имеющий V-образную форму (у химер желудок обособлен слабо).

В первой, более объемистой кардиальной части желудка (рис. 86) начинается химическое переваривание пищи под воздействием пепсина (в очень кислой среде — до 1,6% по HCl). Переваривание идет относительно медленно: крупной добычи до 5 и более суток. В значительной степени измельченная и переваренная пищевая кашица переходит в направленную вперед более узкую пилорическую часть желудка, где обрабатывается трипсином, забрасываемым из начальной части кишечника, куда выделяется секрет поджелудочной железы. Кислотность содержимого пилорической части желудка резко снижается. За желудком начинается кишечник, отчетливо разделяющийся на три отдела. Очень короткая тонкая кишка (рис. 86, 13) отделена от пилорической части желудка сфинктером — кольцевым утолщением мускульной оболочки. В тонкую кишку открываются протоки поджелудочной железы и желчный проток. Внутри широкой и длинной толстой кишки расположен вырост ее стенки — спиральный клапан, образующий 12—13 витков (рис. 86, 14). Через сфинктер в кишечник протекает только разжиженная пищевая кашица. В тонкой кишке она смешивается с желчью и пищеварительными соками поджелудочной железы. В толстой кишке в щелочной среде завершается переваривание пищи и ее всасывание. Этот процесс облегчается развитием спирального клапана, многократно увеличивающего поверхность кишечника. По

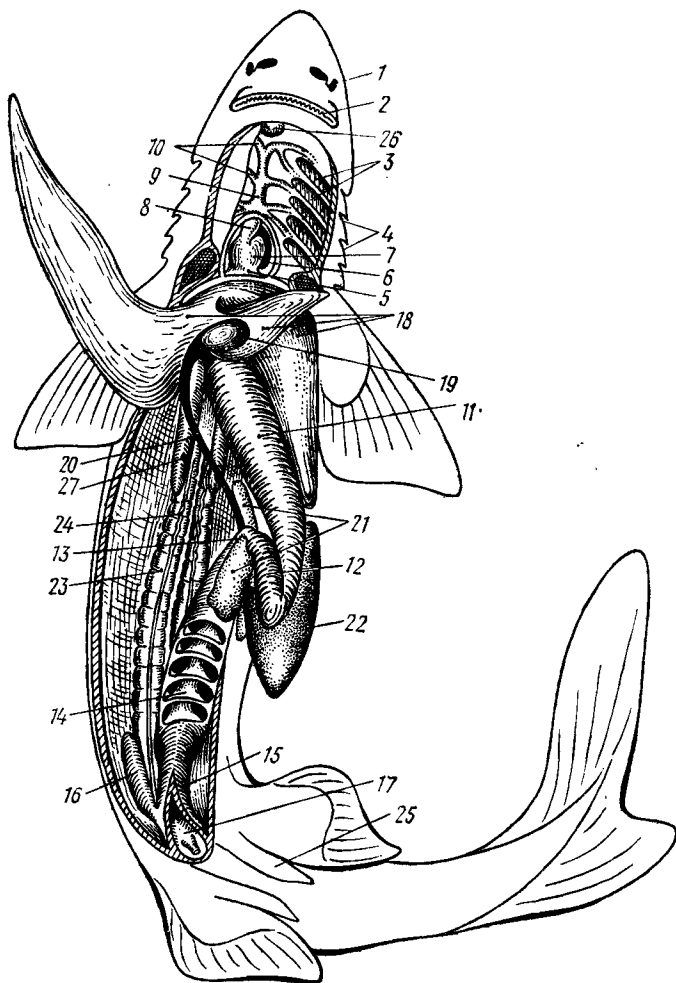


Рис. 86. Вскрытая акула (самец):

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

короткой прямой кишке непереваренные остатки пищи попадают в клоаку и через клоакальную щель (между брюшными плавниками) выбрасываются наружу.

От спинной поверхности прямой кишки отходит ректальная железа — полый пальцеобразный вырост — орган солевого обмена. Он удаляет избыток солей, попадающих в организм с пищей и морской

водой: его железистые клетки выделяют в просвет железы секрет, в котором содержание NaCl примерно вдвое больше, чем в плазме крови. Ректальная железа акул, пойманных в пресных водах, обычно сильно регрессирует: у морских обитателей она весит 3,8—15,9 г, а в пресной воде — только 0,35—1,5 г. По требующим подтверждения данным, у половозрелых особей в период размножения ректальная железа выделяет пахучую слизь, в виде тонких нитей остающуюся в воде позади плывущей рыбы, что помогает встрече особей разного пола.

Трехлопастная печень хрящевых рыб отличается очень крупными размерами: у некоторых акул от 14—20 до 25% массы тела. Печень акуловых рыб накапливает запасы жира (у гигантской акулы до 70% от массы печени, у некоторых скатов — до 60%), что определяет ее роль не только как хранилища энергетических резервов (в печени в значительных количествах накапливается и животный крахмал — гликоген), но и как гидростатического органа, повышающего плавучесть тела (с.119). В печени резервируются и некоторые витамины (в 1 г печени акул и скатов содержится от 8 тыс. до 60 тыс. международных единиц витамина А).

Потребность хрящевых рыб в кормах, видимо, относительно невелика. Содержавшаяся в океанариуме австралийская песчаная акула — *Carcharias avenarius* длиной около 3 м и массой в 150 кг за год съедала всего 80—90 кг рыбы, причем ее «аппетит» резко изменялся по сезонам: наивысший в феврале — апреле и очень низкий в остальное время года (возможно, здесь сказались условия неволи). Хрящевые рыбы, особенно акулы, способны за короткое время поглощать большие количества пищи, а затем длительное время голодать, медленно расходуя накопленные ресурсы. Описанные случаи необычайной прожорливости акул, возможно, относятся к таким длительные время голодавшим особям.

Органы дыхания и газообмен. Стенки глотки пронизаны открывающимися наружу жаберными щелями. К подъязычной дуге и хрящевым жаберным дугам прикрепляются межжаберные перегородки, края которых образуют кожистую крышечку над следующей жаберной щелью. На боковых сторонах межжаберных перегородок расположены продольные складки слизистой оболочки — жаберные лепестки, имеющие эктодермальное происхождение. Совокупность жаберных лепестков на одной стороне перегородки образует полужабру. Две полужабры, расположенные по обеим сторонам одной перегородки, составляют жабру. У подавляющего большинства пластиножаберных рыб (кроме немногих примитивных акул) пять жаберных щелей и 4,5 жабры: одна полужабра на задней стороне перегородки, отходящей от подъязычной дуги, и четыре полных жабры на I—IV жаберных дугах, V жаберная дуга жабр не несет. У пластиножаберных сохраняется остаток жаберной щели между челюстной и подъязычной дугами в виде округлого отверстия, лежащего позади глаза — брызгальца; оно ведет в начальную часть глотки. На его передней стенке есть кожистая складка — клапан, прикрывающий наружное отверстие. По нижнему краю этой складки прикреплена небольшая

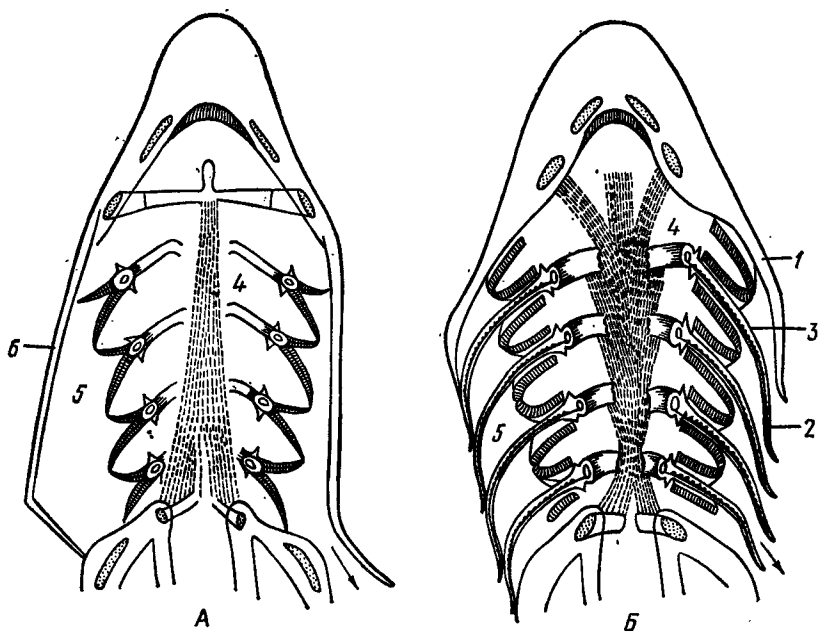


Рис. 87. Горизонтальный разрез через голову костистой рыбы (А) и акулы (Б) (схема); слева — положение клапанов при вдохе, справа — при выдохе (по Воскобойникову):

1 — гидный клапан, 2 — клапаны межжаберных перегородок, 3 — жаберные лепестки, 4 — ротовая полость, 5 — наружные жаберные полости, 6 — жаберная крышка; стрелками показан ток воды

жабра. В основании каждой межжаберной перегородки проходит приносящая жаберная артерия, распадающаяся на капилляры в жаберных лепестках обеих полужабр; капилляры соединяются в парные выносящие жаберные артерии, над жаберной щелью сливающиеся в общую выносящую артерию, по ним течет уже артериальная кровь.

У акул при вдохе глоточная область расширяется и в нее через ротовое отверстие и через брызгальце насасывается вода, омывающая жаберные лепестки и проходящая в наружные жаберные полости; при этом давление воды снаружи прижимает клапаны — подвижные края межжаберных перепонки — и они закрывают наружные жаберные щели (рис. 87, Б, слева). При выдохе жаберные дуги правой и левой сторон сближаются, уменьшая объем глотки; жаберные лепестки соседних полужабр почти смыкаются, затрудняя отток воды назад в глотку. Возросшее давление в наружных жаберных полостях отгибает клапаны, и вода вытекает наружу (рис. 87, Б, справа). У лежащих на дне скатов наружные жаберные щели переместились на брюшную сторону. Акт дыхания у них осуществляется сходно с акулами, но вода поступает через брызгальца (их размеры заметно больше, чем у акул). Ложная жабра (в брызгальце) выполняет роль добавочной жабры при поглощении кислорода, но, видимо, более важна ее роль при выделении углекислоты (что связано с повышенным содержанием

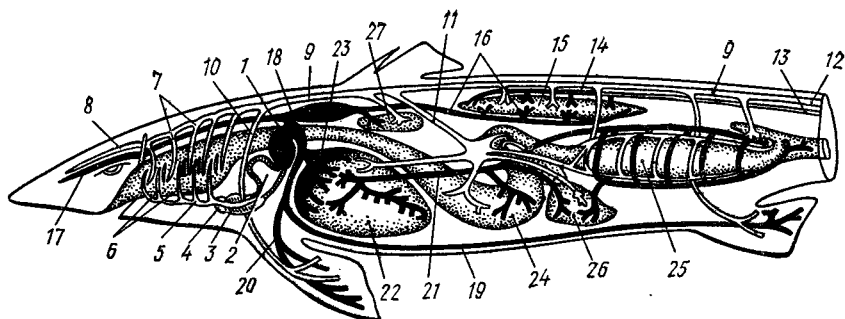


Рис. 88. Схема кровеносной системы акулы (белым изображены артерии, черным — вены):

1 — венозный синус, 2 — предсердие, 3 — желудочек, 4 — артериальный конус (1—4 — отделы сердца), 5 — брюшная аорта, 6 — левые приносящие жаберные артерии, 7 — левые выносящие жаберные артерии, 8 — левая сонная артерия, 9 — спинная аорта, 10 — левая подключичная артерия, 11 — артерии брюшной полости, 12 — хвостовая артерия, 13 — хвостовая вена, 14 — левая воротная вена почек, 15 — левая почка, 16 — левая задняя кардинальная вена, 17 — левая передняя кардинальная вена, 18 — левый кьюверов проток, 19 — левая боковая вена, 20 — левая подключичная вена, 21 — воротная вена печени, 22 — печень, 23 — печеночная вена, 24 — желудок, 25 — толстая кишка, 26 — селезенка, 27 — половая железа

в ложной жабре фермента карбоангидразы). В отличие от костных рыб функция жабр хрящевых рыб ограничена газообменом; их жаберные лепестки не могут выделять продукты азотистого обмена и соли.

У цельноголовых в отличие от пластиножаберных межжаберные перегородки укорачиваются, а разросшаяся перегородка, прикрепленная к подъязычной дуге, образует кожистую общую жаберную крышку, прикрывающую наружные щели; брызгальца исчезают. Механизм дыхания сходен с дыханием костных рыб (рис. 87, А).

Кровеносная система и кровообращение. Общая схема кровеносной системы хрящевых рыб схожа с кровеносной системой круглоротых, но отличается рядом особенностей, связанных с большей подвижностью хрящевых рыб и с их более высоким уровнем обмена. Но так же, как и у круглоротых, у хрящевых и костных рыб один круг кровообращения и в сердце только венозная кровь (рис. 88).

Сердце двухкамерное (одно предсердие и один желудочек), но состоит из четырех отделов: тонкостенного венозного синуса или венозной пазухи (*sinus venosus*), предсердия (*atrium*), желудочка (*ventriculus cordis*) и артериального конуса (*conus arteriosus*). Внешне артериальный конус кажется расширенным началом брюшной аорты, но, как и в остальных отделах сердца, его стенки образованы поперечнополосатой мускулатурой; в стенках кровеносных сосудов, включая и брюшную аорту, — гладкие мышечные волокна. На внутренней поверхности артериального конуса есть клапаны, препятствующие обратному току крови. Последовательное сокращение мускулистых желудочка и артериального конуса повышает кровяное давление, ускоряя кровоток. Такое «поэтапное» (двухтактное) увеличение давления, видимо, не особенно эффективно. Кровяное давление в брюшной аорте у хрящевых рыб колеблется в пределах 7—45 мм рт. ст., а у костных рыб (разные виды) 18—120 мм рт. ст.;

при этом у костистых рыб возросла мощность стенок желудка, тогда как артериальный конус редуцировался.

От артериального конуса отходит брюшная аорта (*aorta ventralis*), распадающаяся на пять пар приносящих жаберных артерий (*arterii branchiales advehentes*). Первая снабжает кровью полужабры подъязычной дуги, вторая — пятая — жабры I—IV жаберных дуг. Окислившаяся в капиллярах жаберных лепестков артериальная кровь собирается в выносящие жаберные артерии (*arterii branchiales revehentes*). От первой выносящей жаберной артерии ответвляется общая сонная артерия (*a. carotis communis*), снабжающая кровью голову. Выносящие жаберные артерии обеих сторон сливаются, образуя лежащую под позвоночником спинную аорту (*aorta dorsalis*) (рис. 88, 9). На уровне плечевого пояса от спинной аорты отходят парные подключичные артерии (*a. subclavia*), несущие кровь к жаберному аппарату и грудным плавникам. В туловищной области от спинной аорты отходит ряд непарных и парных артерий, снабжающих кровью внутренние органы, стенки тела и брюшные плавники (чревная, почечные, подвздошные и др.). Далее спинная аорта уходит в гемальный канал хвостовых позвонков, получая название хвостовой артерии (*a. caudalis*).

Венозная кровь возвращается в сердце по венам — обычно более широким и тонкостенным, чем артерии. Хвостовая вена (*v. caudalis*), собравшая кровь из хвоста, входит в полость тела и разделяется на правую и левую воротные вены почек (*v. portae renalis*); они подходят к почкам и распадаются в них на капилляры, т. е. образуют воротную систему почек. Почечные капилляры вновь сливаются в вены, образующие правую и левую задние кардинальные вены (*v. cardinalis posterior*) — выносящие сосуды воротной системы почек. По боковым стенкам полости тела идут парные боковые вены (*v. lateralis*), собирающие кровь от брюшных плавников и стенок тела; уже в области сердца каждая из них сливается с подключичной веной (*v. subclavia*), несущей кровь от грудных плавников. Из головы венозная кровь собирается в парные передние кардинальные вены (*v. cardinalis anterior*) и парные нижние яремные вены (*v. jugularis inferior*). Задние и передние кардинальные и нижние яремные вены каждой стороны сливаются в кювьеров проток (*ductus cuvieri*). Кювьеровы протоки правой и левой сторон впадают в венозную пазуху (венозный синус) сердца.

От пищеварительного тракта (желудок, кишечник) и селезенки венозная кровь собирается в несколько вен, перед печенью обычно сливающимися в воротную вену печени (*v. portae hepatis*). Войдя в печень, она распадается на капилляры (образует воротную систему печени); кровь как бы «фильтруется» через ткани печени и вновь собирается в печеночную вену (*v. hepatica*), впадающую в венозный синус.

У хрящевых рыб появляется селезенка — крупный компактный орган, лежащий около желудка (рис. 86, 26). Она выполняет функцию депо крови и служит кроветворным органом: в ней, как и в почках, идет образование форменных элементов крови: эритроцитов, лейкоцитов, тромбоцитов.

Таблица 5. Некоторые показатели крови в разных группах рыб
(по Коржуеву, с изменен.)

Группы рыб	Количество крови (в % к массе тела)	Содержание гемоглобина (г%)	Кислородная емкость крови (объемн. %)
Скаты	1,5—7,2	0,8—4,5	1,1—6,0
Акулы	3,7—6,8	3,4—6,5	4,5—8,7
Костные рыбы	1,1—7,3	1,1—17,4	1,5—23,0

Количество крови в организме, ее кислородная емкость и содержание гемоглобина у разных видов рыб варьирует в широких пределах, в зависимости от их подвижности. У менее подвижных скатов эти

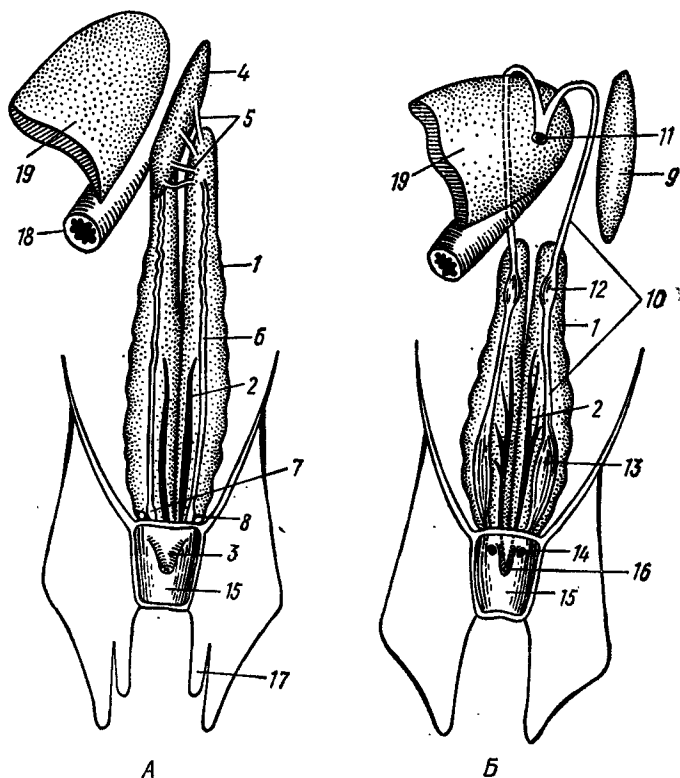


Рис. 89. Схема мочеполовой системы хрящевых рыб. А — самец; Б — самка:

1 — почка, 2 — мочеточник, 3 — мочеполовой сосочек, 4 — левый семенник (правый семенник не изображен), 5 — семявыносящие каналы, 6 — семяпровод, 7 — семенной пузырек, 8 — семенной мешок, 9 — левый яичник (правый яичник не изображен), 10 — яйцевод, 11 — общая воронка обонх яйцеводов, 12 — скорлуповая железа, 13 — матка, 14 — отверстие яйцевода, 15 — полость клоаки, 16 — мочевоы сосочек, 17 — копулятивный отросток брюшного плавника, 18 — пищевоы сосочек, 19 — печень

показатели несколько ниже, чем у акул (табл. 5). У наиболее активных и подвижных костных рыб содержание гемоглобина и кислородная емкость крови в несколько раз выше максимальных показателей хрящевых рыб. Это свидетельствует в среднем о более высокой энергетике организма костных рыб.

Органы выделения и водно-солевой обмен.

Основные органы выделения хрящевых рыб — туловищные, или мезонефрические, почки, в виде удлиненных тел лежащие по бокам позвоночника, вдоль почти всей полости тела. Передние их части сильно сужены; задние, собственно выполняющие функцию почки, расширены (рис. 89). Основную массу почки заполняют нефроны, состоящие из гломерул (мальпигиевых клубочков в боуменовы капсулы); от последних отходят почечные канальцы (рис. 90). У некоторых хрящевых рыб наряду с гломерулами сохраняются и нефростомы — мерцательные воронки, открывающиеся в полость тела на поверхности почки. Стенки почечных канальцев, особенно их извитых частей, оплетены кровеносными капиллярами сосуда, вышедшего из боуменовой капсулы, и капиллярами воротных вен почек. В стенках некоторых отделов почечных канальцев (рис. 90, 3) имеются железистые клетки, секретирующие в просвет канальцев продукты азотистого распада (мочевину). Почечные канальцы впадают либо в вольфов канал, выполняющий функцию мочеточника (самцы), либо в обособляющийся от нижней части вольфова канала мочеточник (самцы; вольфов канал выполняет у них функцию семяпровода). Почки получают артериальную кровь по почечным артериям; большие порции венозной крови приходят по воротным венам почек.

Продукты распада лишь в малой доле попадают из целомической жидкости в почечные канальцы через сохранившиеся у некоторых видов реснитчатые нефростомы. Основной путь — это фильтрация кровяной плазмы через стенки капилляров мальпигиевых клубочков. Такая первичная моча, поступившая из гломерул в почечные канальцы, содержит не только большое количество воды, но и такие ценные для организма низкомолекулярные вещества, как сахара, витамины, аминокислоты и др. Они вновь всасываются через стенки канальцев. Подобный тип фильтрующей почки возник еще у живших в пресных водах древних позвоночных: он позволял удалять избыток проникавшей в тело через покровы воды, но угрожал потерей и необходимых орга-

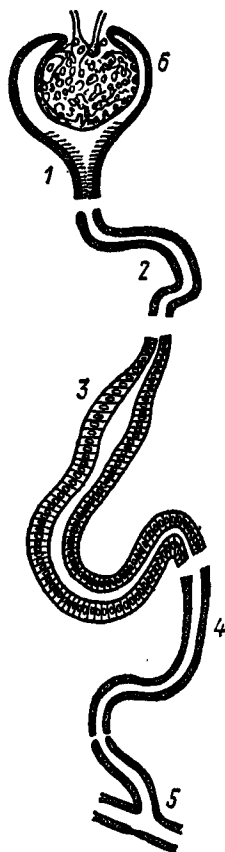


Рис. 90. Строение почечного канальца акулы (по Борсеа):

1—5 — отделы канальца (3 — секреторный), 6 — гломерула

низму веществ. Образование сложной структуры почечных канальцев с железистым аппаратом в их стенках разрешило и эту проблему. Однако при переходе в море обладавшие такой пресноводной почкой примитивные хрящевые рыбы столкнулись с другой опасностью — обезвоживанием тела вследствие отдачи воды через покровы во внешнюю среду, соленость которой в 2—3 раза превышала содержание солей (Na) в крови и тканевых жидкостях. Эволюция хрящевых рыб шла своеобразным биологически удачным путем, сохранив фильтрационный аппарат почек и биохимически обеспечив почти полную изотоничность крови и тканевых жидкостей внешней среде. Это было достигнуто удержанием в крови и тканевых жидкостях мочевины и солей.

Таблица 6. Величины депрессии (снижения температуры замерзания Δ) внешней среды, крови и мочи у различных групп рыб (по Н. С. Строганову, с изменен.)

Экологические группы	Δ внешней среды	Δ крови	Содержание мочевины в крови, %	Δ мочи
Хрящевые рыбы:				
морские	1,80—2,30	1,90—2,30	1,25—2,60	1,87—2,3
пресноводные	0,02—0,03	0,90—1,20	0,10	0,49—0,78
Костистые рыбы:				
морские	1,80—2,30	0,67—0,91	0,01—0,03	0,09—0,90
пресноводные	0,02—0,03	0,42—0,70	0,005—0,03	0,07—0,08

За счет повышения содержания солей у морских хрящевых рыб обеспечивается примерно 50% осмотического давления крови и тканей (соленость крови хрящевых рыб по поваренной соли составляет 1,4—1,8%)¹; большее увеличение содержания солей для позвоночных, видимо, физиологически невозможно или невыгодно. Дальнейшее повышение осмотического давления крови хрящевыми рыбами было достигнуто удержанием в кровяном русле и в тканях большого количества мочевины (табл. 6) — довольно токсичного вещества — и физиологически менее вредного триметиламинооксида (до 0,5—0,8% в крови). Это позволило повысить общее осмотическое давление крови и тканей и практически уравнять его с осмотическим давлением окружающей среды.

Условием удержания в организме мочевины и других близких соединений была выработка непроницаемости для них жаберных лепестков; у костистых рыб последние легко отдают мочевину во внешнюю среду. Постоянно высокая уремия хрящевых рыб должна была сопровождаться приобретением особых буферных приспособлений. Хотя эти биохимические и физиологические механизмы пока достаточно не изучены, можно предполагать, что они имеют отношение к тому

¹ Об осмотическом давлении можно судить по депрессии — снижению температуры замерзания данного раствора по сравнению с температурой замерзания дистиллированной воды.

своеобразному химизму тела хрящевых рыб, в частности высокому содержанию солей тяжелых металлов, о котором говорилось выше.

Накопление и удержание мочевины обеспечивается рядом особенностей. В почках через мальпигиевы клубочки идет энергичная фильтрация. Из первичной мочи, перемещающейся по просвету канальца, через его стенки абсорбируются сахара, аминокислоты, некоторые соли и мочевина. Это облегчается не только большей относительной длиной почечных канальцев хрящевых рыб по сравнению с другими рыбами, но и обособлением особого сегмента почечного канальца, отсутствующего у других рыб, в стенках которого, видимо, и происходит в основном обратная абсорбция мочевины. Лишь излишки мочевины, солей и воды выделяются с мочой наружу. Нарушению ионного равновесия препятствует деятельность ректальной железы (с. 152), способной, активно концентрируя соли, выводить их избыток во внешнюю среду.

Морские хрящевые рыбы, достигнув этим путем изотонии со средой, выделяют небольшое количество мочи: всего от 2 до 50 мл на 1 кг массы тела в сутки. Хрящевые рыбы, живущие в опресненных или пресных водоемах (некоторые скаты и пила-рыба), снизили осмотическое давление в крови и тканях и содержание мочевины (табл. 6), но остаются гипертоничными к среде (пресной воде). Через их покровы проникает вода, грозя организму излишним обводнением, что усиливает водо-выделительную функцию их почек: количество выделяемой мочи у пила-рыбы достигает 250 мл на 1 кг массы тела за сутки; одновременно соли активно адсорбируются в почечных канальцах. Такой тип водно-солевого обмена и ионного равновесия со средой требует минимальных затрат энергии.

Половая система и особенности размножения. Парные семенники у самцов подвешены на брыжейках по бокам пищевода над печенью (см. рис. 89). Протоки семенных канальцев семенников — тонкие семявыносящие канальцы — лежат в брыжейке и впадают в почечные канальцы передней узкой части почки. Эта часть почки не функционирует как орган выделения и превращается в придаток семенника; его канальцы открываются в вольфов канал. Он функционирует как семяпровод. В самой задней части семяпровода у половозрелых самцов образуется расширение — семенной пузырек. Семяпроводы правой и левой стороны открываются в полость мочеполового сосочка. Рядом с ними туда же открываются отверстия тонкостенных полых выростов — семенных мешков; это остатки мюллеровых каналов. В полость мочеполового сосочка впадают и мочеточники. Мочеполовой сосочек отверстием на своей вершине открывается в полость клоаки. Формирование мужских половых клеток происходит в канальцах семенника. Еще не созревшие сперматозоиды по семявыносящим канальцам попадают в придаток семенника — переднюю часть почки — и в его канальцах дозревают. Зрелые сперматозоиды проходят по семяпроводу и скапливаются в семенных пузырьках и семенных мешках. При оплодотворении сокращением стенок семенных пузырьков и семенных мешков сперматозоиды выбрасываются в клоаку самца, а затем с помощью копулятивных органов (птеригоподий) вводятся

в клоаку самки. Внутреннее оплодотворение — характерная особенность всех хрящевых рыб.

Самки имеют парные яичники, подвешенные на брыжейках в тех же местах, где у самцов находятся семенники (см. рис. 89). У неполовозрелых самок яичники по внешнему виду похожи на семенники. Вольфов канал у самок выполняет только функцию мочеточника. Мюллеровы каналы хорошо развиты; каждый из них лежит на брюшной поверхности соответствующей почки. У большинства хрящевых рыб передние концы мюллеровых каналов — они у самок выполняют функцию яйцеводов — огибают передний конец печени и, сливаясь, образуют общую воронку яйцевода (см. рис. 89); она лежит у брюшной поверхности центральной доли печени и у половозрелых самок имеет широкие бахромчатые края. У немногих видов каждый яйцевод заканчивается воронкой самостоятельно. В области передней части почек каждый яйцевод образует расширение — скорлуповую железу (сильно развиты лишь у половозрелых особей); заметно расширенная задняя часть яйцевода называется «маткой». Яйцеводы правой и левой сторон открываются в клоаку самостоятельными отверстиями по бокам мочевого сосочка.

Непосредственной связи между яичником и яйцеводом нет. Созревшее яйцо через разрыв стенки фолликула выпадает в полость тела, скатывается по печени и попадает в резко увеличивающуюся к этому моменту воронку яйцевода. Благодаря перистальтическим сокращениям стенок яйцевода яйцо постепенно перемещается по яйцеводу, оплодотворяется, затем в области скорлуповых желез покрывается студенистой белковой оболочкой и поверх нее — почти у всех яйцекладущих видов — плотной рогоподобной оболочкой, часто имеющей выросты и жгуты (рис. 91). Такая оболочка защищает яйцо и развивающегося эмбриона от обезвоживания в морской воде, от многих хищников и механических повреждений. При помощи выростов и нитей яйца подвешиваются на водорослях, цепляются за неровности подводных скал. Яйца крупные, содержат много желтка. У разнозубых акул длиной около 1,5 м длина яйцевой капсулы примерно 10 см ромбообразные скаты длиной 1 м откладывают яйца 10 × 6 см; удлинённые яйца химер достигают 20 см. Плодовитость хрящевых рыб невелика. Одновременно обычно откладывается 1—2, редко 10—12 яиц через некоторое время откладка повторяется. Лишь полярная акула достигающая 5—8 м, откладывает до 500 яиц длиной около 8 см.

Большие запасы желтка в яйце хрящевых рыб обуславливают отсутствие полного дробления яйца: делится лишь сравнительно небольшая желтком часть на анимальном полюсе. Образуется плавающая на желтке зародышевый диск, задний край которого претерпевает гастрюляцию и потом здесь же обособляется зародыш. Остальные части зародышевого диска обрастают желток, образуя желточный мешок. Сформировавшийся зародыш связан с желточным мешком пупочным канатиком, по которому проходят кровеносные сосуды. По мере ассимиляции желтка зародышем размеры желточного мешка уменьшаются, а его остатки перед вылуплением втягиваются в брюшную полость зародыша. Развитие плотной оболочки, затрудняющее

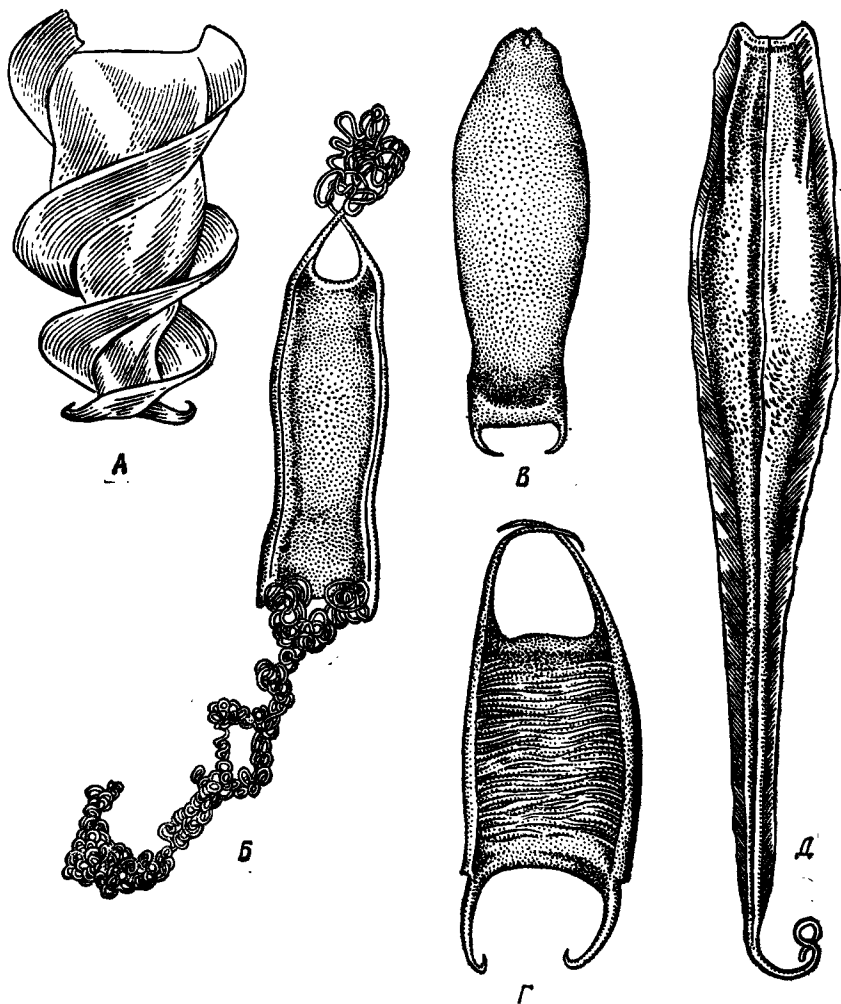


Рис. 91. Яйца хрящевых рыб. А — разнозубая акула; Б — кошачья акула; В — пилонос; Г — скат; Д — химера

доступ кислорода в яйцо, привело к появлению у зародышей многих видов наружных жабр; перед вылуплением они рассасываются.

Эмбриональное развитие идет медленно. У разнозубых акул оно продолжается до 7, у кошачьих акул — до 8—9, у ромбовидных скатов — от 4 до 14 и у химер — до 9—12 месяцев. Вылупляющийся из яйца детеныш отличается от взрослой рыбы только размерами и вполне способен к самостоятельной жизни.

Для многих акул и скатов характерно яйцеживорождение: оплодотворенные яйца задерживаются в маточных частях яйцеводов. Особых связей между зародышем и материнским организмом не возникает: развитие идет за счет энергетических запасов яйца, но кислород

зародыш, видимо, получает путем осмоса и диффузии из материнского организма. Рождаются вполне зрелые, способные к самостоятельной жизни детеныши. У морской лисицы *Alopias vulpes* развивается 2—4 детеныша, при рождении достигающие 1—1,5 м длины, самка катрана — *Squalus acanthias* через 6—7 месяцев беременности приносит от 12 до 30 акул длиной 20—26 см, а тигровая акула — *Galecerdo cuvieri* — до 30—80 детенышей длиной 45—50 см. У сельдевых акул р. *Lamna* зародыши, использовав запас своего желточного мешка, поедают скопившиеся в матке неоплодотворенные яйца; самка рождает 3—5 детенышей длиной до 75 см.

Наконец, у некоторых акул и скатов можно говорить о настоящем живорождении, когда между зародышем и материнским организмом возникают тесные связи. У куньих акул р. *Mustelus* одновременно развивается до 20, а у молот-рыбы *Sphyrna* — даже до 30—40 зародышей. Образующийся вокруг желтка и снабженный кровеносными сосудами зародыша желточный мешок после использования желтка прирастает к стенке матки (рис. 92); возникает своеобразная плацента: кровеносные сосуды зародыша и матери лежат близко друг от друга; путем осмоса и диффузии кислород и питательные вещества из кровотока матери попадают в кровоток зародыша, а продукты распада — в кровь матери. Интересно заметить, что подобную «плаценту» акул впервые описал еще Аристотель (IV век до н. э.). У некоторых скатов (хвостоколы *Dasyatis*, *Pteroplatea* и ряд других видов) на стенках матки образуются пальцеобразные выросты, врастающие в брызгальца зародыша (рис. 93); железистые клетки этих выростов выделяют в глотку зародыша питательную жидкость, которую он заглатывает. Одновременно скаты вынашивают до 6—12 детенышей, но гигантская манта — только одного.

Внутреннее оплодотворение, крупные размеры яиц, содержащих значительные запасы питательных веществ (что обеспечивает рождение вполне сформированного сильного детеныша), прочная яйцевая наружная оболочка, наконец, широкое распространение яйцеживорождения и даже живорождения — приспособления, резко снизившие эмбриональную и постэмбриональную смертность. Это обеспечивает существование при

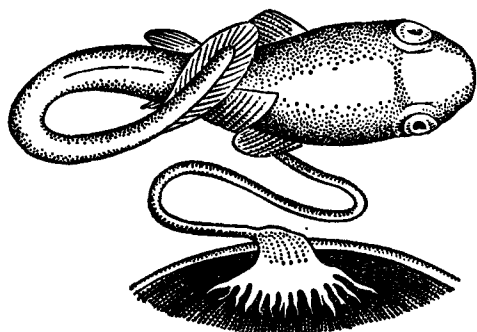


Рис. 92. Зародыш куньей акулы с желточной «плацентой»

в общем невысокой — по сравнению с другими водными животными — плодовитости. Такая «экономичность» размножения, несомненно, способствовала сохранению хрящевых рыб и помогла им занять заметное место в сложных, насыщенных жизнью современных биоценозах Мирового океана.

Центральная нервная система и органы чувств. По сравнению с круглоротыми у

хрящевых рыб не только возрастают относительные размеры головного и спинного мозга (следовательно, увеличивается число нервных клеток), но усиливается дифференцировка отделов, усложняются связи между ними.

Возрастают относительные размеры переднего мозга (telencephalon) (рис. 94). Проходящая сверху продольная борозда внешне как бы делит его на полушария, но внутри этого подразделения еще нет. Очень велики обонятельные доли. Нервные клетки (серое вещество) образуют скопления не только в обонятельных долях и в полосатых телах на дне переднего мозга, но сплошным слоем выстилают полость желудочков. Функционально передний мозг представляет высший центр переработки информации, получаемой от органов обоняния. Связи передней части мозга со средним и промежуточным мозгом обеспечивают его участие в регуляции движения и поведения.

Массивный промежуточный мозг (diencephalon) имеет хорошо развитые зрительные бугры. На его спинной стороне есть эпифиз, а на брюшной — гипофиз. Образуется хиазма (перекрест) зрительных нервов. Промежуточный мозг служит первичным зрительным центром, участвует в переработке информации от других органов чувств, играет роль в координации движений, а через гормональную деятельность связанных с ним желез (гипофиза и эпифиза) участвует в регуляции метаболизма и его сезонных перестройках.

Средний мозг (mesencephalon) развит хорошо, но его относительные размеры значительно меньше по сравнению с костными рыбами (см. рис. 94 и 129). Сверху он подразделен на две зрительные доли, в которых заканчиваются проводящие тракты зрительного анализатора. Возникают связи среднего мозга с мозжечком, продолговатым и спинным мозгом. Мозжечок (cerebellum) велик и прикрывает часть среднего и продолговатого мозга. У акул по сравнению со скатами не только возрастают относительные размеры мозжечка, но на его поверхности образуется сложная система извилин. Мозжечок поддерживает мышечный тонус, равновесие и общую координацию движений; в нем замыкаются рефлекс, связанные с рецепторами органов боковой линии. Продолговатый мозг (myelencephalon) удлиннен и имеет четко выраженную ромбовидную ямку — объемистую полость четвертого желудочка. Это центр регуляции рефлекторной деятельности спинного мозга и вегетативной нервной системы, координирующий работу скелетно-мышечной, кровеносной, дыхательной, пищеварительной и выделительной систем. Здесь расположены ядра вестибулярного аппарата и органов боковой линии, а связи с другими отделами головного мозга позволяют ядрам продолговатого мозга принимать участие

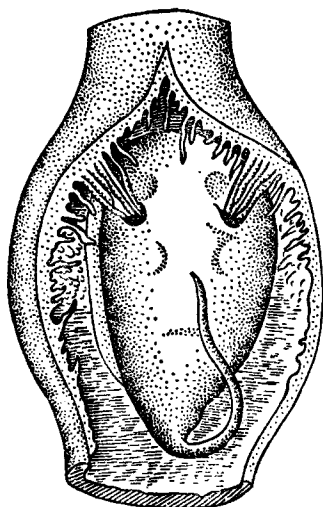


Рис. 93. Вскрытая матка ската *Pteroplatea* с эмбрионом (по Солдатову)

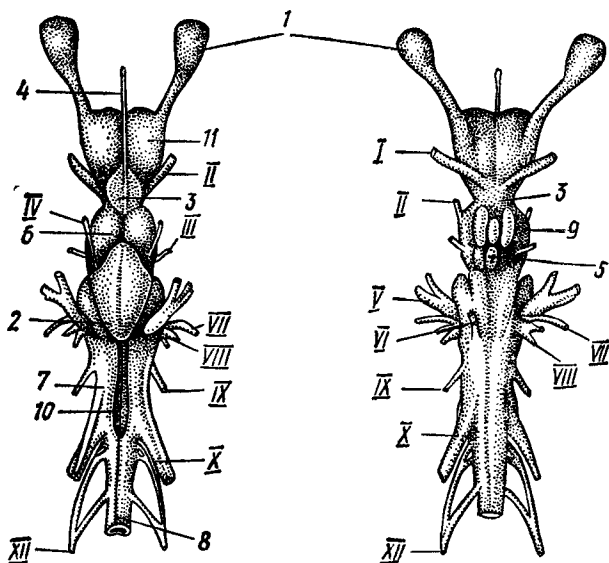


Рис. 94. Головной мозг акулы *Squalus acanthias* сверху и снизу (по Маринелли):

1 — обонятельная луковица, 2 — мозжечок, 3 — промежуточный мозг, 4 — эпифиз, 5 — гилофиз, 6 — зрительные доли среднего мозга, 7 — продолговатый мозг, 8 — спинной мозг, 9 — средний мозг, 10 — полость четвертого желудочка, 11 — передний мозг; I, II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX, X — головные нервы

в выработке ответа организма на сигналы и других органов чувств. У рыб, имеющих электрические органы, их разряды регулируются деятельностью специальных электрических ядер продолговатого мозга.

От головного мозга хрящевых рыб отходят 10 пар хорошо развитых и симметрично расположенных головных нервов (см. рис. 94; их перечень и области иннервации см. в обзоре организации позвоночных, с. 66); XII пара головных нервов развита слабо.

Продолговатый мозг незаметно переходит в спинной мозг (*medula spinalis*), который у хрящевых рыб имеет вид округлого тяжа, лежащего в канале, образованном верхними дугами и верхними вставочными пластинками. По сравнению с круглоротыми у хрящевых рыб возрастает число нервных клеток спинного мозга и отчетливо выражены брюшные рога серого (нервного) вещества, тогда как спинные лишь слабо намечены. Развиваются и усложняются восходящие и нисходящие проводящие пути; проводящие пути боковых стволов достигают продолговатого мозга и мозжечка. Это приводит к большей координации головным мозгом деятельности спинного мозга. Несмотря на это спинной мозг хрящевых рыб сохраняет еще значительную автономность: обезглавленные акулы под действием сильных стимуляторов могут совершать ненаправленные движения. У так называемых электрических рыб в спинном мозге имеются особые нервные клетки, волокна которых идут к электрическим органам, обеспечивая

координацию спинным мозгом работы электрических органов; в свою очередь она контролируется электрическими центрами продолговатого мозга. Это обеспечивает синхронность разрядов отдельных элементов электрического органа, резко повышая мощность общего разряда.

Симпатическая нервная система хрящевых рыб, как и у круглоротых, представлена цепочкой симпатических ганглиев, между которыми еще нет прямой продольной связи (она появляется лишь у двоякодышащих и у костистых рыб); связь между ганглиями осуществляется пока через спинной мозг и через соединения нервов отдельных ганглиев в сплетениях на внутренних органах.

Органы чувств хрящевых рыб много сложнее и совершеннее органов чувств круглоротых.

Один из основных органов рецепции — обоняние. Объемистые обонятельные мешки парные; каждый из них лежит в хрящевой обонятельной капсуле и сообщается с внешней средой через ноздрю. Внутренняя поверхность мешков несет многочисленные складки, покрытые обонятельным эпителием, связанным с окончаниями обонятельного нерва. Парные ноздри открываются наружу на нижней стороне рыла впереди ротовой щели. У большинства видов от каждой ноздри к краю ротовой щели идет довольно глубокая назооральная борозда, прикрытая складкой кожи. По этой борозде вода от ротовой щели проходит к ноздре. Поэтому рыба может ощущать запах (вкус?) схваченной добычи. Эксперименты показывают высокую чувствительность органов обоняния. Акулы в некоторых случаях ощущают запах добычи (кровь, слизь и т. п.) за 400—500 м, обнаруживают мясо, положенное в плотный мешок. Вероятно, при помощи органов обоняния одиночно живущие особи разного пола находят друг друга в сезон размножения, улавливая выделения ректальной железы. Ямковидный орган, расположенный в ротовой полости, как показали недавние наблюдения, служит детектором солёности (Katsuki, 1969).

Очень важны для ориентации и кожные сейсмочувствительные органы. У хрящевых рыб они представлены двумя типами образований. По боковой поверхности тела в толще кожи проходит канал боковой линии; на голове и у некоторых, особенно придонных видов, на брюхе канал сильно ветвится (рис. 95). Многочисленные мелкие отверстия сообщают полость канала с внешней средой. На его стенках расположены скопления чувствующих клеток: они имеют реснички, а основание каждой клетки оплетено окончанием боковой ветви блуждающего нерва (X пара). Реснички чувствующих клеток воспринимают даже слабые токи воды. У примитивных акул (плащеносная акула) и у химер настоящего канала нет. Орган боковой линии у них имеет вид узкой и глубокой кожной борозды, также местами ветвящейся. Органы боковой линии воспринимают механические перемещения частиц воды и, возможно, инфразвуковые колебания. Они играют важную роль при видовом общении (определение положения соседа в группе), при поисках пищи и избегании опасности (обнаружение приближающейся добычи или хищника) и при ближней ориентации (избегание столкновения с неподвижными предметами). В последнем случае боковая линия дает возможность «эхолокации» — улавливания отраженных

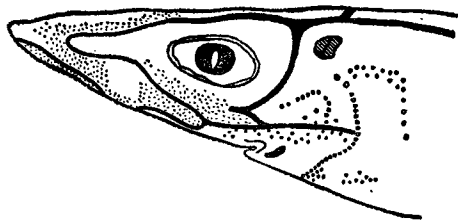


Рис. 95. Схема размещения сейсмочувствительных органов на голове акулы (по Матвееву):

Толстой черной линией обозначены каналы боковой линии, кружочками — лоренциевы ампулы; штриховкой — брызгальце

от дна и подводных предметов волн, вызванных движением самой рыбы.

На голове имеются скопления лоренциевых ампул. Каждая из них представляет погруженную в толщу кожи маленькую соединительнотканную капсулу, от которой отходит тонкая трубочка, открывающаяся отверстием на поверхности кожи. На стенках капсулы расположены скопления чувствующих клеток, а полость капсулы и трубочки заполнены слизью. Высказываются предположения,

что лоренциевые ампулы выполняют роль термодатчиков, улавливающих перепады температуры внешней среды до $0,05^{\circ}\text{C}$. В то же время они воспринимают электрические поля напряжением до $0,1\text{—}0,01\text{ мВ/см}$ и позволяют находить неподвижную, но живую добычу (улавливая например, биотоки, возникающие в жаберных мышцах при дыхании) Эти предположения требуют доказательств.

При характеристике отряда электрических скатов (см. с. 141) указывалось, что помимо сильных разрядов, используемых при защите и нападении, они создают вокруг себя электрическое поле, генерируя слабые разряды, и используют его для ориентации (улавливая изменение поля при входе в него нового объекта). Слабо развитые электрические органы обнаружены и у других скатов (например, у многих видов р. *Raja* из отряда ромбообразных); они генерируют слабые электрические поля. Разряды напряжением $0,2\text{—}2\text{ В}$ следуют друг за другом с частотой $20\text{—}300$ импульсов в 1 с . Улавливая изменение электрического поля, рыба, видимо, может определить размеры и положение посторонних предметов, попадающих в поле. Предполагают что рецепторными органами, улавливающими изменения электрического поля, служат не только лоренциевы ампулы, но и рецепторы канала боковой линии (невромасты).

Электрические органы скатов представляют собой сильно измененные участки поперечно-полосатой мускулатуры. Особенно они велики у электрических скатов (рис. 96), составляя до четверти вес рыбы. Мышечные волокна преобразуются в электрические пластинки отделенные друг от друга студенистой соединительной тканью. К каждой пластинке снизу подходит и сильно ветвится веточка нерва верхняя часть пластинки заполнена разветвлениями кровеносных сосудов. Нижняя часть пластинки (и всего органа) электрически отрицательна, верхняя — положительна. Скопления $35\text{—}40$ рядов электрических пластинок образуют призмы, разделенные друг от друга стенками волокнистой соединительной ткани. Каждый орган состоит из $350\text{—}600$ призм, содержащих в совокупности до $100\text{—}200$ тыс. электрических пластинок. К органу подходят мощные ветви головны

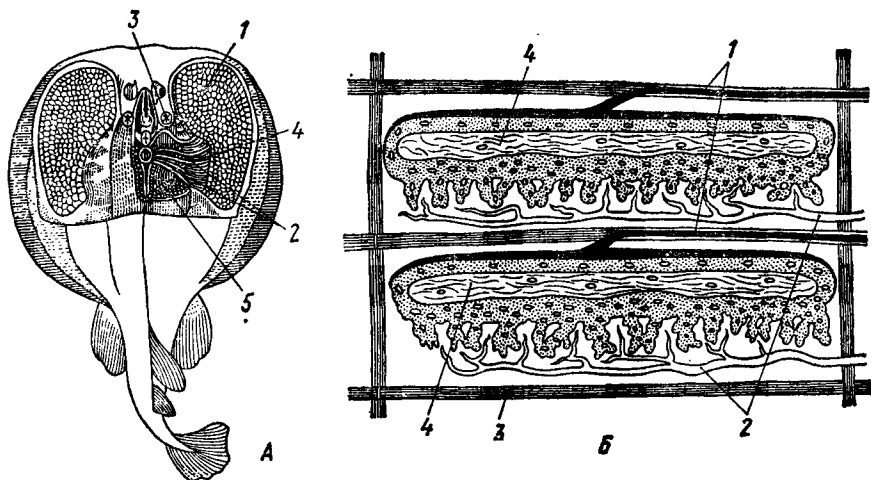


Рис. 96. Электрический скат — *Torpedo marmorata*.

А — вскрыты электрические органы и головной мозг: 1 — электрический орган, 2 — подходящие к электрическому органу головные нервы, 3 — брызгальце, 4 — жаберные щели, 5 — перерезанная мышца;

Б — строение электрического органа — две электрические пластинки: 1 — кровеносные сосуды, 2 — нервы, подходящие к органу, 3 — оболочка из студенистой соединительной ткани, 4 — центральный слой

нервов (VII, IX, X пар). Электрический орган действует по принципу Лейденской банки, накапливая электричество, образующееся в процессе обмена в электрических пластинках. Мощные разряды при защите и нападении, достигающие у скатов напряжения в 60—300 В при силе тока до 5 А, происходят под воздействием импульсов из электрических ядер продолговатого мозга. По некоторым данным скаты могут генерировать с интервалами в доли секунды до 100 разрядов без заметного снижения их мощности.

Глаза хрящевых рыб крупные, с уплощенной роговицей и круглым хрусталиком, имеют типичное для всех рыб строение. Около глаза кожа образует невысокий валик — неподвижное кольцевидное веко. У некоторых акул есть подвижная мигательная перепонка. У акул и химер глаза подвижны, у скатов часто склера прирастает к глазнице. Глаза используются как рецепторы близкой ориентации: контуры предметов и их движение крупные виды различают, видимо, не далее 10—15 м; у мелких видов дальность видения меньше (она зависит от освещенности и от прозрачности воды). Зрение у хрящевых рыб черно-белое; цветов они не различают (ахроматы).

Орган слуха и равновесия хрящевых рыб представлен только внутренним ухом, заключенным в хрящевую капсулу. Парные — по одной с каждой стороны — слуховые капсулы врастают в заднебоковую стенку мозгового черепа. Внутреннее ухо (см. рис. 39) — собственно перепончатый лабиринт — включает круглый и овальный мешочки и соединенные с последним хорошо развитые три полукружных канала, лежащие во взаимно перпендикулярных плоскостях. Полукружные каналы выполняют функцию органа равновесия; круг-

лый и отчасти овальный мешочки — органы слуха. Принципы работы органа слуха и равновесия уже были описаны (с.73). Слух хрящевых рыб изучен недостаточно. Они воспринимают преимущественно низкие звуки (в пределах 100—2500 Гц). Слух, несомненно, играет важную роль в их общении и ориентации. Улавливают так называемые «механические» звуки, возникающие при движении, захватывании и разгрызании добычи. Некоторые (может быть, многие) виды способны издавать и специальные сигнальные звуки, обеспечивающие защиту индивидуального участка, взаимное общение партнеров по стае и облегчающие встречу при размножении.

Вкусовые почки обнаружены в слизистой оболочке ротовой полости и глотки. Осязательные тельца на участках тела с сильно развитой плакоидной чешуей, видимо, отсутствуют или развиты слабо; более обильны они на участках голой кожи (в частности, на брюшной поверхности многих скатов). Усики на рыле пилоносных акул (см. рис.78), вероятно, выполняют осязательную функцию и, возможно, несут и вкусовые почки.

Поведение, образ жизни и распространение хрящевых рыб

В эволюции усложнение подвижности и возрастание скорости движений вырабатывалось одновременно с совершенствованием рецепторов — органов чувств — и анализаторов центральной нервной системы. Обогащалось восприятие внешнего мира, усложнялась нервная деятельность. Особенности поведения и характер нервной деятельности хрящевых рыб пока изучены слабо. Можно говорить о том, что в поведении преобладают безусловно рефлекторные действия. Они принимают форму сложных инстинктов, обеспечивающих поиск и добычу пищи, размещение в наиболее благоприятных местах, миграции, размножение. В какой степени играет в жизни хрящевых рыб индивидуальный опыт (обучение, выработка условных рефлексов), пока сказать трудно. Видимо, выработкой индивидуального опыта в некоторых случаях можно объяснить появление акул-людоедов — особей, «предпочитающих» нападать на человека.

Несомненно существует, но пока мало выяснена внутривидовая организация, различающаяся у разных видов. Гигантские акулы — мирные планктоноеды — «пасутся» на богатых планктоном участках океана группами до 20—30 особей. Почти столь же большими группами их обнаруживали и на дне в неактивный (зимний) период. С другой стороны, сходная по питанию китовая акула, видимо, встречается только поодиночке. Более подвижные хищники — рейдеры чаще держатся группами по 2—3 особи, но при появлении крупной добычи (раненый кит, кораблекрушение и т. п.) быстро собираются в стаи, которые вскоре вновь распадаются. Высказывалось предположение, что рогатые скаты, особенно гигантская манта, держатся семейными группами (родители и подрастающие детеныши). Придоннопелагические мелкие акулы обычно охотятся и кочуют стаями, размеры которых меняются в широких пределах.

Для донных акул, для большинства скатов и химер характерен малоподвижный, более или менее оседлый образ жизни. Скаты большую часть времени проводят полузакопавшись в грунт. Животные, видимо, имеют свои индивидуальные участки, которые иногда охраняют от вторжения особей своего вида. Размеры участков зависят от размеров рыбы, ее пищевой специализации и численности пищевых объектов, характера грунта и т. п. В некоторых случаях рыбы живут всего в нескольких метрах друг от друга, в других — на большом расстоянии.

Миграции хрящевых рыб изучены слабо. Они прежде всего связаны с сезонным изменением температуры воды и определяемым им перераспределением кормовых объектов. У части видов в разной степени выражены и миграции, связанные с размножением. Многие виды (катран, сельдяная акула, морская лисица и др.) весной подходят к берегам и на мелководья, где в это время, видимо, обильнее пища; в этих же районах идет спаривание и деторождение. Скаты и химеры зимой держатся на более глубоких участках, чем летом. Но полярная акула, наоборот, зимой приближается к берегам и заходит в морские заливы, а летом держится в открытом море. Во время миграций у части видов резко возрастает величина стай, иногда достигающих колоссальных размеров. Так, за один заход невода у берегов Англии было поймано сразу около 20 тыс. катранов, а в Азовском море и Керченском проливе ловили сразу до 10 тыс. скатов — морских котов *Dasyatis pectinata*.

Географическое распространение. Многие хрящевые рыбы приурочены к теплым экваториальным водам Мирового океана. Например, в водах у Южной Японии встречаются представители примерно половины ныне живущих родов хрящевых рыб. Немногие виды — обитатели умеренных и холодных вод. Скот *Raja hyperborea* и полярная акула встречаются в водах, имеющих минусовую температуру. Некоторые виды распространены очень широко: от полярных вод до тропиков (например, плащеносная акула); такие виды с почти космополитическим распространением в тропиках обычно держатся на больших глубинах, где вода холоднее. Встречаются и виды с ограниченными ареалами.

Экономическое значение хрящевых рыб

Большинство видов хрящевых рыб не образует плотных скоплений, что затрудняет их добычу. Поэтому объектами специального промысла служат лишь немногие виды и в ограниченных районах. Значительно чаще многие виды хрящевых рыб добываются попутно. По весу хрящевые рыбы составляют около 1,5—2% мировой добычи рыбы. Использование хрящевых рыб очень различно в разных странах; в Австралии и Японии многие виды охотно используются в пищу, в Америке и Европе те же или близкие виды перерабатываются преимущественно на кормовую муку или экспортируются в те страны, где на них есть спрос. Довольно часто свежее или копченое мясо акул продается под видом других рыб.

Из печени акул добывают жир. Он содержит большое количество витамина А и используется в пищу и в медицинских целях как рыбий жир (наряду с жиром, получаемым из печени трески). Во время второй мировой войны, когда резко упал промысел трески, до 75% вырабатываемого в США витамина А получали из акульего жира. Промысел многих видов акул проводился необычайно интенсивно. Но после разработки технологии получения синтетического витамина А промысел их резко сократился. Из акульего жира вырабатывают специальные смазки для ряда точных приборов, используют его в косметике и др. Находит применение и кожа многих видов акул и скатов. Она используется для шлифовки; после специальной обработки из нее шьют высококачественные галантерейные и обувные изделия: сумки, портфели, туфли.

Для уменьшения случаев нападения акул на людей идет поиск специальных репелентов — веществ, отпугивающих акул. Предложенные пока препараты малоэффективны. В ряде мест — у пляжей Австралии, Калифорнии и в некоторых других районах — ведется усиленный промысел только с целью уменьшения численности крупных акул. Это позволяет обеспечить большую безопасность купающимся. Крупные виды акул местами служат объектами спортивного лова.

Недостаток животных белков в пищевых рационах населения многих стран мира вызывает необходимость более широкого использования в пищу объектов морского промысла, в том числе и хрящевых рыб. При этом следует учитывать, что поздние сроки наступления половой зрелости и относительно невысокая плодовитость хрящевых рыб делает их весьма уязвимыми: при интенсивном промысле их численность восстанавливается много медленнее, чем у многих других промысловых рыб.

КЛАСС КОСТНЫЕ РЫБЫ — OSTEICHTHYES

Характеристика класса и система

Населяют практически все водоемы земного шара: толщу морей и океанов и разнообразные пресные водоемы, даже пересыхающие и пещерные. По обилию видов — около 20 тыс. — самый многочисленный класс позвоночных (и хордовых) животных.

В коже развиваются ганоидные, космоидные или костные чешуи (у некоторых видов редуцируются), но никогда не бывает плакоидных чешуй. Внутренний скелет костный или хрящевой, но в последнем случае всегда есть покровные кости. Череп гиостиличный, амфистиличный или аутостиличный. Хвост гетероцеркальный, гомоцеркальный или дифицеркальный. Пять пар жаберных щелей; с каждой стороны они прикрыты общей жаберной крышкой, в которой всегда имеются кожные кости. Как вырост на спинной стороне начальной части пищевода образуется плавательный пузырь (иногда вторично редуцируется); у некоторых видов имеется легкое в виде брюшного выпячивания начала пищевода. Артериальный конус в сердце сохраняется у немногих (древних) групп; у большинства видов образуется

расширение начальной части брюшной аорты — луковица аорты. Оплодотворение у подавляющего большинства видов наружное. У видов с внутренним оплодотворением копулятивный орган самцов образуется измененной частью анального плавника (а не брюшных плавников, как у хрящевых рыб). Яйца (икра) не имеют плотной рогоподобной капсулы. В связи с разнообразием заселяемых водных биоценозов и различиями в образе жизни форма тела, подвижность и скорости плавания, пищевая специализация варьируют в очень широких пределах. Размеры: от мелких рыбок длиной в 1,5—2 см до очень крупных; в разных отрядах встречаются рыбы длиной до 3—5,5 м и массой до 0,5—1,5 т. Однако подавляющее большинство видов обычно менее 1 м длиной. Происхождение и эволюция класса описаны на с. 123.

Системы класса костных рыб, предложенные разными авторами, существенно различаются количеством и объемом отрядов, их группировками и т. п. Ниже мы приводим систему этого класса в трактовке Т. С. Расса и Г. У. Линдберга (1971).

Класс Osteichthyes — Костные рыбы

- Подкласс Sarcopterygii — Лопастеперые рыбы
- Надотряд Crossopterygimorpha — Кистеперые рыбы
- + Отряд Rhipidistiformes — Рипидистеобразные
- Отряд Coelacanthiformes — Целакантообразные
- Надотряд Dipneustomorpha — Двоякодышащие рыбы
- + Отряд Dipteridiformes — Диптеридиобразные
- Отряд Ceratodiformes — Рогозубообразные (Однолегочные)
- Отряд Lepidosireniformes — Двулегочнообразные
- Подкласс Actinopterygii — Лучеперые рыбы
- + Надотряд Palaeonisci — Палеониски
- Надотряд Ganoidomorpha — Ганоидные
- Отряд Acipenseriformes — Осетрообразные
- Отряд Polypteriformes — Многоперообразные
- Отряд Amiiformes — Амиеобразные
- Отряд Lepisosteiformes — Панцирничкообразные

Последние два отряда — амиеобразные и панцирничкообразные — часто объединяют в группу костные ганоиды — Holostei, в которую включают до 5 ископаемых отрядов.

Все остальные так называемые костистые рыбы — Teleostei (около 20 тыс. ныне живущих видов) объединяются 8—10 надотрядами, включающими 30—40 отрядов:

- Надотряд Clupeomorpha — Клюпеонидные (сельдевые)
- Отряд Elopiformes — Гарпонообразные
- Отряд Gonorhynchiformes — Гоноринхообразные
- Отряд Clupeiformes — Сельдеобразные
- Отряд Salmoniformes — Лососеобразные
- Отряд Mucrophiformes — Миктофообразные
- Отряд Cetomimiformes — Китовидкообразные
- Надотряд Osteoglossomorpha — Араваноидные
- Отряд Osteoglossiformes — Араванообразные
- Отряд Mormyriformes — Клюворылообразные
- Надотряд Anguillomorpha — Ангвиллонидные

- Отряд Anguilliformes — Угреобразные
- Отряд Saccopharyngiiformes — Мешкоротообразные
- Отряд Notacanthiformes — Спиношипообразные
- Надотряд Cyprinomorpha — Циприноидные
- Отряд Cypriniformes — Карпообразные
- Отряд Siluriformes — Сомообразные
- Надотряд Atherinomorpha — Атериноидные
- Отряд Cyprinodontiformes — Карпозубообразные
- Отряд Atheriniformes — Атеринообразные
- Отряд Belontiiformes — Сарганообразные
- Надотряд Parapercomorpha — Параперкоидные
- Отряд Percopsiformes — Перкопсообразные
- Отряд Gadiformes — Трескообразные
- Надотряд Percomorpha — Перкоидные
- Отряд Bergyiiformes — Бериксообразные
- Отряд Zeiiformes — Солнечникообразные
- Отряд Lampridiformes — Опахообразные
- Отряд Gasterosteiformes — Колошкообразные
- Отряд Mugiliformes — Кефалеобразные
- Отряд Synbranchiiformes — Слитножаберникообразные
- Отряд Perciformes — Окунеобразные
- Отряд Scorpaeniformes — Скорпенообразные
- Отряд Pleurocetiiformes — Камбалообразные
- Отряд Tetraodontiformes — Иглобрюхообразные (Сростночелюстные)
- Надотряд Batrachoidomorpha — Батрахоидные
- Отряд Pegasiformes — Пегасообразные
- Отряд Batrachoidiformes — Батрахообразные (Жабообразные)
- Отряд Gobiosociformes — Присоскообразные
- Отряд Lophiiformes — Удильщикообразные

*Краткая характеристика современных и
некоторых ископаемых костных рыб*

ПОДКЛАСС ЛОПАСТЕПЕРЫЕ РЫБЫ — SARCOPTERYGII

Чешуя космоидная или костная. В течение всей жизни сохраняется хорда, окруженная плотной соединительнотканной волокнисто-эластичной оболочкой. Развиваются верхние и нижние дуги, а в хвостовом отделе иногда бывают недоразвитые тела позвонков (у некоторых ископаемых групп были развиты лучше, чем у ныне живущих видов). Череп амфистиличный или аутостиличный. Среди покровных костей черепа присутствует чешуйчатая кость. Хвост гетероцеркальный (ископаемые) или дифицеркальный. Парные плавники с покрытой чешуей мясистой лопастью у основания; их скелет бисериального типа (см. с. 216). В сердце есть артериальный конус. Кишечник имеет спиральный клапан и открывается в клоаку. Как выросты брюшной стороны начальной части пищевода образуются один-два пузыря, выполняющие функцию легких. Известны с нижнего девона.

НАДОТРАД КИСТЕПЕРЫЕ РЫБЫ — CROSSOPTERYGIMORPHA

Мозговой череп разделяется на две части — обонятельную и собственно мозговую, подвижно соединенные друг с другом. Степень окостенения черепа варьирует, развиты покровные окостенения. Череп амфистиличный, у некоторых видов намечается переход к ауто-

стили. Вторичные челюсти хорошо развиты, зубы сильные, острые. Могут быть тела позвонков в виде колец или полуколец. Скелет парных плавников с укороченной центральной осью и хорошо развитым базальным элементом в основании. Встречаются с нижнего девона в виде нескольких, уже четко отграниченных групп. Пресноводные хищники, неоднократно проникавшие и в моря.

Отряд Рипидистеобразные — Rhipidistiformes

Мозговой череп окостеневаает в разной степени (у некоторых групп — полностью). Имеются внутренние ноздри — хоаны. Хвост без обособленной средней лопасти. Плавники с мощным мясистым основанием и часто с укороченной лопастью. Уже в нижнем девоне представлены разнообразными группами, видимо, адаптированными к жизни в водоемах разного типа. Образование хоан первоначально, видимо, было связано не столько с легочным дыханием, сколько со способом охоты: наличие хоан позволяло создать мощный ток воды через носовые капсулы и тем самым усилить работу органов обоняния, что облегчало подкарауливание или скрадывание добычи; возможно, что эта особенность уменьшала и шум от работы собственного дыхательного аппарата, что тоже помогало подстереганию добычи. На голове имелась сложная система каналов боковой линии. Развитие легких давало возможность жить в водоемах с неблагоприятным кислородным режимом (обилие гниющих остатков), а при их пересыхании переползать в другие водоемы. Переползание облегчалось наличием мощных парных плавников, которые использовались и для ползания по дну водоема. Видимо, уже в середине девона от одной из пресноводных групп рипидистий отделились примитивные земноводные. В каменноугольном периоде численность и разнообразие рипидистий резко сократилось, а в начале перми они вымерли. Этому, видимо, способствовало возрастание конкуренции и прямого давления со стороны других групп рыб (целакантов, двоякодышащих и лучеперых, представители которых в каменноугольном периоде заселяют почти все типы водоемов) и особенно — примитивных земноводных; разнообразие последних резко возросло в каменноугольном периоде и они заселяли водоемы, в которых прежде господствовали рипидистии.

Отряд Целакантообразные — Coelacanthiformes

Представители этого отряда, видимо, обособились от примитивных рипидистий. У ранних целакантов мозговой череп образовывали два крупных окостенения, у поздних — развивались лишь отдельные окостенения и сохранялся хрящ. Хоаны отсутствуют. Хвост дифицеркальный, с дополнительной средней лопастью. Плавники с мощными, но довольно короткими основаниями и удлиненными лопастями. Плавательный пузырь развит слабо. Развивались в пресных водоемах, а к концу палеозоя широко распространились и по морям. Позднее их численность и разнообразие уменьшились. Видимо, сказалось воздействие лучеперых рыб, в триасе распространившихся по

всем водным биотопам и начавшим их успешное освоение. В юре и мелу остатки целакантов еще встречаются, но в более поздних слоях не обнаружены. Поэтому они считались полностью вымершей группой.

В 1938 г. у берегов Южной Африки была поймана неизвестная рыба (см. рис. 75), которую зоолог Дж. Л. Б. Смит определил как целаканта и назвал *Latimeria chalumne* Smith (в честь хранительницы музея Куртенэ-Латимер, обнаружившей рыбу в улове тральщика; видовое название дано по речке Халумне, близ устья которой ее поймали). Оказалось, что латимерии живут в водах у Коморских о-в (северная часть Мозамбикского пролива, между Мадагаскаром и Африкой) на глубинах до 300 м. Эти крупные малоподвижные рыбы темной серо-голубой окраски ведут придонный образ жизни и питаются, вероятно, рыбами. Мощный хвост позволяет делать резкие броски на приближающуюся добычу, а сильные подвижные парные плавники помогают проползать среди камней на дне. Численность латимерий, видимо, невелика: несмотря на специальные усилия, за 1951—1972 гг. было поймано только около 70 экземпляров, каждая длиной 1,0—1,8 м и массой 19,5—95 кг.

По морфологическим особенностям латимерия, видимо, мало отличается от ископаемых целакантов мезозоя. Хорошо развитая хорда имеет толстую, плотную и эластичную волокнистую оболочку. Мозговой череп состоит из двух отделов, соединенных друг с другом своеобразным суставом. Головной мозг занимает не более $1/100$ объема мозговой коробки, заполненной в основном жироподобной массой. Плавательный пузырь, подобно легким двоякодышащих рыб, отходит от брюшной стороны начальной части пищевода, заметно редуцирован и имеет вид трубки длиной 5—8 см, переходящей в окруженный жиром тяж. В кишечнике хорошо развит спиральный клапан, а в сердце — артериальный конус. У половозрелой самки массой 78 кг в правом яичнике (левый рудиментарен) было обнаружено 19 икринок диаметром 8—9 см и массой около 300 г каждая; яйцеживородащи. Латимерия — типично реликтовый вид, ее сохранение до наших дней в ограниченном участке Мирового океана — видимо, результат стечения ряда благоприятных случайностей.

НАДОТРЯД ДВОЯКОДЫШАЩИЕ РЫБЫ — DIPNEUSTOMORPHA

У палеозойских форм двоякодышащих рыб мозговой череп окостеневал в разной степени, иногда одной сплошной костью. У современных видов хрящевые окостенения развиты слабо. Имеются внутренние поздрии — хоаны. Покровные кости черепа более многочисленны у ископаемых форм; в разной степени выражена редукция вторичных челюстей. Череп аутостиличный. Зубы обычно сливаются в две-три пары мощных зубных пластинок. Хорда сохраняется в течение всей жизни и окружена плотной эластичной оболочкой. Развиваются верхние и нижние (гемальные) дуги, у некоторых ископаемых форм были слабо развитые тела позвонков. Скелет парных плавников бисериального типа (с. 216). В эволюции отчетливо прослеживается сдвигание непарных плавников назад и слияние их с хвостовым плавником (см.

рис. 76). Чешуя космоидная или костная. У современных видов есть одно или два легких — полых выроста, соединяющихся с брюшной стороной начальной части пищевода. Намечается разделение предсердия и образование легочного круга кровообращения.

Двоякодышащие рыбы — видимо, боковая, сильно специализированная ветвь, обособившаяся от каких-то примитивных кистеперых еще в нижнем девоне. Разделяются на три отряда; известны со среднего девона. Включают значительное число вымерших видов, живших в девонском — каменноугольном периодах. В мезозойскую эру встречаются немногие виды, относимые к тем же отрядам, что и шесть ныне живущих видов, имеющих реликтовый характер распространения.

Отряд Диптеридиобразные — *Dipteridiformes*

Здесь относят вымерших двоякодышащих рыб, со среднего и верхнего девона распространенных по пресным водоемам всего земного шара. К концу палеозойской эры вымерли. Характеризуются космоидной чешуей, разной степенью окостенения мозгового черепа и большим разнообразием покровных костей, редукцией вторичных челюстей, наличием у части видов конических зубов, не слившихся в зубные пластинки, присутствием зачатков тел позвонков, самостоятельностью непарных плавников. Видимо, жили в богатых водной растительностью водоемах, питаясь малоподвижными животными и растениями. У палеозойских форм, вероятно, уже было легочное дыхание и — хотя бы у части видов — способность впадать в состояние своеобразной спячки при пересыхании водоемов (ископаемые «коконы» находили в пермских отложениях).

Отряд Рогозубообразные, или Однолегочные, — *Ceratodiformes*

Мозговой череп хрящевой, с незначительными окостенениями. Покровные кости немногочисленны. Вторичных челюстей нет. Зубные пластинки с небольшим числом толстых слабо бугорчатых гребней. Парные бисериальные плавники хорошо развиты. Имеется только одно легкое со слабо ячеистой внутренней стенкой. Чешуи костные, крупные. Видимо, обособились от диптеридий еще в конце девона, но наиболее древние остатки известны лишь из нижнего триаса. В мезозойскую эру встречались во всех континентальных водоемах; описано много ископаемых видов.

Сейчас живет только один вид — рогозуб — *Neoceratodus forsteri* (см. рис. 76, E). Он встречается в небольшом районе Западной Австралии. Достигает длины до 1,5 м и массы свыше 10 кг. Живет в реках с медленным течением, заросших водной и надводной растительностью. Период засухи, когда реки мелеют, переживает в сохранившихся ямах с водой. Периодически, каждые 40—50 мин, всплывает, с шумом выдыхает воздух из легкого и, сделав вдох, опускается на дно. При полном высыхании ямы погибает. Питается, медленно передвигаясь у дна и поедая беспозвоночных; в кишечнике обычно много мелко

Истертых растительных остатков, но, как полагают, растительность переваривается плохо. Крупная, до 6—7 мм в диаметре икра откладывается на водные растения. Через 10—12 дней вылупляется малек, имеющий большой желточный мешок. Дышит он жабрами и обычно лежит на дне, лишь изредка перемещаясь на короткое расстояние. После рассасывания желточного мешка становятся более подвижными и держатся по заводям, питаюсь нитчатыми водорослями. Грудные плавники появляются на 14-й день после вылупления (вероятно, с этого времени начинает функционировать легкое); брюшные — примерно через 2,5 месяца. Рогозубов энергично истребляли из-за вкусного мяса; ловлю облегчала малая подвижность рыб. Сейчас рогозубы находятся под охраной; предпринимаются попытки реакклиматизации их в других водоемах Австралии.

Отряд Двулегочнообразные — *Lepidosireniformes*

Мозговой череп хрящевой, с незначительными окостенениями. Покровные кости немногочисленны. Вторичных челюстей нет. Зубные пластинки с острыми режущими гребнями. Кости жаберной крышки заметно редуцированы. Парные плавники имеют вид длинных щупалец; их скелет образован только расчлененной центральной осью. Мелкие циклоидные чешуи глубоко погружены в кожу. Легкие — парные, слабо ячеистые. Развитие с метаморфозом: у личинок развиваются кожные наружные жабры, исчезающие с началом функционирования легких. Как и однолегочные, видимо, обособились от каких-то диптеридий еще в конце девона — начале каменноугольного периода. Немногочисленные ископаемые остатки обнаружены в пермских отложениях США и на Русской платформе. Сейчас встречаются пять видов, относимых к двум родам.

Четыре вида р. *Protopterus* живут в Центральной Африке. Самый крупный вид достигает длины до 2 м, самый мелкий — лишь 30 см. Тело удлинненное (см. рис. 76). Живут на разливах рек и во временных озерах, встречаются и в постоянных водоемах. Ведут сумеречный и ночной образ жизни, довольно активны. Питаются разнообразной животной пищей: червями, моллюсками, земноводными, рыбами. Плавают, змееобразно изгибая тело, или ползают среди водной растительности. В коже плавников, особенно грудных, многочисленны вкусовые почки: как только плавник касается съедобного предмета, рыба разворачивается и хватает добычу. По временам поднимаются на поверхность, заглатывая через ноздри атмосферный воздух в легкие.

При подсыхании водоема, когда уровень воды снижается до 5—10 см, протоптерус роет нору. Грунт захватывается ртом, измельчается и выбрасывается наружу через жаберные щели. Выкопав вертикальный ход, рыба расширяет его конец в камеру (рис. 97), в которой и размещается, резко перегнув тело и выставив кверху голову. При падении уровня воды грунт закрывает вход в нору, а рыба движениями головы изнутри уплотняет эту пробку. У крупных рыб камера располагается на глубине до полуметра. За счет затвердения кожной слизи вокруг рыбы образуется плотно прилегающий к коже кокон (толщина

его стенок всего 0,05—0,06 мм); в верхней части кокона образуется тонкая трубочка, по которой воздух проникает к голове рыбы. В таком состоянии рыба остается до следующего периода дождей, около 6—9 месяцев (в эксперименте в лабораторных условиях рыба находилась в спячке свыше четырех лет и благополучно проснулась).

В период спячки резко снижается интенсивность обмена. Энергетическим резервом служит, видимо, не только жир, но и мускулатура. При 6-месячной спячке рыба теряет до 20% первоначальной массы. Продукты азотистого обмена в период активной жизни выводятся из

организма преимущественно в виде аммиака, а при впадении в оцепенение превращаются в мочевины, менее токсичную по сравнению с аммиаком, и не выводятся, а накапливаются, составляя к концу спячки 1—2% массы рыбы; механизмы, обеспечивающие устойчивость организма к таким высоким концентрациям мочевины, еще не выяснены. При заполнении водоемов в период дождей грунт постепенно размокает, вода заполняет воздушную камеру, и рыба, прорвав кокон, высовывает голову, вдыхая воздух через каждые 5—10 мин, а через несколько часов, когда вода покроет дно водоема, покидает нору. Вскоре мочевина выводится наружу через жабры и почки.

В период спячки происходит формирование половых продуктов. Через месяц-полтора после выхода из спячки начинается размножение. Самец на дне водоема среди зарослей растительности роет подкожнообразную нору с двумя входами, на дно которой самка откладывает до 5 тыс. икринок диаметром 3—4 мм. Через 7—9 дней из яиц вылупляются личинки, имеющие большой желточный мешок и 4 пары перистых наружных жабр. При помощи специальной цементной железы личинки прикрепляются к стенкам гнездовой норы. Весь период инкубации и первые недели жизни личинок самец находится около гнезда и активно его защищает, бросаясь даже на приблизившегося человека. Через 3—4 недели желточный мешок полностью рассасывается, редуцируется пара наружных жабр (остальные рассасываются медленнее), и личинка покидает нору, начиная активно питаться. При необходимости она поднимается к поверхности для заглатывания атмосферного воздуха. Способность зарываться в грунт при засухе, образовывать кокон и впадать в спячку личинки приобретают при длине 4—5 см. Протоптерусы местами имеют промысловое значение: мясо их вкусное.

В бассейне Амазонки живет единственный вид рода — американский чешуйчатник, или лепидосирен, — *Lepidosiren paradoxa* (см.

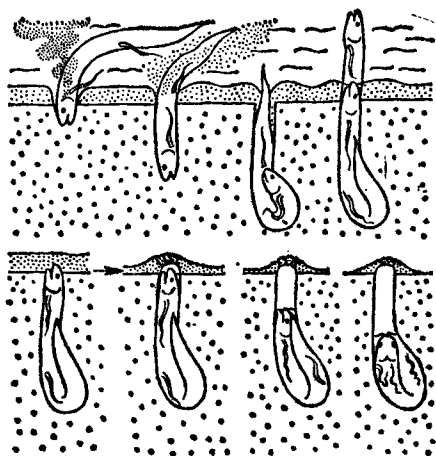


Рис. 97. Зарывание протоптеруса в грунт при высыхании водоема

рис. 76). По сравнению с протоптерусами тело его еще более удлиненное, достигает 1,2 м длины, парные плавники короткие. Живут преимущественно во временных водоемах, заливаемых водой в период дождей и разливов. Питаются разнообразной животной пищей, особенно моллюсками; видимо, поедают и растения. В период интенсивного питания в межмышечных перегородках накапливается значительное количество жира. При недостатке кислорода в воде заглатывают воздух, используя наряду с жабрами и легочное дыхание. При обсыхании водоема роют на дне нору, в которой устраиваются так же, как протоптерусы, забивая вход пробкой из грунта. Кокон у лепидосирена не образуется и тело спящей рыбы окружено слизью, увлажненной грунтовыми водами. Основой энергетического обмена в период спячки служат запасы накопленного жира.

Через 2—3 недели после выхода из спячки (после заполнения водоема водой), рыбы приступают к размножению. Самец роет вертикальную нору, иногда горизонтально загибающуюся к концу. Некоторые норы достигают 1,5 м длины и 15—20 см ширины. В конце норы рыба затаскивает листья и траву, на которые самка выметывает икринки диаметром 6—7 мм. Самец остается в норе, охраняя икру и вылупившуюся молодь. В это время на его брюшных плавниках развиваются обильно снабженные капиллярами ветвящиеся кожистые выросты длиной 5—8 см. Предполагали, что эти выросты способствуют насыщению воды в гнездовой камере кислородом. Другие ихтиологи считают, что эти выросты компенсируют невозможность использования легочного дыхания в норе. После периода размножения эти выросты рассасываются. Слизь, выделяемая кожей самца, обладает коагулирующим действием и очищает воду гнезда от мути. Вылупившиеся из икринок личинки имеют 4 пары сильно ветвящихся наружных жабр и цементную железу, при помощи которой они прикрепляются к стенкам гнезда. Примерно через полтора месяца после вылупления (при длине 4—5 см) личинки оставляют нору, начинают активно питаться и могут дышать легкими, при этом наружные жабры рассасываются. Местное население ценит вкусное мясо лепидосирена и интенсивно истребляет этих рыб.

ПОДКЛАСС ЛУЧЕПЕРЫЕ — АСТИНОПТЕРЫГИИ

Этот подкласс объединяет большинство ныне живущих рыб — примерно 20 тыс. видов; представители именно этого подкласса населяют водоемы всех типов: от многокилометровых глубин океана и соленых озер до ручьев и подземных источников.

Чешуя ганоидная или костная — циклоидная или ктеноидная. У немногих видов чешуи, сливаясь, могут образовывать костные пластинки; у части видов кожа голая (редукция чешуи). Хорошо развитая хорда в плотной оболочке сохраняется лишь у немногих представителей древних групп; обычно развиваются амфицельные костные позвонки. Мозговой череп древних лучеперых окостеневал сплошной коробкой или двумя окостенениями; у современных групп он может оставаться хрящевым или в нем образуются более десятка костей. В покровных костях черепа отсутствует чешуйчатая кость. Череп

гиостилический. Хоан нет. Хвост гетероцеркальный у древних и гомоцеркальный у более молодых групп. Внутренний скелет парных плавников не имеет центральной оси и образован радиально расположенными элементами. Лопасты парных и непарных плавников поддерживаются костными лучами — лепидотрихиями, отсюда и название подкласса — лучеперые. Артериальный конус в сердце есть лишь у представителей древних групп; у костистых рыб от артериального конуса остаются лишь два клапана, одновременно развивается утолщение стенок начальной части аорты — луковица аорты. Спиральный клапан кишечника исчезает, сохраняясь в редуцированном виде лишь у древних групп, а кишечник удлиняется. Клоака отсутствует; кишечник открывается наружу анальным отверстием. Как вырост спинной части пищевода развивается гидростатический орган — плавательный пузырь; у немногих видов вторично редуцируется.

Ископаемые остатки лучеперых обнаружены в пресноводных отложениях среднего девона в разных районах Европы и Азии; в каменноугольном периоде и в перми жили уже во всех водоемах земного шара. Длительная эволюция, продолжавшаяся не менее 320—350 млн. лет и сопровождавшаяся широкой морфологической и экологической адаптивной радиацией, привела к большому разнообразию лучеперых. Система подкласса сложна и в полной мере не выяснена. В подкласс чаще включают 10—12 надотрядов (из них один — только с вымершими формами), объединяющих 35—60 отрядов¹ (10—16 отрядов включают только вымершие формы). Родственные отношения между группами выяснены недостаточно.

НАДОТРЯД ПАЛЕОНИСКИ — PALAEONISCI

Чешуя ганоидная. Тел позвонков нет или они зачаточны. Мозговой череп окостеневал сплошной коробкой или местами; многочисленны покровные кости черепа. Верхнечелюстная кость плотно соединена с наружной крыловидной и предкрышечной костями. Хвостовой плавник гетероцеркальный и его верхняя лопасть покрыта ганоидной чешуей. Форма тела разнообразная (см. рис. 77); размеры мелкие и средние. Встречаются со среднего девона; в каменноугольном периоде и в перми распространены почти повсюду. Эта группа лучеперых рыб палеозоя играла важную роль во всех континентальных и многих морских биоценозах. С конца перми начинает угасать и в начале мелового периода палеониски вымирают. От палеонисков возникли все остальные группы лучеперых рыб, хотя родственные отношения отрядов ископаемых палеонисков (их выделяют 7—11) с современными лучеперыми еще не ясны.

НАДОТРЯД ГАНОИДНЫЕ — GANOIDOMORPHA

Прямые потомки палеонисков. Возможно, что ганоидные — сборная группа, отдельные отряды которой обособлялись от разных групп палеонисков. Ископаемые остатки известны с перми, в мезозойскую

¹ Некоторые систематики выделяют до 100—120 отрядов лучеперых рыб.

эру разнообразие групп и число видов резко возрастает, но уже с мела начинается вымирание и угасание многих групп. Одновременно начинается расцвет и бурная эволюция других групп лучеперых, объединяемых под сборным названием костистых рыб — Teleostei. Кроме 4 отрядов ганоидных рыб, небольшое число видов которых живет и в наше время, имея типичные реликтовые ареалы, выделяют до 5—7 отрядов, представленных вымершими формами.

Чешуя ганоидная (редко) или костная циклоидная; иногда слившиеся чешуи образуют костные пластинки. Тела позвонков зачаточные, но у некоторых групп — вполне сформированные и окостеневшие. У древних представителей мозговой череп окостеневал сплошной коробкой, но у более молодых групп (включая и ныне живущие формы) остается хрящевым либо в нем развиваются многочисленные окостенения. Хвостовой плавник гетероцеркальный или с переходами к гомоцеркальному. В сердце есть артериальный конус, у некоторых групп редуцирующийся. В кишечнике сохраняется в разной степени редукции спиральный клапан. Развивается плавательный пузырь (у некоторых форм вторично редуцируется).

Отряд Осетрообразные — Acipenseriformes

Представители этого отряда раньше объединялись в группу хрящевых ганоидов — Chondrostei. Среди ныне живущих лучеперых рыб выделяются большим числом архаичных черт строения. На верхней лопасти гетероцеркального хвоста есть ганоидные чешуи; у части видов мелкие чешуи есть по всему телу; из слившихся чешуй образуются имеющие сложный рельеф крупные костные пластинки — жучки, расположенные на теле пятью правильными продольными рядами. Сохраняется хорошо развитая хорда в плотной оболочке; тел позвонков нет (их зачатки были у некоторых ископаемых форм), но развиваются хрящевые верхние и нижние (гемальные) дуги. Мозговой череп окостеневал целиком хрящевой (у ископаемых триасовых форм окостеневал). Бслец или менее развито вытянутое вперед рыло (рострум; его не было у древних форм). Поверх хрящевого мозгового черепа образуется панцирь из многочисленных покровных костей. Рот на нижней стороне головы, окружен мягкими губами, выдвигной. Челюстная дуга в значительной степени остается хрящевой: покровная челюстно-предчелюстная кость прирастает к небно-квадратному хрящу, зубная кость — к меккелеву хрящу. Около рта располагаются усики, покрытые чувствующими тельцами. В скелете парных плавников хорошо развиты радиалии. В верхней части жаберной крышки у многих форм сохраняется рудимент брызгальца. В сердце развит артериальный конус, а в кишечнике — спиральный клапан. Известны с триаса; видимо, никогда не были многочисленными. Сейчас живет 25 видов осетрообразных, распределяемых по двум семействам; встречаются только в северном полушарии.

Семейство осетровые — Acipenseridae объединяет три рода с 23 видами, из них 13 встречаются в наших водах. Наиболее крупные 2 вида р. *Нисо*: белуга *H. huso* живет в Черном, Азовском, Каспийском морях

и в восточной части Средиземного моря; для размножения идет во впадающие в эти моря реки; калуга *H. dauricus* населяет бассейн р. Амура и не выходит в море далее Амурского лимана. Половозрелость наступает в возрасте 9—23 лет, при длине 1,5—2 м. Отдельные особи доживают до 100 лет, достигая 5,5 м длины и массы более 1,5 т. Самка выметывает 0,5—5 млн. икринок диаметром 3—4 мм. Размножаются не каждый год.

Род осетров *Acipenser* включает 16 видов: балтийский, сибирский, амурский, североамериканский и другие осетры, севрюга, стерлядь, шип (8 видов живут в наших водах). Осетры и севрюга становятся половозрелыми в возрасте 8—18 лет, стерлядь в 3—9 лет. Плодовитость варьирует в широких пределах: самка балтийского осетра за сезон выметывает 0,8—2,4 млн. икринок, севрюга — 20—360 тыс., стерлядь — 6—140 тыс. Только стерлядь постоянно живет в реках. Остальные виды — проходные рыбы, нерестящиеся в реках на участках с галечно-каменистым дном, в сотнях и тысячах километров от устья (русский осетр и севрюга поднимались по р. Волге до г. Рыбинска). После нереста взрослые рыбы уходят вниз по течению и нагуливаются в морях или в низовьях рек и приустьевых лиманах (сибирские формы). Через 1—2 года вновь совершают нерестовую миграцию. Немногие особи осетров доживают до 30—60 лет, достигая длины 2,5 м и массы 100—120 кг; максимальная длина стерлядей 1—1,2 м при массе 16 кг.

У многих видов проходных осетровых выражены две расы: рыбы озимой расы входят в реки осенью, зимуют в них и, отнерестившись весной, скатываются в море; рыбы яровой расы входят в реки весной, нерестятся в конце весны — начале лета и сразу же уходят в море. Наличие двух рас позволяет, посменно используя нерестилища, размножаться большому числу производителей; кроме этого, озимые популяции легче достигают далеких нерестилищ в верховьях рек. Через 5—9 суток после откладки икры из нее вылупляются личинки, имеющие большие желточные мешки; после их рассасывания, на 9—10-й день жизни, молодь начинает самостоятельно питаться мелким зоопланктоном, а затем и донными беспозвоночными. Течение молодь выносит в море, где растет и живет до наступления половой зрелости. У жилых видов или популяций, т. е. тех, что постоянно живут в реках, молодь активно противодействует сносу течением и держится недалеко от нерестилищ. В реках, впадающих в Аральское море (Аму-Дарья, Сыр-Дарья) живет 3 вида лопатоносов — *Pseudoscaphirhynchus* (рис. 98) — небольшие, длиной до 30—50 см, рыбы с широким уплощенным рылом.

Семейство веслоносов — *Polyodontidae* сейчас представлено двумя видами: достигающий 2 м длины и массы 75 кг веслонос *Polyodon spatula* живет в озерах и реках бассейна р. Миссисипи, а псефур — *Psephurus gladius* — в р. Янцзы (Китай), он иногда достигает 7 м в длину.

Взрослые осетрообразные рыбы питаются донными беспозвоночными, а крупные особи — рыбой. У белуг в желудках находили даже детенышей каспийского тюленя. Веслонос — типичный планктофаг; он плывет с открытым ртом, процеживая воду через жаберные щели

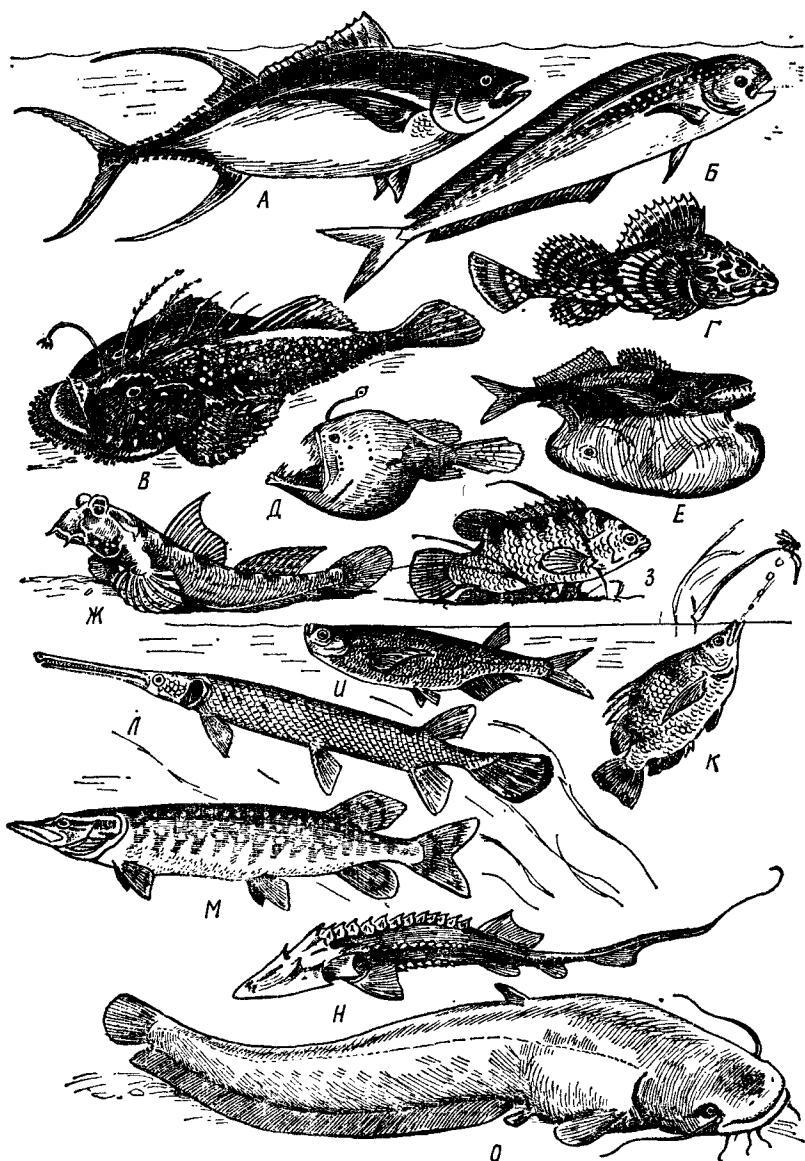


Рис. 98. Костные рыбы:

Морские нектонные рыбы — активные пловцы:
 А — желтоперый тунец — *Thunnus albacares*; Б — корнфена — *Coryphaena hippurus* (окунеобразные).
 Морские придонные рыбы: В — морской черт — *Lophius piscatorius* (удильщицеобразные), Г — рогатый бычок — *Enophrys diceraus* (скорпенообразные).
 Морские глубоководные рыбы: Д — меланоцет — *Melanocetus apogon* (удильщицеобразные); Е — хназмодон — *Chiasmodon niger*, проглотивший добычу (окунеобразные).

и удерживая планктонные организмы густой сеткой жаберных тычинок.

Осетрообразные ценятся из-за вкусного мяса и икры. Неумеренный промысел и загрязнение рек привели к тому, что их численность повсеместно резко снизилась; местами они исчезли. Основную часть мировой добычи сейчас дает промысел в СССР. Наряду с регулированием промысла в СССР в широких масштабах осуществляются рыбопроизводные мероприятия. В нижнем течении многих рек (Волга, Дон, Кура и др.) работают рыбозаводы, на которых полученная от пойманных половозрелых рыб икра искусственно оплодотворяется, инкубируется в специальных аппаратах, а молодь подращивается в бассейнах. Мальков, достигших массы 3—5 г, выпускают в реку, откуда они скатываются в море. Это позволяет поддерживать численность осетровых на промысловом уровне. Предпринимаются попытки акклиматизации: стерлядь прижилась в Печоре, а шип — в бассейне оз. Балхаш. Разрабатываются методы разведения осетровых рыб в водохранилищах и в прудах; при этом много внимания уделяется получению устойчивых гибридов (белуга × стерлядь и др.), обладающих более интенсивным темпом роста.

Отряд Многоперообразные — Polypteriformes

Тело, как панцирем, покрыто ромбическими трехслойными космоганоидными чешуями. Амфицельные позвонки окостеневают, хорошо развиты костные ребра; частично окостеневающий мозговой череп покрыт кожными костями, хоан нет; рот конечный; костных лучей, поддерживающих кожистый край жаберной крышки, нет; сохраняется рудимент брызгальца. В отличие от остальных лучеперых рыб основания грудных плавников мясisty, но их скелет своеобразен: между двумя палочковидными костями лежит хрящевая пластинка с прикрепленными радиалиями. Спинной плавник расчленен на ряд маленьких плавничков. Хвостовой плавник внешне почти равнолопастной. Есть слабо ячеистый двураздельный пузырь — легкое, как и у двоякодышащих, открывающийся на брюшной стороне пищевода. В кишечнике хорошо развит спиральный клапан, в сердце — артериальный конус. Образуется задняя полая вена. Идущая от легочного пузыря легочная вена впадает в основание печеночной вены. Своеобразные черты строения и отсутствие палеонтологических материалов оставляет положение многоперов в системе класса неопределенным; возможно, следовало бы выделять их в отдельный подкласс.

Рыбы, способные передвигаться по суше:

Ж — илестый прыгун — *Periophthalmus Koelreuteri*, З — анабас — *Anabas testudines* (окунеобразные).

Пресноводные рыбы, питающиеся летающими насекомыми: И — чехонь — *Pelecus cultratus* (карпообразные), К — брызгун — *Toxotes jaculator* (окунеобразные; сбивает насекомое каплями воды).

Речные хищные рыбы, подстерегающие добычу в засаде: Л — кайманова рыба — *Lepisosteus osseus* (панцирничкообразные), М — обыкновенная щука — *Esox lucius* (щукovidные).

Пресноводные придонные рыбы: Н — амударьинский лопатонос — *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni* (осетрообразные); О — сом — *Silurus glanis* (сомообразные)

Около 10 видов 2 родов многоперов живут в реках и озерах тропической Африки. Достигают 1,2 м длины. Предпочитают тихие заводи с обильной растительностью; день проводят у дна, «стоя» на грудных плавниках, охотиться начинают в сумерках. Поедают червей, моллюсков, мелких рыбешек. Временами поднимаются на поверхность, заглатывая воздух в «легкое». Нерестится в период дождей на разливах. Икра мелкая, до 1,3 мм в диаметре, приклеивается к подводной растительности. У вылупившейся из икры личинки хорошо развиты грудные плавники и большие перистые наружные жабры (по одной с каждой стороны). Имеют местное промысловое значение.

Отряд Амиеобразные — Amiiformes

Отряд амиеобразные и отряд панцирничкообразные (см. ниже) нередко объединяют в группу (надотряд) костных ганоидов — *Holo-stei*. Впервые появляются в перми, достигают расцвета в юре и в начале мела. В меловом периоде начинают вымирать; до наших дней дожили два рода, относимых к разным отрядам. Вымершие виды включаются в 5 других отрядов.

Костные ганоиды и обособившиеся от них костистые рыбы — *Teleostei* связаны постепенными переходами и разграничение этих групп затруднительно. Для костных ганоидов характерно наличие ганоидной чешуи (у некоторых групп, в том числе и у амиеобразных, редуцируется, заменяясь костной), меньшая степень окостенения мозгового черепа (отсутствует верхняя затылочная кость) и больший, по сравнению с *Teleostei*, набор костей в нижней челюсти; есть костные лучи, поддерживающие кожный край жаберной крышки. Хвостовой плавник слабо гетероцеркальный. Плавательный пузырь с ячеистыми стенками служит добавочным органом дыхания и открывается на спинной стороне начальной части пищевода¹.

Сейчас живет только один вид — ильная рыба — *Amia calva* длиной до 60 см, населяющая заболоченные мелководные водоемы Северной Америки. Тело покрыто костной крупной циклоидной чешуей. Позвоночный столб образован окостеневшими амфицельными позвонками. В сердце сохраняется редуцированный артериальный конус, а в кишечнике — слабо развитый спиральный клапан. Активный хищник, поедающий рыб и различных беспозвоночных. При недостатке кислорода в воде поднимается на поверхность, заглатывая воздух. К началу нереста на мелководье среди подводной растительности самец строит гнездо — блюдцеобразную чашу из растительных остатков диаметром до 40—60 см. Самка откладывает туда 20—70 тыс. икринок, из которых через 8—10 дней вылупляются мальки, прикрепляющиеся при помощи цементного органа к стенкам гнезда. Самец охраняет гнездо с икрой и мальками. Примерно через 10 дней после вылупления у мальков рассасывается желточный мешок, они оставляют гнездо и, плавая стайкой, активно охотятся. Несколько месяцев

¹ Не смешивать с легкими многоперов, двоякодышащих и кистеперых рыб, представляющих вырост брюшной стенки пищевода.

самец держится около стайки молоди, охраняя ее. Достигнув длины 10 см, молодежь переходит к одиночному образу жизни. Промысловое значение невелико. В некоторых водоемах истребляется как хищник, снижающий численность ценных видов.

Отряд Панцирнкообразные — *Lepisosteiformes*

Известны с верхнего мела. Сейчас 6—7 видов одного рода панцирников или панцирных щук *Lepisosteus* населяют озера, реки и их приустьевые пространства в Северной и Центральной Америке и на о. Куба. Удлиненное тело покрыто плотным панцирем из подвижно сочлененных ганоидных чешуй. Слой ганоида покрывает покровные кости головы. Челюсти вытянуты (рис. 98) и несут мощные зубы; челюстной сустав впереди глаза. Ноздри и обонятельные мешки расположены на конце рыла. В сердце есть артериальный конус, в кишечнике — спиральный клапан. Некоторые виды достигают 3—4 м длины и массы свыше 150 кг. Хищники, питающиеся преимущественно крупными рыбами; добычу обычно подкарауливают. При недостатке кислорода в воде поднимаются к поверхности и заглатывают воздух в ячеистый плавательный пузырь. Нерестятся на прогретых мелководьях. При этом самку сопровождают 3—4 более мелких самца. Мелкая икра приклеивается к подводным предметам. Молодь питается различными беспозвоночными; достигнув длины 4—5 см, переходят на питание молодью других видов рыб. Местами имеют промысловое значение.

КОСТИСТЫЕ РЫБЫ — TELEOSTEI

Как указывалось ранее (с. 171), остальные лучеперые рыбы распределяются по 8—10 надотрядам. Ранее они объединялись в группу костистых рыб — *Teleostei*, но сейчас этой группе не придают определенного таксономического ранга, предполагая, что надотряды, входящие в эту группу, могли произойти от разных предков — костных ганоидов. Общими признаками костистых рыб служат костные чешуи (ганоидные были у некоторых вымерших), большая степень окостенения мозгового черепа (обычно есть верхняя затылочная кость), меньшее число костей в нижней челюсти (обычно 3), развиты костные лучи, поддерживающие кожистый край жаберной крышки. Хвостовой плавник гомоцеркальный. Артериальный конус редуцирован и функционально заменен луковицей аорты. В кишечнике отсутствует спиральный клапан. Плавательный пузырь лишен ячеистости на внутренних стенках; он связан каналом со спинной поверхностью начальной части пищевода; в онтогенезе эта связь может исчезать; у части видов плавательный пузырь вторично редуцируется.

Костистые рыбы впервые появляются в среднем триасе, в мелу становятся уже многочисленными, а с кайнозойской эры распространяются повсеместно, образуя необычайное многообразие форм (больше 90% ныне живущих видов рыб). Надотряды клюпеоидных, арваноидных, ангвиллоидных, циприноидных и атериноидных рыб прослеживаются уже с нижнего мела (из отложений, имеющих возраст более 100 млн.

лет). Это, видимо, менее специализированные группы, сохранившие древние черты организации: брюшные плавники располагаются в районе анального отверстия, спинной плавник один (если их два, то второй обычно не содержит костных лучей — «жировой» плавник); в плавниках нет нерасчлененных колючих лучей (кроме некоторых карповых и сомовых); плавательный пузырь в течение всей жизни сохраняет связь с пищеводом. В меловом периоде появляется надотряд паракеркоидных, намечающий переход к более молодым надотрядам перкоидных и батрахоидных, которые появились в верхнем мелу (примерно 70—80 млн. лет назад) и очень бурно эволюировали в кайнозойскую эру. Широкая морфологическая и экологическая дивергенция особенно характерна для надотряда перкоидных, включающего 10 отрядов, 50 подотрядов и более 225 семейств. Для большинства этих групп характерно перемещение брюшных плавников вперед к голове, наличие в парных и непарных плавниках острых нерасчлененных колючих лучей, спинных плавников чаще два, жировых плавников не бывает; плавательный пузырь теряет связь с пищеводом.

НАДОТРИД КЛЮПЕОИДНЫЕ — CLUPEOMORPHA

Надотряд включает 6 отрядов — около 1200 видов, распределяемых по 20—22 подотрядам и 50—55 семействам. Предки описаны из среднего триаса. Чешуя циклоидная (есть исключения). Костные лучи плавников расчлененные, мягкие. Спинной плавник один, у некоторых групп есть маленький жировой плавник. В мозговом черепе много хряща.

Отряд Сельдеобразные — Clupeiformes

У представителей сельдеобразных сжатое с боков серебристое тело покрыто легко опадающей чешуей. Нет боковой линии прободенных чешуй. Зубы мелкие или отсутствуют. В большинстве стайные пелагические рыбы, населяющие моря всего земного шара; большее разнообразие видов свойственно тропикам. Встречаются проходные формы (живут в море, для размножения уходят в реки); немногие виды пресноводные. Более 300 видов в 4 семействах. Имеют большое промысловое значение.

В семействе сельдевые — Clupeidae примерно 190 видов. В Северной Атлантике и прилегающих морях Ледовитого океана широко распространена норвежская сельдь *Clupea harengus*; длина достигает 36—40 см. Живут до 20—25 лет, становясь половозрелыми в 5—7 лет. Ежегодно самка выметывает 14—70 тыс. икринок. Размножение идет вблизи берегов Норвегии, Исландии, Гренландии, Канады. Отнерестившиеся стаи уходят в море для откорма, проходя 10 км и более в сутки, проникают далеко на север. Балтийская форма этой сельди, известная под названием салаки, становится половозрелой в возрасте 2—3 лет при длине 13—15 см. Дает около половины улова в Балтийском море. Европейский шпрот — *S. sprattus* встречается большими стаями от Норвегии и Балтики до Средиземного и Черного морей. На четвертом году жизни рыба достигает длины 12—15 см. Осенью

жир составляет 12—15% массы тела. Добывается в больших количествах. Важный корм для многих видов крупных рыб.

В Черном и Каспийском морях живет проходная сельдь чернопинка — *Caspiolosa kessleri* длиной до 50 см. Половозрелыми становятся в 3—4 г. Перед нерестом жир может составлять 6—18% массы тела. На нерест идут в реки, проходя иногда в сутки до 30—70 км; до строительства плотин поднимались по Волге на 2—3 тыс. км. После нереста часть производителей погибает, другие скатываются в море и после нагула в следующем году вновь размножаются. Самка выметывает 135—310 тыс. икринок. Икра и вылупившиеся личинки постепенно сносятся течением и молодь в конце концов попадает в море. В Азовском, Черном и Каспийском морях живут 4 вида тюлек (килек) р. *Clupeonella*. Многочисленны и служат кормом многих ценных рыб, в том числе и сельдей. Могут накапливать большое количество жира (6—19% массы тела). Интенсивно промышляются. Широко применяется лов на свет: стаи тюлек ночью привлекаются к судну слущенной в воду мощной лампой и через шланги засасываются насосами.

Семейство анчоусовые — *Engraulidae* включает до 100 видов мелких стайных рыб, распространенных главным образом в теплых водах. Ведут пелагический образ жизни, питаются планктоном. От сельдевых отличаются большими размерами ротового отверстия. Хамса, или европейский анчоус, — *Engraulis encrasicolus* стаями зимует в Черном море вблизи берегов на глубинах с температурами около 8° С. Весной поднимается в поверхностные слои воды и начинает усиленно питаться. Значительные массы через Керченский пролив проникают в Азовское море. Летом широко рассеиваются по Черному и Азовскому морям, кормятся и нерестятся (половозрелы в возрасте около года). Плодовитость 20—25 тыс. икринок, выметываемых 3—4 порциями. К осени молодь уже достигает 3—7 см. Молодняк и окончившие размножение взрослые особи уходят из Азовского моря и концентрируются в местах зимовок на Черном море. В это время запасы жира составляют 23—28% массы тела. Продолжительность жизни не выше 3 лет (при длине 10—12 см). Ценный корм многих рыб: крупных сельдей, скумбрий, судаков и др. Важный объект промысла.

Отряд Лососеобразные — *Salmoniformes*

Отряд разделен на 8—9 подотрядов, включающих 28—30 семейств примерно с 400 видами. Близки к сельдеобразным. Боковая линия образует полоску прободенных чешуй. В мозговом черепе много хряща. У многих видов есть жировой плавник (есть у всех лососевидных фауны СССР). Морские (некоторые — глубоководные), проходные и пресноводные.

В подотряд лососевидные входят два семейства — лососевые и хариусовые — ценные промысловые рыбы, славящиеся прекрасным мясом и (часть видов) «красной» икрой. Проходные и пресноводные рыбы северного полушария. Наибольшее промысловое значение имеют проходные тихоокеанские лососи р. *Oncorhynchus*. Рыбы растут и нагуливаются, мигрируя по северной части Тихого океана. Половозрелость

наступает в возрасте 2 лет при длине 50—60 см у горбуши — *O. gorbuscha*, в 3—5 лет при длине в 70—90 см и массе 5—10 кг у кеты — *O. keta*, в 4—7 лет при длине до метра и массе иногда свыше 25 кг у чавычи — *O. tshawytscha* и т. п. В это время плотными стаями рыбы движутся к побережьям, заходят в реки (обычно лишь в ту, в которой данная особь вылупилась из икры), поднимаясь вверх до участков с галечным грунтом и быстрым течением. Кета по Амуру и Уссури проходит до 1200 км, а чавыча по р. Юкон — даже до 4000 км, проплывая по 50 км в сутки. В реках не питаются; запасы жира снижаются с 8—10 до долей процента, сжимается кишечник, мышцы становятся дряблыми и водянистыми, но в этот период идет созревание половых продуктов. В это же время у рыб появляется брачный наряд: изменяется окраска, у самцов увеличиваются и искривляются челюсти, вырастают горб.

На нерестилище самка, становясь головой против течения и резко изгибая тело, разбрасывает гальку, вырывая яму глубиной 30—40 см и длиной до 1—2 м и затем выметывает в ямку крупную икру (диаметром до 7—9 мм; плодovitость невысока: 1,5—4,5 тыс. икринок на самку, лишь у чавычи до 14 тыс.), а находящийся рядом самец поливает ее молоками. Затем самка засыпает икру галькой, насыпая над ямой бугор и до 10 дней его охраняет, отгоняя других готовящихся к нересту самок; затем истощенная самка погибает. Гибнут после нереста и самцы. Таким образом, все тихоокеанские лососи размножаются только один раз в жизни (моноциклическое размножение). Инкубация продолжается 100—130 дней. Часть икры еще при откладке выносится течением из ямы и поедается другими рыбами. Часть бугров раскапывают подошедшие позже рыбы. В холодные годы часть икры гибнет от промерзания. Вышедшие из икринок личинки до рассасывания желточного мешка (60—90 дней) остаются в гнезде, прячась между галькой. В это время они начинают питаться, поедая мышечные волокна погибших после нереста взрослых рыб, личинок хирономид и других мелких донных беспозвоночных. Покинув гнездо, молодые рыбки или сразу, или через некоторое время скатываются в море и живут там до наступления половой зрелости. Затем цикл повторяется. По наблюдениям в одном из притоков Амура лишь 58% сформировавшихся у самок икринок было заложено в бугры (остальные унесены течением и съедены хищниками при нересте), осталось в буграх весной живых личинок 4% и скатилось в море мальков 1,8% (от числа икринок, бывших в яичниках самок).

В Атлантике живут лососи р. *Salmo*. Из них более известна семга — *S. salar*, достигающая 1,5 м длины и массы 38 кг. Отличаются от тихоокеанских лососей тем, что мальки дольше остаются в реках (иногда до 3—5 лет) и меньше времени проводят в море (1—3 года). После нереста значительная часть производителей скатывается в море и там вновь нагуливается; самки участвуют в размножении 2—3 раза (максимально — 5 раз). У нас они нерестятся в реках, впадающих в Белое и Баренцево моря. В некоторых реках и крупных озерах живут оседлые популяции семги (например, в Ладожском озере); темп их роста и предельные размеры мельче, чем у проходных форм. Кумжа — *S. trutta*

образует проходные формы (черноморский, каспийский лососи) и оседлые, живущие преимущественно в горных реках, ручьях и озерах с чистой, холодной, прозрачной водой; эти оседлые формы называют форелями. В бассейне Ледовитого океана обитают проходная нельма — *Stenodus leucichthys*; ее подвид — белорыбца — живет в Каспии, а нерестится в Волге и в Урале. В реках Сибири и в бассейне Амура обитает таймень — *Hucho taimen*, достигающий длины метра и массы до 60 кг. На Европейском Севере и во многих районах Сибири живут проходные и жилые виды р. *Coregonus*: ряпушки, сиви, омуль, пелядь, пыжьян, муксун. Это рыбы массой 1—2, редко 3—5 кг, с вкусным нежным и жирным мясом.

Во многих районах численность лососевых рыб подорвана перепромыслом. Местами сказалось загрязнение воды, сплав леса, строительство плотин. Для увеличения численности проводятся мероприятия по улучшению нерестилищ, по регламентации промысла. Работают и создаются новые рыбоводные заводы по инкубации икры и выпуску молоди, особенно ценных видов. Проводятся работы по акклиматизации: горбуши — на Мурмане и в Белом море, севанской форели — в оз. Иссык-Куль, пеляди — во многих озерах и т. п. Проводятся промышленные опыты по выращиванию форелей и других видов в искусственных прудах.

Семейство хариусовых включает лишь один род *Thymallus* с 5 видами, населяющими реки с быстрым течением и каменистым дном и холодные озера северного полушария.

Подотряд корюшковые — *Osmeroidei* включает 5 семейств преимущественно пресноводных и солоноватоводных рыб. Европейская корюшка — *Osmerus eperlanus* достигает длины 20 см, живет до 9 лет; встречается в прибрежных морях Европы, на нерест заходя в реки. Плодовитость — от 8 до 55 тыс. икринок. В СССР встречается в реках бассейна Белого и Балтийского морей. В этих же районах в озерах живет оседлая форма — снеток, обычно не вырастающая более 8—10 см. Плодовитость 2—14 тыс. икринок. Промышляются обе формы; соленосушенный снеток ценится как лакомство.

Подотряд щуковидные — *Esocoidei*¹, несмотря на кажущееся внешнее несходство, видимо, близок к корюшковым; пресноводные. Обыкновенная щука — *Esox lucius* (рис. 98) распространена в водоемах разных типов всего северного полушария (остальные 4 вида щук имеют ограниченные ареалы). Достигает длины 1,5 м и массы более 35 кг; достоверно определенный пока предельный возраст — 33 года (сообщения о том, что могут доживать до 100 и более лет, пока не подтверждаются). Половозрелыми становятся на 2—4-м году. Нерест весной, обычно на заливных лугах: в зависимости от размеров самка выметывает от 20 до 300 тыс. икринок. Инкубация 8—14 дней; вылупившиеся личинки длиной 6,5—7,5 мм вскоре начинают питаться мелкими ракообразными, при длине 12—15 мм захватывают более крупных ракообразных и личинок рыб, а при длине в 3—5 см питаются только молодью рыб. Добычу подкарауливают, неподвижно затаившись в зарослях.

¹ Щуковидных часто рассматривают как отряд щукообразных.

Полезны уничтожением малоценных (сорных) рыб. Имеют промысловое значение; в некоторых районах Сибири составляют до 20% уловов. В мясе всего 2—3% жира. Существуют озера, заселенные исключительно щуками: молодь поедает ракообразных, а более крупные особи питаются более мелкими щуками (канибализм).

Отряд Миктофообразные — *Mystophiformes*

Около 380 видов морских рыб, встречающихся от поверхностных вод до глубин 2000—3000 м и больше; большее число видов глубоководны. Часть видов имеет промысловое значение (светящиеся анчоусы ящероголовые, некоторые алепизавровые).

Отряд Китовидкообразные — *Cetomimiformes*

Отряд включает около 40 видов глубоководных морских рыб с слабо обызвествленным скелетом, с большой головой, крупным ртом и маленькими глазами. У большинства видов длина тела не превышает 10—20 см.

НАДОТРЯД АРАВАНОИДНЫЕ — *OSTEOGLOSSOMORPHA*

Небольшая древняя группа рыб, близкая к клюпеоидным и имеющая некоторое сходство с костными ганоидами. У некоторых видов плавательный пузырь имеет густую капиллярную сеть и даже слабые ячеистые стенки; видимо, служит добавочным органом дыхания. Пресноводные, встречаются в тропиках.

Отряд Араванообразные — *Osteoglossiformes*

Около десятка видов, населяющих заросшие водоемы тропической зоны. В водах Бразилии встречается арапаима — *Arapaima giga* длиной до 4 м и массой до 200 кг. Остальные виды много мельче.

Отряд Клюворылообразные — *Mormyriiformes*

Около 110 видов, живущих в пресных, со слабым течением водоемах тропической Африки. Часть достигает длины 1—1,5 м; тело удлинненное. В нижней части хвостовой области, видимо, у всех видов есть слабо развитые электрические органы, генерирующие вокруг рыбы электрическое поле. Его изменение при вторжении в поле любого тела воспринимается нервными окончаниями, особенно многочисленными на голове. Эта особенность обеспечивает ориентировку рыб в мутной воде а также общение между особями. Видимо, в связи с этим заметно возрастают размеры головного мозга, особенно мозжечка (рис. 99). У вида *p. Mormyrus* масса мозга может достигать $\frac{1}{80}$ массы тела, что сопоставимо лишь с развитием головного мозга у птиц и млекопитающих. Часть видов, особенно крупных, имеет местное промысловое значение.

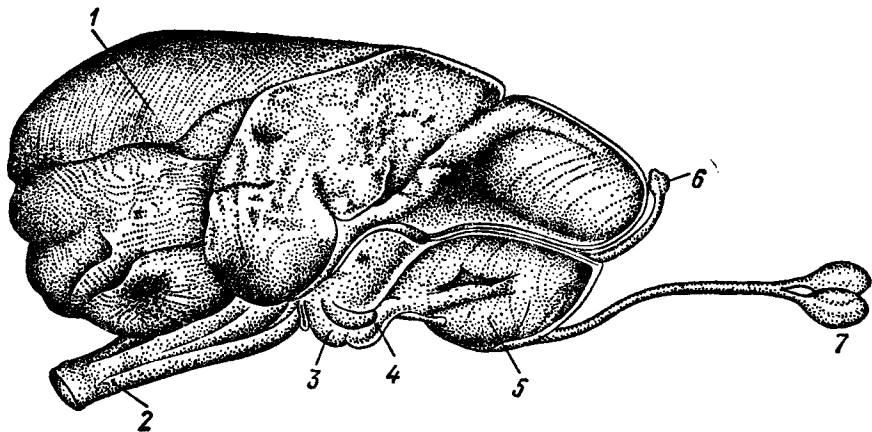


Рис. 99. Головной мозг *Mormyrus* (по Бергу):

1 — мозжечок, 2 — продолговатый мозг, 3 — гипофиз, 4 — средний мозг, 5 — полосатые тела переднего мозга, 6 — эпифиз, 7 — обонятельные доли

НАДОТРЯД АНГИЛЛОИДНЫЕ — ANGUILLOMORPHA

По ряду особенностей близки к клюпеоидным и, видимо, обособились от них; ископаемые остатки известны из верхнего мела. Тело удлинненное, угребобразное или змееобразное. Кожа голая, обильно выделяющая слизь; у части видов сохраняется рудиментарная циклоидная чешуя. Брюшные плавники у ныне живущих форм обычно отсутствуют, у части видов редуцируются и грудные плавники, а иногда редуцируются и некоторые кости черепа (часть жаберной крышки и др.). Предчелюстные кости срастаются со средней обонятельной. В позвоночном столбе до 260 позвонков. Плавательный пузырь соединяется с пищеводом; у части видов редуцируется. Включает три отряда.

Отряд Угребобразные — Anguilliformes

Свыше 350 видов, распределяемых по 20—30 семействам. Мелкие виды длиной 10—40 см, чаще — до 1—1,5 м, отдельные виды 3 м длиной и весом более 60 кг. Взрослые ведут придонный образ жизни, прячась в вырытых в илистом грунте норах или в расщелинах камней. Встречаются как на небольших глубинах, так и на глубине 2—4 км. Более многочисленны и разнообразны в тропиках. Хищники; поедают донных беспозвоночных, нападают на рыб; у многих видов челюсти вооружены мощными острыми зубами. Обезьяний угорь — *Symenhelys parasiticus* длиной до 45 см, живет на глубине 300—2000 м, нападает на крупных рыб: прогрызает стенку тела и, проникнув внутрь, постепенно выедает внутренности, а затем и мышцы жертвы.

Плодовитость у многих видов, видимо, высокая: до нескольких миллионов икринок; у части видов размножение раз в жизни. Икру выметывают в море; прибрежные виды при этом откочевывают от берегов. Развитие с превращением: из икринки выходит личинка — леп-

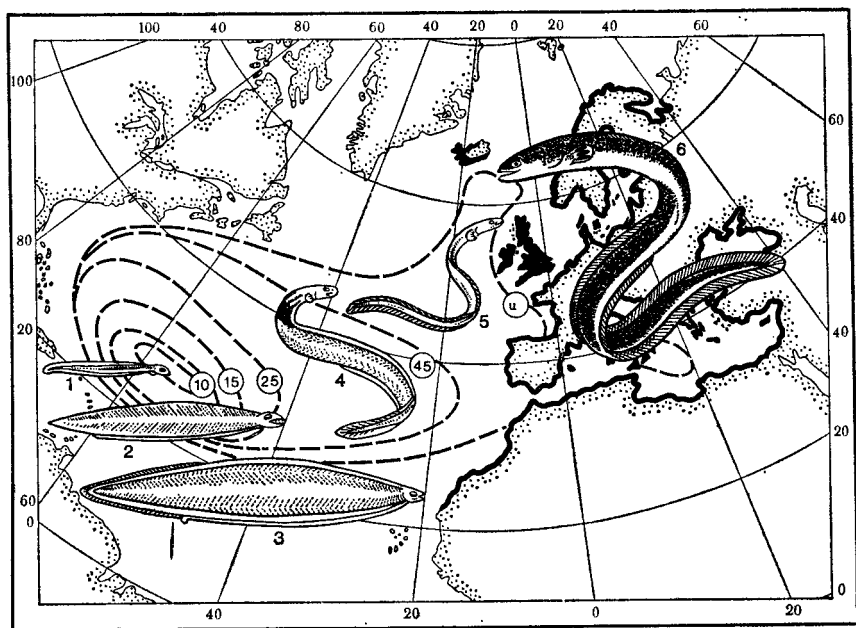


Рис. 100. Схема распределения личинок европейского угря в Атлантике (по Никольскому):

1 — только что вылупившаяся личинка, 2 — годовалая личинка, 3 — двухгодовалая личинка, 4 — личинка, начавшая превращаться в стеклянного угря, 5 — стеклянный угорь, 6 — взрослый угорь. Цифры в кружках — 10, 15, 25, 45 — области распространения личинок соответствующей длины (в мм), и — граница встреч стеклянного угря. Черным жирным контуром и черным цветом показана область распространения европейского угря.

тоцефал с маленькой головой и уплощенным с боков полупрозрачным листовидным телом (рис. 100). Личиночная стадия у некоторых видов продолжается несколько лет. Описано несколько гигантских лептоцефалов, достигавших длины 1,8 м. Полагают, что это неотенические (т. е. способные к половому размножению) личинки; некоторые ученые допускают существование и взрослых, ведущих глубоководный образ жизни (их длина должна достигать 20—30 м). Многие виды — ценные объекты промысла.

Речные угри р. *Anguilla* — проходные рыбы. Европейский угорь — *A. anguilla* живет в реках и озерах Европы от Черного до Балтийского моря. Питается беспозвоночными и мелкими рыбами. Достигнув длины 1—1,5 м и массы 1—6 кг (при этом жир составляет 19—27% массы тела), в возрасте 9—12 лет (иногда и старше) угри мигрируют вниз по рекам (в росистые ночи переползают по заболоченным низинам из озер в реки) и уходят в море. В это время начинают развиваться половые железы, увеличиваются размеры глаз, начинается дегенерация кишечника и плавательного пузыря, изменяется окраска. Нерест происходит в Саргассовом море — самом соленом и теплом районе Атлантического океана. Мигрирующие угри должны проплыть 4—7 тыс. километров,

Видимо, мигрируют в глубинных течениях, идущих от берегов Европы. После нереста взрослые рыбы гибнут.

Из Саргассова моря начинается мощное теплое течение Гольфстрим, которое постепенно подносит лептоцефалов речного угря к берегам Европы (рис. 100). В возрасте 2,5—3 лет при длине 6—9 см личинки превращаются в стеклянных угрей — маленьких угрей с полупрозрачным телом, — которые уже активно проникают в реки, во время половодий заселяют пойменные озера. Здесь они растут в течение 6—9 лет и вновь уходят, чтобы выметать икру и молоки и погибнуть. Сейчас широко практикуется массовый отлов стеклянных угрей в устьях рек Западной Европы и выпуск их в водоемы Центральной и Восточной Европы (в частности, стеклянные угри выпускались в оз. Селигер). Проводятся промышленные опыты по выращиванию стеклянных угрей в прудовых хозяйствах на искусственных кормах (отходы боен и т. п.).

Мурены *Muraenidae* (достигают 3 м длины) имеют яркую расцветку; грудные плавники отсутствуют, зубы очень мощные. Активные хищники, подстерегающие добычу в укрытиях на дне; могут быть опасны для ныряльщиков. В тропических водах разнообразие мурен необычайно велико: только из Красного моря и западной части Индийского океана описано около 120 видов.

Отряд Мешкоротообразные — *Saccopharyngiiformes*

Около 10 видов морских рыб, встречающихся на глубине 1—5 км. Гигантская пасть составляет до 20% длины тела; над ней едва заметна маленькая голова. Очень сильно изменен скелет челюстной и подъязычной дуг. Способны заглатывать добычу почти таких же размеров, как сам хищник.

Отряд Спиношипообразные — *Notacanthiformes*

Примерно 35 видов морских придонных рыб, живущих на глубинах от 300 м до 3 км. У части видов лучи спинного плавника превращаются в острые колючки. Тело угревидное.

НАДОТРЯД ЦИПРИНОИДНЫЕ — *CYPRINOMORPHA*

Два отряда циприноидных рыб объединяют свыше 4500 видов, группируемых в 55—60 семейств. Внешний облик разнообразен. Чешуя циклоидная или тело голое. Лучи плавников мягкие, но у части видов перед передним краем плавника слившиеся лучи могут образовывать толстый зубчатый шип. Плавательный пузырь сохраняет связь с пищеводом. Имеется веберов аппарат: обособившиеся участки первых позвонков превращаются в косточки, передающие изменение давления в плавательном пузыре на лабиринт внутреннего уха; в других надотрядах он не встречается (отсюда прежнее название группы — костнопузырные). Составляют примерно половину всех видов пресноводных рыб; в морях почти не встречаются. Более разнообразны в тропиках и субтропиках. Ископаемые остатки известны с мела. Вероятно, обособились от древних сельдеобразных.

Отряд Карпообразные — Cypriniformes

Объединяет свыше 3200 видов, распределяемых по 25—29 семействам трех подотрядов.

Более 1300 видов подотряда харациновидные — Characoidei живут в пресных водоемах тропической Америки и Африки. Размеры и внешний облик очень разнообразны. Представители многих видов длиной 2—5 см (среди них аквариумные рыбки — тернеции, неоны и многие другие), а наиболее крупные виды — 1—1,5 м. Часть видов имеет промысловое значение. Есть растительноядные, планктоноядные, бентосоядные и, наконец, активные хищники. Из последних в водах Южной Америки особенно известны пираньи (несколько видов 3 родов): держатся стаями, имеют мощные острые зубы, местами опасны и для человека.

Около 50 видов рыб с удлинненным угреобразным телом включают в подотряд гимнотовидные — Gymnotoidei, или электрические угри; населяют пресные водоемы Южной Америки. Имеют электрические органы. У достигающего 2—3 м длины электрического угря *Electrophorus electricus* лежащие по бокам тела лентовидные электрические органы составляют почти $\frac{1}{3}$ массы рыбы и могут генерировать разряд до 400—650 В, но сила тока, видимо, не превышает 1 А. Такие разряды рыба генерирует при защите и при нападении на добычу. Кроме того, у электрических угрей имеются добавочные низковольтные электрические органы, генерирующие до 20—30, а при возбуждении до 50 импульсов в 1 с; создаваемое ими электрическое поле используется для локации; в связи с развитием электролокации зрение с возрастом ухудшается. В ротовой области есть участки, необычайно богатые капиллярами: при недостатке кислорода в воде рыбы периодически поднимаются к поверхности и захватывают ртом воздух. Видимо, охраняют молодь, пока она не достигнет 10—12 см длины.

Подотряд карповидные — Cyprinoidei в 5—6 семействах объединяет около 1800 видов. На челюстях зубов нет. На последней жаберной дуге расположены глоточные зубы, имеющие сложное строение и не только облегчающие проглатывание добычи, но у ряда видов и перетирающие ее (рис. 101). Рот выдвигающийся, у некоторых видов окруженный

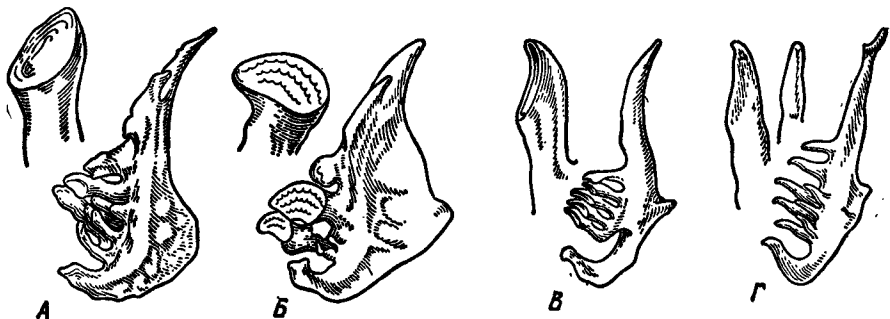


Рис. 101. Типы глоточных зубов у карповых рыб (по Никольскому):

А — аральский усач; Б — сазан; В — лещ; Г — жерех

усиками. Населяют пресные и солоноватые водоемы разных типов. Размеры от 5—8 до 60—80 см. Особенно велико разнообразие видов в тропических водоемах Африки и Южной Азии. В наших пресных водоемах по числу видов доминируют над другими группами рыб. Очень разнообразны по питанию: молодь почти всех видов питается зоопланктоном; подростки и взрослые особи многих видов — бентософаги, не только собирающие беспозвоночных на грунте, но и роющиеся в иле, иногда на глубине до 10 см (карась, сазан, лещ и др.); другие питаются зоопланктоном всю жизнь. Есть активные хищники, поедающие мелких рыб (жерех, голавль и др.) и травоядные формы (амур, толстолобик и др.). Икра разных типов: плавающая, оседающая на водную растительность, откладываемая на песчаное дно на перекатах. Самки горчаков — *Rhodeus sericeus* при помощи длинного трубчатого яйцеклада откладывают икринки в мантийную полость крупных двустворчатых моллюсков.

Многие виды составляют основу промысла в пресных водоемах. Особенно следует отметить воблю, живущую в опресненных участках Каспия, — проходную форму плотвы — *R. rutilus*, сазана — *Cyprinus carpio*, леща — *Abramis brama*, жереха — *A. aspius*. Мелкие виды — пескари *Gobio*, вьюны — *Cobitis*, *Misgurnus*, верховки — *Leucaspis* — служат кормом крупным промысловым видам. Выведенные культурные породы сазана (зеркальный и другие карпы), а также белый амур — *Ctenopharyngodon idella* и толстолобики — *Hypophthalmichthys molitrix* и *Aristichthys nobilis* разводятся в рыбопроизводных прудах; последние три преимущественно растительноядных вида используются в южных оросительных системах для предотвращения их зарастания. Примерно за тысячу лет одомашнивания и последующей селекции серебряного карася — *Carassius auratus* в Японии и Китае выведено несколько сотен пород декоративных золотых рыбок.

Отряд Сомообразные — Siluriformes

Более 1200 видов сомообразных группируются в 27—31 семейство. Тело голое, у немногих видов в коже разбросаны костные пластинки. На челюстях расположено несколько рядов мелких зубов, а около рта — несколько пар усиков. Почти для всех видов характерна «сомовая» форма тела: широкая, слегка приплюснутая сверху голова с широким ртом, короткое вальковатое туловище и сплюснутый с боков хвостовой стебель, отороченный снизу длинным анальным плавником. В тропиках много видов, не превышающих 3—6 см длины, но встречаются и такие гиганты, как обычный в наших реках сом *Silurus glanis* (см. рис. 98), достигающий массы 300 кг при длине 3—4 м. У мелких видов, населяющих горные ручьи, развиваются присоски, у обитателей сильно заросших тропических водоемов есть добавочные органы дыхания. Некоторые тропические виды при пересыхании водоемов способны переползать в соседние или переживать засуху, закопавшись в ил (выживают, если ил сохраняет влажность; при полном высыхании погибают). У некоторых видов есть электрические органы. У электрического сома *Malapterurus electricus* (реки Западной Африки), достигающего 1 м

длины, электрический орган, видимо, представляющий преобразование кожных желез, а не мускулатуры, как у других рыб, студенистым слоем окружает все туловище и достигает $\frac{1}{4}$ массы рыбы. Может генерировать разряды напряжением до 350—400 В.

Сомовые — преимущественно хищники, подкарауливающие добычу в укрытии; другие виды поедают донных животных; наконец, есть типичные планктонояды. Наш сом поедает различных рыб, лягушек; крупные сомы хватают водоплавающих птиц. Несколько мелких, длиной до 6 см американских сомиков — настоящие паразиты: *Stegophilus* специальным присасывательным диском прикрепляются к жабрам крупных рыб и сосут кровь; *Vandellia* зубами прогрызает кожу или жабры рыбы, а острые шипы на жаберных крышках позволяют им удерживаться в ране.

Для многих свойственна забота о потомстве. Часть видов на дне водоема роют норки или устраивают примитивное гнездо, и самцы охраняют икру. Самцы некоторых видов вынашивают оплодотворенную икру во рту.

Многие виды имеют промысловое значение. Обыкновенный сом успешно разводится в прудовых хозяйствах.

НАДОТРЯД АТЕРИНОИДНЫЕ — ATHERINOMORPHA

Чешуя циклоидная. Боковая линия иногда внешне незаметна. Спинной плавник один, реже два (в первом у немногих видов появляются колючие лучи). Брюшные плавники расположены около анального отверстия (могут не развиваться). Плавательный пузырь замкнутый. Включает три отряда.

Отряд Карпозубообразные — Cyprinodontiformes

Включает около 400 видов мелких (от 2—3 до 10—15 см длиной) рыб тропиков и субтропиков. Подавляющее большинство пресноводны, немногие виды населяют прибрежные участки морей. Некоторые виды живут в горячих источниках Америки при температуре воды до 40° С и даже выше. Рот часто выдвигной; челюсти несут мелкие зубы. Питаются водными беспозвоночными. Некоторые виды разводят для уничтожения личинок комаров: например, гамбузия *Gambusia* (длина 3—5 см) акклиматизирована в южных районах СССР. Многие виды содержатся в аквариумах (гуппи, меченосцы и др.). Из девяти семейств в четырех развито яйцеживорождение: самка рождает от 2—5 до 30 и даже до 200 мальков. Несколько видов семейства слепоглазковые — *Amblyopsidae* живут в водах карстовых пещер Северной Америки; икру вынашивают в ротовой полости. Очень своеобразна четырехглазка — *Anableps tetraphthalmus* (рис. 102), живущая в лагунах Центральной Америки и достигающая 15—30 см. В поисках пищи плавает у поверхности воды. Крупные глаза сдвинуты на верх головы, и каждый глаз как бы подразделен на две части: верхний зрачок служит для воздушного, а нижний — для водного зрения. В отличие от других рыб хрусталик овальный, а не круглый, и его более уплощенная

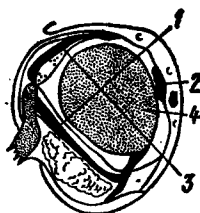
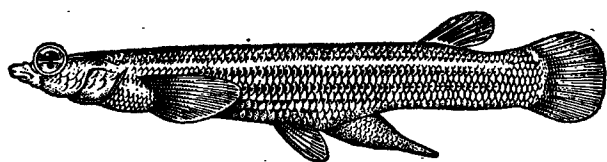


Рис. 102. Четырехглазка — *Anableps tetraphthalmus* и схема ее глаза (из Никольского):

1 — ось воздушного зрения, 2 — темная перегородка, 3 — ось водного зрения, 4 — хрусталик

часть используется для воздушного зрения. Рыба видит приближение опасности или добычи одновременно и в воздухе и в воде. Яйцеживородящи; вынашивают 2—5 зародышей, при рождении достигающих 4—6 см.

Отряд Атериообразные — Atheriniformes

Около 170 видов мелких рыб, обычно не более 15 см длины, населяющих прибрежные моря, солоноватые и пресные водоемы преимущественно в тропиках и субтропиках. Несколько видов атерин живут в Черном, Азовском и Каспийском морях. Имеют небольшое промысловое значение, служат кормом крупным рыбам. У берегов Калифорнии живет грунион *Leuresthes tenuis* длиной до 17 см. В период высоких приливов ночью рыбки подходят к самому берегу. Волны выбрасывают их на песок и сразу уносят назад. В эти мгновения рыбка успевает зарыть порцию икры в песок на глубину до 5 см. Отнерестившиеся особи уходят в море. Икринки развиваются в мокром песке, а в следующий период высоких приливов (почти через месяц) волны начинают захлестывать участки с икрой, мальки выходят из икринок и уплывают

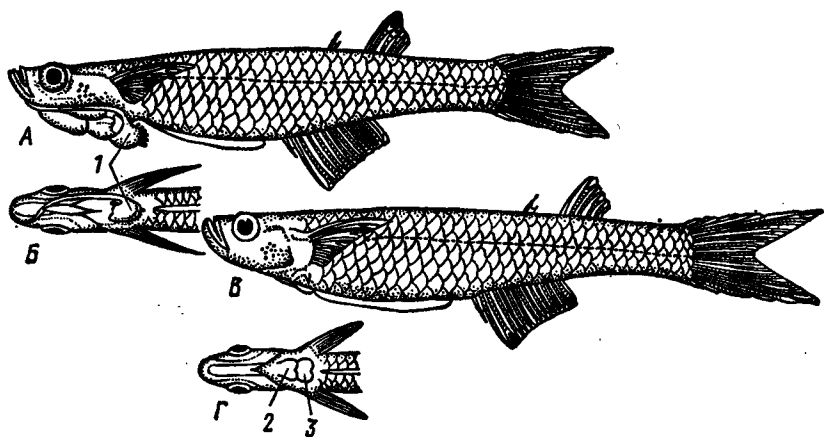


Рис. 103. Неостетус — *Neostethus amaricola* (по Бергу). А, Б — самец, В, Г — самка:

1 — приапий, 2 — анальное отверстие, 3 — половое отверстие

в море. В пресных и солоноватых водоемах Индокитайского п-ва и на Филиппинских о-вах живут мелкие, длиной около 4—5 см, рыбки двух семейств: фаллостетовые — Phallostethidae и неостетовые — Neostethidae (всего около 20 видов). У самок анальное и половое отверстия расположены на горле, впереди грудных плавников (рис. 103). У самца на нижней части головы на стебельчатом выросте расположен округлый совокупительный орган — приапий, скелет которого образован элементами плечевого и тазового поясов; анальное отверстие расположено тоже на приапии. Ничего подобного у других групп рыб не обнаружено. Несмотря на внутреннее оплодотворение, самки откладывают икринки, оболочки которых покрыты нитевидными придатками.

Отряд Саргаинообразные — Beloniformes

Около 150 видов, распространенных в теплых и умеренно теплых морях. В тропической зоне океана встречается до 60 видов летучих рыб длиной 15—50 см. Имеют удлинённые грудные и брюшные плавники; нижняя лопасть хвоста больше верхней. Очень велик плавательный пузырь. Держатся мелкими стайками, питаются различными рачками, моллюсками и мелкими рыбками в верхних слоях воды. Сами служат добычей многих крупных рыб (меч-рыбы, тунцов и др.). Уходящие от напавшего хищника летучие рыбы поднимаются на поверхность воды и скользят по ней, расправив неподвижные парные плавники и энергично работая хвостом (рис. 104); развивают скорость до 60—65 км/ч. Через несколько мгновений рыба отрывается от воды и, планируя на парных плавниках, по пологой кривой пролетает в воздухе несколько десятков метров; при благоприятных условиях (направление ветра и т. п.) крупные виды могут продержаться в воздухе

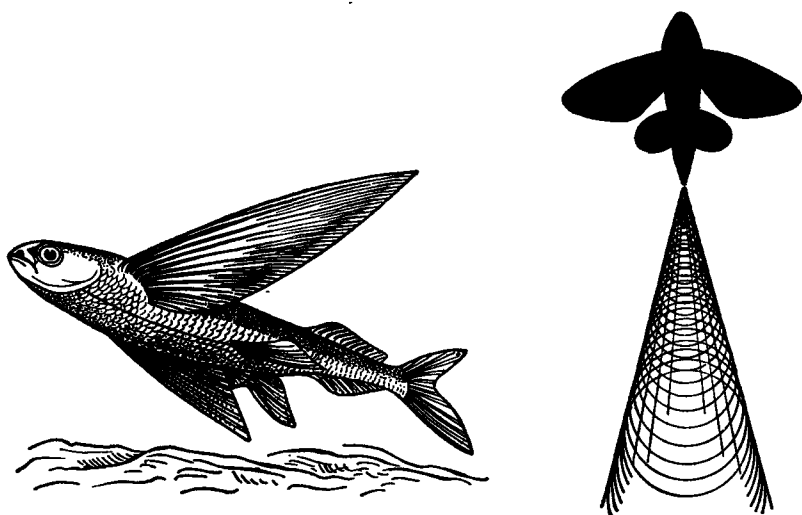


Рис. 104. Взлетающая четырехкрылая летучая рыба — *Cheilopogon pinnatibarbatus*, справа схема взлета, вид сверху (по Шулейкину)

30—40 с и пролететь до 200—400 м. Напавший хищник при этом бросает преследование. Взлетевшие летучие рыбы иногда становятся добычей морских птиц (фрегатов, альбатросов и др.), ловящих их в воздухе. Имеют небольшое промысловое значение. Преимущественно рыбой питаются сарганы длиной 60—180 см, с продолговатым телом и длинными зубастыми челюстями. Пелагическими беспозвоночными и мелкими рыбами питаются стайные макрелешуки — *Scomberesox saurus* в Северной Атлантике и сайра — *Cololabis saira* в Тихом океане. Достигают 40—45 см длины. Это важные объекты промысла. В последнее время сайру ловят преимущественно на свет: в темные ночи привлекают к рыболовному судну мощными электролампами и «подхватывают» специальными сетями.

НАДОТРЯД ПАРАПЕРКОИДНЫЕ — PARAPERCOMORPHA

Одна из относительно древних групп рыб, сложившаяся уже в мелу и по морфологическим особенностям занимающая промежуточное положение между клюпеоидными и перкоидными; некоторые исследователи рассматривают эту группу как прямых потомков каких-то костных ганоидов. Спинных плавников 1—3. Брюшные плавники находятся под грудными или впереди них. Чешуя у части видов глубоко погружена в кожу или исчезает. Плавательный пузырь замкнутый.

Отряд Перкопсообразные — Percopsiformes

Всего 3 вида мелких, длиной 10—15 см пресноводных рыб Северной Америки, с плотной ктеноидной чешуей, маленьким жировым плавником, с колючими лучами в плавниках.

Отряд Трескообразные — Gadiformes

Объединяет около 700 видов (из них свыше 500 более или менее глубоководны), распределяемых по 10—12 семействам четырех подотрядов. В пресных водах живут немногие виды. Многие из подотряда тресковых имеют большое промысловое значение. Чешуя циклоидная, иногда редуцируется. Многие виды ведут стайный образ жизни. Размеры от 10—30 см до 1—1,5 м. Встречаются преимущественно в холодных и прохладных водах. Немногие мелкие виды пелагические, питающиеся зоопланктоном, подавляющее большинство видов ведет придонный образ жизни, поедая различных беспозвоночных и мелких рыб.

Один из основных промысловых видов — треска *Gadus morhua*, живущая в умеренных и северных районах Атлантического и Тихого океанов. Достигает в возрасте 20—25 лет длины до 1,5 м и массы свыше 40 кг; обычные размеры рыб в промысловых уловах 40—80 см. Норвежско-баренцевоморская популяция нерестится в марте—апреле в районе Лофотенских островов на глубинах около 100 м; самка выметывает от 2 до 10 млн. мелких икринок, которые подхватываются идущим на

северо-восток Атлантическим течением. Вылупившиеся личинки и питающаяся пелагическими рачками молодь заносится в разные районы Баренцева моря. К концу лета достигшие 3—4 см длины рыбки, хорошо перенося температуры около 1° С, опускаются в придонные слои и подходят к прибрежным районам, продолжая усиленно питаться ракообразными. С трехлетнего возраста, достигнув длины 30—40 см, рыбы начинают кочевать, летом передвигаясь на восток, а к зиме возвращаясь в западные районы Баренцева моря. Держатся около дна, питаются мелкой рыбой, придонными и донными беспозвоночными. В возрасте 6—8 лет при длине 60—80 см и массе 3—5 кг большие стаи трески осенью медленно двигаются из Баренцева моря навстречу теплomu течению. За 5—6 месяцев, проделав путь 1000—1500 км, рыбы ранней весной подходят к Лофотенам и нерестятся. Отнерестившиеся стаи исхудавших рыб уходят для нагула на северо-восток в Баренцево море, чтобы через год вернуться на нерестилище. Нерестовые и нагульные миграции других популяций трески много короче. Помимо мяса ценятся тресковая печень, содержащая до 50% жира и богатая витаминами А и Д (у крупной нагульной трески печень составляет до 10% массы рыбы).

Из других морских тресковых, имеющих важное промысловое значение, назовем пикшу — *G. aeglefinus* (Атлантика), минтая — *The- ragra halcogramma* (север Тихого океана), мерлузу и хека (несколько видов р. *Merluccius*, распространены в умеренных и субтропических водах северного и южного полушарий). В прибрежных водах Тихого океана добывается навага — *Eleginus gracilis*; нерестятся зимой. Близкий вид живет в прибрежных водах Северной Атлантики (включая Белое море). В холодных реках и озерах северного полушария живет налим — *Lota lota*, достигающий длины 1 м и массы 30—35 кг. Особенно интенсивно питается в зимнее время, поедая рыб и различных донных беспозвоночных. В возрасте трех лет становится половозрелым. Нерест в декабре—январе, плодовитость от 30 тыс. до 5 млн. икринок, из которых личинки вылупляются через 1,5—2,5 месяца. Ценятся мясо и большая жирная печень.

В семействе фиерасферовые — *Fierasferidae* объединено около 25 видов рыб длиной до 15—30 см, живущих на морских мелководьях тропиков и субтропиков. У них хорошо выражен своеобразный паразитизм. Вылупившаяся из икры личинка имеет очень длинный луч спинного плавника, снабженного лопастями; этот орган позволяет ей парить в придонных слоях воды. Достигнув 7—9 см длины, личинка теряет орган парения, опускается на дно и проникает в клоаку голотурии; там она живет, постепенно выгрызая внутренности (голотурия регенерирует потери). Через какое-то время наступает метаморфоз: тело личинки укорачивается и округляется, и она превращается в рыбку длиной 7—8 см. Молодая рыбка покидает голотурию, питается мелкими ракообразными, а при опасности прячется в голотурию, хвостом как бы ввинчиваясь в отверстие ее клоаки. Возможно, что часть видов (или особей?) и во взрослом состоянии не только прячутся в голотуриях, но и продолжают питаться их внутренними органами.

НАДОТРЯД ПЕРКОИДНЫЕ — PERCOMORPHA

У большинства видов в плавниках есть острые, колючие лучи. Брюшные плавники расположены под грудными или даже впереди них. Чешуя ктеноидная — с зубчатым свободным краем; у немногих — циклоидная или отсутствует. На костях головы часто развиты шипы. Плавательный пузырь замкнутый; у части видов редуцируется. Ископаемые остатки известны из среднего мела. Самый большой надотряд: включает около 9000 ныне живущих видов — почти половину всех костных рыб! — объединяемых в 200—230 семейств, 50 подотрядов и 10 отрядов.

Отряд Бериксообразные — Bergyciformes

Видимо, наиболее древний отряд перкоидных (описаны из среднего мела); вероятно, обособились от каких-то сельдеобразных. Некоторые исследователи рассматривают этот отряд как предков остальных перкоидных рыб. У части видов плавательный пузырь еще сохраняет связь с пищеводом. Около 140 видов встречаются в тропических и субтропических водах океана. Часть видов приурочена к коралловым рифам.

Отряд Солнечникообразные — Zeiformes

Около 50 видов 3—6 семейств населяют тропические и умеренные моря. В Черном море изредка встречается распространенный в Северной Атлантике обыкновенный солнечник *Zeus faber*, достигающий массы 8 кг и 55 см длины.

Отряд Опахообразные — Lampridiformes

Около 15 видов пелагических рыб, держащихся на глубинах в сотни метров, с уплощенным с боков, иногда ремнеобразным телом. Достигают 3—5 м длины при массе 200—300 кг. Держатся поодиночке.

Отряд Колюшкообразные — Gasterosteiformes

Рыло более или менее вытянутое, иногда трубнообразное. У многих видов развит наружный панцирь из костных пластинок. Около 200 видов преимущественно мелких рыб (обычно не длиннее 20—30 см), группирующихся в 9 семейств и в три подотряда. Морские и пресноводные.

Подотряд колюшковидные — *Gasterosteoidae* (три семейства) объединяет 15 видов мелких рыбок (длина 7—15 см), населяющих пресные водоемы северного полушария; встречаются и в прибрежных морях. Перед спинным плавником есть острые крепкие колючки; по острой колючке есть и в каждом брюшном плавнике. Характерна забота о потомстве. Весной самец на дне из обрывков растений, скрепленных слизью кожи, строит гнездо, в которое загоняет со сложным ритуальным поведением половозрелую самку, откладывающую до 100 икринок. В одно гнездо последовательно откладывают икру 2—

3 самки. Самец охраняет гнездо, с растопыренными колючками бросаясь даже на рыб, в несколько раз крупнее его; движениями грудных плавников обновляет в гнезде воду; некоторое время охраняет и молодь, скрывающуюся при опасности в гнезде. Инкубация в зависимости от температуры воды продолжается от 4 до 20—26 суток. Самка за период нереста выметывает 3—4 порциями до 400—600 икринок. Местами очень многочисленны. Питаются планктонными и донными беспозвоночными, поедают икру и молодь других рыб. Поэтому являются конкурентами и прямыми хищниками ценных промысловых рыб. В свою очередь служат кормом для многих рыб и морских птиц (в период нереста колюшки преимущественно ею питается, например, беломорская треска).

Подотряд флейторыловые — Aulostomoidei объединяет 4 семейства и около 25 видов рыб, населяющих прибрежные воды теплых морей. Рыло в виде тонкостенной трубки с маленьким ртом на конце. Корм собирают на дне и на растительности, втягивая добычу ртом, как пипеткой.

Подотряд игловидые — Syngnathoidei включает около 150 видов морских игл и до 30 видов морских коньков; раньше выделялись в отряд пучкожаберных. Тело удлиненное, игловидное или крайне своеобразное, напоминающее шахматного коня с сворачивающимся цепким хвостом. Рыло длинное, трубкообразное, с маленьким ртом на конце. Брюшных плавников нет. Тело покрыто костными пластинками. Живут на мелководьях теплых и умеренных морей, скрываясь в зарослях водорослей или среди веточек кораллов; у некоторых видов совершенная мимикрия: животное не выделяется на фоне водорослей; способны изменять окраску в зависимости от фона. Некоторые популяции морских игл живут и в пресных водах. Питаются преимущественно планктонными рачками, втягивая их в трубчатый рот, как в пипетку, с расстояния до 4 см; снимают мелких беспозвоночных с водорослей; более крупные особи (некоторые иглы достигают 60 см длины, коньки — 20 см) ловят молодь других рыб. Служат кормом хищных рыб. Крупная икра откладывается в выводковую сумку на брюхе самца; развивающиеся зародыши получают кислород из многочисленных кровеносных сосудов слизистой оболочки сумки.

Отряд Кефалеобразные — Mugiliformes

Два спинных плавника разделены промежутком; брюшные плавники позади грудных. Чешуя циклоидная или ктеноидная. Около 150 видов, распространенных в тропических и умеренных морях. Большинство — ценные промысловые виды. Около 20 видов барракуд р. *Sphyræna* по внешнему облику похожи на щук. Хищники с крупными острыми зубами, охотящиеся на стайных рыб и крупных беспозвоночных. Большая барракуда *S. barracuda*, обычная у берегов Центральной Америки и достигающая 2—3 м длины, иногда нападает на купающихся людей. Разнообразные виды кефалей (р. *Mugil*) имеют торпедообразное тело, небольшой рот с мелкими зубами. Держатся в прибрежных водах и приустьевых пространствах, питаются детритом

(обогащенный органическими веществами ил) и находящимися в нем беспозвоночными. Обычны в Черном море, успешно акклиматизированы в Каспии.

Отряд Слитножаберникообразные — *Synbranchiformes*

Около 10 видов, по внешнему облику похожих на угрей, населяющих пресные и солоноватые водоемы и прибрежные участки морей тропической зоны. Жабры более или менее редуцируются; наружные жаберные щели сливаются в общее отверстие на горле. Дышат поверхностью кожи. Способны усваивать атмосферный кислород, набирая воздух в кишечник и в обильно снабженные капиллярами полости наджаберного органа. Флюта, или рисовый угорь, — *Monopterus albus* живет в прудах, болотах и рисовых полях Юго-Восточной Азии; достигает 70—100 см длины. Способны переползать из водоема в водоем. При засухе закапываются в ил на глубину 1—1,5 м и в оцепенелом состоянии доживают до следующего влажного периода. Сходно ведут себя и другие виды.

Отряд Окунеобразные — *Perciformes*

В плавниках, особенно спинном, есть острые (колючие) плавниковые лучи. Брюшные плавники под грудными или спереди них; иногда сливаются, образуя присоску. Чешуя чаще ктеноидная, в некоторых семействах редуцируется. Плавательный пузырь замкнутый, у некоторых отсутствует. Это самый большой отряд костистых рыб, объединяющий свыше 6500 видов, распределяемых по 140—160 семействам и 20 подотрядам. Представители отряда встречаются в пресных и морских водах; особенно велико разнообразие видов в тропиках. Размеры варьируют от 1—2 см длины и массы 10—30 мг (некоторые бычки, шиндлерии и др.) до 1—2 м и массы 100 кг и более; некоторые виды достигают еще больших размеров: меч-рыба — *Xiphias gladius* бывает до 4—4,5 м длиной и массой 400—500 кг, марлин — *Makaira nigricans* — до 5 м и 700—900 кг, синий тунец — *Thunnus thunnus* более 3 м и 375 кг (см. рис. 98).

Столь же велико разнообразие и образа жизни. Тунцы, ставриды, парусники, меч-рыбы ведут пелагический образ жизни, питаются стайными рыбами и способны временами развивать скорость до 100—130 км/ч. Другие пелагические формы (например, нототении) питаются планктонными рачками и плавают медленно. Окунь, судаки, рифовые окуни подстерегают добычу, затаившись среди водорослей, или разыскивают ее, плавая с небольшими скоростями. Зубатки ведут придонный образ жизни, питаются преимущественно моллюсками и иглокожими; их мощные периодически сменяющиеся зубы легко разгрызают прочные раковины. Питающиеся мягкими донными беспозвоночными султанки обнаруживают добычу с помощью длинных шупалец-усиков, медленно плавая у дна. Многие бычки и морские собачки прячутся между камнями, подстерегая добычу, а звездочеты зарываются в грунт, выставив на поверхность лишь большую пасть и расположенные на

верху головы глаза. Некоторые морские собачки, лабиринтовые рыбы (например, анабас и илистые прыгуны, см. рис. 98) выползают на берег и охотятся за наземными беспозвоночными. Распространенные в водах Юго-Восточной Азии брызгуны (см. рис. 98) серией капель или тонкой струйкой воды, выбрызгиваемой на расстояние до 2—2,5 м, сбивают летающих или ползающих на надводных растениях насекомых. Глубоководные виды — хищники, способны заглатывать добычу, превышающую их по размерам (например, хиазмод, см. рис. 98). Есть и растительноядные виды (некоторые морские собачки, рыбы-хирурги и др.).

У семи видов подотряда прилипаловых Echeneoidei первый спинной плавник сместился на голову и превратился в мощную присоску, которой достигающие 30—90 см длины прилипалы прикрепляются к крупным рыбам (иногда к лодкам и судам) и так перемещаются на значительные расстояния. Питаются остатками пищи «хозяев» и беспозвоночными как пелагическими, так и эктопаразитами «хозяина». Способность к «прилипанию» проявляется у молоди, достигшей длины 4—8 см.

Окраска разнообразная, часто покровительственная, с яркими пятнами и полосами. Некоторые способны изменять окраску в зависимости от окружающего фона (бычки). У некоторых видов выражена забота о потомстве. Бычки откладывают икру в пустые очищенные от грязи раковины или в построенные из камешков гнезда, другие роют норки, строят гнезда из пузырьков воздуха (лабиринтовые рыбы). Отложенная икра охраняется самцом; иногда он некоторое время охраняет и молодь. Многие цихловые вынашивают икру в ротовой полости; у части видов при определенной позе родителя, сигнализирующей об опасности, мальки прячутся в его ротовой полости; у разных видов эту заботу проявляют либо оба партнера, либо только самец или самка. В разных подотрядах встречаются и яйцеживородящие виды (бельдюги, живородки и др.).

Многие виды окунеобразных рыб имеют важное промысловое значение. Для наших пресных водоемов нужно отметить судака — *Lucioperca lucioperca* и окуня — *Perca fluviatilis*. В тропиках на рисовых полях выращивают тилапий — *Tilapia* sp. Из морских окунеобразных промысловое значение имеют горбылевые — Sciaenidae, ставридовые — Carangidae, нототениевые — Nototheniidae, зубатковые — Anarhichadidae, бычковые — Gobiidae, скумбриевые — Scombridae (скумбрии, пеламиды, макрели, тунцы), мечерьловидные — Xiphiidae (меч-рыба, парусники, марлин) и др. Многие виды ярко окрашенных мелких окунеобразных содержат в аквариумах (макроподы, петушки, гурами, скаляры и др.).

Отряд Скорпенообразные — Scorpaeniformes

В 7 подотрядах и 20—25 семействах объединяется свыше тысячи видов преимущественно донных или придонных морских рыб, близких к окунеобразным. Из отличий от последних следует упомянуть костную перемычку под глазом, легко прощупываемую под кожей. Часть лучей

спинного, а иногда и других плавников имеет глубокий желоб, в котором помещается секреторная ткань, выделяющая яд (такие ядовитые железы есть и у некоторых окунеобразных, и у рыб из других отрядов). Попадая при уколе о плавник в рану, яд вызывает боль, в тяжелых случаях — паралич и даже смерть; используется при защите от нападения других рыб.

Одни виды — типичные хищники, в засаде подкарауливающие других рыб; другие — питаются крупными планктоиными или донными беспозвоночными. Самцы нередко охраняют отложенную икру (подкаменщики, пинагор и др.). Самки некоторых карепроктв имеют яйцеклад — трубку длиной до 8 см, при помощи которого икра откладывается в околожаберную полость крупных крабов. Есть и яйцеживородящие виды: крупные самки морских окуней *Sebastes* выметывают до 300 тыс., а иногда и больше личинок длиной до 4—6 мм. Байкальские голомянки откладывают 1—2 тыс. икринок, из которых уже во время нереста вылупляются личинки (после нереста самки гибнут). Многие виды — морские окуни, терпуги, угольная рыба, керчаки, подкаменщики — имеют промысловое значение.

Отряд Камбалообразные — Pleuronectiformes

Включает около 500 видов донных рыб, распределяемых по 7 семействам 3 подотрядов. Тело уплощено с боков, окаймлено спинным и анальным плавниками; оба глаза у взрослых рыб расположены на одной стороне головы. Рыба обычно лежит на боку, полузакопавшись в грунт; на поверхности видно лишь переднюю часть головы и глаза. Обращенная к грунту сторона тела светлая, а другая — окрашена; в зависимости от цвета грунта многие камбалы способны быстро изменять окраску обращенного кверху бока, становясь незаметными на грунте. Питаются рыбами (броском схватывают близко подплывшую жертву) и донными беспозвоночными. У большинства видов икра пелагическая: всплывает в верхние слои воды и там развивается. Крупные рыбы выметывают несколько миллионов икринок. Вылупившиеся личинки полупрозрачны и имеют симметричное строение. Через некоторое время тело уплощается с боков, за счет неравномерного роста черепа глаз перемещается на другую сторону, разрастаются спиной и анальный плавники, и молодая камбалка опускается на дно. Мелкие виды имеют массу несколько граммов при длине в 6—8 см; одна из самых крупных камбал — белокорый палтус — *Hippoglossus hippoglossus* — достигает массы более 300 кг при длине свыше 4,5 м. Многие виды имеют важное промысловое значение.

Отряд Иглобрюхообразные — Tetradontiformes

По 10 семействам 4 подотрядов распределены около 300—350 видов своеобразных рыб, населяющих прибрежные воды тропиков и субтропиков; немногие виды проникли в пресные воды (р. Нил, о. Чад). Предчелюстные и верхнечелюстные кости плотно соединяются или даже срастаются друг с другом (поэтому этих рыб часто

называют сростночелюстными). Крепкие зубы у многих видов срастаются в мощные режущие пластинки. Рот маленький. У части видов есть вырост кишечника, который рыба может заполнять водой или воздухом, сильно раздувая тело. Чешуйчатый покров сильно изменен. У кузовковых тело покрыто жестким панцирем из прочно соединяющихся друг с другом многоугольных костных пластинок. У иглобрюхов и рыб-ежей костные пластинки несут шипы; когда рыба раздувает тело, шипы поднимаются, и рыба превращается в колючий шар. У части видов кожа голая или в ней разбросаны костные пластинки с мелкими шипиками. У спинороговидных очень сильно развиты колючки первого спинного плавника. Большинство видов имеют длину в 10—40 см, но немногие виды достигают громадных размеров. Так, ведущая пелагический образ жизни луна-рыба — *Mola mola* бывает свыше 3 м длиной и массой около 1,5 т; питается разнообразными пелагическими животными. Большинство видов отряда ведет придонный образ жизни. Мощный челюстной аппарат позволяет им разгрызать и раздавливать раковины моллюсков, обкусывать веточки кораллов и «выгрызать» из них живых полипов, есть ежей и морских звезд. Немногие виды растительноядны. Икра, молоки, печень, кровь, а у части видов кожа и даже мясо содержат ядовитые вещества, видимо, гормонального характера, вызывающие тяжелые пищевые отравления. Несмотря на это, некоторые виды местами используются в пищу.

НАДОТРЯД БАТРАХОИДНЫЕ — БАТРАСНОИДОМОРФНА

Небольшая группа рыб, видимо, произошедшая от каких-то перкоидных форм и приспособившаяся к донному образу жизни в прибрежной зоне; часть видов вторично перешла к пелагическому или глубоководному образу жизни. Брюшные плавники расположены на горле; они могут сливаться в присоску или редуцироваться. Плавательный пузырь замкнутый.

Отряд Пегасообразные — Pegasiformes

В тропических прибрежных водах Индийского и западной части Тихого океанов встречаются 5 видов пегасов: небольших рыбок причудливого внешнего вида. Тело покрыто многоугольными костными пластинками; маленький беззубый выдвижной рот расположен на конце удлиненного рыла. Большие грудные плавники внешне похожи на крылья.

Отряд Батрахообразные (Жабообразные) — Batrachoidiformes

Малоподвижные донные рыбы длиной до 20—30 см с большой приплюснутой головой и валковатым телом. Большой рот с острыми зубами. Живут среди водорослей в прибрежных участках теплых морей. Питаются беспозвоночными и мелкой рыбой. Держатся поодиночке. С помощью плавательного пузыря издают громкие звуки (свыше 100 децибелл) — сигналы о занятом участке дна. Крупную

икру откладывают под камни, в пустые раковины. Самец охраняет кладку. У части видов у основания лучей спинного плавника и шипов на жаберных крышках есть ядовитые железы. Всего около 50 видов.

Отряд Присоскообразные — Gobiesociformes

Около 100 видов морских рыб длиной от 2 до 30 см. Кожа голая, обильно выделяющая слизь. Брюшные плавники образуют присоску, которой рыбка прикрепляется к камням и водорослям. Большинство видов населяют литораль; при отливах остаются на месте, перенося обсыхание. Питаются беспозвоночными, которых ловят, ползая по субстрату. Самцы охраняют икру. Ежовая уточка — *Diademichthys lineatus* при опасности прячется между иглами длинноиглых морских ежей.

Отряд Удильщикообразные — Lophiiformes

В 3 подотрядах и 15 семействах объединено около 220—250 видов хищных морских рыб. Один или несколько лучей спинного плавника смещается на передний конец головы, превращаясь в подвижный стержень с расширением на конце (иногда со светящимся органом) — иллиций; его движения привлекают добычу. У многих видов грудные плавники служат для ползания по грунту; они имеют мощный скелет и сильную мускулатуру (поэтому этот отряд называют ногоперовыми). У видов, ведущих донный образ жизни, тело уплощено в дорзо-вентральном направлении (см. рис. 98). Причудливые выросты кожи и шипы, а также способность ряда видов менять окраску облегчают маскировку. Добычу подкарауливают, притаившись на дне. Питаются разнообразными рыбами, крабами, головоногими. Большой рот с мощными челюстями облегчает схватывание подвижной добычи. Около 120 видов живут в толще воды на глубинах в 1—2 км и глубже. Большой рот с очень мощными зубами (см. рис. 98) позволяет нападать на добычу почти таких же размеров, как и сам хищник. У ряда глубоководных видов самки достигают крупных размеров, а самцы остаются карликовыми (в 5—15 раз меньше самки); у некоторых видов самцы не способны самостоятельно питаться и прирастают к самкам своим ротовым отверстием, превращаясь в настоящих наружных паразитов: кишечник и органы чувств редуцируются, устанавливается связь с кровотоком самки. Такой паразитизм самцов, вероятно, выработался в связи с трудностью встреч особей разного пола у малоподвижных видов, живущих поодиночке на больших глубинах.

Особенности организации костных рыб

Экологические группы костных рыб. Костные рыбы живут в водах, резко различающихся по солености, температуре, содержанию кислорода, характеру грунтов, типам растительности и животного населения (т. е. по составу кормов, врагов, конкурентов) и многим другим факторам. Освоение разнообразных водных местообитаний проходило путем широкой адаптивной радиации и привело к возникно-

вению большого числа видов костных рыб, отличающихся друг от друга внешним обликом, особенностями морфологии, физиологии, экологии и поведения. Основные экологические группы рыб описаны выше (см. с. 116—119).

Гидродинамические особенности костных рыб. Плотность тела костных рыб равна или лишь слегка превышает плотность воды, т. е. они обладают нейтральной или близкой к ней плавучестью. Нейтральна (равна 0) плавучесть осетра, судака, карпа, карася и многих других пресноводных и морских рыб. У ведущих придонный и донный образ жизни плавучесть слегка отрицательна: 0,03 у морского чёрта, 0,05—0,07 у камбал и бычков.

Нейтральная плавучесть костных рыб обеспечивается прежде всего специальным гидростатическим органом — плавательным пузырем; одновременно он выполняет и некоторые добавочные функции. У лучеперых непарный тонкостенный, заполненный газом плавательный пузырь развивается как полый вырост спинной поверхности начальной части пищевода. У так называемых открытопузырных рыб (костные и хрящевые ганоиды, сельдеобразные, карпообразные и др.)

плавательный пузырь сохраняет связь с пищеводом, а у закрытопузырных рыб (окунеобразные и другие) вскоре после вылупления личинки пузырь полностью обособляется. У двоякодышащих и кистеперых рыб роль плавательного пузыря выполняют легкие, образующиеся как парный вырост брюшной стенки пищевода; только у рогозуба он, видимо, вторично стал непарным. Первоначальное заполнение пузыря газом у всех рыб проходит путем заглатывания атмосферного воздуха. Малек должен подняться на поверхность и, заглатывая воздух, заполнить им плавательный пузырь, после чего проток закрывается. Если это не удастся, дальнейшее развитие нарушается и малек гибнет.

Изъятие газов и наполнение ими плавательного пузыря, как и изменение химического состава газов, осуществляется под контролем нервной системы при посредстве двух образований: красного тела или «газовой железы» (выделяющей газы в полость пузыря) и «овала», где идет поглощение газов из пузыря кровью. Красное тело (рис. 105, 1)

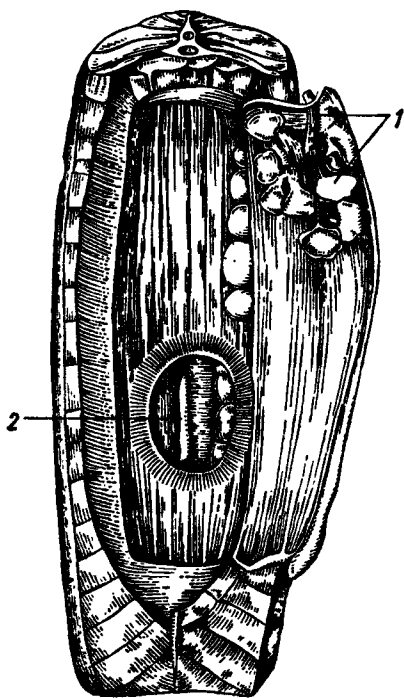


Рис. 105. Вскрытый с брюшной стороны плавательный пузырь речного окуня (по Пучкову):

1 — газовая железа, или красное тело,
2 — овал

представляет собой разрастание железистого эпителия с сетью тесно прилегающих капилляров, образующих противоточно-умножительную систему, способную концентрировать и отдавать газы в пузырь (рис. 106). Газовая железа угря при объеме 64 мм³ (величина капли воды) содержит 116 тыс. артериальных и 88 тыс. венозных капилляров общей длиной 350—460 м. Выделение железой газов может быть

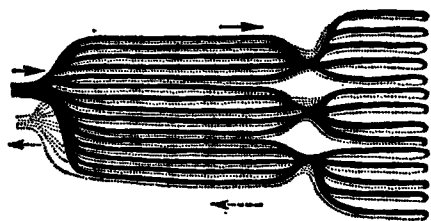


Рис. 106. Строение «чудесной сети» газовой железы. Стрелки показывают направление тока крови

следствием диффузии углекислоты из венозных капилляров в параллельно идущие артериальные, где при воздействии фермента карбоангидразы на оксигемоглобин выделяется кислород, диффундирующий в пузырь; возможен и другой путь, когда железистые клетки выделяют в плавательный пузырь секрет, который, распадаясь, выделяет кислород и азот. Использование находящегося в пузыре газов, в частности кислорода, может происходить через капилляры в овале (рис. 105, 2) — участке пузыря с утонченными стенками, снабженном кольцевой и радиальной мускулатурой. При раскрытом овале газы диффундируют через тонкую стенку в сосудистое сплетение и поступают в кровяное русло; при сокращении сфинктера уменьшается поверхность соприкосновения овала с сосудистым сплетением и резорбция газов прекращается. Изменяя содержание газа в плавательном пузыре, рыба может в некоторых пределах менять плотность тела и тем самым плавучесть. У открытопузырных рыб поступление и выделение газов из плавательного пузыря происходит преимущественно через его проток.

У превосходных пловцов, совершающих быстрые вертикальные перемещения (тунцы, обыкновенная скумбрия, пелагида), и у донных обитателей (вьюновых, бычков, морских собачек, камбал и др.) плавательный пузырь часто редуцируется; эти рыбы имеют отрицательную плавучесть и сохраняют положение в толще воды за счет мускульных усилий. У некоторых беспузырных рыб накопление жира в тканях снижает их удельный вес, увеличивая плавучесть. Так, у скумбрии содержание жира в мясе доходит до 18—23% и плавучесть может стать почти нейтральной (0,01), тогда как у пелагида при содержании в мышцах всего 1—2% жира плавучесть равна 0,07.

Плавательный пузырь, выполняя гидростатическую функцию, одновременно участвует в газообмене и служит органом, воспринимающим изменения давления (барорецептором). У некоторых рыб он участвует в произведении и усилении звуков. Возникновение плавательного пузыря обычно связывают с появлением костного скелета, увеличивающего удельный вес костных рыб.

Покровы. Кожа и ее производные. Как и у хрящевых рыб, кожа костных рыб состоит из многослойного эпителия и подстилающего волокнистого соединительнотканного кориума (рис. 107). Многочис-

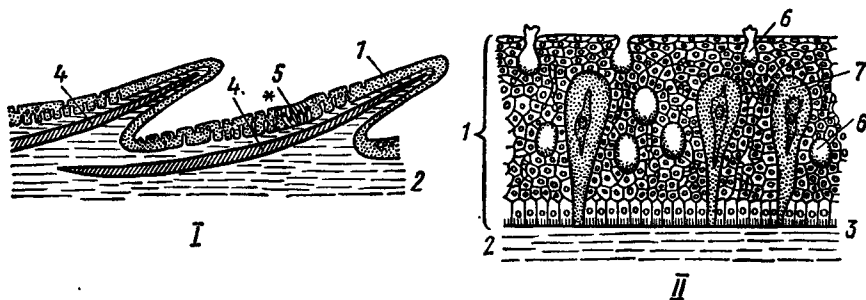


Рис. 107. Кожа костистой рыбы (по Гудричу). I — продольный разрез через участок с двумя чешуями; II — место, отмеченное на левом рисунке звездочкой (сильно увеличено):

1 — эпидермис, 2 — кориум, 3 — базальный слой эпидермиса, 4 — костная чешуя, 5 — чувствующая концевая почка, 6 — слизеотделительная одноклеточная железа, 7 — колбовидная одноклеточная железа

ленные одноклеточные железы эпидермиса выделяют слизистый секрет, покрывающий тонким слоем тело рыбы. Эта слизистая пленка способствует уменьшению трения при плавании и, благодаря своим бактерицидным свойствам, препятствует проникновению в кожу бактерий. В одноклеточных железах кожи рыб, преимущественно мирных, содержится секрет, выделяющийся только при поранении кожи и служащий предупреждением об опасности — так называемое «вещество страха». При определенном состоянии рыб выделяемые кожными железами вещества — феромоны — стимулируют брачное поведение.

Клетки нижних слоев эпидермиса и клетки кориума содержат пигменты. Окраска большинства видов рыб криптична: она делает рыбу малозаметной на фоне места обитания. Придонные рыбы и рыбы травянистых и коралловых зарослей часто имеют яркую пятнистую или полосатую так называемую «расчленяющую» расцветку, маскирующую контур рыбы. Характерная для донных рыб дорзо-вентральная уплощенность тела уменьшает размер отбрасываемой тени и также облегчает маскировку. Некоторые рыбы способны произвольно менять окраску в зависимости от цвета субстрата. Особенно отчетливо эта способность выражена у камбаловых (рис. 108), некоторых бычков, скорпен и других рыб. Смена окраски происходит в течение нескольких минут. Ослепленные рыбы приобретают темную окраску и в дальнейшем ее не меняют. Смена окраски обеспечивается изменением формы хроматофоров (пигментных клеток) под влиянием импульсов, поступающих из продолговатого мозга через симпатическую нервную систему (центр «посветления») и из промежуточного мозга (центр «потемнения») через парасимпатическую систему. Такая двойная антагонистическая иннервация обеспечивает быстрые изменения окраски.

У пелагических рыб темная окраска спины делает их малозаметными на фоне дна при рассматривании сверху, а блестящая серебристая окраска боков и брюшка делает рыбу незаметной на фоне светлого неба при рассматривании снизу. У многих пелагических рыб (сельдевые, некоторые карповые и другие) брюшко сжато в виде

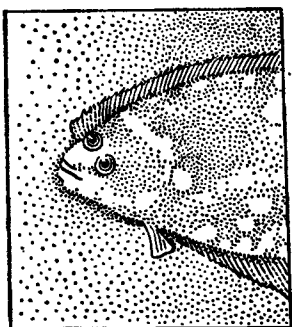


Рис. 108. Измененне окраски камбалы в зависимости от цвета субстрата

острого киля, ликвидирующего демаскирующую тень на брюхе при освещении рыбы сверху (рис. 109) и усиливающего маскирующее значение серебристой окраски нижней части тела. У некоторых видов (колюшки, лососевые и др.) в сезон размножения развивается яркая брачная окраска. Ее появление обусловлено действием гормонов и служит важным условием развития полового поведения и синхронизации созревания половых продуктов у самцов и самок.

У большинства видов костных рыб в коже образуются защитные костные образования — чешуи; у части видов они редуцируются. Многие ископаемые кистеперые (и ныне живущая латимерия) и двоякодышащие рыбы имели космоидную чешую в виде костной пластинки, снаружи покрытой слоем более плотного костного вещества — космоина (видоизменение дентина). По происхождению космоидная чешуя представляет собой комплекс слившихся и сильно измененных плакоидных чешуй. В эволюции из космоидной возникла ганоидная чешуя. Последняя состоит из костной пластинки, сверху покрытой дентиноподобным веществом — ганоином. Обычно ганоидные чешуи имеют ромбическую форму и, соединяясь друг с другом специальными сочленениями, образуют панцирь, одевающий все тело рыбы. Такая чешуя была свойственна ископаемым палеонискам, а из ныне живущих рыб ее сохранили многоперообразные (имеют космо-ганоидную чешую) и панцирникообразные (чешуя ганоидная). Как и космоидная, ганоидная чешуя закладывается в кориуме.

Костные чешуи, свойственные остальным современным костным рыбам, филогенетически представляют видоизменение ганоидной чешуи,

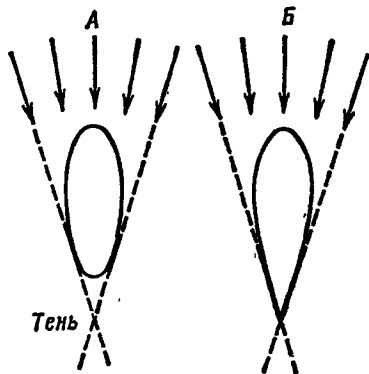


Рис. 109. Схема образования демаскирующей тени на брюхе рыбы (А). При брюшном киле (Б) тень на брюхе не образуется (по Алееву)

у которой исчез поверхностный слой ганоина (в виде очень тонкого слоя ганоин сохраняется на костной чешуе амии). Костные чешуи образуются в поверхностных слоях кориума; обычно они черепицеобразно накладываются друг на друга (см. рис. 107). У большинства рыб чешуи циклоидные — с гладким наружным краем. У окунеобразных и некоторых других рыб по заднему (наружному) краю чешуйки развиты зубчики — это ктеноидная чешуя. Чешуи растут в течение всей жизни рыбы. Верхняя поверхность чешуи часто имеет сложный рельеф (ребристость, исчерченность), увеличивающий ее прочность и направляющий (организуемый) обтекающие тело рыбы потоки воды. На боковых сторонах хвостового стебля таких быстрых пловцов, как многие скумбриевые, некоторые сельдевые и др., расположены группы чешуй с очень сложным поверхностным рельефом. У многих рыб в нижних слоях чешуи лежит прослойка кристалликов извести и серебристого пигмента — гуанина, усиливающих блестящую окраску рыбы. При потере чешуй (механические повреждения и т. п.) довольно быстро (через 20—50 дней) происходит их полная регенерация.

В соответствии с неравномерным ростом рыбы в течение года на чешуйке образуются концентрические кольца: широкие соответствуют периоду интенсивного роста, узкие — образуются в сезон его замедления. Это позволяет использовать чешую для определения возраста рыбы (с той же целью используется слоистость и некоторых костей — клейтрума, жаберной крышки и др.). Длина чешуи и длина тела рыбы с возрастом изменяются пропорционально друг другу. Основываясь на этом, были разработаны методики, позволяющие рассчитывать скорость роста данной особи за предыдущие годы (рис. 110).

Помимо чешуй в более глубоких слоях кориума образуются покровные кости черепа и пояса грудных плавников (см. ниже). Кожа костных рыб, как и хрящевых, проницаема для воды и некоторых растворенных в ней веществ.

Скелет и мышечная система. У костных рыб хрящ в скелете в той или иной степени замещается костной тканью: образуются основные или замещающие кости. Кроме этого, в коже возникают покровные кости, погружающиеся потом под кожу и входящие в состав внутреннего скелета. Скелет костных рыб подразделяется на осевой скелет, череп (мозговой и висцеральный), скелет непарных плавников, скелет парных плавников и их поясов.

У кистеперых, двоякодышащих и осетрообразных рыб функцию опоры в осевом скелете выполняет хорда, окруженная плотной соединительнотканной оболочкой. Хорошо развитые, иногда частично окостеневающие верхние дуги образуют канал, в котором лежит спинной мозг. К слабо развитым нижним дугам прикрепляются ребра. У части предков этих групп встречались более или менее развитые тела позвонков. У многоперообразных и всех костистых рыб хорошо развиты костные позвонки амфицельного типа (двоякогнутые). Сильно редуцированная хорда имеет четкообразное строение: она расширена в пространстве между телами позвонков и в сильно суженном виде проходит через канал в центре тела позвонка. Позвонки

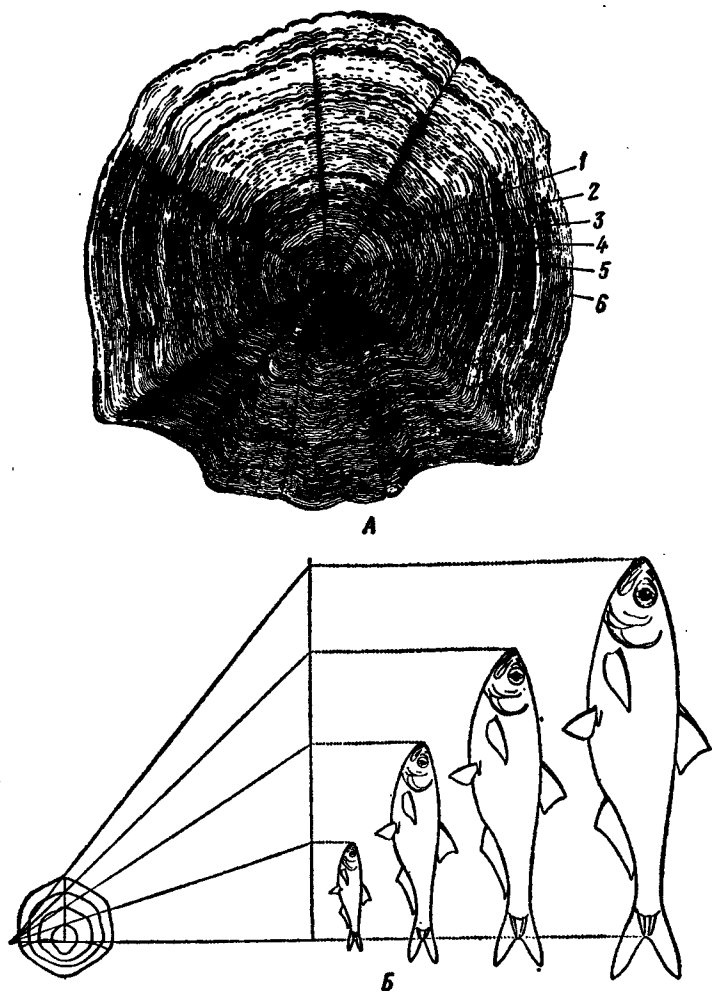


Рис. 110. Чешуя воблы с годичными кольцами (А) и соотношение изменения размеров чешуи и длины рыбы (Б) (по Никольскому):

1—6 — годовые слои

туловищного отдела несут костные верхние дуги, заканчивающиеся длинными верхними остистыми отростками; к поперечным отросткам тел позвонков прилегают длинные и тонкие костные ребра, хорошо развитые у большинства рыб. Позвонки хвостового отдела несут верхние дуги с остистыми отростками, а поперечные отростки смещаются книзу и, сливаясь попарно, образуют нижние дуги, замкнутые нижними отростками. Промежутки между дугами затянуты плотной соединительнотканной пленкой. В верхнем канале лежит спинной мозг; нижние дуги хвостовых позвонков образуют

гемальный канал, в котором идут хвостовые артерия и вена, защищенные от сдавливания мощными мышцами этого отдела. Позвонки соединяются друг с другом при помощи суставных отростков, расположенных у основания верхних дуг. Такие сочленения обеспечивают прочность осевого скелета при сохранении его подвижности. Позвоночный столб может изгибаться преимущественно в горизонтальной плоскости. У большинства костистых рыб в толще мышц лежат тонкие мускульные косточки, создающие дополнительную опору для мускульных волокон.

Череп костных рыб, как и всех позвоночных, подразделяется на мозговой (осевой) и висцеральный отделы.

У осетрообразных мозговой череп остается хрящевым; лишь у старых рыб в нем появляются небольшие окостенения. Снаружи хрящевой череп покрыт сплошным панцирем из большого числа покровных костей. Но для большинства костных рыб характерно замещение хряща мозгового черепа основными костями, непосредственно прилегающими друг к другу или соединенными остатками хряща, и относительно небольшое число покровных костей — остатков первичного панциря. Окостенение мозгового черепа сильно развито у ганойдных (кроме осетрообразных) и костистых рыб. У кистеперых и двоякодышащих рыб в черепе сохраняется большое количество хряща и развиваются лишь немногие основные кости; первичный панцирь из покровных костей у них хорошо развит.

У костистых рыб в затылочной части образуются четыре окаймляющие большое затылочное отверстие кости — основная (*basioccipitale*), две боковые (*occipitale laterale*) и верхняя (*supraoccipitale*) затылочные (рис. 111). В боковой стенке черепа 5 ушных костей (*ossa otici*). В области глазницы возникают клиновидные кости: глазоклиновидная (*orbitosphenoideum*), основная (*basisphenoideum*) и боковая клиновидная (*laterosphenoideum*). В области обонятельного отдела формируется непарная средняя (*mesethmoideum*) и парные боковые обонятельные кости (*ectothmoideum*). Все эти кости основные: развиваются путем окостенения участков хряща. Сверху череп прикрывают 3 пары покровных костей: носовые (*nasale*), очень большие лобные (*frontale*) и маленькие теменные (*parietale*). Дно мозгового черепа образовано двумя непарными покровными костями: большим парасфеноидом (*parasphenoideum*) и несущим зубы сошником (*vomer*). Благодаря сложному наружному рельефу костей границы между ними не всегда видны.

Висцеральный скелет черепа представляет собой систему хрящевых или в разной степени окостеневших дуг — челюстной, подъязычной и 5 жаберных; четыре покровные кости образуют жаберную крышку. Покровные кости укрепляют челюстную дугу, образуя вторичные челюсти. Для костных рыб характерна гиостилия: соединение челюстной дуги и вторичных челюстей с мозговым черепом через верхний элемент подъязычной дуги — подвесок или гиомандибуляре (*hyomandibulare*) (рис. 111). Только у двоякодышащих верхняя челюсть срастается с дном мозгового черепа (аутостилия), а подвесок, утративший свою функцию, уменьшается в размерах.

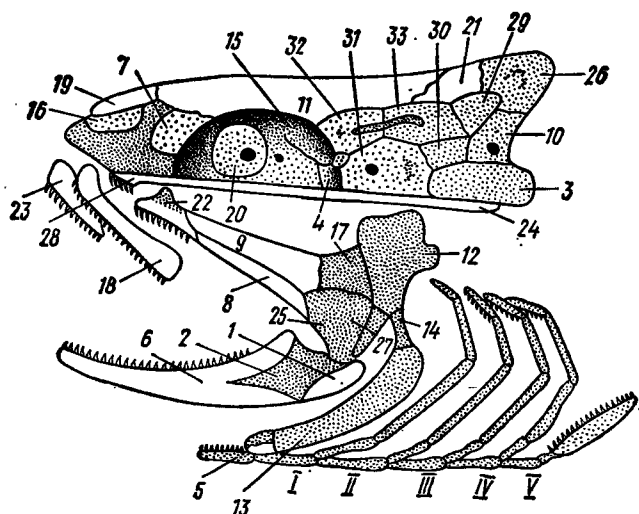


Рис. 111. Схема расположения костей в черепе костистой рыбы. Висцеральный скелет отделен от мозгового черепа. Жаберная крышка не нарисована. Основные кости и хрящ покрыты точками, покровные кости — белые

1 — угловая, 2 — сочленовная, 3 — основная затылочная, 4 — основная клиновидная, 5 — копула, 6 — зубная, 7 — боковая обонятельная, 8 — наружная крыловидная, 9 — внутренняя крыловидная, 10 — боковая затылочная, 11 — лобная, 12 — подвешок, 13 — гноид, 14 — окостеневшая связка, 15 — боковая клиновидная, 16 — средняя обонятельная, 17 — задняя крыловидная, 18 — верхнечелюстная, 19 — носовая, 20 — глазоклиновидная, 21 — теменная, 22 — небная, 23 — предчелюстная, 24 — парасфеноид, 25 — квадратная, 26 — верхняя затылочная, 27 — дополнительная, 28 — сошник, 29—33 — ушные кости, I—V — жаберные дуги

У осетрообразных в висцеральном скелете сохраняется много хряща, а вторичные челюсти слабо развиты. У костистых рыб в этом отделе хрящ полностью замещен костями.

В результате окостенения первичной верхней челюсти — небно-квадратного хряща — с каждой стороны образуется несущая зубы небная кость (*palatinum*), а в задней его части — задняя крыловидная (*metapterygoideum*) и квадратная (*quadratum*) кости. Между ними располагаются покровные наружная и внутренняя крыловидные кости (*ectopterygoideum* и *entopterygoideum*). Первичная нижняя челюсть — меккелев хрящ, окостеневая, превращается в сочленовную кость (*articulare*), образующую с квадратной костью челюстной сустав. У костистых рыб хорошо развиты вторичные челюсти из покровных костей; они срстаются или соединяются связками с костями первичных челюстей. В верхней челюсти такими вторичными образованиями будут предчелюстная (*praemaxillare*) и верхнечелюстная (*maxillare*) кости; на них сидят зубы (у части видов отсутствуют на одной или обеих костях). Мощная покровная зубная кость (*dentale*) образует основную часть нижней челюсти. Функцию схватывания и удерживания добычи выполняют как первичные, так и вторичные челюсти.

Мощность и характер зубов, равно как относительные размеры челюстей и положение ротового отверстия, отражают пищевую специализацию каждого вида.

Подъязычная дуга образована основными костями. Ее верхний элемент — подвесок, представлен крупной костью *hyomandibulare*, широким верхним краем причленяющейся к слуховому отделу осевого черепа. Через отщепившуюся от нижнего конца подвеска дополнительную косточку *suprplectisum* гиомандибуляре причленяется к квадратной кости (гиостилия), а через короткую окостеневшую связку *interhyale* — к нижнему элементу подъязычной дуги — гиоиду, в котором образуется несколько окостенений, часто сливающихся в общую кость *hyoideum*. Передние концы гиоидов правой и левой сторон соединены друг с другом непарной косточкой — копулой (*copula*), поддерживающей складку языка. К гиоиду прикрепляются тонкие изогнутые косточки — лучи жаберной перепонки, поддерживающие кожистый край жаберной крышки (на рис. 111 не изображены). Жаберная крышка у костных рыб образована покровными костями. К заднему краю подвеска и квадратной кости плотно прилегает мощная, резко изогнутая предкрышечная кость (*praepreoperculum*), к которой присоединяются крышечная (*operculum*), межкрышечная (*intraoperculum*) и подкрышечная (*suboperculum*) кости.

Жаберных дуг 5 пар. Первые четыре состоят из 4 окостеневших и соединенных друг с другом суставами парных элементов; расположенные снизу пятые непарные элементы соединяют дуги друг с другом. Эти жаберные дуги несут жабры. Пятая (задняя) жаберная дуга состоит только из двух крупных парных элементов; на них у некоторых видов расположены глоточные зубы (форма и размеры глоточных зубов отражают пищевую специализацию; см. рис. 101).

Парные конечности и их пояса. Парные конечности костных рыб представлены грудными и брюшными плавниками. У немногих видов брюшные плавники редуцируются. В подклассе лопастеперых рыб внутренний скелет парных грудных и брюшных плавников имеет центральную расчлененную ось, к которой причленяются радиалии (они могут в разной степени редуцироваться). У двоякодышащих рыб радиалии прикрепляются по бокам члеников хорошо развитой центральной оси попарно (бисериальный тип плавника, рис. 112, А). Таков скелет плавников неocerатода и многих ископаемых форм. У остальных современных двоякодышащих рыб радиалии редуцируются и нитевидный плавник сохраняет лишь расчлененную центральную ось.

У кистеперых рыб радиалии прикрепляются к менее четко выраженной членистой центральной оси только с одной стороны (унисериальный тип, рис. 112, Б). Внутренний скелет плавников у лопастеперых остается хрящевым, но у ископаемых форм в нем развивались окостенения. Краевая часть плавника поддерживается наружным скелетом — лепидотрихиями — костными лучами кожного происхождения. В подклассе лучеперых внутренний скелет парных плавников более простой. У многоперообразных в основании грудного плавника лежат три частично окостеневающих базальных элемента; к ним при-

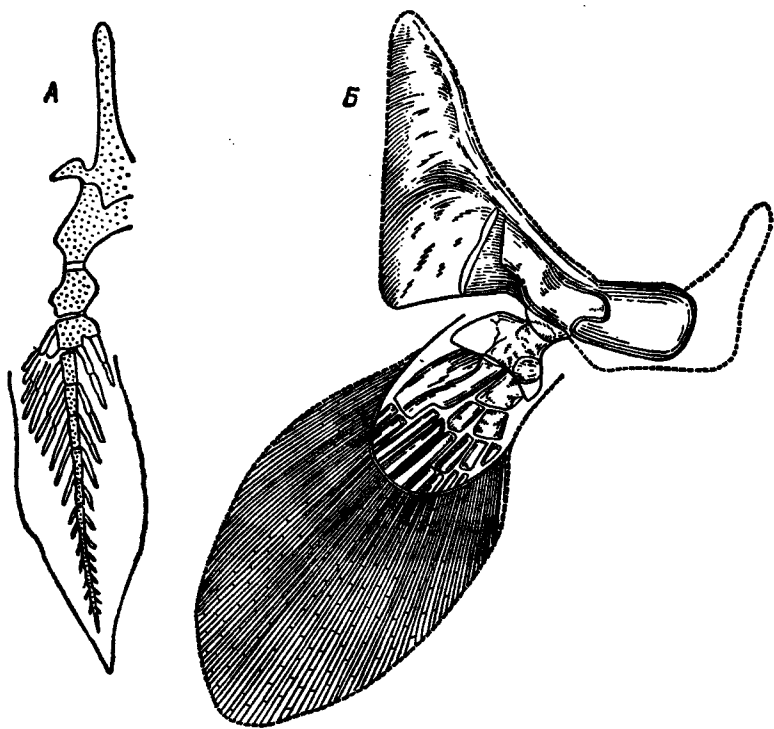


Рис. 112. Плавники лопастеперых рыб. А — плечевой пояс и бисериальный плавник неоцератода — *Neoceratodus* (двоякодышащие); Б — плечевой пояс и унисериальный плавник ископаемой кистеперой рыбы *Sauripterus*

легают ряд мелких радиалей, к которым причленяются основания костных кожных лучей — лепидотрихий (рис. 113, А). У остальных лучеперых рыб базальные элементы редуцируются. В грудных плавниках небольшое число окостеневших радиалей прикрепляется к поясу; к радиалиям, а частично и непосредственно к поясу, причленяются лепидотрихии (рис. 113, Б). В брюшных плавниках внутренний скелет редуцируется, и лепидотрихии причленяются непосредственно к тазовому поясу (несколько радиалей сохраняются у немногих видов).

Первичный пояс грудных плавников у осетрообразных имеет вид двух хрящевых полудуг, снаружи покрытых несколькими кожными костями, образующими вторичный пояс. У двоякодышащих рыб кости вторичного пояса погружаются под кожу и тесно прилегают к первичному хрящевому поясу, значительно его укрепляя. У остальных групп костных рыб первичный пояс окостеневает, образуя лопатку (*scapula*) и коракоид (*coracoideum*). Обычно они относительно невелики и фактически выполняют функцию редуцировавшихся базальных элементов внутреннего скелета плавника (рис. 113). Функцию пояса выполняют только вторичные кости. Из них особенно велик

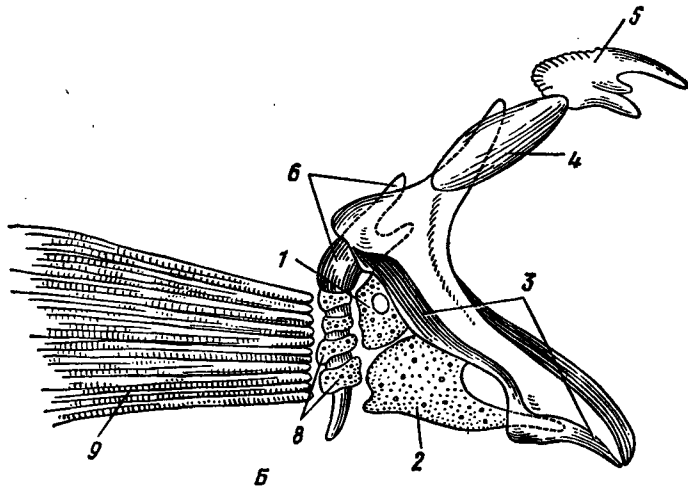
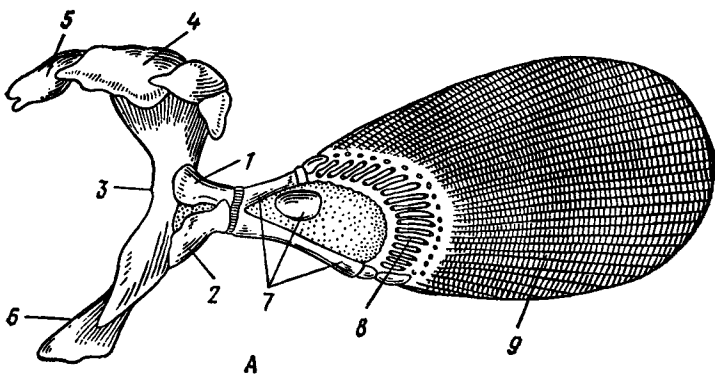


Рис. 113. Пояс грудных плавников и грудные плавники лучеперых рыб. А — многопера — *Polypterus* (многоперообразные); Б — судака (окунеобразные):

первичный пояс: 1 — лопатка, 2 — кораконд; вторичный пояс: 3 — клейтрум, 4 — супраклейтрум, 5 — заднетеменная кость, 6 — подклейтрум; скелет плавника: 7 — базалии, 8 — радиалии, 9 — лепидотрихии (кожные костные лучи)

клеитрум (cleithrum), который через добавочные косточки *supracleithrum* — *posttemporale* причленяется к затылочному отделу черепа. Клейтрумы правой и левой стороны на брюшной стороне тела соединяются друг с другом. Эти преобразования обеспечивают более прочную, чем у хрящевых рыб, фиксацию пояса грудных плавников.

Пояс брюшных плавников у костных рыб развит слабо. Он представляет собой либо хрящевую (двоякодышащие, осетрообразные), либо костную пластинку, лежащую в толще мускулатуры. У части костистых рыб брюшные плавники вместе со своим поясом перемещаются вперед и располагаются под грудными (иногда немного впереди). В этом случае пояс брюшных плавников также лежит в толще

брюшной стенки, но при помощи связок соединяется с поясом грудных плавников.

Внутренний скелет непарных плавников образован палочковидными хрящевыми или костными радиальными лучами — птеригофорами (*pterygiophora*), погруженными в толщу мышц. Их заостренные нижние концы общей связкой соединяются с остистыми отростками позвонков. К лежащим на уровне поверхности тела расширенным верхним концам птеригофоров подвижно причленяются кожные костные лучи — лепидотрихии (*lepidotrichia*), поддерживающие лопасть плавника.

У многих видов часть или все лепидотрихии непарных плавников становятся мощными и острыми; такие плавники выполняют не только гидродинамическую, но и защитную функцию (окунеобразные и представители других отрядов). Иногда часть лучей обособляется и превращается в отдельно стоящие мощные подвижные колючки (колючки, некоторые сомы и др.). У немногих видов у основания колючек или части колючих лучей плавников расположены ядовитые железы: при надавливании на колючку выделяется капелька яда, по колючке стекающая в ранку (морские окуни и ерши, морской дракончик и др.). У видов, живущих в горных ручьях и в прибрежных участках морей с сильными приливно-отливными течениями, брюшные плавники, видоизменяясь, превращаются в присоску, которой рыба прикрепляется к субстрату (бычки — *Gobiidae*, подкаменщики — *Cottidae*, пинагоры — *Cyclopteridae*, некоторые сомы и др.). У рыбы прилипалы первый спинной плавник сместился на голову и превратился в сложно устроенную мощную присоску. У морских петухов — тригл из отряда скорпенообразных три луча каждого грудного плавника служат рыбе опорой при ползании по дну.

Хвостовой плавник у личинок рыб имеет симметричное строение (хорда проходит посередине плавника) и называется протоцеркальным (рис. 114, А). У осетрообразных, как и у хрящевых рыб, конец хвоста изгибается вверх, а брюшная лопасть разрастается; образуется неравнолопостный, или гетероцеркальный, плавник (рис. 114, Б).

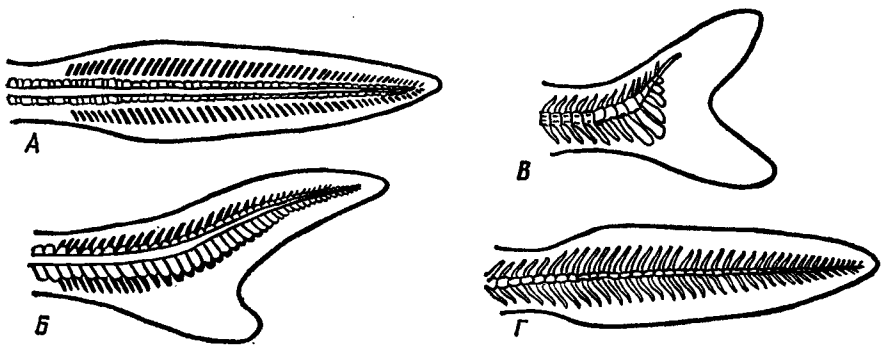


Рис. 114. Форма хвостового плавника. А — протоцеркальная; Б — гетероцеркальная (осетрообразные); В — гомоцеркальная (большинство костистых рыб); Г — дифицеркальная

У большинства костистых рыб брюшная лопасть разрастается еще сильнее, плавник становится внешне симметричным, но конец позвоночника заходит в верхнюю лопасть; плавник такого типа называется гомоцеркальным. У части двоякодышащих, кистеперых и немногих костистых рыб при росте осевой скелет вновь выпрямляется, а верхняя и нижняя лопасти хвостового плавника уравниваются в размерах; такой вторично симметричный хвостовой плавник называют дифицеркальным (рис. 114, Г). Лопасть хвостового плавника поддерживают костные лучи — лепидотрихии, а функцию его внутреннего скелета выполняют расширенные остистые отростки концевых позвонков; у костистых рыб нижние остистые отростки разрастаются в широкие пластинки (гипуралии).

Как и у хрящевых рыб, поперечнополосатая соматическая мускулатура костных рыб отчетливо сегментарна и состоит из мышечных сегментов, имеющих сложную форму. Часть из них частично перестроилась, образовав группы мышц: глазные, наджаберные и поджаберные мышцы, мышцы парных плавников.

Висцеральная мускулатура, окружающая пищеварительную трубку представлена слоями гладких мышц, но у некоторых костистых рыб среди гладких мышц встречаются пучки поперечнополосатых волокон (в стенках желудка вьюна, в кишечной стенке линя и др.). В области челюстных и жаберных дуг гладкие мышечные волокна замещаются поперечнополосатыми волокнами, формирующими сложно дифференцированную мускулатуру челюстных и жаберных дуг. В отличие от хрящевых рыб содержание мочевины в мышцах костных рыб ничтожно и обычно не превышает 0,0005—0,02%.

Пищеварительная система и питание. По сравнению с хрящевыми рыбами у костных рыб разнообразнее строение челюстного аппарата и пищеварительной трубки и шире общий спектр используемых кормов; довольно многочисленны специализированные формы. Есть виды, практически питающиеся только растительной пищей: высшими водными растениями (белый амур — *Ctenopharyngodon idella*) или планктонными водорослями (белый толстолобик — *Hypophthalmichthys molitrix* и др.). Веслоносы, различные сельди и многие другие рыбы питаются преимущественно планктонными рачками и моллюсками; прочие осетровые, многие карповые, ерши, барабульки и другие поедают разнообразных донных беспозвоночных; зубатки дробят прочные раковины, выедавая моллюсков, некоторые иглобрюхие едят преимущественно коралловых полипов и т. п. В разных отрядах встречаются настоящие хищники, поедающие крупных рыб, земноводных, водных птиц и пресмыкающихся. Многие рыбы питаются падающими в воду насекомыми, а брызгуны (см. рис. 98) пущенной изо рта стружкой воды сбивают даже летающих насекомых.

Наряду с такими высокоспециализированными рыбами многие другие виды питаются разнообразной животной и растительной пищей (карповые и др.). У большинства рыб отчетливо выражена возрастная смена кормов. Например, молодь щуки сначала питается планктонными ракообразными, затем переходит на питание мальками рыб; у взрослых щук по мере их роста увеличиваются размеры добы-

ваемых жертв. У многих рыб отчетливо выражены сезонные и даже суточные изменения питания, определяемые доступностью и численностью того или иного вида корма. С питанием связано сложное пищевое поведение рыб, включающее поиск пищи, определение ее пригодности, преследование или подкарауливание (у животноядных видов) и добывание.

Суточный рацион рыб зависит от видовых особенностей, возраста, периода года, температурных условий, характера пищи. Молодь потребляет в среднем за сутки пищу, составляющую до 10—20% и более от массы своего тела. У взрослых рыб средняя суточная норма корма составляет 1,5—6% массы тела, заметно меняясь по сезонам. Так, у камбал в июле суточный рацион составлял 8—12% массы тела, а в декабре — всего 0,2—0,4%. Рацион зависит и от вида пищи: годовалая щука съедает за сутки мотыля (хируномиды) до 15—25% от массы своего тела, а рыбы — лишь 3—5%. Северные рыбы интенсивно питаются при температуре воды от -1 до $+4^{\circ}\text{C}$, а виды умеренных широт — при 10 — 20°C ; последние при снижении температуры уменьшают интенсивность питания или совсем его прекращают. Интенсивность переваривания зависит от многих факторов: вида и размера добычи, физиологического состояния рыбы, температуры воды. У хищных рыб, заглативших крупную добычу, она долгое время находится в желудке и медленно проходит по кишечнику; переваривание продолжается несколько дней. У мирных растительноядных и животноядных видов, поедающих мелкую добычу небольшими порциями, переваривание завершается за несколько часов. Многие виды рыб способны к длительному голоданию.

У большинства костных рыб в захвате пищи участвуют вторичные челюсти и элементы первичных челюстей. Обычно хорошо развиты зубы, прикрепляющиеся к предчелюстному, верхнечелюстному, зубным и небным костям и сошнику; в течение всей жизни идет нерегулярная смена зубов. Новые зубы вырастают в промежутках между старыми. Хищные рыбы имеют особо мощные и крепкие зубы; у некоторых видов намечается гетеродонтичность (зубы различаются по величине и форме, например у зубатки). У двоякодышащих, иглобрюхих и некоторых других зубы сливаются в крупные зубные пластинки; у многих сельдевых, карповых, игловидных зубы мелкие или совсем исчезают.

Строение и подвижность челюстного аппарата и степень развития зубов связаны с пищевой специализацией. У видов, поедающих крупную добычу, сидящие на жаберных дугах тычинки имеют вид острых зубчиков, помогающих проталкивать добычу в пищевод. У планктоноядных форм (сельди, толстолобик и др.) многочисленные длинные и тонкие тычинки жаберных дуг образуют сито, задерживающее пищу, но пропускающее воду в жаберные щели. У части безтосоядных видов на последней жаберной дуге развиваются мощные глоточные зубы, перетирающие пищу (раковины, пащцы ракообразных и иглокожих, растения); они хорошо развиты у многих карповых (рис. 101), некоторых камбаловых, губановых и др.

Мускулистого языка нет. Железы слизистой оболочки ротовой и глоточной полостей выделяют не содержащую пищеварительных фер-

ментов слизь, которая облегчает заглатывание пищи. За глоткой начинается мускулистый пищевод, внешне незаметно переходящий в желудок. Желудок разных видов, в зависимости от пищевой специализации, отличается формой и размерами. Он может иметь вид прямой, легко растяжимой трубки (щука) или быть изогнутым под острым углом в виде буквы V, иметь мешковидное расширение и у немногих видов, например кефали, отчетливо выраженный участок с мощными мускульными стенками. При поступлении пищи в желудок его железы выделяют соляную кислоту, резко повышающую кислотность в желудке (с 6,0—7,0 до 2,2—3,0 рН), и пепсин, который переваривает белки и активен только в кислой среде.

У некоторых рыб (карповые, многие бычки и некоторые другие) желудок отсутствует: за коротким пищеводом сразу начинается кишечник; у таких рыб пепсин не вырабатывается и его функция выполняет трипсин в тонкой кишке. В начальной части кишечника у многих рыб, как имеющих, так и не имеющих желудка, расположены слепые выросты — пилорические придатки (нет у карповых, сомовых, щук и др.). Их число варьирует: у многопера, песчанки и др. — по одному, у окуня — три (рис. 115, 8), у разных видов лососевых — до 180—400. Здесь же в кишечник впадают протоки желчного пузыря и поджелудочной железы, выделяющие в просвет кишечника комплекс пищеварительных ферментов, переваривающих белки, жиры и углеводы: трипсин, эрепсин, энтерокиназу, липазу, амилазу, мальтазу. Все они эффективно действуют лишь в щелочной среде, создающейся в кишечнике. Роль пилорических выростов, видимо, сводится к тому,

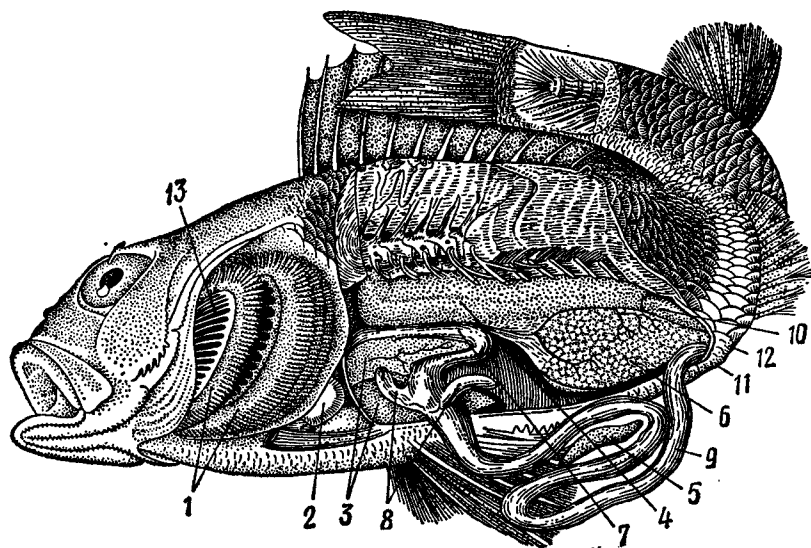


Рис. 115. Вскрытый окунь (самка):

1 — жабры, 2 — сердце, 3 — печень, 4 — плавательный пузырь, 5 — селезенка, 6 — яичник, 7 — желудок, 8 — пилорические придатки, 9 — кишка, 10 — мочевой пузырь, 11 — ваднепроходное отверстие, 12 — мочепооловое отверстие, 13 — тычинки жаберной дуги

что в них выделяются пищеварительные ферменты и начинается всасывание переваренной пищи. Пищеварительные ферменты выделяются и железами слизистой оболочки кишечника. Переваривание усиливается благодаря перистальтике кишечника, перемешивающей и перемещающей пищевую массу.

У двоякодышащих, кистеперых (латимерия), осетрообразных и многоперообразных кишечник относительно короток, но его всасывательная поверхность увеличена хорошо развитым, как и у хрящевых рыб, спиральным клапаном. У амиеобразных, панцирничкообразных и некоторых костистых (лососевые) спиральный клапан развит слабо и длина кишки возрастает. У остальных костных рыб спиральный клапан отсутствует, что компенсируется развитием пилорических придатков и (или) удлинением кишечника, образующего петли (рис. 115, 9). Относительная длина кишечника короче у хищных рыб и много длиннее у видов, питающихся труднее перевариваемой растительной пищей. Так, у судака и окуня длина кишечника составляет около 0,7 длины тела, у щуки — около 1,2; у бентосоядного карася, поедающего и растительную пищу, кишечник вдвое длиннее тела, у более растительноядного карпа — втрое, а у питающегося водной растительностью амура, толстолобика, некоторых цихлид длина кишечника превышает длину тела в 8—15 раз. Кишечник открывается наружу самостоятельным анальным отверстием (у двоякодышащих есть клоака).

Печень костных рыб по размерам относительно меньше, чем у хрящевых рыб, и составляет всего 1—8% массы тела; крупна печень у тресковых (5—8%) и налимов (5—6%). У всех видов развит желчный пузырь. Поджелудочная железа у большинства костных рыб в виде малозаметных мелких долек разбросана по брюшке в петлях кишечника; у некоторых рыб дольки поджелудочной железы внедряются в печеночную ткань. Помимо собственных пищеварительных ферментов, особенно у растительноядных видов рыб, в переваривании пищи имеют значение ферменты, выделяемые постоянно живущими в кишечнике простейшими, бактериями и грибами (симбиотическое пищеварение).

Органы дыхания и газообмен. Основной орган газообмена костных рыб — жабры. В отличие от хрящевых у костных рыб образуются подвижные костные жаберные крышки, полностью прикрывающие снаружи жабры и всю глоточную область. Поэтому изменяется и строение жабр, расположенных только на I—IV окостеневших жаберных дугах. Кожистые межжаберные перегородки редуцируются (их остатки хорошо заметны лишь у осетрообразных) и практически жаберные лепестки обеих полужабр прикрепляются непосредственно к жаберной дуге, сливаясь своими основаниями, а их свободные концы свисают в жаберную полость (рис. 115, 1), ограниченную снаружи жаберной крышкой. В основании жаберных лепестков лежит приносящая жаберная артерия, ответвления которой распадаются на капилляры, идущие в каждый жаберный лепесток; они сливаются в выносящую жаберную артерию, которая несет окисленную (артериальную) кровь и впадает в корень аорты. По каждому жаберному лепестку проходит поддерживающая его тоненькая полоска хряща. Снаружи жаберные лепестки

покрыты тончайшими складочками (до 15 и более штук на 1 мм), что увеличивает омываемую водой поверхность жабр. У некоторых видов на внутренней поверхности жаберной крышки располагается рудимент добавочной полужабры. Общая дыхательная поверхность жабр составляет 1—3 см² на 1 г массы рыбы; у более активных рыб и у рыб, живущих в водах с низким содержанием кислорода, относительная поверхность жабр больше.

Механизм дыхания осуществляется следующим образом (см. рис. 87): при вдохе отходят в стороны жаберные крышки (их кожистые края наружным давлением воды прижаты к телу и закрывают общую жаберную щель) и жаберные дуги. Благодаря уменьшению давления вода через ротовое отверстие засасывается в ротоглоточную полость и, омывая жаберные лепестки, проходит в жаберную полость. При выдохе жаберные крышки приближаются к сходящимся жаберным дугам, давление в жаберной полости возрастает, вода отгибает кожистый край жаберной крышки и вытекает наружу; обратному току воды в ротовую полость препятствуют смыкающиеся жаберные лепестки. Благодаря такому насасывающему механизму создается почти непрерывный ток воды через рот и жабры наружу. При плавании ток воды может создаваться за счет движения даже без работы жаберных крышек.

Газообмен между водой и кровью в жаберных лепестках осуществляется с помощью многочисленных капилляров, кровь в которых течет навстречу току омывающей жаберные лепестки воды (противоточная система, см. рис. 45), что заметно усиливает газообмен. При этом растворенный в воде кислород путем осмоса и диффузии проникает в жаберные лепестки и связывается дыхательным пигментом крови — гемоглобином. Благодаря такой системе рыбы способны усваивать 46—82% растворенного в воде кислорода. Одновременно через жабры удаляются углекислый газ и некоторые продукты метаболизма (мочевина, аммиак); участвуют жабры в солевом и водном обмене (см. ниже).

У эмбрионов кислород усваивается хорошо развитой сетью кровеносных сосудов желточного мешка и плавниковой складки (рис. 116). У вылупившихся из икры личинок основным органом дыхания продолжают служить кровеносные сосуды сохраняющегося некоторое

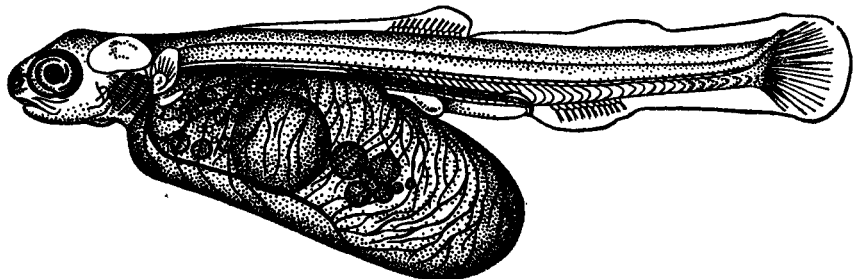


Рис. 116. Кровеносная система эмбриона (сняты зародышевые оболочки) кеты (по Никольскому)

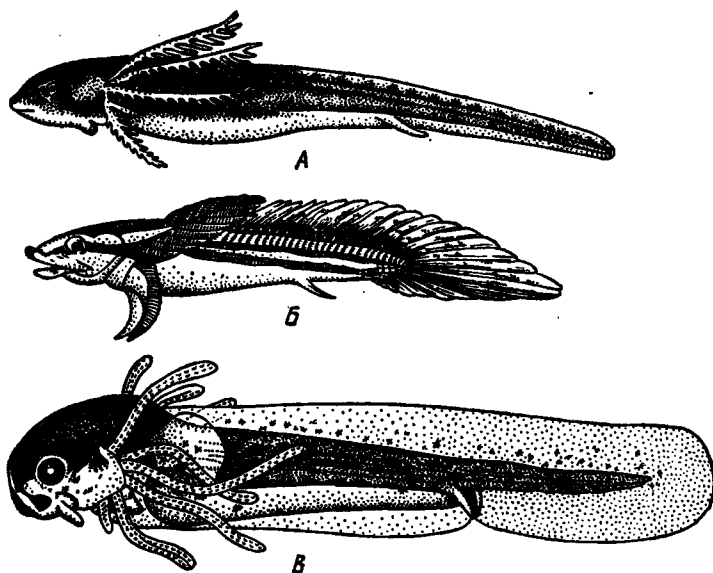


Рис. 117. Личиночные наружные жабры рыб (масштаб не соблюден; по Никольскому). А — американский чешуйчатник — *Lepidosiren paradoxa*; Б — многопер — *Polypterus* sp.; В — вьюн — *Misgurnus fossilis*.

время желточного мешка и кровеносная сеть на многих участках тела: на плавниках, на боках, на голове. У некоторых личинок (двоякодышащие, многопер, некоторые вьюны из карповых и др.) развиваются наружные жабры — обильно снабженные кровеносными сосудами выросты кожи (рис. 117). По мере роста личинки основная функция дыхания постепенно переходит к развивающимся внутренним жабрам.

У костных рыб, живущих в водоемах, где существует постоянный или периодический дефицит кислорода, имеются добавочные органы дыхания. Прежде всего таким органом служит кожа; обычно через нее поступает менее 10% потребляемого кислорода, но у некоторых рыб, особенно часто сталкивающихся с недостатком кислорода, за счет кожного дыхания может обеспечиваться до 20—30% потребляемого кислорода. У вьюнов, илестых прыгунов и угрей, переползающих во влажные росистые ночи из водоема в водоем, поступает через кожу до 85% потребляемого в это время кислорода (остальное, видимо, из плавательного пузыря). Кожа используется для удаления из организма углекислого газа: она выделяет его более интенсивно, чем поглощает кислород.

В разных систематических группах рыб развиваются приспособления, позволяющие использовать атмосферный кислород. При недостатке кислорода в воде многие карповые и другие рыбы захватывают воздух ртом: этим путем аэрируется вода в ротовой полости, а кислород воздушных пузырьков поглощается жабрами и слизистой оболочкой

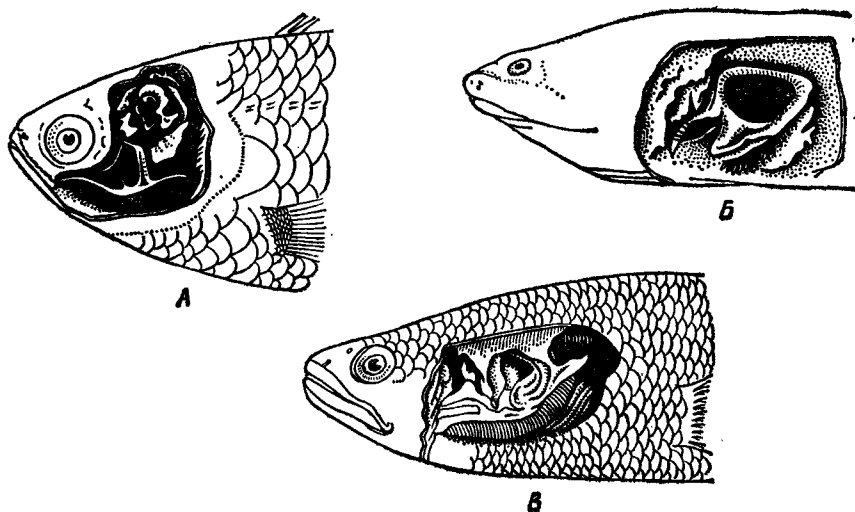


Рис. 118. Наджаберные органы. А — брызгун — *Anabas* (Perciformes); Б — *Amphipnous* (Synbranchiformes); В — змееголов — *Ophiocephalus* (Perciformes) (из кн. Никольского по Гора)

ротовой полости. У лабиринтовых рыб — Апобантиды (к ним относятся брызгун, см. рис. 98, макроподы, гурами и др.) и змееголов — *Ophiocephalus* (окунеобразные), у слитножаберникообразных, некоторых сельдевых и сомовых над жабрами в глоточной области развиваются полые камеры с сильно развитой складчатостью (рис. 118); кислород захваченного ртом воздуха усваивается через сеть капилляров этих складок. У немногих видов этот наджаберный орган служит основой дыхания, давая до 50—70% потребляемого кислорода; жабры у них играют второстепенную роль. У части карповых (пескарей, щиповок, вьюнов и др.), некоторых сомов и других рыб в качестве добавочного органа воздушного дыхания служат специализированные участки кишки, где нет пищеварительных желез. Рыба заглатывает пузырек воздуха, проталкиваемый через кишечник перистальтикой; при этом происходит усвоение до 50% кислорода проглоченного воздушного пузырька, который взамен обогащается углекислым газом (в выходящем через анальное отверстие воздухе его содержание возрастает в десятки раз).

В газообмене в большей или меньшей степени участвует и плавательный пузырь, выполняющий много функций; основная — гидростатическая (см. рис. 105), барорецептора и акустического резонатора (с. 252).

У кистеперых и двоякодышащих (кроме рогозуба) плавательный пузырь — легкое — парный. Он снабжается кровью по ответвлению последней (пятой) выносящей жаберной артерии и в течение всей жизни сохраняет связь с пищеводом, открываясь на его брюшной стороне щелевидным отверстием, снабженном замыкающим мускулом; у глубоководной латимерии сохраняется в виде рудимента. Стенки

легких ячеистые, что увеличивает их внутреннюю поверхность. Они функционируют как добавочные органы дыхания, а у зарывшихся в грунт при засухе протоптерусов и лепидозиренов — как основной орган дыхания. Имеющий ячеистые стенки парный плавательный пузырь многоперых также служит добавочным органом дыхания.

У остальных костных рыб плавательный пузырь образуется как непарный спинной вырост пищевода и снабжается кровью ответвлением кишечной артерии. У открытопузырных рыб обмен газов в плавательном пузыре осуществляется путем периодического заглатывания воздуха и в меньшей степени — путем газовой секреции. У части видов этой группы плавательный пузырь может служить добавочным органом дыхания: в его стенках развивается густая сеть капилляров (*Umbra* из щукообразных) и даже появляется более или менее выраженная ячеистость (некоторые харациновидные из карпообразных, *Gymnarchus* из клюворылообразных и др.). У костных ганоидов (амия, панцирная щука) до 60—80% потребляемого кислорода может усваиваться через плавательный пузырь, а остальное — через жабры. У закрытопузырных рыб (большинство видов из надотрядов перкоидных и батрахонидных) плавательный пузырь связан с пищеводом только в первые дни после выклева из икры; он используется преимущественно как газовое депо. Содержание газов в плавательном пузыре разных видов рыб резко различно (табл. 7); оно меняется и у одной и той же особи. Рыбы, накапливающие большое количество кислорода в плавательном пузыре, способны реализовать его при резком повышении метаболизма (бросок за добычей, уход от нападения) или при уменьшении кислорода в окружающей среде.

Совершенный механизм жаберного дыхания, развитие разнообразных добавочных органов дыхания (плавательный пузырь, наджаберные лабиринты, кожа, кишечник; рис. 119), позволяющих использовать атмосферный кислород, обеспечили возможность расселения костных рыб по водоемам с различным содержанием кислорода. В пределах близких таксономических групп обособились виды с разной требовательностью к наличию кислорода. «Оксифилы» (лососи,

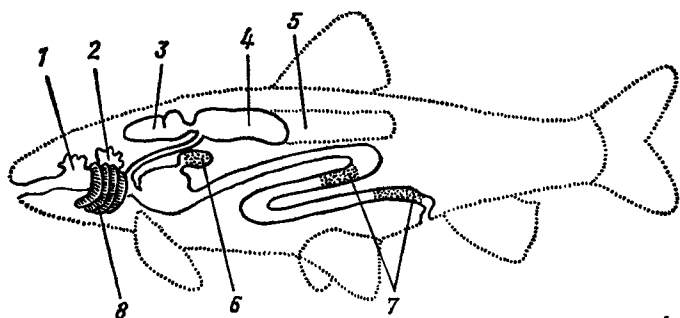


Рис. 119. Схема органов водного и воздушного дыхания взрослых рыб (по Строганову):

1 — выпячивания в ротовой полости, 2 — наджаберный орган, 3 — 5 — отделы плавательного пузыря, 6 — выпячивание в желудке, 7 — участки поглощения кислорода в кишечнике, 8 — жабры

гольяны и многие другие) живут преимущественно в холодных быстрых реках с большим содержанием кислорода — от 7 до 11 см³ на 1 л. Более разнообразные водоемы населяют рыбы, довольствующиеся 5—7 см³ на 1 л (хариус из лососевых, голавль, подуст, пескарь из карпообразных, налим из тресковых и др.). Большое число видов разных отрядов живут в водоемах с содержанием кислорода 2—4 см³ на 1 л, выдерживая даже меньшие концентрации. Это плотва из карповых, щука, окунь и ерш из окунеобразных и многие другие. Наконец, «оксифобы» (сазан, караси, линь из карповых и др.) способны переносить снижение кислорода до 0,5 см³ на 1 л. Для этой группы избыток кислорода может быть даже неблагоприятным, вызывая «кислородный наркоз». В морях рыбы недостатка в кислороде обычно не испытывают, поэтому не имеют добавочных органов дыхания.

Таблица 7. Содержание газов (в %) в плавательном пузыре рыб
(по Х. С. Коштоянцу)

Виды рыб	O ₂	CO ₂	N
Морской угорь	87,7	0,4	11,9
Щука	35,0	6,7	58,3
Окунь речной	19,9	0,6	79,5
Треска	19,0	0,5	80,5
Карп	5,7	3,7	90,6
Лосось американский	3,7	0,8	95,5

Сезонные изменения содержания кислорода в воде могут быть причиной массовой гибели рыб. В результате гниения обильных растительных остатков и стока болотных вод с большим содержанием органических веществ концентрация кислорода в некоторых водоемах резко снижается летом и особенно зимой, когда ледовый покров прекращает поступление атмосферного кислорода. Наступает «замор» — массовая гибель рыбы, — особенно губительный в замкнутых водоемах, но иногда принимающий грандиозные размеры и в реках. В водоемах с обильной водной растительностью кратковременные заморы могут быть летом в ночное время, когда прекращается фотосинтез.

Кровеносная система и кровообращение. Кровеносные системы костных и хрящевых рыб сходны; различия сводятся лишь к некоторым деталям (рис. 120). Сердце двухкамерное (одно предсердие + один желудочек). У всех костных рыб есть венозный синус или венозная пазуха (*sinus venosus*), из которого кровь поступает в предсердие (*atrium*) и из него — в желудочек (*ventriculus*). У кистеперых, двоякодышащих, осетрообразных, многоперов и панцирничкообразных хорошо развит артериальный конус (*conus arteriosus*), как и у хрящевых рыб, несущий на внутренних стенках полулунные клапаны. У амни артериальный конус сильно редуцирован, а у остальных костных рыб (*Teleostei*) от артериального конуса остаются лишь один-два ряда клапанов перед входом в брюшную аорту. При редукации артериаль-

ного конуса образуется толстостенное вздутие начальной части брюшной аорты — луковица аорты (*bulbus aortae*), имеющая стенки с гладкой мускулатурой и смягчающая пульсовые толчки. Кровяное давление у большинства костных рыб несколько выше (18—120 мм рт. ст.), чем у хрящевых (7—45 мм).

Брюшная аорта (*aorta ventralis*) распадается на 4 пары приносящих жаберных артерий (рис. 120, 6), снабжающих кровью расположенные на I—IV жаберных дугах жабры. Окислившаяся в капиллярах жаберных лепестков кровь собирается в выносящие жаберные артерии (их тоже 4 пары), которые впадают в корни спинной аорты (рис. 120, 8), позади жаберного отдела сливающиеся в спинную аорту (*aorta dorsalis*) (рис. 120, 11). Спереди корни аорты, отделив сонные артерии (рис. 120, 10), тоже соединяются друг с другом (рис. 120, 9), образуя характерный для костных рыб головной круг. Лежащая под позвоночным столбом спинная аорта последовательно ответвляет артерии, снабжающие кровью мускулатуру и внутренние органы, и уходит в гемальный канал хвостового отдела позвоночного столба; здесь ее называют хвостовой артерией (*a. caudalis*).

Собравшая венозную кровь из хвостового стебля хвостовая вена (*vena caudalis*) (рис. 120, 16) входит в полость тела и разделяется на правую и левую воротные вены почек (*v. portae renalis*) (рис. 120, 17). У части костных рыб, как и у хрящевых, они входят в почки и распадаются там на капилляры, т. е. образуют воротную систему почек; почечные капилляры, сливаясь, впадают в задние кардинальные вены. Однако у многих костистых рыб в правой почке воротная система частично редуцируется: часть крови по анастомозам сразу переходит в правую заднюю кардинальную вену, минуя капилляры. Несущие кровь из головы передние кардинальные вены (*v. cardinalis*

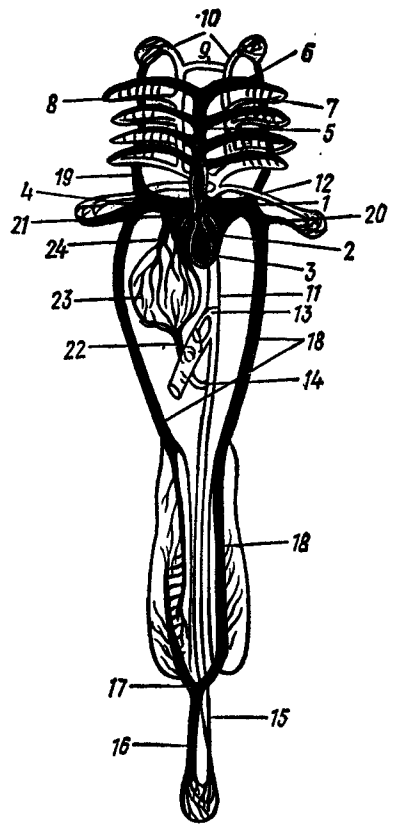


Рис. 120. Схема кровеносной системы костистой рыбы (черным цветом показаны сосуды с венозной кровью, белым — с артериальной):

- 1 — венозная пазуха, 2 — предсердие, 3 — желудочек, 4 — луковица аорты, 5 — брюшная аорта, 6 — приносящие жаберные артерии, 7 — выносящие жаберные артерии, 8 — корни спинной аорты, 9 — передняя перемычка, соединяющая корни аорты, 10 — сонная артерия, 11 — спинная аорта, 12 — подключичная артерия, 13 — кишечная артерия, 14 — брыжеечная артерия, 15 — хвостовая артерия, 16 — хвостовая вена, 17 — воротные вены почек, 18 — задняя кардинальная вена, 19 — передняя кардинальная вена, 20 — подключичная вена, 21 — кювьеров проток, 22 — воротная вена печени, 23 — печень, 24 — печеночная вена

anterior) (рис. 120, 19), собирающие кровь из грудных плавников подключичные вены (*v. subclavia*) (рис. 120, 20) и задние кардинальные вены (*v. cardinalis posterior*) (рис. 120, 18) каждой стороны сливаются в соответствующий — левый или правый кювьеров проток (*ductus cuvieri*), впадающие в венозную пазуху. Вены, собирающие кровь от желудка, селезенки и всего кишечника, сливаются в воротную вену печени (*v. portae hepatis*); она входит в печень и распадается на капилляры, образуя воротную систему печени. Печеночные капилляры вновь сливаются в вены, объединяющиеся в короткую печеночную вену (*v. hepatica*) (рис. 120, 24), впадающую непосредственно в венозную пазуху.

В разных группах костных рыб встречаются отклонения от описанной схемы. Наиболее своеобразны особенности кровеносной системы двоякодышащих рыб, обусловленные наличием у них добавочного легочного дыхания; с ним связано возникновение легочного круга кровообращения. Предсердие свисающей со спинной стороны перегородкой (рис. 121, 5) почти полностью разделяется на две половины: в левую впадает несущая кровь из легких — легочная вена, а в правую открывается венозная пазуха. Эта перегородка в виде складки проходит через желудочек и продолжается в спиральный клапан артериального конуса. От брюшной аорты отходят 5 пар приносящих жаберных артерий (передняя из них проходит по подъязычной дуге). Через капиллярные сети жабр приносящие артерии переходят в выносящие жаберные артерии, впадающие в корни аорты; последние продолжают вперед как сонные артерии, а позади жаберной области сливаются в спинную аорту. От последней (пятой) выносящей жаберной артерии отходит легочная артерия (рис. 121, 12), ветвящаяся в легком. При достаточном содержании кислорода в

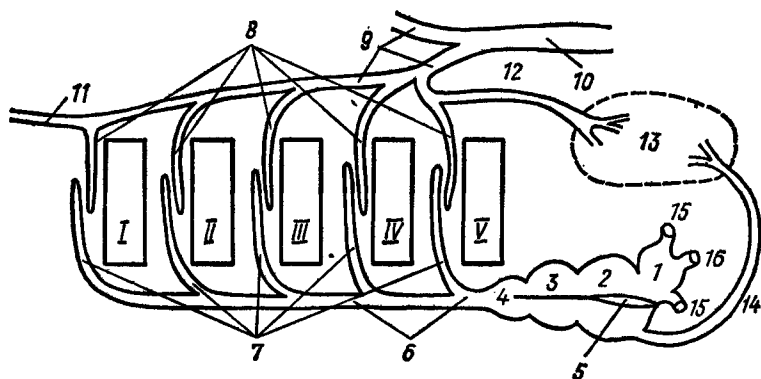


Рис. 121. Схема жаберно-легочного кровообращения двоякодышащих рыб (по Гудричу, упрощено):

1 — венозная пазуха, 2 — предсердие, 3 — желудочек, 4 — артериальный конус, 5 — перегородка предсердия, переходящая в складку верхней стенки желудочка и продолжающаяся в спиральный клапан артериального конуса, 6 — брюшная аорта, 7 — приносящие жаберные артерии, 8 — выносящие жаберные артерии, 9 — корни аорты, 10 — спинная аорта, 11 — сонная артерия, 12 — легочная артерия, 13 — легкое, 14 — легочная вена, 15 — кювьеров проток, 16 — задняя полая вена; I—V жаберные щели

воде, когда полное насыщение крови кислородом происходит в жабрах, легкое не функционирует и получает артериальную кровь.

При неполном насыщении крови кислородом в жабрах в легкое поступает лишь частично окисленная кровь и там доокисляется. В правую половину предсердия поступает венозная кровь из венозной пазухи, в левую артериальная кровь из легкого. Перегородка предсердия затрудняет перемешивание крови. При сокращении предсердия более артериальная кровь течет вдоль складки желудочка и спирального клапана артериального конуса и попадает преимущественно в первые приносящие жаберные артерии, получает дополнительно кислород в жабрах и идет в голову и корни аорты. Более венозная кровь из правой части предсердия идет преимущественно в задние приносящие жаберные артерии, получает в жабрах какое-то количество кислорода и попадает в корни аорты, а частично — через легочную артерию — в легкие. Большой и малый круги кровообращения, таким образом, разобщены очень слабо. Однако это делает возможным одновременное использование жаберного и легочного дыхания; причем более артериальная кровь поступает в голову, а по телу и в легкие идет смешанная кровь. Есть своеобразные черты и в периферической системе. Задние кардинальные вены развиваются относительно слабо. Основная масса крови из капилляров обеих почек в конечном счете попадает в крупный сосуд — заднюю полую вену (*v. cava posterior*), впадающую непосредственно в венозную пазуху (рис. 121, 16).

Таким образом, у двоякодышащих появляются изменения, которые напоминают особенности кровеносной системы земноводных. Можно предполагать, что у имевших легкие кистеперых — предков земноводных — кровеносная система была сходна с кровеносной системой ныне живущих двоякодышащих. Поэтому изучение становления и функционирования кровеносной системы двоякодышащих позволяет представить возможные пути морфологических перестроек, сопровождавших обособление первого класса наземных позвоночных — земноводных — от рыбообразных предков.

Основные показатели крови (кислородная емкость, количество гемоглобина и эритроцитов, ионный состав) обычно заметно выше у более подвижных пелагических видов и меньше — у малоподвижных донных форм. В пределах класса костных рыб общее количество крови варьирует от 1,1 до 7,3% от массы тела, число эритроцитов — от 580 тыс. до 4,1 млн. в 1 мм³, содержание гемоглобина изменяется в пределах 1,1—17,4 г% и 0,5—3,4 г на 1 кг массы; кислородная емкость крови составляет 1,5—23,0 объемных процента. Верхняя граница этих показателей у костных рыб заметно выше, чем у хрящевых рыб (см. табл. 5, с. 156). Живущие в водах Антарктиды белокровные рыбы (около 10 видов сем. *Chaenichthyidae*, подотр. нототениевые, отр. окунеобразные) в отличие от других рыб не имеют эритроцитов и гемоглобина. Кровь у них бесцветная. Органами дыхания служат не столько жабры, сколько обильно снабженная капиллярами кожа (до 45 мм длины капилляров на 1 мм² поверхности тела). Поверхность капилляров кожи и плавников в 2 раза превышает общую поверхность тела. Живут эти рыбы в воде с высоким содержанием кислорода и

постоянно низкой температурой (ниже $+2^{\circ}\text{C}$). Отличаются большими размерами сердца и низким содержанием кислорода в крови.

Важную роль в обеспечении энергетики организма играют углеводы, циркулирующие в крови (глюкоза, гликоген и др.). В отличие от высших позвоночных у рыб колебания сахара в крови очень велики, что связано с несовершенным механизмом регуляции. Выявляются сезонные изменения: повышение сахаров в периоды размножения и миграций (обычно в теплое время года) и снижение на зимовках, при малоподвижном образе жизни. Регуляция обеспечивается использованием запасов гликогена в печени под контролем гормональной и нервной систем, т. е. обычным путем сезонных перестроек метаболизма. У высокоподвижных и активных рыб (тунцы и др.) содержание сахара в крови удерживается в пределах 60—90 мг% (у осетровых поднимается до 115 мг%), а у малоподвижных донных рыб (морской черт) обычно не бывает выше 10 мг% (у хрящевых — 20—50 мг%). Кровь костных рыб отличается от крови хрящевых рыб большим содержанием белков в плазме. Образование форменных элементов крови происходит преимущественно в селезенке и в почках (особенно в их передних отделах).

Органы выделения и водно-солевой обмен. Система органов выделения, основу которой у всех рыб составляют почки, не только выводит продукты распада азотистых веществ, но и обеспечивает физико-химическую устойчивость внутренней среды организма: осмотического давления, кислотно-щелочного ионного равновесия. В этих процессах участвуют почки, жаберный аппарат, кожа, пищеварительная трубка и печень. Эти системы различаются у хрящевых и костных рыб.

Парные мезонефрические (туловищные) почки костных рыб лежат ниже позвоночного столба, почти вдоль всей полости тела. У многих видов в задней половине правая и левая почки сливаются вместе. Вольфовы каналы выполняют функцию мочеточников. По выходе из почки мочеточники правой и левой почек сливаются и, образовав тонкостенный полый вырост — мочевой пузырь (*vesica urinaria*) (рис. 122, 3), открываются наружу мочевым отверстием (у двоякодышащих — в клоаку). Почки получают артериальную кровь из почечных артерий; большие порции венозной крови приходят сюда по воротным венам почек из хвостового отдела. У пресноводных рыб хорошо развиты боуменовы капсулы с крупными клубочками. У морских костных рыб размеры клубочков уменьшаются, а у нескольких десятков видов из разных отрядов (жабы-рыбы, некоторые морские иглы и др.) клубочки практически редуцированы (агломерулярные почки).

У подавляющего большинства лучеперых рыб, особенно у костистых, конечным продуктом распада азотистых (в том числе и белковых) соединений, выводимым из организма, служит аммиак (как и у большинства беспозвоночных). Это парадоксальное явление находит свое объяснение в том, что жаберные лепестки этих рыб способны интенсивно выделять в окружающую среду аммиак и ионы солей, обеспечивая таким образом значительную часть процессов выведения продуктов распада из организма. Это объясняет, почему у многих видов почки

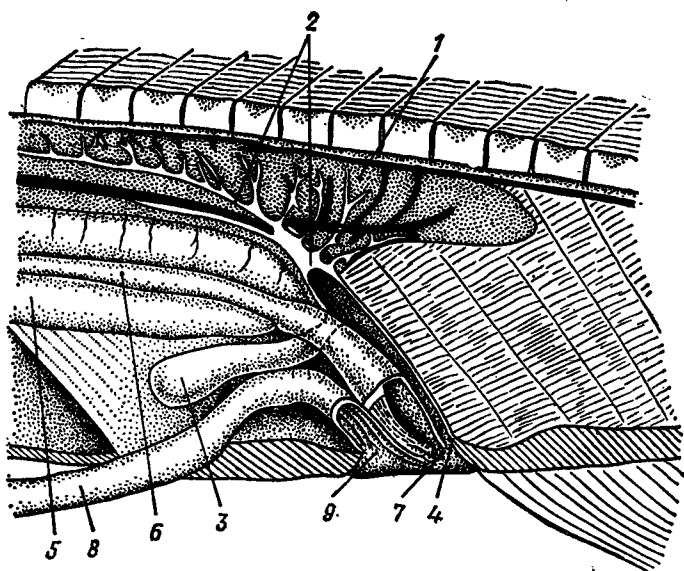


Рис. 122. Выводные каналы мочеполовой системы самца щуки — *Esox lucius* (по Гуртовому):

1 — почка, 2 — мочеточник, 3 — мочевой пузырь, 4 — наружное мочевое отверстие, 5 — семенник, 6 — семяпровод, 7 — наружное половое отверстие, 8 — кишечник, 9 — анальное отверстие

(особенно их верхние части) потеряли исходную функцию, превратившись в лимфоидный орган, участвующий в кроветворении. Часть азота выводится в виде мочевины, триметиламиноксида, креатина и близких соединений; она возрастает у морских видов по сравнению с пресноводными. Двоякодышащие рыбы, впадающие в оцепенение при высыхании водоемов (протоперус), в активном состоянии выделяют аммиак, а в оцепенении — мочевину, накапливающуюся в организме. Она выводится после пробуждения рыбы (напомним: аммиак много токсичнее мочевины.)

Выделение продуктов распада у рыб тесно связано с водно-солевым обменом, обеспечивающим осмотическое и кислотно-щелочное равновесие в тканях. У морских и пресноводных рыб эти процессы протекают различно. Пресноводные рыбы живут в гипотонической среде (осмотическое давление в их тканях значительно выше осмотического давления пресной воды (табл. 6, с. 158). Поэтому вода постоянно проникает в организм через кожу (рис. 123, 1), жабры и с пищей. По некоторым данным за 3—5 ч поступающей извне водой заменяется вся вода организма; ему постоянно грозит излишнее «обводнение». Высоко развитый фильтрационный аппарат почек позволяет выводить избытки воды; за сутки пресноводные рыбы выделяют от 50 до 300 мл мочи и более на 1 кг массы тела. Потери солей при выведении больших количеств мочи компенсируются активной реабсорбцией солей в почечных канальцах и поглощением солей жабрами из внешней среды;

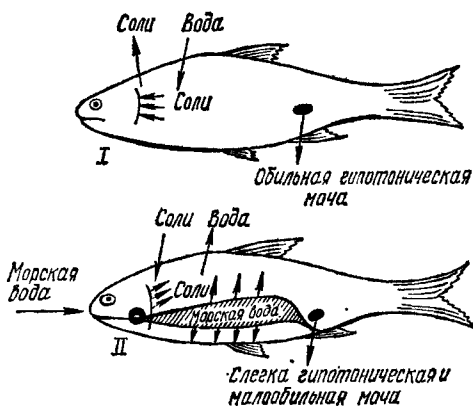


Рис. 123. Схема механизмов осморегуляции у пресноводных (I) и морских (II) костистых рыб (по Флорикену)

тери не могли. Возник новый механизм регуляции водно-солевого обмена: уменьшилось число клубочков в почках, а у части видов они исчезли полностью (агломерулярные почки); эти рыбы выделяют лишь 0,5—20 мл воды на 1 кг массы в сутки. Взамен усиливается роль почечных канальцев, железистые клетки стенок которых увеличили выделение мочевины и других продуктов азотистого обмена. Выделение солей жабрами обеспечено особыми клетками жаберных лепестков. На этой базе водный баланс морских костных рыб был восстановлен тем, что рыбы стали пить морскую воду (от 40 до 200 мл на 1 кг массы в сутки), а избытки солей, поступавшие при этом в организм, выделяли через жабры и с каловыми массами.

У проходных рыб при переходе из моря в реки и наоборот происходит перестройка водно-солевого обмена. Так, например, у речного угря — *A. anguilla*:

	Выделяется мочи мл/кг/сут	Δ мочи	Δ крови
В реке (Δ среды—0,06)	60—150	0,09	0,63
В море (Δ среды—1,85)	2—4	0,79	0,82

Описанные адаптации водно-солевого обмена позволили костистым рыбам широко освоить пресные и соленые водоемы. Напомним, что хрящевые рыбы, удерживая в организме мочевины, эффективно адаптировались к жизни в морях, но практически не освоили пресные воды.

Половая система и особенности размножения. Половые железы (яичники у самок и семенники у самцов) у костных рыб парные, висят на брюшке под почками, по бокам плавательного пузыря. Взаимоотношения половых и мочевых протоков в разных группах варьируют. У самцов низших костных рыб (двоякодышущие, надотряд ганоидные) уменьшается связь семенников с почкой: семявыносящие каналы впадают в небольшое число каиалов задней (а не передней,

часть солей поступает с пищей. Такой пресноводный тип водно-солевого обмена возник у предков рыб в пресных водоемах и сохранился у современных пресноводных костных рыб.

При переходе в море костные рыбы оказались в резко гипертонической среде, грозившей им «иссушением» вследствие потерь воды через кожу и жабры, с мочой и фекалиями (рис. 123, II); некоторые повышение осмотического давления в крови и тканях по сравнению с пресноводными формами (табл. 6, с. 158) предотвратили эти потери не могли.

как у хрящевых рыб) части почки или лишь в один (*Protopterus*), которые открываются в вольфов канал, на выходе из почки функционирующий как семяпровод и мочеточник. У самцов костистых рыб вольфовы каналы несут только функцию мочеточников (см. рис. 122, 2), а каналы семенника открываются в семяпровод — новообразование, не связанное с протоками мезонефроса. В нижней части семяпровода иногда образуется расширение — семенной пузырек. Семяпроводы обоих семенников открываются наружу общим половым (рис. 122, 7) или мочеполовым отверстием.

У самок двоякодышащих, как и у хрящевых рыб, длинные яйцеводы — мюллеровы каналы — открываются в полость тела воронками, а задними концами — в клоаку. У самок осетрообразных¹, многоперообразных и амиеобразных короткие и широкие яйцеводы — мюллеровы каналы — воронкой открываются в полость тела около яичников, а задним концом — в мочеполовой синус. У самок панцирничкообразных и у подавляющего большинства костистых рыб мюллеровы каналы редуцируются; оболочка мешкообразного яичника продолжается в виде короткого протока, открывающегося либо в мочеполовой синус, либо в самостоятельное половое отверстие. Таким образом, в отличие от всех других групп рыб у них зрелое яйцо не выпадает в полость тела, а попадает в полость яичника и по короткому протоку выбрасывается наружу. Лишь у лососевых и немногих других костистых рыб (клюворылообразные, муреновые из угреобразных и др.) зрелые яйца выпадают из яичника в полость тела и выводятся наружу через половые поры или очень короткие яйцеводы с широкой воронкой.

Большинство видов костных рыб раздельнополы. Среди каменных окуней — *Serranidae* и морских карасей — *Sparidae* (окунеобразные) известен нормальный гермафродитизм: каждая особь имеет и мужскую, и женскую половые железы, обычно созревающие поочередно, что предотвращает самооплодотворение. У некоторых окунеобразных (*Labroides* и др.) обе железы могут функционировать параллельно, что сопровождается быстрым — за несколько минут — превращением особи из самца в самку и обратно (рис. 124). При отсутствии партнера одиночная рыба сначала откладывает икру, а затем поливает ее спермиями. У морской *Onigocia macrolepis* (*Platycephalidae*) происходит реверсия (обращение) пола. Половые железы у молодых рыбок развиваются в виде двухполой гонады, в которой вентральная часть представляет семенник, а дорзальная — яичник. Созревшие особи вначале функционируют как самцы, а во вторую половину жизни как самки. При этом «семенниковая» часть деградирует, а яичник разрастается (Такеда, 1970).

Оплодотворение наружное, в воде; у немногих видов оно внутреннее. При этом семя вводится в половые пути самки при помощи сильно развитого генитального сосочка (бычки подкаменщики — *Cottidae* и др.) или при помощи гоноподия — измененного участка анального

¹ Мюллеровы каналы сохраняются и у самцов осетрообразных рыб. Функция их не ясна; возможно, они служат для удаления наружу избытка целомической жидкости.

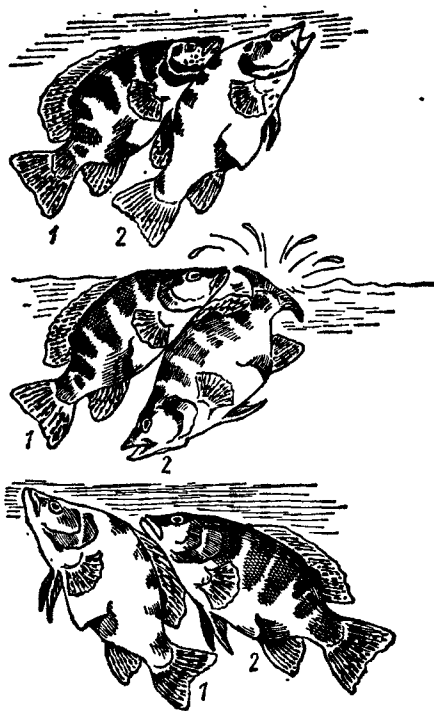


Рис. 124. Реверсивный гермафродитизм окуня *Serranus obliquarius*.

Рыба с полосами на теле (самцовая фаза) в паре с самкой (без полос) поднимаются вверх и выпрыгивают из воды: самка выметывает икру, а самец ее оплодотворяет (вверху). Затем оба закрывают (средний рисунок), переходя в противоположную фазу («самец в самку» и, наоборот, «самка в самца») (внизу). Циклы повторяются несколько раз

ку, они, наоборот, немного крупнее самок. У части видов самцы отличаются от самок по окраске, по длине и форме плавников. У немногих видов к началу периода размножения развивается брачный наряд: становится более яркой окраска, может даже изменяться форма тела, как у некоторых лососей. У некоторых глубоководных рыб, живущих рассредоточенно, когда встречи полов затруднены и не всегда гарантированы, имеются карликовые самцы, в течение всей жизни прикрепленные к самкам.

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

плавника (многие карпозубообразные; рис. 125). У фаллостетовидных (из атеринообразных) у самцов на нижней части головы расположен своеобразный совокупительный орган — приапий (см. рис. 103).

Время наступления половой зрелости различно у разных видов и варьирует в пределах одного вида. Обилие корма, повышенные температуры способствуют более быстрому росту и ускоренному половому созреванию. Поэтому, например, плотва *R. rutilus* в Финляндии становится половозрелой в возрасте 5—6 лет, а в Южной Европе — в 3 года. Мелкие карпозубые созревают в возрасте 2—4 месяцев, кильки каспийские — *Clupeonella delicatula*, хамса — *Engraulis encrasicolus* — в годовалом возрасте, щука — *Esox lucius* — в 4 года (в некоторых водоемах даже в 2), сазан — *Cyprinus carpio* — в 2—4 года, белуга — *H. huso* — в 9—23, а севрюга — *Acipenser stellatus* — в 8—22 года. Самцы обычно созревают раньше самок. У большинства самки несколько крупнее самцов, а у видов, у которых самцы охраняют кладку,

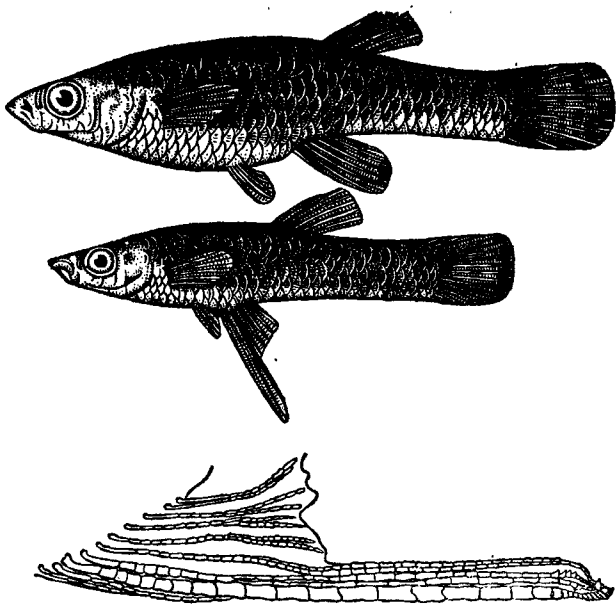


Рис. 125. Гамбузия — *Gambusia affinis*. Самка (вверху), самец и его гоноподий (внизу)

вающие плавающую (пелагическую) икру. Луна-рыба — *M. mola* откладывает до 300 млн. икринок (в течение года выживает менее 1% молоди), треска — *Gadus morhua* — 2,5—10 млн., палтус — *H. hippoglossus* — 2—3,5 млн. В то же время у откладывающих пелагическую икру анчоусов и килек плодовитость много ниже — всего 10—60 тыс. икринок. Среди наших пресноводных рыб наиболее плодовиты сазан (до 1,5 млн.), щука (100 тыс. — 1 млн.), судак (200 тыс. — 1 млн.), лещ (90—350 тыс.). Количество выметываемых сперматозоидов много выше. Так, у леща массой 250 г выделяется до 150 миллиардов сперматозоидов.

Пелагическая, т. е. свободно плавающая в толще воды икра обычно мелкая, с довольно большой жировой каплей, увеличивающей ее плавучесть. У других видов плавучесть обеспечивается либо обзоднением наружной оболочки, либо образованием на ней выростов. У видов, нерестящихся на дне или среди зарослей подводной растительности, икра демерсальная — крупная и тяжелая; наружная оболочка у многих видов в воде становится клейкой и прилипает к подводным предметам. У некоторых рыб оболочки отдельных икринок слипаются друг с другом, и кладка в виде лент развешивается на водорослях.

В разных группах костных рыб в той или иной степени проявляется забота о потомстве, заметно снижающая гибель икры и смертность молоди. Плодовитость таких рыб обычно сокращается. Лососевые рыбы закапывают икру в галечный грунт и несколько дней охраняют гнездо; кета выметывает 2—4 тыс. икринок, горбуша — 1—2 тыс.

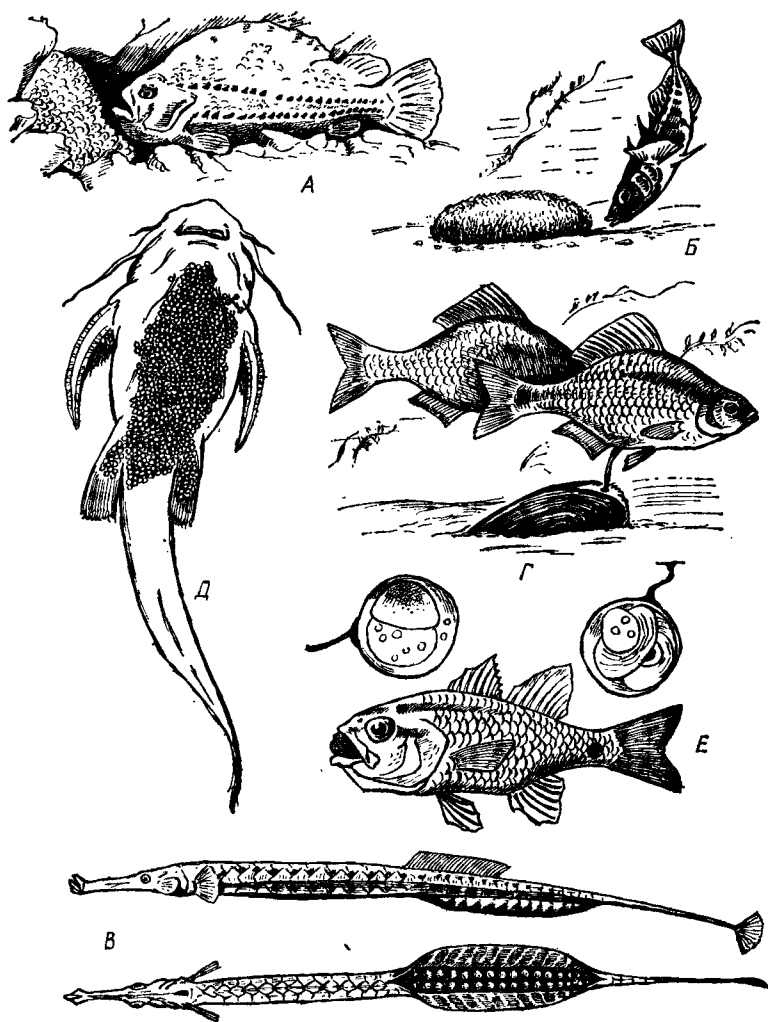


Рис. 126. Забота о потомстве у костистых рыб:

А — самец пинагора — *Cyclopterus lumpus* (скорпенообразные) охраняет икру; Б — самец трехиглой колюшки — *Gasterosteus aculeatus* (колюшкообразные) охраняет гнездо с икрой; В — самец морской иглы — *Syngnathus typhle*, вынашивающий икру в сумке (вверху), вскрытая сумка (внизу); Г — самка горчака — *Rhodeus sericeus* (карпообразные) откладывает икру в мантийную полость беззубки; Д — самка сома *Aspredo* со вдавленными в кожу икринками, Е — самец *Arapog* (окунеобразные) вынашивает икру во рту (вверху — икринки на разных стадиях развития)

Число скатившихся в море мальков составляет около 2—3% от числа выметанных икринок (с. 188). Устраивают примитивное гнездо из растений, камешков или роют ямки и охраняют отложенную икру некоторые сомы, ильная рыба, двоякодышащие — *Protopterus* и *Lepidosiren*, многие губановые и бычковые из окунеобразных и др. Самцы колюшек из обрывков растений, скрепляемых загустевающей в

воде слизью, строят полое шаровидное гнездо (с. 201; рис. 126) и охраняют его. Самец пинагора (скорпенообразные) при помощи брюшной присоски удерживается около отложенной на мелководье кучки икры (рис. 126), охраняет ее и во время отлива смачивает водой; вылупившаяся молодь первое время присосками прикрепляется к самцу. Некоторые виды мелких тропических пресноводных рыб устраивают на поверхности воды гнездо из пузырьков воздуха, удерживаемых загустевающей слизью; отложенные в гнездо икринки охраняются самцом (лабиринтовые рыбы — гурами, петушки, макроподы). У самок горчаков образуется длинный яйцеклад, при помощи которого небольшая порция икры откладывается в мантийную полость двустворчатых моллюсков, где и оплодотворяется проникшими с током воды сперматозоидами. Вылупившиеся из икринок личинки некоторое время остаются здесь же, под защитой раковины, удерживаясь в складках мантии при помощи крючковидных выростов желточного мешка и колочих чешуек.

В разных группах рыб икра вынашивается в ротовой полости (некоторые мелкие сомовые, цихловые из окунеобразных и др.). У сомов икру вынашивает самец, у тилляпий (цихловые) — самка, у апагоновых — оба пола. Икра полностью заполняет ротовую полость (рис. 126), и рыба в этот период не питается. Вылупившаяся молодь некоторое время при опасности прячется во рту взрослой рыбы. Самка тилляпии держится около выводка и при опасности, совершая зигзагообразные движения, увлекает его за собой. В основе этого явления лежит свойственный молодежи рефлекс следования (рис. 127). Самка южноамериканского сома *Aspredo* выметывает икру на дно и после оплодотворения ложится на нее, вдавливая икринки в набухшую кожу брюха (см. рис 126). Через подходящие к каждой икринке кровеносные сосуды развивающиеся зародыши получают не только кислород, но и питательные вещества. У южноамериканского сома *Tachysurus* икра заглатывается и развивается в желудке; естественно, что в этот период рыба не питается, а ее пищеварительные железы временно не функционируют.

У самцов морских игл и коньков (колюшкообразные) на нижней стороне тела развивается образованная складками выводковая сумка (см. рис. 126), в которую самка откладывает несколько десятков икринок. Сеть капилляров на внутренней стенке сумки обеспечивает снабжение развивающихся зародышей кислородом. Молодь первое время держится рядом с самцом, при опасности скрываясь в сумке. Эти приспособления уменьшают смертность и улучшают условия развития зародышей. Они особенно распространены среди тропических видов, живущих в водоемах со сложными биоценозами, где каждый вид имеет много врагов, и часто неблагоприятен и кислородный режим.

У небольшого числа видов костистых рыб из разных групп развивается яйцеживорождение: икра задерживается в полости яичника или яйцевода и личинка вылупляется в момент икротетания (эндемики Байкала: голомянковые — *Compherogidae* из скорпенообразных; самка выметывает 800—2500 икринок) или личинки задерживаются в половых протоках до тех пор, пока у них полностью или частично не

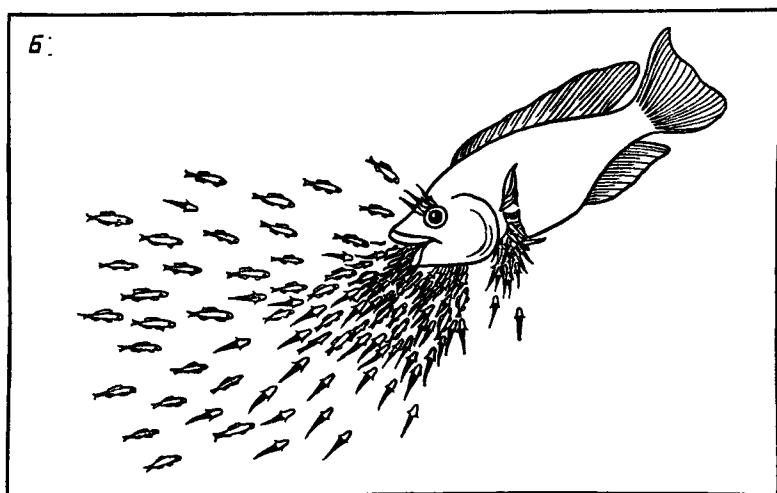
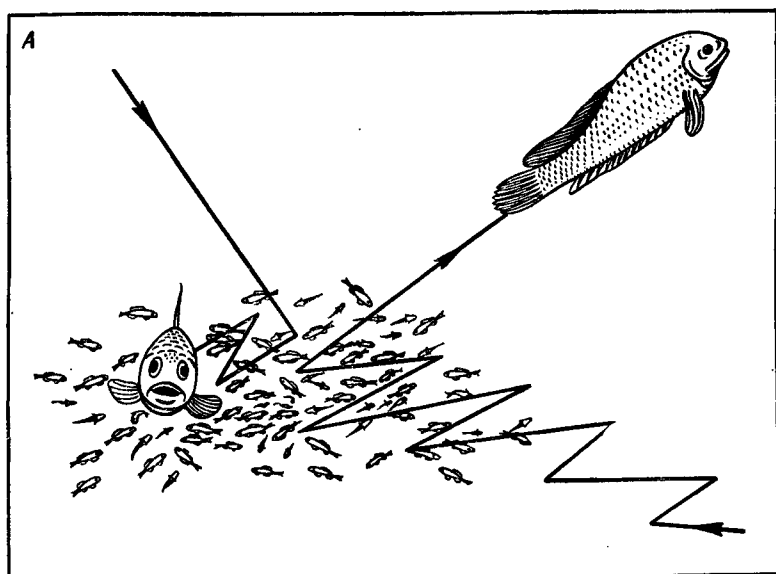


Рис. 127. Характер движения хемихромиса-красавца, вызывающего у мальков реакцию следования (А); сбор мальков самкой тилляпии (Б)

рассосется желточный мешок (гамбузии, меченосцы, молинезии и другие из карпозубообразных, часть бельдюговых — Zoagcoidae из окунеобразных, морские окуни — *Sebastes* из скорпенообразных и др.). Плодовитость яйцеживородящих рыб обычно невелика. Так, у европейской бельдюги — *Zoarces viviparus* длиной 25—30 см рождается от 10 до 400 мальков длиной 3,5—4 см. Лишь у морских окуней

сохраняется высокая плодовитость: самки разных видов выметывают до 10—350 тыс. мелких личинок длиной 4—6 мм.

Относительно немногие виды (тихоокеанские лососи, речной угорь, байкальские голомянки, сельдь черноспинка и др.) относятся к моноциклическим видам: все или значительная часть особей размножаются один раз в жизни и после нереста гибнут. Большинство видов полициклически: размножаются несколько раз в жизни. Численность таких видов в природе обычно более устойчива, чем моноциклических. У большинства рыб размножение приурочено к определенному периоду года, у некоторых тропических рыб в году может быть 2—3 цикла размножения. Крупные осетровые и, видимо, очень крупные виды других отрядов размножаются раз в 3—5 лет. В умеренных и северных широтах размножение обычно проходит весной или в начале лета (большинство наших видов). Однако у многих лососевых нерест идет осенью; при длительном инкубационном периоде (до 100—180 дней) выклев личинок идет ранней весной. Налим нерестится зимой, в декабре—январе; выклевываются личинки через 1,5—2,5 месяца.

К началу размножения изменяется физиологическое состояние рыб, зависящее от условий жизни в нагульный период (обеспеченности пищей, температуры и т. п.) и сказывающееся на размерах кладок. Появление обильных или малочисленных кладок, успешность эмбриогенеза, степень выживания личинок обуславливают появление то «мощных», то «слабых» поколений, особенно отчетливо выраженное у плодовитых видов. Так, исландской трески рождения 1922 г. выловлено за ряд лет 705 тыс. т, а поколения 1927 г. — всего 19 тыс. т.

Для успешного размножения необходима встреча половозрелых и готовых к размножению самцов и самок на местах нереста. У большинства видов это обеспечивается образованием нерестовых стай, объединяющих особей разного пола и сходного физиологического состояния. У живущих одиночно рыб встреча партнеров и синхронизация их готовности к размножению обеспечивается разнообразными нерестовыми сигналами — звуковыми, оптическими, химическими, а у электрических рыб — и электрическими. Как говорилось выше, у некоторых малоподвижных и одиночно живущих глубоководных рыб (удильщики — *Ceratioidei*) маленькие самцы паразитируют на самках, превращаясь, по сути, в придаток самки, вырабатывающий сперму. Наличие таких карликовых паразитических самцов обеспечивает размножение малочисленных, ведущих одиночный образ жизни видов. Как дополнительную гарантию размножения можно рассматривать и гермафродитизм (см. с. 235).

Осуществление нереста связано с наличием так называемых «нерестовых сигналов», непосредственно стимулирующих откладку икры и ее оплодотворение. К ним относятся ландшафтные особенности нерестилища (определенные грунты, наличие характерной водной растительности, температура, аэрированность воды и т. п.), состояние партнеров, готовых к размножению, в частности — их окраска и поведение. Существенную роль в синхронизации процессов нереста играют выделяемые в воду зрелыми самцами вещества — стимуляторы, осо-

бенно стерогормоны копулины. Они ускоряют готовность самок к выметыванию икры или к осеменению (у живородящих видов).

Недостаток мест, пригодных для нереста, может ограничивать размножение и рост численности многих видов. Зарегулирование стока и замедление течения при строительстве плотин гидроэлектростанций нередко ухудшают возможности размножения видов, нерестующих на песчаных или галечных перекатах, а слабое развитие водной растительности в молодых водохранилищах ограничивает возможности размножения рыб, выметывающих икру на растительность. Поэтому при рациональном рыбном хозяйстве необходимо уделять внимание устройству искусственных нерестилищ и мелиорации (улучшению) естественных. Недостаток естественных нерестилищ у некоторых проходных рыб компенсируется существованием «озимых» и «яровых» рас (некоторые осетровые, лососевые, карповые). Озимая раса входит в низовья рек осенью с еще незрелыми половыми продуктами, зимует там и весной, рано приходя на нерестилища, выметывает икру. Яровая раса входит в реки летом со зрелыми половыми продуктами, прямо идет на нерестилище и приступает к нересту позже озимой расы. Это дает возможность разным популяциям одного вида последовательно использовать одни и те же нерестилища. У части видов разделение на озимые и яровые расы позволяет увеличить количество используемых нерестилищ; озимая раса может дальше подняться вверх по реке и достигнуть нерестилищ в верховьях. Так, в р. Печору заходит преимущественно озимая раса семги, нерестящаяся в верховьях, а в мелкие речки Кольского полуострова, где подходящие для нереста места расположены недалеко от устья, — преимущественно яровая раса.

У большинства рыб с размножением связаны нерестовые миграции — переход с места нагула на места размножения. Нерестовые миграции составляют часть годового биологического цикла; степень их выражения у разных видов различна. У многих пресноводных (щука, окунь, пескари и пр.) и оседлых морских рыб (бычки, коралловые рыбы и др.) протяженность нерестовых миграций невелика и измеряется сотнями метров или немногими километрами. Некоторые морские рыбы совершают кочевки в сотни и тысячи километров (сельди, тресковые, морские окуни и др.). Так, норвежская сельдь нерестует у берегов южной Норвегии и уходит для нагула к северу, возвращаясь на нерест в следующем году (рис. 128). Вылупившаяся из икры молодь Атлантическим течением уносится на северо-восток. Еще незрелые сельди начинают медленно двигаться к югу, ежегодно приближаясь к берегам и отходя в открытое море. Достигнув ко времени подхода к нерестовому району половой зрелости (в возрасте 5 лет), они нерестятся и уходят для нагула на север и восток, вновь возвращаясь сюда лишь на следующий год. Миграции проходных рыб, идущих для икрометания из морей в реки (осетровые, лососевые) или из рек в море (речной угорь), имеют протяженность в сотни и тысячи километров.

Нерестовые миграции облегчают встречу половозрелых особей и обеспечивают возможность выметывания икры и развитие личинок и мальков в наиболее благоприятных условиях, повышающих их выживаемость. Места нереста многих видов рыб отличаются от мест

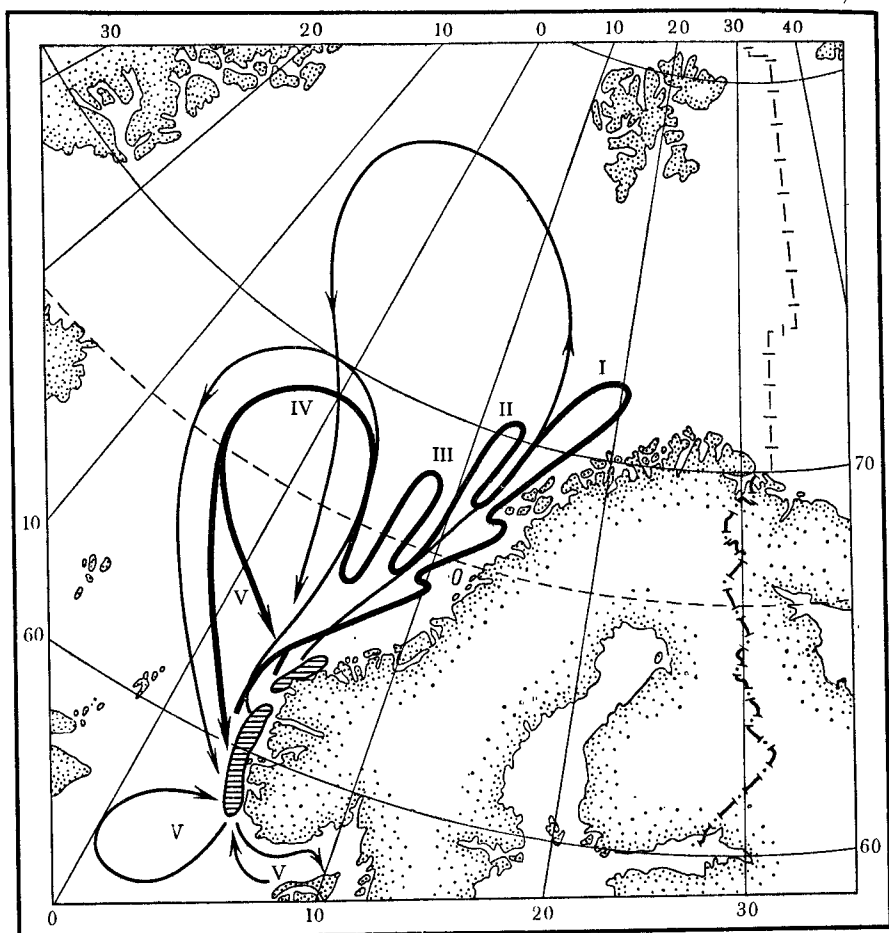


Рис. 128. Схема миграции норвежской сельди — *Clupea harengus* у берегов Южной Норвегии. Место нереста заштриховано:

0 — Лофтенские о-ва (куда течением относит личинку). Молодь сельди: I — однолетки, II — двухлетки, III — трехлетки, IV — четырехлетки, V — сельди, достигшие половой зрелости (нерестовая миграция)

их пребывания в остальное время года (места нагула) прежде всего благоприятными условиями для развития икры (подходящий субстрат, оптимальные температуры, достаточное содержание кислорода) и меньшим числом врагов. Обособление мест нагула и мест нереста расширяет использование видом среды, обеспечивая оптимальные условия для разных возрастных групп с их неодинаковыми потребностями. Некоторые морские виды (сельдь черноспинка и др.), видимо, раньше нерестившиеся, как и их родители, в морях, постепенно перешли к нересту в реках, где меньше врагов, сохранив места нагула в море. Лососевые, некоторые карповые и осетровые рыбы, видимо, перво-

начально были пресноводными, а затем, сохранив места нереста в реках, переменили места нагула на более кормные в морях. Речные угри, наоборот, для нереста уходят в море (см. рис. 100). Некоторые морские глубоководные рыбы для икрометания поднимаются в поверхностные слои, где вылупившаяся молодь лучше обеспечена кормом. Такие вертикальные нерестовые миграции совершают и байкальские голомянки.

Центральная нервная система и органы чувств. У костных рыб относительные размеры головного мозга в большинстве случаев крупнее, чем у хрящевых рыб. В то же время основные функции разных отделов головного мозга в обоих классах, по существу, одинаковы. Передний мозг (telencephalon) костных рыб относительно невелик (рис. 129). Главную его массу составляют полосатые тела (согрога striata); нервные клетки в крыше переднего мозга отсутствуют или образуют лишь незначительные скопления (осетрообразные). Промежуточный мозг (diencephalon) довольно велик; на его спинной стороне образуется хорошо развитый эпифиз, а на брюшной стороне — гипофиз. Зрительные нервы образуют отчетливый перекрест (хиазму). Средний мозг (mesencephalon) у большинства костных рыб по размерам заметно превышает остальные отделы мозга и прикрывает промежуточный мозг. Сверху он подразделен на две зрительные доли, в которых оканчиваются волокна зрительного нерва; там проходит обработка зрительных восприятий. В брюшной части среднего мозга сосредото-

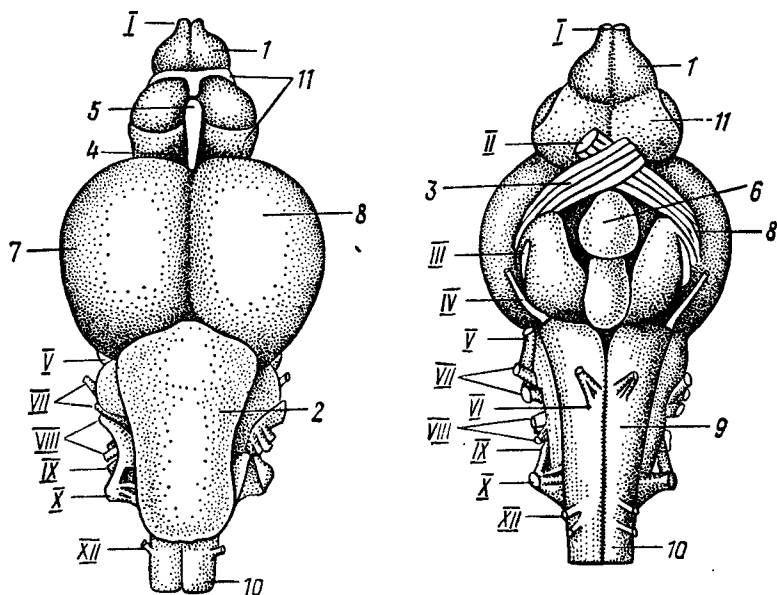


Рис. 129. Головной мозг форели сверху и снизу (по Видерсгейму):

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

чиваются центры связи с мозжечком, продолговатым и спинным мозгом, в которых осуществляется суммация и сопоставление восприятий. У подвижных видов рыб мозжечок (*cerebellum*) хорошо развит, он частично налегает на средний мозг и почти полностью прикрывает продолговатый мозг. У малоподвижных рыб относительные размеры мозжечка уменьшаются. Осуществляя взаимодействие восходящих путей спинного и продолговатого мозга и нисходящих путей среднего мозга, мозжечок обеспечивает контроль над тонусом соматической мускулатуры, координацией движения и сохранением равновесия. Продолговатый мозг (*myelencephalon seu medulla oblongata*) по форме, относительным размерам и функции сходен с продолговатым мозгом хрящевых рыб.

У двоякодышащих, кистеперых и многоперообразных рыб пропорции отделов головного мозга отличаются от описанных выше и характерны для остальных костных рыб. Передний мозг у них крупнее остальных отделов; он разделяется на правое и левое полушария. В области желудочков нервные клетки подстилают крышу полушарий. Средний мозг и мозжечок имеют относительно небольшие размеры. Эти отличия, видимо, связаны с большей ролью обоняния, по сравнению со зрением, и малой подвижностью этих рыб.

Как и у хрящевых, от головного мозга костных рыб отходит 10 пар головных нервов (рис. 129 и 34; см. с. 66).

Спинной мозг (*medulla spinalis*) костных рыб по строению сходен со спинным мозгом хрящевых рыб. Он лежит в канале, образованном верхними дугами позвонков. Автономность функционирования спинного мозга у костных рыб выражена слабее, чем у хрящевых рыб.

Как и у хрящевых рыб, в ориентации и общении костных рыб особенно важную роль играют органы химического чувства (обоняние, вкус). Оба канала получения химической информации взаимодействуют, дополняя друг друга.

Обонятельные мешки костных рыб имеют внутри хорошо развитые складки обонятельного эпителия. Кожистый клапан разделяет ноздрю на два отверстия: у плывущей рыбы вода заходит в обонятельный мешок через переднее и выходит через заднее носовое отверстие¹. У части рыб (плотва, угри и др.) ток воды через обонятельный мешок усиливается мерцанием ресничек, усеивающих его внутреннюю поверхность. Хотя обонятельные доли и весь передний мозг у большинства костных рыб относительно невелик (сильнее развиты у кистеперых, двоякодышащих и многоперообразных), пороги обонятельной чувствительности очень низки. Морские налимы — *Gaidropsarus*, сидевшие в бассейне емкостью 300 л, тотчас реагировали на прибавление 2,5 л воды из 12-литровой банки, в которой лишь 5 мин находилась одна рыбка атеринка. Еще ниже порог чувствительности у угря: запах воспринимается при наличии 15—50 тыс. молекул в 1 л (при-

¹ У двоякодышащих и части ископаемых кистеперых рыб от дна обонятельного мешка отходит канал, открывающийся в ротовую полость внутренней ноздрей — хоаной. Вода поступает в обонятельные мешки через наружные ноздри, а выходит через хоаны.

мерно соответствует чутью собаки). Биологическое значение обоняния костных рыб многообразно. Эксперименты показали, что рыбы хорошо распознают запахи не только чужих видов, но и различных особей своего вида. Это позволяет стайным рыбам не терять свою стаю, одиночным — находить партнера при размножении и т. п. Распознавание запаха чужого вида позволяет уклониться от нападения хищника или уловить приближение добычи. У многих рыб, особенно стайных, в особых бокаловидных клетках кожи содержится так называемое «вещество страха» или «опасности». При поранении кожи оно попадает в воду и воспринимается другими рыбами как сигнал опасности. Под действием такого химического сигнала стая уплотняется, что затрудняет нападение хищника, или, наоборот, рассеивается, и рыбы затаиваются. Велико значение обоняния и «химической памяти» у мигрирующих рыб. Так, тихоокеанские лососи выклеваются из икры в реках, проводят там несколько месяцев на стадии личинки и малька, а затем скатываются в море и кочуют. Через несколько лет, достигнув половой зрелости, рыбы мигрируют на нерест, проплывая сотни километров, и находят родные реки по запаху их вод¹. Меченьем личинок было установлено, что из 13 тыс. выловленных на нерестилищах рыб 34% вошли точно в те реки и ручьи, где они выклюнулись из икры, 65 — в соседние и лишь 1% рыб был пойман на значительном удалении от мест меченья.

При поисках и распознавании пищи важное значение имеет вкус. Вкусовые почки (скопление чувствующих клеток с оканчивающимися на них веточками головных нервов) расположены в слизистой оболочке ротовой области (щука, колюшки), у многих рыб они рассеяны и по всей поверхности тела, концентрируясь на голове, усиках и иногда на удлинённых лучах плавников. Экспериментально показано, что рыбы различают сладкое, соленое, кислое, горькое. Нитевидные грудные плавники некоторых придонных рыб высокочувствительны к механическим раздражениям и экстрактам из различных морских беспозвоночных. Острота вкуса связана с экологическими особенностями вида: пищевой специализацией, типом местообитаний, степенью развития других рецепторов. Слепая пещерная рыбка *Anoptichtys* распознает раствор глюкозы при концентрации 0,005%.

Как и у хрящевых, у костных рыб хорошо развиты органы боковой линии (сейсмочувствительные органы). У большинства костных рыб канал боковой линии проходит в толще кожи вдоль средней линии тела, а на голове сильно ветвится, образуя сложную сеть. Многочисленные мелкие отверстия, пронизывающие чешуи (см. рис. 41), сообщают полость канала с внешней средой. Расположенные на стенках канала скопления снабженных ресничками чувствующих клеток иннервируются боковой ветвью блуждающего нерва (X пара). Органы боковой линии воспринимают даже слабые перемещения частиц воды и инфразвуковые колебания. С помощью этих органов рыбы ориентируются в потоках воды, воспринимают приближение или удаление добычи,

¹ Последний определяется химическим составом воды, выделениями растений и постоянных обитателей реки.

хищника или партнера по стае, избегают столкновения с подводными предметами. Тонкость такой ориентации настолько велика, что ослепленные рыбы плавают с обычной скоростью, не натываясь на препятствия; они поддерживают строй в стае и успешно схватывают плавающую добычу.

К механорецепторам относятся и органы осязания. Они представлены расположенными в коже осязательными тельцами (скоплениями чувствующих клеток), рассеянными по всей поверхности тела и обычно более многочисленными на губах, усиках и лучах плавников. С их помощью рыбы воспринимают раздражения от прикосновения твердых тел. Температура воды воспринимается с помощью терморецепторов — рассеянных в поверхностных слоях кожи свободных нервных окончаний, видимо, различающихся по реакциям на разную температуру. Костные рыбы способны различать перепады температуры в 0,4 °С.

Рыбы способны улавливать изменения магнитного и электрического полей. При низком напряжении электрического поля они обычно ориентируют тело по силовым линиям, при увеличении напряжения двигаются к аноду; при возрастании напряжения наступает гальванонаркоз. Сильные электрические поля, возникающие у линий высокого напряжения, оказывают на поведение рыб угнетающее влияние. Электрические поля образуются вокруг тела любой рыбы, но они настолько слабы, что рецепторами не воспринимаются. Когда незлектрические рыбы держатся группами (стаями), происходит суммирование их индивидуальных электрических полей и образуется электрическое поле стаи, достаточное для восприятия отдельными членами. Оно играет важную роль в согласовании поведения отдельных членов стаи и их пространственной ориентации. Рецепторы электромагнитного чувства (рис. 130) расположены преимущественно на голове.

Среди костистых рыб есть виды, имеющие специальные электрические органы, у отдельных видов — большой мощности. В большинстве случаев, как и у скатов, они представлены участками преобразованной поперечнополосатой мускулатуры (с. 166). У рыб из отряда клюворылообразных, населяющих мутные водоемы тропической Аф-

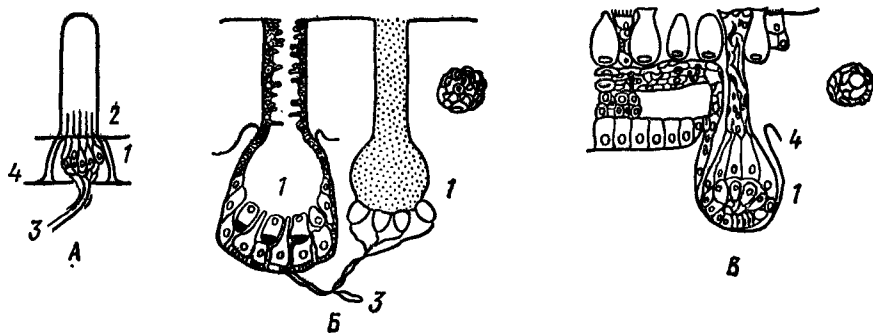


Рис. 130. Электрорецепторы слабоэлектрических рыб (по Szabo, 1965). А — орган боковой линии; Б — ампулярные органы; В — бугорковый орган:

1 — чувствующие клетки, 2 — волоски, 3 — нерв, 4 — базиллярная мембрана

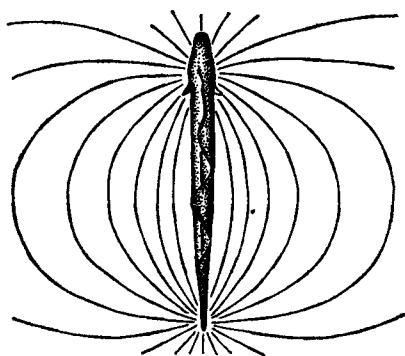


Рис. 131. Электрическое поле гимнарха (по Лиссман, 1963)

рики, небольшие электрические органы расположены на хвостовом стебле; их разряды создают вокруг рыбы электрическое поле, изменение которого позволяет рыбам оценивать характер предметов на расстоянии в несколько метров и тем самым обеспечивает ориентировку и поиск добычи в мутной воде (рис. 131). Электрические поля слабо электрических рыб служат средством разграничения кормовых участков, предотвращая вторжение на занятую территорию. В спокойном состоянии мормир — *Mormyrus kneri* генерирует 1 импульс в 1 с, а при беспокойстве — до 30 импульсов в 1 с. Плавающий гимнарх — *Gymnarchus niloticus* генерирует до 300 импульсов в 1 с напряжением в несколько вольт. Рецепторами служат кожные нервножелезистые клетки, расположенные преимущественно на спине и в каналах боковой линии.

У части населяющих прибрежные тропические воды звездочетов *Uranoscopidae* (окунеобразные) на голове есть небольшие электрические органы. У звездочетов р. *Astroscopus* электрический орган, образованный преобразованными мышцами глаз, способен генерировать разряды напряжением до 50 В. Звездочет лежит на дне, полузакопавшись в грунт; когда мелкая рыбка подплывает близко, следует разряд, и оглушенная добыча падает прямо в открывающийся громадный рот хищника. У электрических угрей (подотр. *Gymnotoidei* отряда карпообразных), населяющих пресные водоемы Южной Америки, расположенные по бокам тела электрические органы генерируют до 20—50 импульсов в 1 с и создают электрическое поле, которое обеспечивает ориентировку рыбы (глаза у них очень малы). У электрического угря — *Electrophorus electricus* (рис. 132), достигающего 2 м длины, большие лентовидные электрические органы помимо низковольтных «ориентировочных» импульсов генерируют сильные разряды (с. 194). У живущего в водоемах Западной Африки электрического сома — *Malapterurus electricus* электрический орган в виде сплошного студенистого подкожного слоя окружает все туловище (рис. 132); он используется как орган ориентации, защиты и нападения (с. 196).

Зрение рыб — важное средство ближней ориентации и связи рыб в стаях.

Глаза костных рыб имеют уплощенную роговицу и шаровидный хрусталик (рис. 133). Подвижных век нет. Относительные размеры глаз в пределах класса варьируют. У живущих в условиях плохой освещенности (мутная вода, большие глубины и т. п.) видов глаза либо относительно очень крупные (у некоторых рыб приобретают «телескопическую» форму), либо, наоборот, очень малы, рудиментарны, а у некоторых пещерных рыб скрыты под кожей; в последнем случае

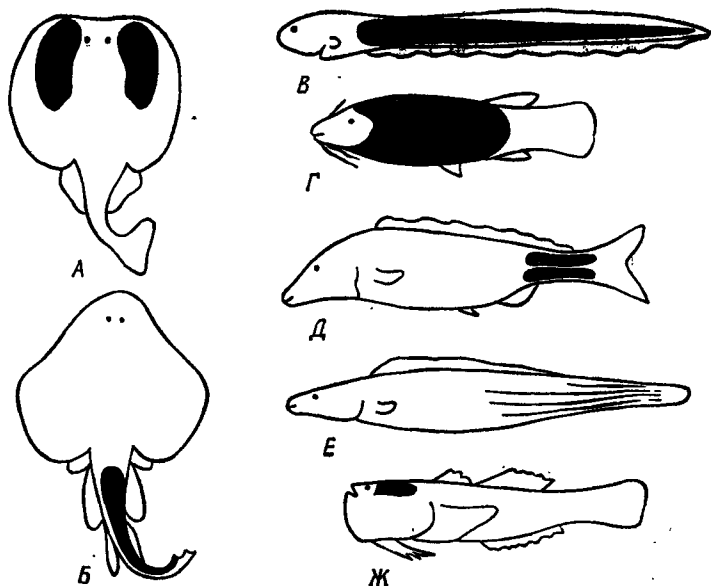


Рис. 132. Расположение электрических органов у разных рыб (по Хардеру, 1965):

А — электрический скат — *Torpedo*; Б — обыкновенный скат — *Raja*;
 В — электрический угорь — *Electrophorus*; Г — электрический сом —
Malapterurus; Д — нож-рыба — *Gymnotus*; Е — гимнарх — *Gymnarchus*;
 Ж — звездочет — *Astroscopus*

сильно развиты другие органы рецепции (боковая линия, обоняние, электрические органы и т. д.). В зависимости от образа жизни и пищевой специализации положение глаз изменчиво: у донных видов (см. рис. 98) они смещены к верхней стороне головы, у камбал оба глаза лежат на одной стороне головы (см. рис. 108). У выползающего на берег илистого прыгуна (см. рис. 98) крупные глаза как бы приподняты над головой и очень подвижны; у охотящейся на поверхности воды четырехглазки (см. рис. 102) крупные глаза с двойным зрачком и овальным хрусталиком позволяют одновременно видеть и в воздухе, и в воде. У большинства видов глаза размещены по бокам головы. Зрение преимущественно монокулярное: при поле зрения каждого глаза в $160\text{--}170^\circ$ по горизонтали и около 150° по вертикали поле бинокулярного зрения составляет всего $20\text{--}30^\circ$ (рис. 134).

В хрящевой склере иногда образуются мелкие окостенения. Наружная часть сосудистой оболочки обособляется в серебристую оболочку. У многих хрящевых и костных рыб на внутренней поверхности сосудистой оболочки образуется зеркальце или тапетум — слой плоских клеток, наполненных блестящими кристалликами гуанина; он отражает прошедшие через сетчатку световые лучи, что усиливает возможности зрения при слабой освещенности. Тонкий вырост сосудистой

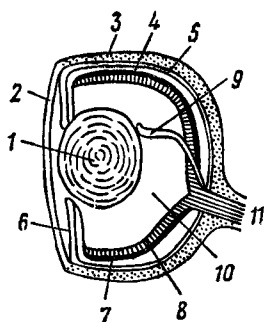


Рис. 133. Схема вертикального разреза глаза костистой рыбы (по Паркеру):

1 — хрусталик, 2 — роговица, 3 — склера, 4 — сосудистая оболочка, 5 — серебристая оболочка (обособившийся наружный слой сосудистой оболочки), 6 — радужина, 7 — пигментная оболочка, 8 — сетчатка, 9 — серповидный отросток, 10 — стекловидное тело, 11 — зрительный нерв

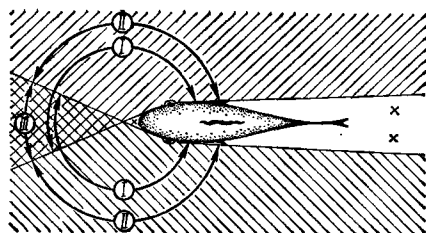


Рис. 134. Схема зрительных полей рыбы в горизонтальной плоскости (вид сверху) (по В. Р. Прогасову):

I — поле зрения каждого глаза; II — поле монокулярного зрения; III — поле бинокулярного зрения; x — передняя и задняя слепые зоны

оболочки — серповидный отросток пронизывает сетчатку и стекловидное тело, прикрепляясь к хрусталику. При сокращении серповидного отростка хрусталик несколько сдвигается в глубь глаза; так осуществляется его аккомодация (настройка на резкость). Тонкий пигментный слой у видов с хорошо развитым тапетумом выражен слабо.

У большинства костных рыб сетчатка смешанная: содержит и палочки, и колбочки. При сильном свете увеличивающиеся отростки пигментных клеток закрывают палочки, а колбочки подтягиваются к своим ядрам (установка на свет; рис. 135). При перемещении рыбы в темноту сокращаются пигментные клетки и прикрывают приближившиеся к ним концевые членики колбочек; палочки подтягиваются к ядрам (установка на темноту; рис. 135). Подобная ретиномоторная реакция (свойственная и всем остальным позвоночным) обеспечивает адаптацию зрения к меняющейся освещенности. Количество палочек и колбочек и их соотношение в сетчатке разных видов рыб сильно варьирует.

Рыбы воспринимают световые волны длиной в 400—750 нм. Максимумы световой чувствительности у пресноводных рыб по сравнению с морскими несколько сдвинуты в длинноволновую часть спектра. Большинство костных рыб имеют цветное зрение (некоторые, видимо, примерно в таких же пределах, как и человек). Глаза используются как рецепторы ближней ориентации (не далее 10—15 м); при равных условиях крупные рыбы имеют большую остроту зрения. Зрение играет важную роль при поисках пищи, уходе от опасности и при внутривидовом общении: при контактах в стае, поисках партнера для размножения, у некоторых рыб — при согласованном поведении молодежи и родителей. Цветное зрение позволяет использовать особенности

окраски для распознавания особей своего вида и в некоторых случаях их физиологического состояния.

Орган слуха и равновесия костных рыб, как и хрящевых, представлен только внутренним ухом, заключенным в хрящевую капсулу, наружные стенки которой окостеневают. Перепончатый лабиринт, или собственно внутреннее ухо, образовано лежащими во взаимоперпендикулярных плоскостях тремя хорошо развитыми полукруглыми каналами, отходящими от овального мешочка (вестибулярный аппарат или орган равновесия; см. рис. 39), лежащий ниже круглый мешочек имеет более или менее четко выраженный полый вырост — лагены — и служит собственно органом слуха. Отходящий от круглого мешочка тонкий эндолимфатический проток заканчивается слепо. В полости лагены, круглого и овального мешочков лежат отолиты, или слуховые камешки; они образованы кристалликами углекислой извести, скрепленными органическим веществом (по их слоистости, видной на шлифах, у многих видов можно определить возраст рыбы). Принципы работы органа слуха и равновесия описаны выше (с. 73). У части костных рыб возникает связь плавательного пузыря с перепончатым лабиринтом: слепые отростки плавательного пузыря примыкают к натянутым перепончатой окошккам перилимфатической полости (некоторые окунеобразные, трескообразные) или образуется веберов аппарат — система косточек, соединяющих стенку плавательного пузыря с перилимфатической полостью внутреннего уха (карпообразные, сомообразные). Благодаря этому перепончатый лабиринт служит рецептором, улавливающим изменение давления в плавательном пузыре, а плавательный пузырь выполняет функцию резонатора и тем самым увеличивает остроту слуха.

Костные рыбы воспринимают звуковые волны частотой от 16 до 12 000 Гц. Рецептором служат чувствительные поля лагены и круглого мешочка, а возможно, и овального мешочка. Низкочастотные звуки не выше 500—600 Гц, видимо, могут восприниматься и органами боковой линии. Следует напомнить, что в воде звуки распространяются со значительно большей скоростью, чем в воздухе (около 1500 м/с против 330 м/с) и на большие расстояния. Поэтому звуковая ориентация для водных животных, в том числе и для рыб, очень важна. Звукопроводимость тканей тела рыб близка к звукопроводимости воды, и поэтому восприятие звуков возможно при относительно простом строении органа слуха.

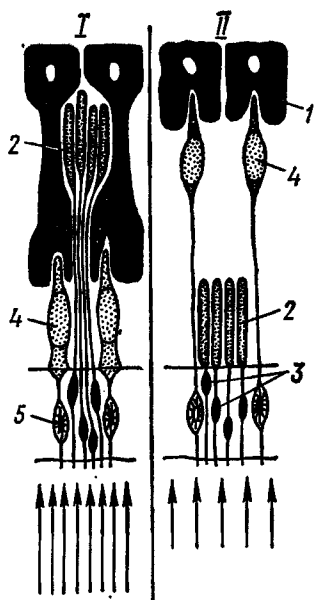


Рис. 135. Схема ретиномоторной реакции в сетчатке глаза костистой рыбы (по Вундеру). I — установка на свет; II — установка на темноту:

1 — пигментная клетка, 2 — палочка, 3 — ядро палочки, 4 — колбочка, 5 — ядро колбочки

В последние десятилетия выяснилось, что ходячее выражение «нем, как рыба» не соответствует действительности. Рыбы издают разнообразные звуки, воспринимаемые особями того же и других видов, как сигналы определенного значения. Механические или неспецифические звуки, возникающие при различных действиях рыбы (плавании, дыхании, еде), тоже имеют сигнальное значение. Звук челюстей при схватывании добычи и при перетирании пищи привлекают других особей своего вида и хищников, звуки питания хищных рыб вызывают оборонительную реакцию у мирных рыб: бегство, затаивание, уплотнение стаи и т. п. Привлекает хищников и звук трепетания или «крики боли» схваченной рыбы. Более определенное видоспецифическое значение имеют звуки, специально производимые рыбой в определенной ситуации: при встрече партнеров в период размножения (нерестовые сигналы, включающие призыв особи другого пола, опознавание и стимуляцию выделения половых продуктов), сигналы предупреждения и угрозы при защите отложенной икры или охране своей территории и т. п. Эти специфические сигналы по звучанию могут быть очень разнообразными. Скрипучие и скрежещущие звуки издаются при произвольном трении друг о друга свободных костных лучей плавников, костей челюстей и жаберной крышки, пояса грудных плавников и т. д.

Особенно разнообразны звуки, издаваемые с помощью плавательного пузыря: они напоминают барабанный бой, хлопки, свист, ворчание, кудахтанье, жужжание, стоны и т. д. У рыбы-жабы (батрахообразные) на внешней стенке сердцевидного плавательного пузыря расположены плоские барабанные мышцы, а полость пузыря разделена плотной диафрагмой с отверстием посередине (рис. 136, А); издает звуки, похожие на хрюканье и паровозные гудки. У терапонов (окунеобразные) барабанные мышцы прикрепляются к затылочному отделу черепа и к стенкам передней части плавательного пузыря (рис. 136, Б), звуки напоминают хлопки или барабанную дробь. Низкие ворчащие звуки издает макрурус (трескообразные), у которого лентовидные барабанные мышцы лежат по бокам плавательного пузыря (рис. 136, В). Звуковые вибрации стенок плавательного пузыря могут вызывать колебания косточек веберова аппарата, костей пояса грудных плавников или ритмичные удары плавниковых лучей по телу. Пока не выяснены механизмы звучания у бычков, белуги и ряда других рыб. Частоты издаваемых рыбами звуков лежат в пределах 20—12 000 Гц, т. е. в пределах чувствительности их слухового аппарата. Наиболее разнообразные акустические сигналы свойственны сумеречным и придонным рыбам, рыбам со сложной популяционной структурой.

Таким образом, костные рыбы имеют разнообразные органы чувств. При ориентировке и при поисках пищи почти всегда используются многие рецепторы. Так, нарушение положения тела, например при ударе волны, воспринимается глазами, боковой линией, полукружными каналами и чувствительными полями круглого и овального мешочков (участками, к которым прилегают отолиты), плавательным пузырем и осязательными тельцами. При отыскании подвижной добычи используются зрение, органы боковой линии и электрические органы,

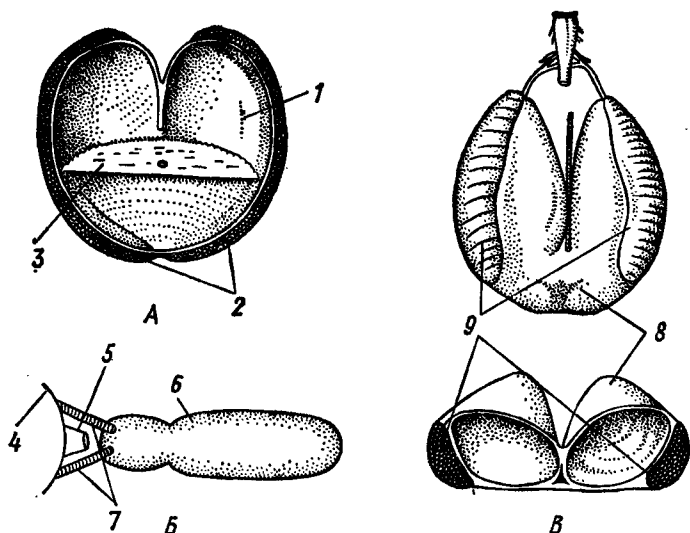


Рис. 136. Звуковые органы костистых рыб (по Протасову). А — рыба-жаба — *Opsanus tau*; Б — терапон — *Therapon*; В — макрурус — *Macrurus berglax*:

1 — плавательный пузырь, 2 — барабанная мышца, 3 — диафрагма с отверстием, 4 — череп, 5 — первый позвонок, 6 — плавательный пузырь, 7 — барабанная мышца, 8 — плавательный пузырь, 9 — барабанная мышца (внизу — поперечный разрез)

обоняние и осязание помогает находить неподвижную пищу, а захват и проглатывание пищи проходит под контролем зрения и вкусовых и осязательных тел, расположенных на усиках и в ротовой полости.

Поведение и образ жизни. Поведение и связанная с ним популяционная структура костных рыб довольно сложны. Богатство безусловнорефлекторной (врожденной) основы нервной деятельности рыб находит свое выражение в сложных инстинктах, обеспечивающих поиски и добычу пищи, размножение (нерестовые сигналы, выбор оптимальных мест для нереста, разнообразные формы заботы о потомстве), миграции, охрану индивидуальных участков или стайную организацию, обеспечивающую освоение больших территорий. Костные рыбы способны вырабатывать условные рефлексы на цвета, форму и размеры предметов, на звуки и другие раздражители. Все это определяет существование определенных и довольно различных у разных видов структур популяций. Сложные формы поведения рыб связаны не только с продолговатым и средним мозгом, но и с полосатыми телами переднего мозга. Так, цихлиды (окунеобразные) после удаления переднего мозга распознают особей другого пола, изучают новую территорию, но не могут откладывать икру и оплодотворять ее, теряют способность объединяться в стайки. У рыбок гемихромис способность охранять икру не восстановилась даже через 19 месяцев после повреждения полосатых тел.

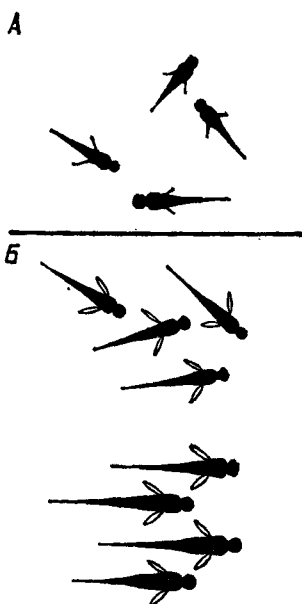


Рис. 137. Упорядочение поведения мальков. А — в первые дни после выклева двигаются беспорядочно; Б — через четыре недели поведение строго согласованное

Территориальное поведение сопровождается образованием различных внутривидовых группировок. Их исходной формой, видимо, служит «выводок» — молодь, вылупившаяся из одной кладки. Только что выклюнувшиеся личинки не обращают внимания друг на друга, но уже через 2—3 дня обычно сближаются и повторяют движение соседей, составляя единую стайку с согласованным поведением (рис. 137). Этому способствует подражательное поведение, опирающееся на присущую молодежи многих видов особую сигнальную «стайную» окраску — отчетливый рисунок или контрастные цветные пятна, — служащую опознавательными ориентирами. «Выводки» мальков обычно вскоре объединяются в большие стаи (элементарные популяции), состоящие из рыбок, развивавшихся совместно и обладающих сходным физиологическим состоянием и размерами. Такие группировки часто сохраняются до полового созревания. При движении в стае рыбы определенным образом подстраиваются друг к другу, обеспечивая гидродинамически благоприятное расположение (рис. 138). Упорядоченность размещения рыб в стае иногда сохраняется и во время отдыха.

Преимущества стайной жизни так называемых «мирных» рыб несомненны: стая быстрее находит скопления пищи, легче обнаруживает приближение врага; при появлении последней рыбы сбиваются в столь плотную группу, что даже крупному хищнику трудно оторвать жертву, или, наоборот, рассыпаются, дезориентируя хищника. Хищники-рейдеры образуют «рассеянные стаи», в которых одиночки или группы из нескольких рыб держатся разобщенно, но в пределах «видимости» (зрительной или акустической). Такое построение облегчает поиск подвижной добычи, ее атаку и захват. Многие виды рыб живут стаями в течение всей жизни (сельдевые, тресковые, карпообразные, окунеобразные и др.). Другие объединяются при кормовых и нерестовых миграциях, но распадаются на мелкие группировки на кормовых пастбищах и на нерестилищах, где нередко самки занимают отдельные участки для икрометания, иногда охраняемые и после откладки икры либо самкой (тихоокеанские лососи), либо самцом (некоторые тропические сомы и др.). Такие пресноводные хищники, как сом и щука, и ряд донных морских рыб (удильщицеобразные, мурены из угреобразных, бычки-подкаменщики из скорпенообразных и др.) ведут одиночный образ жизни.

При недостатке пищи в водоеме нередко возникает каннибализм — поедание своей икры и молоди. В некоторых случаях он может стано-

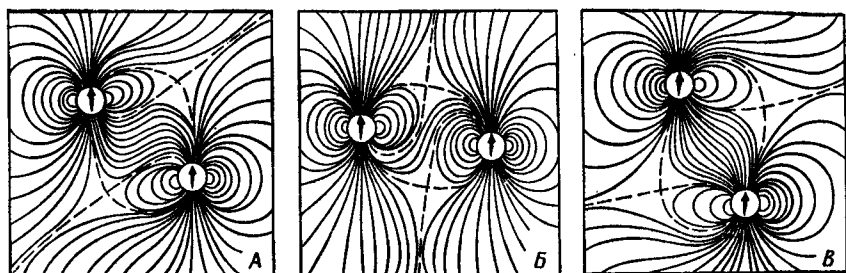
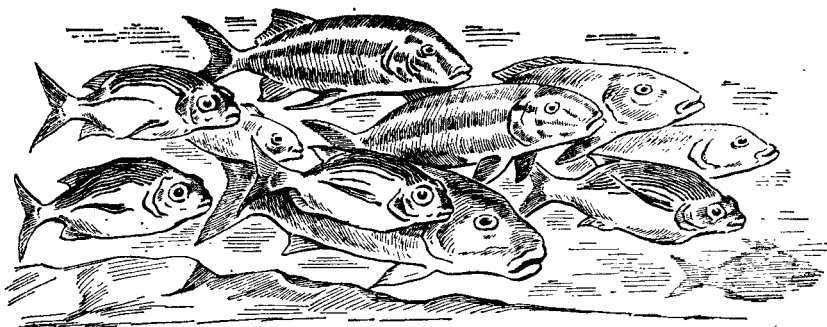


Рис. 138. Силовое поле вокруг двигающихся рыб. А — рыбы взаимно притягиваются; Б — рыбы не влияют друг на друга; В — рыбы взаимно отталкиваются (по Шулейкину)

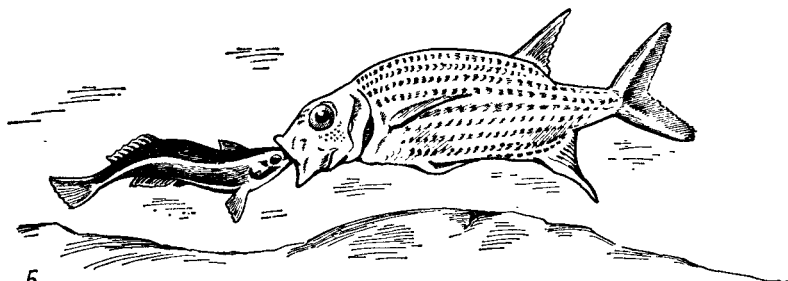
виться даже нормой. В отдельных озерах Западной Сибири крупные особи обыкновенного окуня питаются преимущественно мелкими окуньками, которые в свою очередь живут за счет планктона — пищи, не доступной для крупных окуней. Это дает возможность популяции существовать в водоемах, где для взрослых особей нет другого корма.

Особо сложные внутривидовые и межвидовые отношения характерны для рыб, населяющих тропические водоемы и коралловые рифы. Им сопутствует огромное разнообразие цветов и рисунков в окраске, развитие звуковой сигнализации и демонстрационного поведения, сложные формы брачного поведения и причудливый гермафродитизм, забота о потомстве (постройка гнезд, охрана икры и молоди). Такая внутривидовая (популяционная) организация упорядочивает использование пространства с его жизненными ресурсами. Примером усложнения взаимоотношений в богатых видами биоценозах тропических морей может служить существование мелких «рыб-чистильщиков», собирающих паразитов с кожи, поверхности глотки и жабр более крупных рыб — «пациентов». Последние иногда собираются к местам обитания «чистильщиков» большими группами, карикатурно напоминающими пациентов, терпеливо ожидающих в приемной «врача» (рис. 139). Сами чистильщики обычно ярко окрашены, что предупреждает нападение на них. Одна из таких чистильщиков — рыбка *Labroides dimidiatus*, обитающая в тропиках Тихого океана, — представляет быстро и обратимо реверсирующего гермафродита, способного сменить состояние самца на состояние самки или обратно в течение нескольких минут. Они живут группами, состоящими из главы — крупного самца и гарема самок, среди которых крупные особи доминируют над мелкими. Самец активным поведением препятствует превращению самок в самцов, но при его гибели доминирующая самка немедленно превращается в самца, занимая его место (Робертсон, 1972). Отношения чистильщиков и обслуживаемых ими крупных рыб повели к появлению своеобразной мимикрии, когда мелкие хищники, по форме и окраске напоминающие чистильщиков, проникают в жаберные полости обманутых «пациентов», вырывая куски жабр.

Для видов с одиночным образом жизни часто характерны защитная окраска и мощное вооружение (шпы, острые лучи плавников, иногда



А



Б

Рис. 139. Рыбы-чистильщики — *Labroides phthirophagus*, освобождающие жабры и кожу «пациентов» от паразитов. А — «в приемной у чистильщика»; Б — за работой

имеющие у основания ядовитые железы, и т. п.), у них обычно есть специальные звуковые сигналы, связанные с призывом самки и охраной территории.

Особенности образа жизни и поведения рыб, принадлежащих к различным отрядам, описаны выше. Независимо от экологического облика или систематической принадлежности жизнь рыбы всегда состоит из чередования в определенной последовательности событий, в своей совокупности образующих *биологический цикл*, тесно связанный с сезонными изменениями условий существования. Он состоит из размножения, нагула, подготовки к зимнему периоду и зимовки, после которой наступает сезон нового размножения. Отдельные этапы жизненного (сезонного) цикла рыб освещены при описании питания, размножения и других биологических явлений.

Важным элементом годового жизненного цикла многих видов рыб являются миграции — перемещения со сменой мест обитания. Миграции могут быть активными и пассивными. В первом случае рыбы активно движутся в избранном направлении, иногда преодолевая сильные течения и даже пороги (например, лососевые). При пассивных миграциях используется сила течения. Обе формы миграции обычно сочетаются: активная — у взрослых, пассивная — у личинок и молоди (миграции личинок сельди, угря и др.). Пассивная миграция имеет место и у некоторых малоподвижных пелагических рыб, живущих в районах круговых теплых течений (луна-рыба и др.).

Во время активных миграций рыбы ориентируются с помощью всех органов чувств. Считают, что особенно важны химические и температурные восприятия. Хотя рыбы способны различать даже небольшие, в доли градуса, перепады температур, основным направляющим, видимо, служит химическое чувство. Взрослые угри плывут в направлении повышающейся, а лососевые — понижающейся солености. Как указывалось выше, при входе в реку рыбы ориентируются с помощью химической памяти, сохранившей с личиночного периода запах «родной» реки. Наблюдения за поведением мигрирующих в море стай тихоокеанских лососей позволили предположить, что выбор общего направления к родному берегу осуществляется с помощью солнечной ориентации или астронавигации (предположение нуждается в проверке).

В жизни многих рыб миграции разного типа сменяют друг друга (рис. 140). После нереста, совершая кормовые миграции, рыбы переходят на богатые кормом «пастбища». Часть видов держится на этих кормовых участках более или менее оседло до следующего цикла размножения, другие постоянно перемещаются в поисках пищи. С наступлением сроков очередного размножения начинаются нерестовые миграции. У многих пресноводных и некоторых морских рыб северных и умеренных широт после нагула происходят зимовочные миграции. На местах зимовок в состоянии минимальной активности рыбы переживают зимний период. В пресных водоемах местами зимовок обычно служат наиболее глубокие участки — «ямы». В нижнем течении Урала, Волги и других каспийских рек в «ямах» зимуют осетровые, вобла, лещ, сазан и судак. Рыбы «стоят» неподвижно, близко друг к другу, иногда в несколько слоев. Нагуливающаяся и нерестящаяся в Азовском море хамса осенью уходит на зимовку в Черное море. Дальневосточные камбалы в районе залива Петра Великого нагуливаются в прибрежных районах моря, а на зимовках концентрируются в немногих участках на глубинах около 100—150 м; они выбирают участки с положительной температурой и закапываются в ил, иногда в несколько слоев.

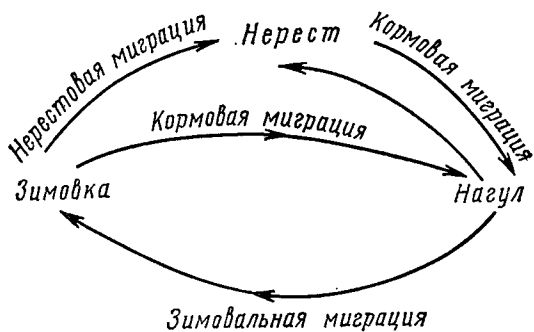


Рис. 140. Схема миграционных циклов рыб (по Г. В. Никольскому)

Начало зимовочных миграций определяется физиологическим состоянием рыб (количеством накопленного жира, появлением «холодных» ферментов и др.) и изменением внешних условий (температуры, солености, содержания кислорода). При отсутствии жирового запаса зимовочная миграция может не состояться. Так, хамса, имеющая жирность менее 14%, не мигрирует из Азовского моря даже при резких понижениях температуры воды, при жирности 14—17% начинает миграцию при перепаде температур в 9—14 °С, а при жирности около 22% дружно мигрирует даже при небольшом снижении температуры. Иногда на зимовку уходят половозрелые популяции, а неполовозрелые особи продолжают кормиться всю зиму (лещ, судак и др.).

Динамика численности рыб отражает взаимодействие их популяций со средой. Ее характер обуславливается многими факторами: продолжительностью жизни особей данного вида, характером и темпом их размножения, обеспеченностью пищей, размерами смертности и изменчивостью факторов среды (колебаниями уровня воды, температуры и содержания кислорода, изменениями мощности и направления морских течений и др.). У моноциклических видов, размножающихся только раз, в конце жизни, численность обычно менее устойчива и подвержена большим колебаниям, чем у долго живущих полициклических видов. Устойчивость численности зависит от обеспеченности пищей; существенное влияние оказывают враги и пищевые конкуренты. Вследствие большей стабильности физико-химических условий в водной среде, особенно в морях, по сравнению с сушей колебания численности рыб происходят с меньшей амплитудой, чем у многих наземных животных. Но промерзание нерестилищ в суровые зимы катастрофически сказывается на отдельных популяциях дальневосточных лососей, а перетирание плавающими льдами икры — на урожайности сельдей Охотского моря.

В последнее время усиливающееся воздействие на динамику численности рыб оказывает хозяйственная деятельность человека: увеличивается промысел, возрастает загрязнение водоемов промышленными и другими отходами, строительство гидроэлектростанций меняет гидрологический режим и т. п.

Частота и амплитуда колебаний числа особей в популяциях изменяется в широких пределах. Так, уловы тихоокеанского палтуса — *H. hippoglossus* за период 1925—1947 гг. колебались в двукратном размере, а уловы тихоокеанской сардины — *Sardinops sagax* в 1937—1957 гг. изменялись от 2 млн. центнеров до нуля. Высокая численность идущей в реки тихоокеанского побережья горбуши обычно бывает через год, а у атлантического лосося — раз в 10—11 лет.

Промысел, изреживая популяцию, приводит к «омоложению» ее возрастного состава: уменьшается доля медленно растущих старших возрастных групп, а улучшение питания приводит к ускоренному росту и более раннему созреванию молодых рыб (рис. 141). Таким образом, промысел в определенном размере оказывает положительное влияние на воспроизводство популяции, усиливая интенсивность размножения и темп роста рыб. Однако если вылов превышает норму (различную для разных видов и районов), он уменьшает стадо произво-

дителей и численность популяции начинает снижаться. Следовательно, для каждого вида и для данного водоема важно определить оптимальные нормы отлова, обеспечивающие постоянно высокие уловы за счет поддержания повышенной воспроизводительной способности популяции.

Роль рыб в водных биоценозах. Рыбы завершают многие цепи питания. Поэтому их роль в регуляции потоков энергии и круговороте веществ исключительно велика. Воды занимают около 72% поверхности земного шара. В определенные периоды года в них развивается громадное количество фитопланктона, за счет которого живет зоопланктон. Оба они служат пищей планктоноядных рыб и молоди почти всех других рыб. Много рыб из разных групп питается донными беспозвоночными: червями, моллюсками, ракообразными, иглокожими и др. Крупные рыбы поедают более мелких рыб. В свою очередь рыбы или их молодь служат пищей для таких беспозвоночных, как медузы, паразитические черви, головоногие моллюски, крупные ракообразные, иглокожие, водные насекомые. Трупы рыб разлагаются бактериями, завершающими круговорот веществ.

Рыбы используются в пищу представителями всех классов позвоночных животных. Икру и особенно молодь поедают земноводные. Преимущественно рыбами питаются водные пресмыкающиеся: некоторые ужи, морские змеи, крокодилы. Среди птиц в той или иной степени питаются рыбами гагары, поганки, веслоногие, некоторые утки (особенно крохали), из хищных — скопа и орлан-белохвост, совы (рыбный филин), зимородки и др. Некоторые виды рыбоядных птиц гнездятся громадными колониями — птичьими базарами, — приуроченными к районам, богатым рыбой. Колонии на островах у берегов Перу образованы миллионами веслоногих птиц (бакланы, олуши), поедающих ежегодно сотни тысяч тонн мелкой рыбы, преимущественно перуанского анчоуса.

Птичьи базары Севера (на берегах Исландии, Гренландии, Мурмане, Новой Земли, Чукотки, Командорских и Курильских о-вов) насчитывают иногда десятки и даже сотни тысяч гнездящихся птиц: чаек, чистиковых, в некоторых местах — бакланов и др. Помет массы птиц, попадающий в воду, обогащает ее азотистыми веществами, что способствует бурному развитию фитопланктона, на нем кормится зоопланктон, привлекающий рыб. Рыбы поедаются птицами... Такие крупные колонии обычно приурочены к районам столкновений холодных и теплых течений, создающим интенсивную вертикальную циркуляцию

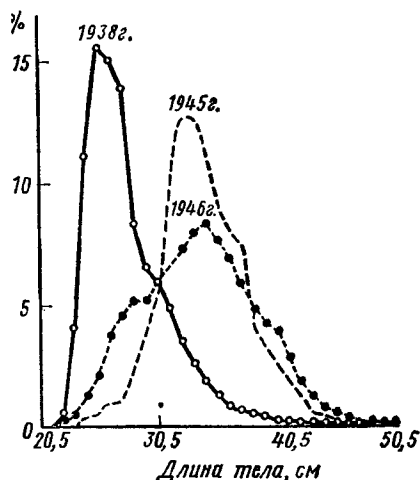


Рис. 141. Изменение размерного состава морской камбалы в Северном море в результате снижения интенсивности промысла во время второй мировой войны (по Никольскому)

водных масс и способствующих обогащению их минеральными веществами и кислородом, что обеспечивает интенсивное развитие фитопланктона. Довольно много потребителей рыбы и среди млекопитающих. Мелкими стайными рыбами питаются зубатые и некоторые усатые киты, разнообразные виды ластоногих. В пресных водоемах рыбу поедает выдра, норка, водяная землеройка-кутора. Во время массового хода рыбы ее ловят медведи, волки и другие «сухопутные» хищники.

Экономическое значение рыб

Сейчас за счет рыб человечество получает до 40% животных белков. Из года в год промысел водных объектов, среди которых рыбы составляют примерно 90%, неуклонно возрастал (табл. 8), но в последнее десятилетие прирост промысла, несмотря на рост технического оснащения, заметно замедлился. Сейчас морской промысел, проводимый практически во всех районах Мирового океана, дает свыше 80% добываемой рыбы, а промысел на пресных водоемах — не более 14%; проходные рыбы дают около 5% улова. Напомним, что акватория Мирового океана занимает 71,2% поверхности земного шара, а пресные водоемы — всего лишь 0,5%.

Таблица 8. Мировой улов водных объектов (в млн. т)¹

Годы	1850	1938	1948	1960	1965	1970	1971
Улов	2,0	18,3	17,2	40,4	53,2	69,6	69,4

¹ Здесь и далее цифровые данные по промыслу взяты из Ежегодников рыболовной статистики ФАО (организация по вопросам продовольствия и сельского хозяйства при Организации Объединенных Наций).

Несмотря на громадную площадь Мирового океана возможности увеличения промысла морских рыб далеко не беспредельны. Дело в том, что лишь 5% его площади занимает наиболее продуктивная зона шельфа с глубинами не более 200 м; продуктивность континентальных склонов и районов с большими глубинами меньше в десятки раз. Районы с глубинами свыше 3000 м занимают 76,7% площади Мирового океана, а дают лишь около 5% океанических уловов. Зависит рыбопродуктивность и от силы течений, типов грунта, хода годовых изменений температуры, размеров речного стока и ряда других факторов. Поэтому в разных географических районах рыбопродуктивность резко отлична. В некоторых районах Тихого океана вблизи берегов Перу она достигает 50—60 т на км², в Северной Атлантике — от 1 до 6—8, в Балтийском море и северных районах Тихого океана — 1—3 т на км², в то время как в некоторых центральных районах Атлантического и Тихого океана рыбопродуктивность равна всего лишь 3—10 кг на км². Соответственно варьируют и уловы. На долю Атлантического океана приходится 39% мирового улова водных объектов (данные 1971 г.), причем наибольшее значение имеет промысел в северо-восточном (17,5%) и северо-западном (7,4%) районах. В Тихом

океане, дающем 56% мировых уловов, наибольшей величины уловы достигают в северо-западном (24,4% мирового вылова) и юго-восточном (19,5%) районах. В водах Индийского океана пока добывается лишь около 5% мирового улова.

В последние десятилетия на рыбопродуктивность океана стала оказывать существенное влияние деятельность человека. Прежде всего в некоторых районах перепромысел привел к резкому сокращению численности отдельных видов (камбалы, сельди и др.). Нужно иметь в виду, что современное мощное рыболовное судно может за час траления выловить годовую продукцию на 1—2, а то и на 5—10 км² шельфа. Уменьшение речного стока в результате строительства на реках водохранилищ и изъятия больших объемов воды на полив и возрастающее загрязнение морских вод нефтью, солями ртути, свинца и различными другими соединениями, в том числе и гербицидами и инсектицидами, местами уже существенно сказывается на рыбопродуктивности.

Сохранение и увеличение размеров промысла морских рыб возможно лишь при определенном его регулировании: установлению норм вылова в зависимости от исходной численности и соотношения в природе мощных и слабых поколений и т. п. Поскольку значительная часть рыбы добывается в международных водах судами разных стран, регулирование промысла возможно лишь в рамках широкого международного сотрудничества. Сейчас действуют межправительственные соглашения между СССР, США, Канадой и Японией о регулировании промысла лососей в северной части Тихого океана, соглашения о промысле сельдей в северной части Атлантического океана и т. п.

Рыбаки Советского Союза, используя мощные рыболовецкие суда, ведут промысел во всех районах Мирового океана. Основу нашего морского промысла составляют тресковые (треска, пикша, мерлуза, хек, минтай, навага и др.), сельдевые и анчоусовые (океанические и азово-черноморские сельди, сардина, хамса или анчоус, кильки), камбалообразные (камбалы, палтусы), скорпеновые (морские окуни, терпуги, угольная рыба), скумбриевые (скумбрия, пелагида, макрели, тунцы). Важное значение имеют проходные и пресноводные лососевые, дающие превосходное мясо и икру (тихоокеанские лососи — кета, горбуша и др., европейский лосось, или семга, форели, таймени, сиви — ряпушки, чир, омуль, хариусы). Практически только в СССР сохранился промысел осетровых. В пресных водоемах в уловах преобладают различные карповые (сазан, лещ, плотва, жерех, белый амур, толстолобик, карась, линь и др.), судак и окунь, щука, сом.

Принятые XXV съездом КПСС «Основные направления развития народного хозяйства СССР на 1976—1980 гг.» предусматривают: «Увеличить выпуск товарной пищевой рыбной продукции на 30—32%. Повысить эффективность использования рыбопромыслового флота, пополнить его высокопроизводительными судами. Совершенствовать применяемые и создавать новые высокоэффективные способы рыболовства и орудия лова, оборудование и приборы, обеспечивающие механизацию и автоматизацию добычи и технологической обработки рыбы и других продуктов моря. Продолжить изучение и освоение новых районов и объектов промысла в водах Мирового океана. Развивать

рыболовство в прибрежных водах СССР. Увеличить запасы высоко ценных рыб во внутренних водоемах. Предусмотреть рост производства рыбы в государственных прудовых хозяйствах в 1,7 раза. Эти планы успешно выполняются.

Интенсивное использование естественных запасов рыб требует их расширенного воспроизводства. Постройка плотин на многих реках и зарегулирование речного стока сильно затрудняет размножение проходных (осетровые, лососевые) и полупроходных (вобла, сазан, лещ, судак и др.) рыб. Поэтому во многих районах созданы специальные нерестово-выростные хозяйства (рыбоводные заводы, рыбхозы, рыбопитомники). Они отлавливают идущих на нерест производителей, выдерживают их в специальных водоемах до созревания половых продуктов (для его ускорения иногда прибегают к инъекциям суспензии гипофиза). У некоторых рыб зрелая икра легко вытекает при поглаживании брюшка, у других (осетровые, лососевые) приходится вскрывать брюшную полость. Икра собирается в таз, поливается молоками и перемешивается. При таком «русском», или «сухом», способе оплодотворяются почти все икринки. Оплодотворенная икра помещается в специальные инкубационные аппараты, где проточная вода содержит достаточное количество кислорода и имеет нужную температуру. Вылупившиеся личинки содержатся в специальных водоемах, подкармливаются и уже окрепшими мальками выпускаются в естественные водоемы. Рыбоводные осетровые заводы работают в низовьях многих рек, впадающих в Каспийское море. Лососевые рыбоводные заводы есть на реках бассейнов Балтийского, Белого и Баренцева морей, на Амуре и реках Камчатки, Сахалина, Курильских островов. Рыбопитомники по получению и выращиванию молоди сазана, воблы, леща, судака и других рыб интенсивно создаются во всех рыбопромысловых бассейнах страны. Сейчас инкубируются и затем выпускаются в водоемы миллиарды мальков лососевых рыб, сазана, леща и других промысловых видов, десятки миллионов мальков осетровых.

Заселение водоемов новыми ценными видами рыб дает ощутимый экономический эффект. Успешно акклиматизирован шип — *Acipenser nudiventris* в Балхаше, кефаль — в Каспии, судак и севанская форель — в оз. Иссык-Куль, горбуша — в реках Мурманского побережья Баренцева моря, сазан и сиви — во многих озерах Зауралья и других районов и т. п. В последние годы в широких масштабах в южных районах Европейской части СССР и в Средней Азии акклиматизированы живущие в бассейне Амура растительноядные рыбы: белый амур — *Ctenopharyngodon idella* и толстолобики: белый — *Hypophthalmichthys molitrix* и пестрый — *Aristichthys nobilis*. Эти рыбы интенсивно выедают водную растительность и тем самым предотвращают зарастание прудов, каналов, водоводов электростанций. На 1 кг прироста белого амура расходуется 18—26 кг водной растительности. При посадке 300 кг рыб на 1 га водоема они сокращают разросшуюся водную растительность на 50% и более. Одновременно эти же водоемы дают и ценную товарную рыбу.

Успешно развивается и прудовое хозяйство, где весь цикл — от вылупления мальков до получения товарной рыбы — проходит под

контролем человека. В прудах разводят выведенные путем отбора породы карпов, форель, линя, белого амура, сома; проводятся промышленные опыты по выращиванию в прудах и осетровых рыб. Прудовые хозяйства имеют небольшие пруды, в которых идет нерест. Подростшая молодежь пересаживается в большие выростные пруды. Для зимнего содержания производителей и не достигших товарного размера молодых рыб оборудуют глубокие зимовальные пруды. При такой системе выращивания карпы достигают осенью второго года жизни массы в 300—500 г, осенью третьего года — 1,5—2 кг, сомы осенью третьего года — 2—3 кг. Вода из всех прудов периодически спускается, пруды очищаются и удобряются. Помимо естественных кормов рыб подкармливают специальными комбикормами. Рыбопродуктивность в таких хозяйствах достигает 0,6—1,5 т на 1 га, а в лучших — даже до 4—5 т на 1 га. Полученных в рыбохозяйствах годовиков или двухлеток карпа нередко доращивают на залитых водой рисовых полях, в торфяных карьерах, в водоемах — охладителях электростанций.

НАДКЛАСС ЧЕТВЕРОНОГИЕ (НАЗЕМНЫЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ) — TETRAPODA, SEU QUADRUPEDA

Надкласс объединяет позвоночных, перешедших к жизни на суше, в воздушной среде; некоторые из них в течение всей жизни или лишь в отдельные периоды сохраняют более или менее тесную связь с водой, а немногие группы вновь вторично перешли к жизни в воде, утратив связи с сушей, но сохранив дыхание атмосферным воздухом (морские змеи, китообразные). Преодоление силы тяжести в воздушной среде (гравитации) достигается морфологическими преобразованиями и сопровождается общим повышением уровня метаболизма. Передвижение по суше производится с помощью парных — передних и задних — членистых конечностей с шарнирными сочленениями и обеспечивается мощной мускулатурой. Интенсифицируется дыхание; газообмен между организмом и средой происходит в легких. У земноводных жаберы служат личиночным органом дыхания; у рептилий, птиц и млекопитающих закладывающиеся на ранних стадиях эмбрионального развития жаберные щели вскоре редуцируются. Возникают два круга кровообращения — легочный и туловищный, полностью обособляющиеся лишь у птиц и млекопитающих. Последовательно увеличиваются относительные размеры головного мозга и дифференцировка его отделов. Органы чувств приспособлены к работе в воздушной среде: обособляются респираторный и обонятельный отделы носовой полости, появляется среднее ухо, образуются веки, изменяется форма хрусталика глаза; органы боковой линии исчезают, сохраняясь лишь у личинок и немногих взрослых земноводных.

Морфофизиологическое и экологическое разнообразие надкласса возникло в ходе заселения практически всей поверхности суши, почвы, нижних слоев атмосферы, а повторно и воды. Надкласс четвероногие, или наземные, позвоночные, состоит из четырех классов: земноводные, или амфибии, — *Amphibia*, пресмыкающиеся, или рептилии, — *Reptilia*, птицы — *Aves* и млекопитающие — *Mammalia*. Последних три класса объединяют в группу *Amniota* — первичноназемных позвоночных животных, зародыши которых, благодаря специальным оболочкам, способны развиваться в воздушной среде. Они отличаются более высоким метаболизмом и иным типом водно-солевого обмена. Класс земноводные по характеру развития сходен с рыбами и поэтому относится к группе *Anamniota* — первичноводных позвоночных, яйца которых развиваются в воде. У них из яйца выходит водная личинка, позднее путем метаморфоза превращающаяся во взрослое животное.

Птицы и млекопитающие обладают способностью более или менее постоянно поддерживать относительно высокую температуру тела и поэтому заслуживают название теплокровных (гомойотермных, или эндотермных) животных в отличие от прочих пойкилотермных, или экзотермных, позвоночных.

Происхождение наземных позвоночных

Развитие жизни в море привело к увеличению разнообразия и массы живых существ, что усложнило морские биоценозы и усилило в них биологическую конкуренцию. Все это усилило тенденцию к расселению, способствовало проникновению жизни в пресные водоемы¹, а затем и на сушу. Первыми неводными (наземными) организмами еще в протерозое стали бактерии и водоросли, жившие в грунте по берегам водоемов. Видимо, уже в ордовике (примерно 500 млн. лет назад) на суше появились примитивные многоклеточные растения — псилофиты. В силурийском периоде псилофиты местами, видимо, образовывали довольно густые заросли. В девоне их постепенно вытеснили плауны, папоротники и хвощи. В конце этого периода появились первые древовидные растения — лепидодендроны и сигиллярии. Однако растительный покров был только по берегам водоемов, тогда как большая часть суши представляла безжизненное пространство. В каменноугольном периоде (карбоне) климат стал более теплым и влажным. Пышнее и богаче стала растительность, распространившаяся на большие территории. Вслед за растениями сушу постепенно заселяли животные. Видимо, еще в кембрии и ордовике в грунте по берегам водоемов жили кольчатые черви. В силуре и особенно в девоне по зарослям обитало много мокриц (равноногие раки), скорпионов, клещей, пауков (хелицеровые) и многоножек (первичнотрахеальные). В конце девона появились разнообразные насекомые. Прибрежная суша в то время была уже достаточно богата животной и растительной пищей и убежищами.

В конце силура — начале девона пресноводные рыбы были многочисленны и разнообразны. Происходивший в конце силура — начале девона каледонский цикл горообразования существенно изменил земную поверхность. Появление высоких хребтов усилило эрозию и снос материала в низины. В результате многие водоемы обмелели и усилилось их зарастание, местами сопровождавшееся резким снижением содержания кислорода в воде. Такая ситуация способствовала выработке приспособлений, позволяющих использовать кислород атмосферы (см. выше особенности дыхания рыб) и одновременно стимулировала попытки собирать пищу на берегу, что сейчас наблюдается у таких рыб, как анабас, змееголов, некоторые сомики и бычки. Однако в настоящее время, когда суша уже освоена четвероногими позвоночными, эти приспособления отнюдь не являются попыткой завоевать сушу и могут иметь лишь узко местное значение.

Иная обстановка существовала в девонском периоде. Приспособления к использованию атмосферного кислорода при его недостатке

¹ С этим связано происхождение подтипа позвоночных (с.89)

в воде, вероятно, самостоятельно возникали в разных группах рыб, но наибольшего совершенства достигли у девонских кистеперых и двоякодышащих рыб (образование легких, зачатков второго круга кровообращения и т. п.). Биологически обе группы сходны, но двоякодышащие специализировались как относительно малоподвижные животные, жившие в стоячих, нередко пересыхавших водоемах и питающиеся преимущественно растительной пищей и придонными животными (см. выше).

Пресноводные кистеперые — *Rhipidistia* — были крупными (50—150 см длиной) и сильными хищниками, охотившимися преимущественно за рыбами, подкарауливая добычу из засады и схватывая ее стремительным броском. О таком способе охоты свидетельствуют форма тела и плавников (рис. 142), развитие каналов боковой линии на голове и возникновение специальной мускулатуры, позволявшей при дыхании бесшумно всасывать воду через едва приоткрытую ротовую щель или через брызгальца (И. И. Шмальгаузен, 1964). Прорыв обонятельных мешков в ротовую полость и образование внутренних ноздрей — хоан — позволили при таком «затаенном» дыхании усилить ток воды через орган обоняния, используя его для обнаружения добычи. Хорошо развитые парные плавники с мощной мускулатурой и специфическим внутренним скелетом, вероятно, давали возможность кистеперым рыбам при пересыхании или обмелении водоема переползать в другой.

Дальнейшие приспособления к наземному образу жизни (преодоление гравитации при движении на суше, дыхание главным образом или исключительно атмосферным кислородом, поиски и ловля добычи в новых условиях) привели к обособлению от пресноводных кистеперых рыб — *Rhipidistiformes*, возможно, близких к *Eusthenopteron*, древнейших земноводных — ихтиостегид — *Ichthyostegalia* (И. И. Шмальгаузен, 1964). Их остатки обнаружены в отложениях верхнего девона в Гренландии. Эти животные, по внешнему виду напоминавшие современных хвостатых земноводных (рис. 142) и достигавшие длины 50—100 см, были настоящими переходными формами между рыбами и «типичными» земноводными. Они имели парные передние и задние конечности наземного типа; каждую конечность завершали пять обособленных пальцев. В соответствии с увеличением массы мускулатуры конечностей возросли размеры костей поясов. Пояс передних конечностей при этом потерял связь с черепом, а тазовый пояс еще не сочленялся с позвоночным столбом. Средние части ребер были сильно расширены; видимо, здесь прикреплялась туловищная мускулатура, укреплявшая пояс передних конечностей и подтягивавшая к нему тело. Развивавшиеся у основания верхних дуг сочленовные отростки (зигапофизы) обеспечили более прочное соединение позвонков друг с другом, сохранив гибкость позвоночного столба. Тела позвонков стали мощнее, но хорда еще сохранялась. У этих животных, по-видимому, уже существовал ротоглоточный механизм нагнетания воздуха в легкие.

Наряду с приспособлениями к наземному образу жизни ихтиостегиды сохраняли и рыбы признаки: сходный с кистеперыми рыбами

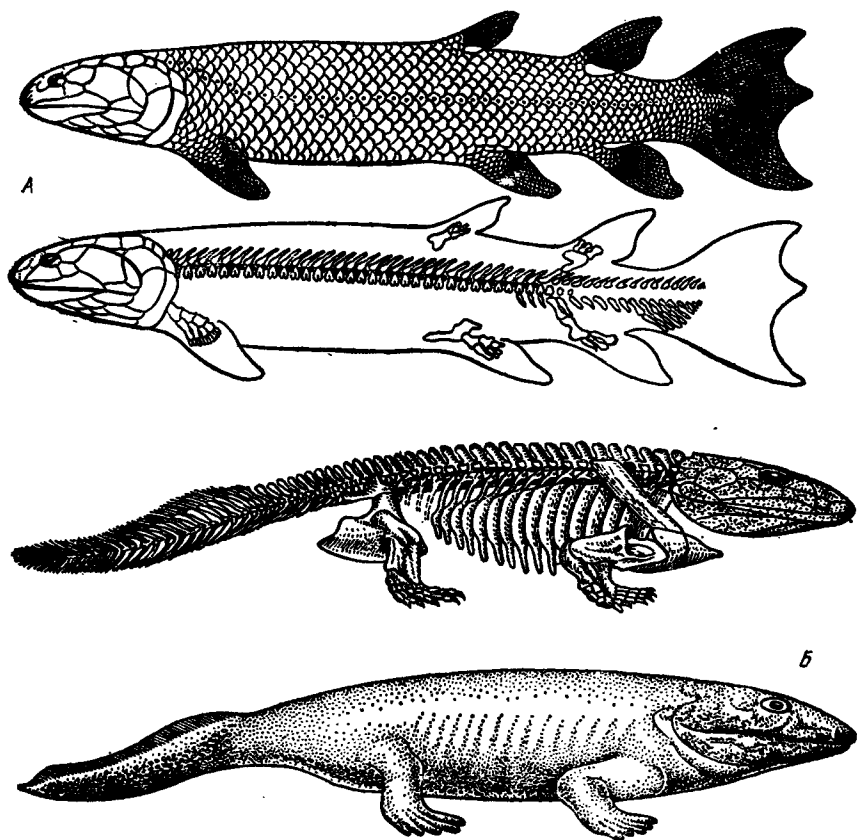


Рис. 142. Девонская кистеперая рыба *Eusthenopteron* (А); девонское земноводное *Ichthyostega* (Б) (по Шмальгаузену)

череп с мощными покровными окостенениями, в которых ветвились каналы органа боковой линии, рыбий хвост (его лопасть поддерживали хорошо развитые лепидотрихии). Сохранялись рудименты жаберной крышки и, видимо, имелись внутренние жабры. Такое смешение наземных и водных черт строения позволило шведскому палеонтологу Е. Ярвику назвать ихтиостегид «четвероногими рыбами». Обоснованно предполагают, что они вели водный образ жизни: питались рыбами, размножались в воде. Но они могли выходить на сушу и перемещаться по ней не только при недостатке кислорода в воде и при пересыхании водоемов, но и для отдыха, так как в это время врагов на суше у них не было.

Перечисленные особенности позволили ихтиостегидам — первым примитивным земноводным — в конце девона потеснить кистеперых рыб в пресных водоемах и начать освоение влажных прибрежных местообитаний. В это время от ихтиостегид обособились три ветви земноводных, ранее объединяемых под общим названием стегоцефалов.

Одна из них представлена так называемыми тонкопозвонковыми — *Lepospondyli*, от которых произошли современные хвостатые и безногие земноводные, другая — дугопозвонковыми — *Apsidospondyli*, прошедшими сложный путь эволюции, завершившийся появлением бесхвостых земноводных. Третья ветвь — антракозавры — *Anthracosauria* — эволюционировала медленно, но дала начало примитивным пресмыкающимся — *Seymouriamorpha* (см. ч. 2). Большинство древних земноводных исчезли в перми — начале триаса. Их вымирание, видимо, произошло не только под влиянием менявшихся условий жизни, в частности замены влажного и теплого климата более сухим континентальным, но и под воздействием конкурентов — появившихся к этому времени примитивных пресмыкающихся, которые обособились от антракозавров в середине каменноугольного периода путем приобретения приспособлений к более наземному образу жизни.

В мезозойскую эру, называемую эрой рептилий, пресмыкающиеся господствовали на суше, в воздухе и в воде. Широкая адаптивная радиация позволила им занять практически все пригодные места обитания и образовать необычайное разнообразие жизненных форм. Видимо, уже в триасе от относительно примитивных зверозубых рептилий обособились млекопитающие, а в середине юры — от орнитозухий (из подкласса архозавров) — птицы. В мезозойскую эру и млекопитающие, и птицы были сравнительно малочисленны, так как испытывали сильное давление со стороны многочисленных, хорошо вооруженных и очень разнообразных пресмыкающихся. Напряженная борьба за существование совершенствовала их морфофизиологические особенности: возрастала подвижность, развивалась способность к терморегуляции, повышался уровень нервной деятельности и усложнялись формы заботы о потомстве, расширялся набор используемых кормов (в том числе и появившихся покрытосеменных растений). В конце мезозоя, вероятно в связи с альпийским циклом горообразования, повысилась континентальность климата, увеличились его зональные контрасты и отчетливее стали смены времен года, растительность приобретала современный облик. Все это благоприятствовало бурной эволюции птиц и млекопитающих, приведшей к современному многообразию этих классов. Наоборот, многие группы пресмыкающихся вымирали и до наших дней дожили преимущественно мелкие представители лишь трех подклассов (из семи).

КЛАСС ЗЕМНОВОДНЫЕ, ИЛИ АМФИБИИ, — АМРНИВІА

Земноводные, или амфибии, — первые наземные позвоночные, еще сохранившие значительные связи с водной средой. У большинства видов яйца (икра) лишены плотных оболочек и могут развиваться только в воде. Вылупившиеся из яиц личинки ведут водный образ жизни и лишь затем совершают метаморфоз (превращение), во время которого формируются особенности взрослых, ведущих наземный образ жизни.

Для взрослых земноводных характерны парные конечности с шарнирными суставами. Череп двумя затылочными мышцелками подвижно сочленяется с шейным позвонком. Небно-квадратный хрящ срастается с мозговой коробкой (аутостиличный череп), а верхний элемент подъязычной дуги — подвесок — превращается в косточку среднего уха — стремечко. Тазовый пояс приращивается к поперечным отросткам крестцового позвонка. Формируются два круга кровообращения, полностью не разобщенные: в сердце два предсердия, но один желудочек. Глаза имеют подвижные веки. Органы боковой линии у взрослых обычно исчезают. Передний мозг увеличивается и разделяется на два полушария; в его крыше есть скопления нервных клеток. Средний уровень метаболизма амфибий заметно выше уровня рыб. Наряду с этим земноводные сохранили и признаки водных позвоночных. Проницаемая для воды и газов голая кожа имеет большое количество слизистых желез. Органами выделения служат туловищные (мезонефрические) почки и кожа. Температура тела зависит от температуры окружающей среды и лишь слегка превышает последнюю (пойкилотермия).

Происхождение, эволюция и система земноводных

Как говорилось ранее (с. 266), в верхнем девоне от пресноводных кистеперых рыб обособились первые земноводные — ихтиостегиды — *Ichthyostegalia*. Видимо, уже в верхнем девоне они дали начало двум подклассам земноводных — тонкопозвонковых и дугопозвонковых, — господствовавших в наземной фауне каменноугольного периода (рис. 143) и вытеснивших пресноводных кистеперых рыб из мелководных водоемов. Палеозойских земноводных, независимо от их таксономической принадлежности, обычно называли стегоцефалами или панцирноголовыми, так как они обладали сплошным панцирем из покровных (кожных) костей, покрывавших черепную коробку; в панцире имелись лишь отверстия ноздрей, глазниц и теменного органа (рис. 144). У некоторых стегоцефалов все тело было покрыто рыбообразной чешуей, у других кожные окостенения сохранялись лишь на нижней стороне тела, образуя брюшной панцирь (защита брюха при ползании по суше). У многих видов тазовый пояс не сочленялся с позвоночным столбом, а пояс передних конечностей иногда сохранял связь с затылочным отделом черепа. Парные конечности были относительно слабыми.

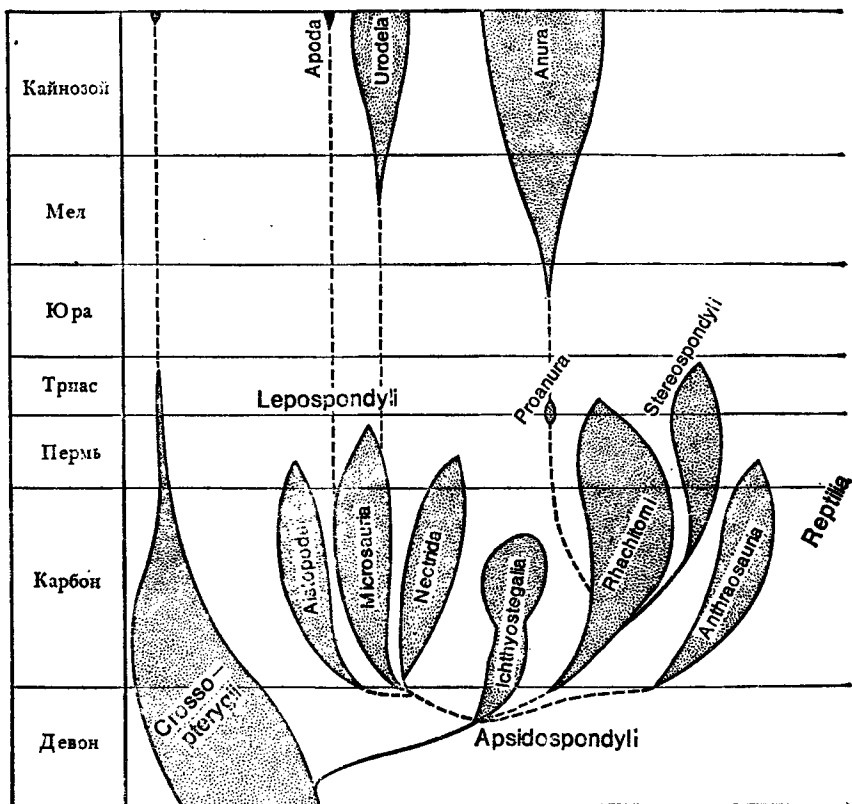


Рис. 143. Филогенетическое древо земноводных (по Ремеру и Шмальгаузену, с изменеи.)

Дугопозвонковые земноводные (подкл. *Apsidospondyli*) палеозойской эры объединяются в надотр. лабиринтодонтов — *Labyrinthodontia*, названных так потому, что наружная поверхность их зубов имела сложную складчатость, на поперечном распиле зуба образующую лабиринт эмалевых петель. В надотряд лабиринтодонтов обычно включают четыре отряда. Об исходном отряде ихтиостегид уже говорилось выше. В конце девона он дал начало многим группам земноводных; от него же отделилась ветвь, ведущая к рептилиям (Шмальгаузен, 1964). Отряд рахитомовые — *Rhachitomi* и обособившийся от него в карбоне отряд стереоспондильных амфибий — *Stereospondyli* представлены видами разного размера (наиболее крупные достигали 5 м длины). Они, видимо, жили по берегам крупных рек и озер, добычу (вероятно, преимущественно рыбу) подкарауливали на мелководье. У части видов при крупной голове и тяжелом неуклюжем туловище хвост был заметно укорочен (рис. 145). Лабиринтодонты начали вымирать уже в конце палеозоя (в перми) и лишь немногие сохранились до среднего триаса.

Видимо, от каких-то примитивных рахитомовых произошли прыгающие бесхвостые земноводные — надотряд *Salientia*. В отложениях нижнего триаса обнаружены остатки примитивных бесхвостых (длина около 10 см, туловищных позвонков около 15, есть короткие ребра, бедро еще длиннее голени, видимо, был короткий хвост); их объединяют в отряд *Rhoaniga*. Встречающиеся со средней юры виды (туловищных позвонков около 10, голень не короче бедра) относят уже к отряду бесхвостые — *Aniga*, включая в него и всех современных бесхвостых земноводных.

Видимо, в конце девона — начале карбона от каких-то ихтиостегид или примитивных рахитомовых отделился отряд антракозавры — *Anthracosauria* (или эмболомеры). По образу жизни (довольно крупные рыбацкие хищники) и общим чертам строения они походили на примитивных рахитомовых, отличаясь лишь некоторыми деталями строения позвонков, черепа (вырезки по его заднему краю, формирование одного затылочного мыщелка), конечностей и их поясов. В начале перми антракозавры вымерли, но в середине карбона от них отделились сеймуриаморфы — *Seymouriamorpha*, эволюция которых шла по пути приобретения все большей наземности и подвижности. Сеймуриаморфы, несмотря на многие амфибийные признаки, обладали конечностями, сходными с рептилиями; многие зоологи относят их к пресмыкающимся. Другие зоологи и палеонтологи склонны относить их к классу земноводные, выделяя в качестве подкласса батрахозавров — *Batrachosauria*.

В конце девона от ихтиостегий обособились тонкопозвонковые земноводные — подкласс — *Lepospondyli*. Палеозойских лепоспондильных стегоцефалов делят на три отряда. Отряд микрозауриа —

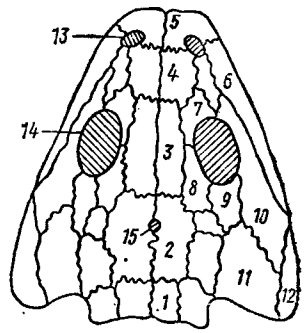


Рис. 144. Череп стегоцефала (по Шмальгаузену):

- 1 — заднетеменная кость,
- 2 — теменная, 3 — лобная,
- 4 — носовая, 5 — межчелюстная,
- 6 — верхнечелюстная, 7 — предлобная, 8 — заднелобная, 9 — заглазничная,
- 10 — скуловая, 11 — чешуйчатая, 12 — квадратно-скуловая, 13 — ноздря, 14 — глазница, 15 — отверстие теменного органа



Рис. 145. Пермский рахитомовый лабиринтодонт — *Eryops* (по Шмальгаузену)

Microsaugia представлен мелкими формами (до 50 см длиной), по внешнему виду напоминающими современных тритонов и саламандр. Более древние представители отряда, видимо, вели преимущественно водный образ жизни, а верхнекарбоновые и пермские формы заселили сырые берега водоемов и мелководные болота, питаясь различными беспозвоночными. От каких-то, вероятно, пермских микрозаурий обособились ныне существующие отряды земноводных: хвостатые Urodela (остатки известны с середины мелового периода) и безногие — Apoda (ископаемые остатки пока не обнаружены). Отряд нектридия — Nectridia объединяет более крупных (длиной до 100 см) тритоноподобных земноводных, видимо, преимущественно водного образа жизни. Отряд аистопода — Aistopoda включает мелких животных (длина 20—50 см) с змееобразным телом и редуцированными конечностями. Ранее предполагали, что они вели водный образ жизни; сейчас высказывается, вероятно, более обоснованное предположение, что утрата конечностей была связана с жизнью в густых травянистых зарослях берегов водоемов. Последних два отряда вымерли, не оставив потомков.

Таким образом, адаптивная радиация палеозойских амфибий имела место в каменноугольном и отчасти в пермском периодах. В перми большинство групп вымирает и лишь немногие формы некоторых групп доживают до середины триаса (см. рис. 143). Вероятно, такое относительно быстрое вымирание было обусловлено биотическими, а не климатическими причинами. В нижней перми, как и в карбоне, на большей части суши преобладал теплый и влажный климат. Лишь в верхней перми и в триасе, уже после вымирания большинства палеозойских земноводных, он стал более сухим и жарким. Выше отмечалось, что в середине каменноугольного периода обособляются первые примитивные пресмыкающиеся — сеймуриаморфы. Сохраняя многие амфибийные черты, они заселяли те же биотопы, что и земноводные. Обладая большей подвижностью и, вероятно, более сложным поведением, сеймуриаморфы и обособившиеся от них в верхнем карбоне — перми другие группы пресмыкающихся постепенно вытеснили (путем пищевой конкуренции и прямого преследования) земноводных из освоенных ими местообитаний. Дальше уцелели земноводные с преимущественно водным образом жизни, но и они в триасе отступили перед натиском пресмыкающихся, некоторые формы которых в это время заселили водные биотопы, вторично перейдя к водному или полуводному образу жизни.

По гипотезе И. И. Шмальгаузена меньшая потребность в пище благодаря малой подвижности и более низкому уровню обмена веществ дала возможность мелким, ведущим скрытый образ жизни земноводным лучше сохраниться лишь там, куда пресмыкающиеся не проникали или жили в небольшом числе (водоемы и их берега в высокогорьях и в северных районах). В холодных районах земноводные имели преимущества перед пресмыкающимися: их водные личинки здесь лучше обеспечены пищей, чем молодь на суше, и могут при неблагоприятных условиях зимовать, проходя метаморфоз лишь на следующее лето. Заняв такие относительно малочисленные место-

обитания, уцелевшие группы дали начало трем отрядам современных земноводных. Значительно позже, в конце мезозоя — начале кайнозоя, когда завершилось массовое вымирание многих групп пресмыкающихся, интенсивность видообразования земноводных, видимо, вновь возросла, что привело к увеличению освоенных местообитаний в низких широтах и становлению современных видов. К сожалению, в палеонтологической летописи этот период эволюционного развития земноводных отражен плохо: слабое развитие окостенений и небольшие размеры тела не способствовали сохранению их остатков.

Система класса земноводных (включая и ископаемые группы) относительно проста.

Класс Земноводные, или Амфибии, — Amphibia

Подкласс Дугопозвонковые — Apsidospondyli

- + Надотряд Лабиринтодонты — Labyrinthodontia
- + Отряд Ихтиостегалии — Ichthyostegalia
- + Отряд Рахитомовые — Rhachitomi
- + Отряд Стереоспондилы — Stereospondyli
- + Отряд Антракозавры — Anthracosauria
- Надотряд Прыгающие — Salientia
- + Отряд Прimitивные бесхвостые — Proanura
- Отряд Бесхвостые — Anura (Ecaudata)

Подкласс Тонкопозвонковые — Lepospondyli

- + Отряд Нектридия — Nectridia
- + Отряд Аистопода — Aistopoda
- + Отряд Микрозаурия — Microsauria
- Отряд Хвостатые — Urodela (Caudata)
- Отряд Безногие — Apoda

Характеристика современных отрядов земноводных

Земноводные — самый малочисленный класс современных позвоночных: в трех отрядах имеется около 2 500 видов.

Отряд Бесхвостые — Anura, seu Ecaudata

Объединяет около 2 100 видов. Несмотря на большое число видов, общий облик и строение однотипны: широкая голова незаметно переходит в короткое, слегка уплощенное туловище; хвоста нет; задние конечности в 2—3 раза длиннее передних. Такое строение обеспечивает движение прыжками. Отряд разделяют на 5 подотрядов, объединяющих 10 семейств.

Наиболее примитивные бесхвостые (подотр. Amphicoela) обладают двояковогнутыми (амфицельными) позвонками рыбьего типа, имеют короткие ребра, сохраняют рудименты хвостовых мышц. Единственное семейство гладконогие — Liopelmidae включает всего 2 вида (один в Северной Америке, другой в Новой Зеландии) мелких лягушек, живущих в горных ручьях.

Представители подотряда Opisthocoela имеют опистоцельные позвонки (спереди выпуклые, сзади вогнутые), короткие ребра, небольшой язык. Сюда включают 2 семейства. Круглоязычные —

Discoglossidae (8 видов) распространены в Европе и Азии. Четыре вида жерлянок — *Bombina* живут в мелких, хорошо прогреваемых водоемах. В слизи, выделяемой кожными железами, содержится ядовитый секрет фринолецин, вызывающий при попадании на слизистую рта острое жжение. Сверху эти мелкие лягушки имеют темную покровительственную окраску, а нижняя сторона лапок и брюшка яркая — оранжевая или желтая с темными пятнами. При крайней опасности жерлянка сильно прогибает спину и выворачивает лапы, так что становится видимой яркая окраска низа. Сочетание ядовитого секрета с предупреждающей окраской приводит к тому, что хищники обычно жерлянок не трогают. Живущие в Западной Европе жабы повитухи — *Alytes* отличаются своеобразной заботой о потомстве: самка откладывает икру на суше в виде слизистых шнуров, в каждом из которых находится 18—50 икринок. Спаривающийся самец наматывает этот жгут себе на бедра и носит с собой (рис. 146, А). Плотные оболочки икринок и окружающая их слизь предохраняют зародышей от высыхания. К моменту вылупления головастиков (в зависимости от погоды — через 3—7 недель) самец уходит в водоем, личинки разрывают оболочки икринок и выходят в воду, а самец сбрасывает пустые шнуры и вновь начинает вести наземный образ жизни.

Семейство пиповые — Pipidae включает 12 видов. Африканские шпорцевые лягушки — *Xenopus* ведут водный образ жизни. Длинные пальцы задних лап соединены плавательной перепонкой и три из них заканчиваются острыми роговыми коготками. На теле есть органы боковой линии. Тонкими длинными пальцами передних лап лягушка засовывает добычу — мелких водных животных — в рот. Водный образ жизни ведут и пипы, населяющие тропические районы Южной Америки. Самая крупная из них — суринамская пипа — *Pipa pipa* — достигает 20 см длины. К началу размножения кожа на спинке самки набухает; при помощи сильно выпячивающейся клоаки самка откладывает себе на спину 40—100 икринок, которые самец брюшком вдавливают в кожу. Вокруг каждой икринки образуется кожистая ячейка, сверху прикрытая крышечкой загустевшей слизи (рис. 146). Примерно через 80 дней уже прошедшие метаморфоз маленькие лягушки выскакивают, приподняв крышечки, из этих ячеек и начинают вести самостоятельную жизнь.

Подотряд *Apotosoela* включает одно семейство чесночницы — *Pelobatidae*. Ребра отсутствуют; позвонки чаще процельные (спереди вогнутые, сзади выпуклые). Распространены в Азии (здесь 2/3 из 50 видов семейства), Европе и Северной Америке. Ведут наземный сумеречный и ночной образ жизни, днем скрываясь в норках, которые роют в мягкой почве, под камнями и в других укрытиях. На большей части европейских районов СССР и юге Западной Сибири встречается чесночница — *Pelobates fuscus*; пяточный бугор в виде мощной роговой пластинки облегчает рытье. В мягкий грунт чесночница зарывается за 3—5 мин.

Для видов подотряда *Prosoela* характерны процельные позвонки и полная редукция ребер; сюда входят 3 семейства. Семейство жабы — *Bufonidae* распространено по всему свету, кроме приполярных об-

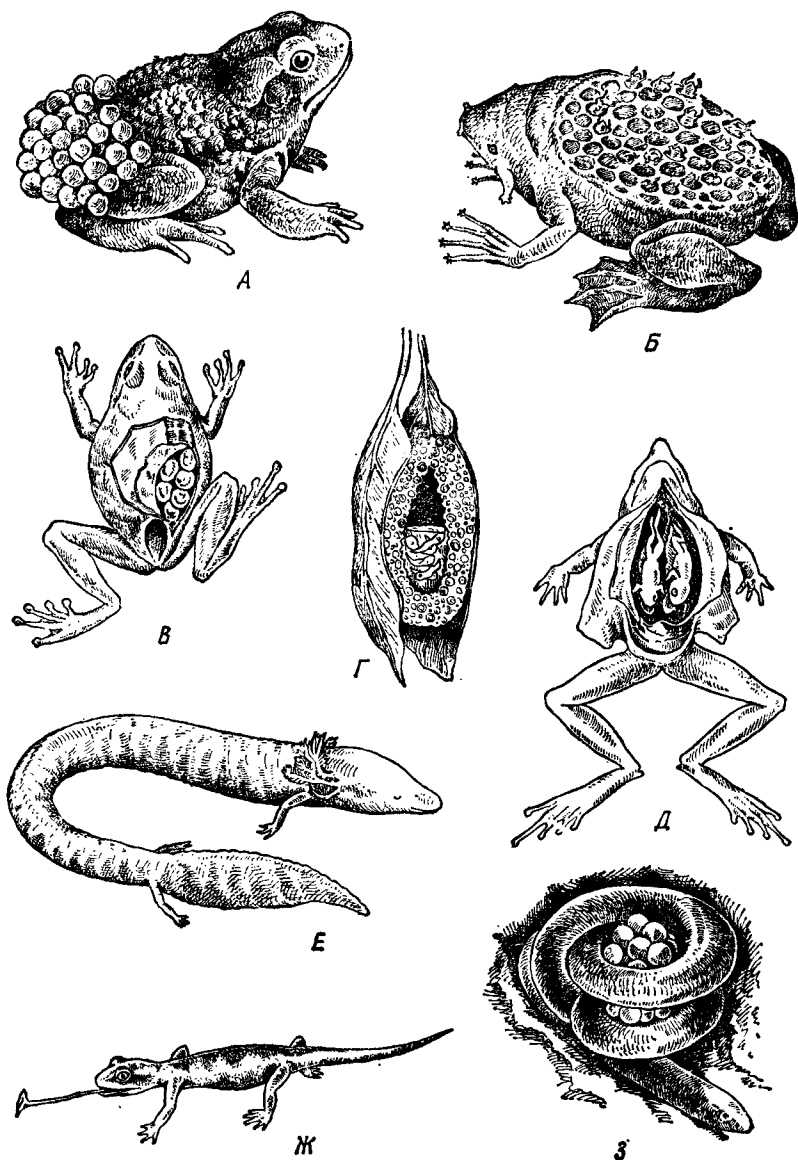


Рис. 146. Земноводные:

А — самец жабы повитухи — *Alytes obstetricans* с кладкой икры; Б — самка суринамской пипы — *P. pipa* с выводковыми ячейками на спине; В — самка сумчатой квакши — *Gastrotheca marsupiala* с икрой в выводковой сумке (сумка вскрыта); Г — гнездо яванской веслоногой лягушки — *Rhacophorus*; Д — самец лягушки — *Rhinoderma darwini* с метаморфизирующими головастиками в горловом мешке (мешок вскрыт); Е — европейский протей — *Proteus anguinus*; Ж — пещерная саламандра — *Hydromantes genei*; З — самка цейлонской червяги — *Ichtiopis glutinosus*, обвившая комок икринок, отложенных в норе (по Баняникову и Денисовой)

ластей, и объединяет около 650 видов. Около 50 видов австралийских жаб населяют разнообразные, в том числе и пустынные районы Австралии. Пустынные виды активны лишь во влажное время года; некоторые откладывают икру в укрытиях на берегах водоемов: дождевые потоки сносят икринки в воду, где из них вылупляются головастики. Среди настоящих жаб около 250 видов относят к роду *Bufo*; они распространены по всем континентам, кроме Австралии. В СССР более обычны два вида. Достигающая длины 20 см серая жаба — *Bufo bufo* живет в лесных и степных районах, а более мелкая зеленая жаба — *Bufo viridis* встречается в широколиственных лесах и степях, проникает в горы на высоту до 4,5 км и даже в пустыни, где живет преимущественно в норах грызунов; для размножения использует временные водоемы, в особо жаркие и сухие годы, видимо, способна впадать в летнюю спячку. У всех жаб за глазами на спинной стороне головы имеются крупные околушные ядовитые железы — паротиды, а по всей спине — много мелких железок. Секрет этих желез, раздражая слизистую оболочку, вынуждает хищника, схватившего жабу, ее выплюнуть. У достигающей 25 см длины южноамериканской жабы ага — *Bufo marinus* сила яда так велика, что собака, схватившая жабу, быстро умирает. Местные жители использовали яд этих жаб для изготовления отравленных стрел. К этому семейству относятся и широко распространенные в Америке листовые лягушки (р. *Eleutherodactylus*, около 200 видов): в Южной Америке они занимают экологические ниши почти отсутствующих там настоящих лягушек. Среди них встречаются и виды, ведущие водный и древесный образ жизни.

Свыше 400 видов древесных лягушек, встречающихся в теплых районах всех континентов, объединяет семейство квакш — *Hylidae*. У всех видов концы пальцев расширены в диски — своеобразные присоски, облегчающие передвижение по ветвям и листьям деревьев. У многих видов в той или иной степени выражена забота о потомстве. Некоторые, подобно южноамериканской квакше кузнецу — *Hyla faber*, на мелководье строят кольцевой вал из ила, внутрь которого откладывают икру. Южноамериканские филломедузы — *Phyllomedusa* откладывает икру в листья на деревьях над водоемами. У самок сумчатых квакш — *Gastrotheca* (рис. 146, В) и некоторых других видов складки кожи на спине образуют выводковую сумку, в которой вынашивается икра. Преимущественно древесный образ жизни ведут и лягушки семейства короткоголовые — *Brachycephalidae* (Южная Америка). У древолазов — *Dendrobates* очень ядовита слизь; отложенную икру охраняет самец. Маленькая, длиной около 3 см, ринодерма Дарвина ведет водный образ жизни; самцы этого вида вынашивают отложенную самками икру в специальных горловых мешках (рис. 146, Д).

Подотряд *Diplasiocoela* объединяет 3 семейства. Первых 7 туловищных позвонков процельные, последний — амфицельный, ребе — тоже процельный; ребер нет. Семейство настоящих лягушек — *Ranidae* включает около 400 видов, не проникших лишь в Австралию, Новую Зеландию и на большую часть Южной Америки; особенно много их в Африке, где живет и самая крупная современная

лягушка голиаф — *Rana goliaph*, длиной до 25 см и массой более 3 кг. Примерно 200 видов включает р. *Rana*. Часть видов обитает в сырых местах и с водой связаны только в период размножения (в фауне СССР к ним относятся бурые лягушки: остромордая — *R. terrestris* и травяная — *R. temporaria*), другие ведут преимущественно водный образ жизни (наиболее обычны водные «зеленые» лягушки — озерная — *R. ridibunda*, достигающая 17 см длины, и более мелкая прудовая — *R. esculenta*). Питаются главным образом летающими насекомыми; крупные особи хватают и мелких позвоночных: молодь рыб, небольших лягушек и головастиков, молодых змеек и даже птенцов околоводных птиц и мелких мышевидных грызунов. Наиболее крупный вид Северной Америки — лягушка бык — *R. catesbeiana* (длина до 20 см.). Озерная и некоторые другие лягушки местами используются в пищу и даже разводятся на специальных фермах.

Около 400 видов семейства веслоногие лягушки — Rhacophoridae распространены в тропиках Азии и Африки. Большинство ведут древесный образ жизни. У видов рода веслоногие лягушки — *Rhacophorus* между пальцами передних и задних конечностей хорошо развиты перепонки. Прыгая с ветки на ветку, эта лягушка максимально растопыривает пальцы, уплощает тело и планирует; иногда отмечали прыжки длиной до 10—12 м. У части видов на пальцах развиваются присоски, как у квакш. Ряд видов откладывают икру в норки, скат которых направлен в воду, или прикрепляют икру в пенистых комках к нависающим над водой листьям. Самка *Hylambates breviostris* вынашивает икру во рту.

Семейство узкоротые — Brevicipitidae объединяет около 175 видов, ведущих наземный, роющий или древесный образ жизни и встречающихся в тропиках всего земного шара. Приспособление к засушливому климату привело у некоторых видов к выпадению стадии головастика (яйца откладываются в сырую почву, где и происходит превращение), это ведет к сокращению сроков развития, проходящему при более высоких температурах, чем у других видов. Многие виды семейства специализировались на питании муравьями и термитами. У самцов африканской волосатой лягушки — *Astylosternus rabustus* в период размножения на бедрах и боках тела развиваются волосовидные выросты кожи, вероятно, служащие добавочными органами дыхания.

Отряд Хвостатые — Urodela, seu Caudata

Объединяет около 280 ныне живущих видов. Голова незаметно переходит в удлиненное туловище; всегда есть хвост. Передние и задние конечности примерно одинаковой величины; у части видов конечности развиты слабо, а у сирен задняя пара редуцируется. Ползают или плавают, змееобразно изгибая тело и хвост. Многие перешли к водному образу жизни. Распространены преимущественно в северном полушарии. В Австралии отсутствуют, в Африке встречается всего 4 вида (и около 800 видов земноводных других отрядов), лишь несколько видов населяют север Южной Америки. Более обычны

в горных районах, где мало бесхвостых земноводных. Отряд разделяют на 5 подотрядов, объединяющих 8 семейств.

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

Подотряд *Ambistomatoidea* включает одно семейство *Ambistomatidae* с 28—30 видами, распространенными в Северной и Центральной Америке. Широко распространена и наиболее известна тигровая амбистома — *Ambistoma tigrinum*. Как и другие виды, взрослые особи живут по берегам водоемов, на день скрываясь в убежищах. Водные личинки многих амбистом — аксолотли — способны достигать размеров взрослых особей и, не проходя метаморфоза, размножаться половым путем. Неотения — способность личинки к половому размножению — свойственна и некоторым другим хвостатым земноводным.

Подотряд *Meantes* имеет одно семейство сиреновые — *Sirenidae*. 3 вида сирен (длина 35—70 см) распространены на юго-востоке Северной Америки и, видимо, представляют собой неотенических личинок каких-то, возможно, амбистом, у которых в процессе эволюции исчезла взрослая стадия. У них есть только передние конечности, очень маленькие и слабые; всю жизнь сохраняются перистые наружные жабры и жаберные щели. Дышат жабрами и хорошо развитыми легкими; живут в болотах, питаются беспозвоночными и мелкими земноводными.

Подотряд *Proteidea* включает одно семейство протевые — *Proteidae* с двумя видами неотенических личинок вероятно каких-то вымерших саламандр. Европейский протей — *Proteus anguinus* (рис. 146, E) живет в подземных водоемах Югославии. Его угревидное красноватое тело длиной в 25—30 см несет маленькие слабые конечности с тремя пальцами на передних и двумя пальцами на задних лапах. По бокам головы расположены три пары перистых наружных жабр. Короткий хвост сжат с боков. Глаза маленькие или скрыты под кожей. Оплодотворение внутреннее; у самки образуется до 80 яиц, но все они, кроме двух, в нижних частях яйцеводов рассасываются (лизируются); продукты лизиса используются двумя развивающимися личинками. При длине около 1 см личинки выходят наружу и начи-

нают вести самостоятельную жизнь. Американский протей — *Necturus maculosus* живет в озерах востока Северной Америки, предпочитает холодные водоемы. Проявляет отрицательный фототропизм даже после обезглавливания (светочувствительна вся поверхность тела, особенно голова и хвост). Активны круглый год. При низких температурах вмерзают в лед, но оживают при оттаивании.

Подотряд *Salamandroidea* объединяет три семейства. Семейство амфиумовые — *Amphiumidae* имеет лишь один вид — амфиуму — *Amphiuma means*, живущую в озерах и болотах юго-востока Северной Америки. Угребовидное тело достигает 80—100 см. Парные конечности очень слабы и заканчиваются лишь 2—3 пальцами. Глаза прикрыты кожей. У взрослых наружные жабры редуцируются, но сохраняется одна пара жаберных щелей; легкие развиты. Позвонки амфицельные. По многим особенностям близки к настоящим саламандрам, но всю жизнь сохраняют личиночные черты. Семейство настоящие саламандры — *Salamandridae* объединяет около 40 видов. Хорошо развиты веки; позвонки опистоцельные; у взрослых функционируют легкие, наружные жабры редуцируются, жаберные щели зарастают; оплодотворение внутреннее. Распространены в Европе, Азии, Северной Африке и Северной Америке. Длина 10—25 см. Многие саламандры (огненная — *Salamandra salamandra*, черная — *S. atra* и др.) живут по берегам горных ручьев и влажным горным лесам; многие виды яйцеживородящи или живородящи. Тритоны (обыкновенный — *Triturus vulgaris*, гребенчатый — *T. cristatus* и др.) большую часть периода активности проводят в водоемах, а зимуют на суше.

Семейство безлегочные саламандры — *Plethodontidae* — самое большое в отряде, объединяет около 175 видов. Для них характерна редукция легких и утрата малого круга кровообращения, сопровождающаяся недоразвитием перегородки между предсердиями. Позвонки опистоцельные, у немногих — амфицельные. Часть видов ведет водный образ жизни, населяя горные ручьи. Другие живут в пещерах и влажных лесах. Большинство видов свойственно Северной Америке, немногие проникают в Южную Америку. Только два вида пещерных саламандр (рис. 146, Ж) встречаются в горных районах Южной Европы; у этих видов выдвигной язык с расширением на конце, приспособленный для ловли насекомых.

Отряд Безногие — *Aroda*

Включает единственное семейство червяги — *Caecilidae*, объединяющее около 60 видов, внешне напоминающих крупных червей или змей (длина 30—120 см). Поверхностные поперечные перетяжки как бы делят червеобразное тело на отдельные «сегменты» (рис. 146, З). Конечности и их пояса отсутствуют; хвоста нет и клоака открывается наружу на конце тела. Кожные железы выделяют обильную едкую слизь; в коже есть мелкие костные чешуйки. Хорошо развиты покровные кости черепа; позвонки амфицельные. Перегородка между предсердиями неполная. Распространены во влажных тропиках Африки, Азии, Америки. Большинство видов ведет подземный образ

жизни: медленно передвигаются, минеруя рыхлую почву и лесную подстилку и поедая ее обитателей — почвенных насекомых и их личинок, червей, моллюсков. Некоторые виды поселяются в термитниках и муравейниках, питаясь их обитателями. Оплодотворение внутреннее; яйца откладывают во влажную почву или вырытые по берегам норки. У многих видов самки охраняют кладку, обвивая ее телом. Несколько видов червяг ведет водный образ жизни; эти виды живородящи.

Особенности организации земноводных

Форма тела. Вариации формы тела современных земноводных невелики: короткое, уплощенное dorзо-вентрально туловище с редуцированным хвостом, задние конечности длиннее и мощнее передних (отр. бесхвостые); вальковатое, удлинненное, иногда слегка сплющенное или сжатое с боков тело с небольшой головой, длинным хвостом и короткими конечностями (отр. хвостатые); лишенное конечностей червеобразное тело с маленькой головкой (отр. безногие). Размеры современных видов невелики: бесхвостые имеют длину 3—25 см, хвостатые 10—30 см и лишь немногие крупнее (исполинская саламандра — до 1,6 м); безногие (червяги) достигают длины 30—120 см.

Покровы. Кожа и ее производные. Эпидермис многослойный, кориум тонкий, но обильно насыщенный капиллярами. Кожа земноводных богата многоклеточными железами (рис. 147). Выделяемая ими слизь тонким слоем покрывает все тело, увлажняя кожу и предохраняя ее от высыхания, что обеспечивает участие кожи в газообмене. У живущих в относительно сухих местообитаниях жаб загустевшая слизь образует на коже плотную пленку, снижающую влагопотери. Выделяемый кожными железами секрет может содержать раздражающие или ядовитые вещества (жерлянки, жабы, некоторые саламандры). В секрете содержатся и вещества, имеющие сигнальное значение; они влияют на поведение других особей. В нижних слоях эпидермиса и в кориуме расположены пигментные

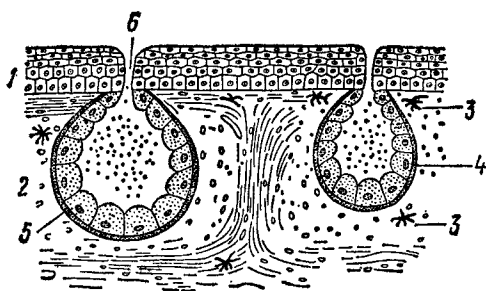


Рис. 147. Схема разреза через кожу земноводных (по Шмальгаузену):

1 — эпидермис, 2 — кориум, 3 — пигментные клетки, 4 — железистые клетки, 5 — мускульная оболочка кожной железы, 6 — выводной проток железы

клетки, обуславливающие видоспецифичность окраски. Окраска земноводных выполняет различные функции: маскировки (криптическая, или защитная, окраска); предупреждения и отпугивания у видов, имеющих ядовитые железы (апосематическая окраска с яркими цветными пятнами); полового различия — у самцов окраска часто становится более яркой к началу размножения, облегчая встречу половозрелых особей и стимулируя спаривание. Немногие виды

способны изменять интенсивность окраски в зависимости от цвета фона; лучше всего эта способность выражена у некоторых древесных лягушек.

У наземных видов плоские клетки наружного слоя эпителия подвергаются более или менее выраженному ороговению. У немногих видов утолщенная кожа на концах пальцев ороговевает, образуя когти (шпорцевая лягушка, встречающийся и у нас в Приморье когтистый тритон — *Onychodactylus fischeri*). У безногих в кориуме разбросаны мелкие костные чешуйки — остатки кожного костного покрова палеозойских земноводных. У бесхвостых земноводных под кожей имеются обширные лимфатические лакуны — своеобразные резервуары, позволяющие при благоприятных условиях накапливать запас воды. Полосками соединительной ткани, образующими перемычки между лакунами, кожа соединяется с мускулатурой тела лишь в немногих участках.

Двигательная система и основные типы движения. Характер движения земноводных довольно однообразен и может быть сведен к двум основным типам. Ископаемые и современные хвостатые земноводные сохранили свойственный рыбам основной тип движения — при помощи сильных боковых изгибов всего тела, но с опорой на короткие ножки при движении по земле. При коротких конечностях боковые изгибы туловища увеличивают длину шага (рис. 148), а изгибы хвоста помогают сохранять равновесие. При движении в воде конечности сколько-нибудь заметной роли не играют. С помощью изгибов всего тела передвигаются и безногие.

Бесхвостые земноводные по суше передвигаются прыжками, поднимая тело в воздух резким толчком обоих задних конечностей (рис. 149). Коротконогие виды, например жабы, помимо прыжков могут медленно шагать, последовательно переставляя конечности (рис. 148, Б). В воде бесхвостые плавают, энергично работая задними конечностями (стиль «басс», но без участия передних конечностей). Предполагают, что мощные задние конечности развились в резуль-

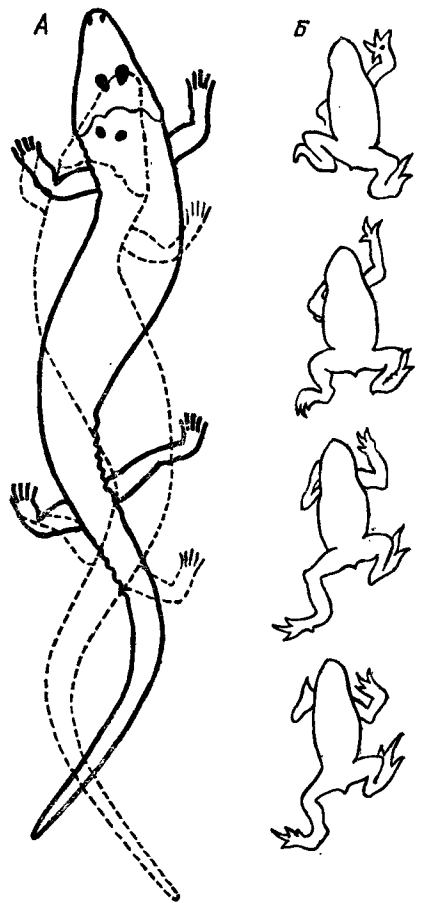


Рис. 148. Схема хождения по суше примитивного стегоцефала *Eogirinus* — А (по Ватсону, из кн. Шмальгаузена) и жабы *Bufo* — Б (по Суханову)



Рис. 149. Последовательные фазы начала прыжка лягушки (по Суханову)

тате приспособления к плаванию, и лишь позднее использованы для прыжков на суше. Предки бесхвостых амфибий (*Protobatrachus*), видимо, вели водный образ жизни (Гриффитс, 1963). Движение прыжками привело к укорочению и дорзо-вентральному уплощению туловища, исчезновению хвоста, удлинению задних конечностей и выработке ряда специфических черт в строении скелета (уменьшению числа позвонков, их прочному соединению, удлинению подвздошных костей и др., см. ниже).

Скелет. Осевой скелет состоит из позвонков и подразделяется на 4 отдела: шейный, туловищный, крестцовый и хвостовой (рис. 150). Шейный и крестцовый отделы имеют только по одному позвонку. Первый обеспечивает некоторую подвижность головы относительно туловища, а крестцовый служит для сочленения с тазовым поясом. Туловищных позвонков у бесхвостых обычно 7, а все хвостовые позвонки (примерно 12) сливаются в единую косточку — уростиль (рис. 150, б). У хвостатых 13—62 туловищных и 22—36 хвостовых позвонков; у безногих общее число позвонков доходит до 200—300.

У более примитивных земноводных (безногих, части хвостатых, гладконогих из бесхвостых) позвонки, как и у рыб, амфицельные; между телами позвонков и внутри них сохраняются остатки хорды. У настоящих саламандр, большинства безлегочных саламандр и части бесхвостых (круглоязычные, пиповые) позвонки опистоцельные (тела позвонков спереди выпуклые, сзади вогнутые), а у остальных бесхвостых — процельные (спереди вогнутые, сзади выпуклые). Над телами позвонков хорошо развиты верхние дуги, образующие канал, в котором лежит спинной мозг. У основания верхней дуги каждого позвонка развиваются сочленовные отростки (рис. 150, 25), сочленяющиеся с соответствующими отростками соседних позвонков. Развитие сочленовных отростков и приобретение опистоцельности или процельности увеличивает прочность соединения позвонков, не уменьшая гибкости позвоночного столба. Туловищные позвонки имеют хорошо развитые поперечные отростки (рис. 150, 26), к которым у хвостатых причленяются очень короткие ребра; у большинства бесхвостых ребра сливаются с поперечными отростками. На шейном позвонке поперечные отростки развиты слабо. К свободным концам хорошо развитых поперечных отростков крестцового позвонка причленяются подвздошные кости тазового пояса (рис. 150, 15). У хвостатых хвостовые позвонки несут нижние дуги, образующие, как и у рыб, гемальный канал.

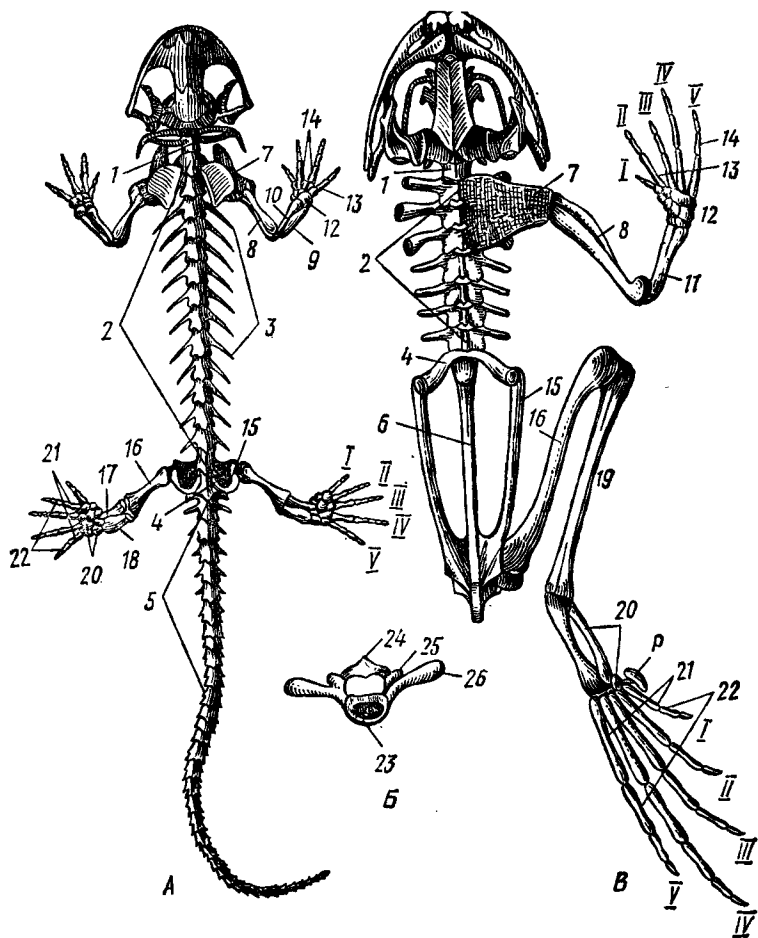


Рис. 150. Скелет саламандры (А) и лягушки (В); Б — туловищный позвонок лягушки:

1 — шейный позвонок, 2 — туловищные позвонки, 3 — ребра, 4 — крестцовый позвонок, 5 — хвостовые позвонки, 6 — уrostиль, 7 — пояс передних конечностей, 8 — плечо, 9 — локтевая кость, 10 — лучевая кость, 11 — сросшиеся лучевая и локтевая кости, 12 — запястье, 13 — пясть, 14 — фаланги пальцев, 15 — подвздошные кости тазового пояса, 16 — бедро, 17 — большая берцовая кость, 18 — малая берцовая кость, 19 — сросшиеся малая и большая берцовые кости, 20 — предплюсна, 21 — плюсна, 22 — фаланги пальцев, 23 — тело позвонка, 24 — верхняя дуга с остистым отростком, 25 — сочленовый отросток, 26 — поперечный отросток, I—V — нумерация пальцев, p — рудимент предпальца

Череп земноводных сохраняет во взрослом состоянии довольно много хряща. По сравнению с костистыми рыбами у современных земноводных костей в нем меньше, тогда как у древних вымерших видов покровных костей было больше (см. рис. 144). В затылочном отделе осевого черепа развиваются парные боковые затылочные кости (occipitale laterale) (рис. 151, 15), окаймляющие большое затылочное отвер-

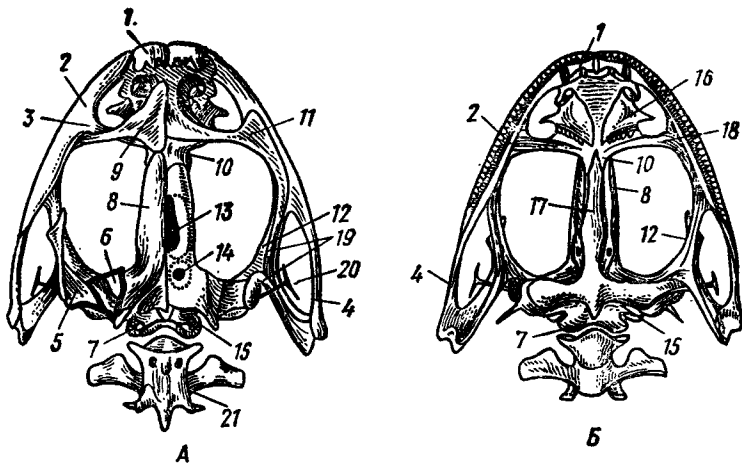


Рис. 151. Череп лягушки (по Паркеру) (хрящевые участки обозначены точками). А — сверху (на правой половине покровные кости удалены); Б — снизу:

1 — межчелюстная кость, 2 — верхнечелюстная кость, 3 — лобный отросток верхнечелюстной кости, 4 — квадратно-скуловая кость, 5 — чешуйчатая кость, 6 — переднеушная кость, 7 — затылочный мышцелок, 8 — лобно-теменная кость, 9 — носовая кость, 10 — клиновиднообонятельная кость, 11 — передний участок небо-квадратного хряща, 12 — крыловидная кость, 13 — лобная фонтанель, 14 — теменная фонтанель, 15 — боковая затылочная кость, 16 — сошник, 17 — парасфеноид, 18 — небная кость, 19 — задние участки небо-квадратного хряща, 20 — стремечко, 21 — шейный позвонок

стие; на каждой из них есть мышцелок. Два затылочных мышцелка, соединяющихся с шейным позвонком, — характерная черта земноводных (и млекопитающих; у рептилий и птиц только один мышцелок). В слуховой области есть одна пара костей — переднеушная (*prooticum*). В глазничной области у хвостатых земноводных лежат парные глазо-клиновидные кости (*orbitosphenoidum*); у бесхвостых они сливаются в одну кольцевидную клиновиднообонятельную кость (*sphenethmoidum*) (рис. 151, 10). Остальная часть мозговой коробки остается хрящевой. Невелико и число покровных костей. Крышу черепа образуют парные теменные (*parietale*) и лобные (*frontale*) кости, у бесхвостых сливающиеся в парные лобнотемные кости (*frontoparietale*). Впереди лежат парные носовые кости (*nasale*), а у хвостатых еще 1—2 пары предлобных костей (*praefrontale*). В слуховой области образуется покровная чешуйчатая кость (*squamosum*). Дно черепа покрывает крупный парасфеноид (*parasphenoideum*), перед которым лежат парные покровные кости — небные (*palatinum*) и сошники (*vomer*); у хвостатых они сливаются в парные небносошниковые кости (*vomeropalatinum*). На сошниках, а у хвостатых и на небных костях сидят мелкие зубы.

В висцеральном отделе черепа небоквадратный хрящ сохраняется в течение всей жизни; передним и задним концами он прирастает к черепной коробке (аутостилия; рис. 151, 11, 19). К небоквадратному хрящу прилегают парные покровные кости — предчелюстная (*praemaxillare*) и верхнечелюстная (*maxillare*). На предчелюстных и верхне-

челюстных костях сидят мелкие зубы; у части видов, например жаб, они редуцируются. Задний участок небноквадратного хряща сверху покрыт покровной квадратно-скуловой костью (*quadratojugale*) и уже упоминавшейся чешуйчатой костью, а снизу — крыловидной костью (*pterygoideum*). У некоторых хвостатых земноводных задний участок небноквадратного хряща окостеневает, образуя маленькую квадратную кость (*quadratum*). Первичная нижняя челюсть — меккелев хрящ — остается хрящевой; лишь ее передний конец окостеневает в маленькие парные подбородочно-челюстные кости (*mento-mandibulare*). За ними, прикрывая меккелев хрящ, лежат покровные зубные кости (*dentale*), у современных земноводных лишённые зубов. Заднюю часть меккелева хряща обрастает длинная покровная угловая кость (*angulare*) и несколько мелких добавочных покровных косточек. Суставным отростком меккелев хрящ сочленяется с задним концом небо-квадратного хряща, образуя челюстной сустав.

Смена гиостилического типа прикрепления челюстей на аутостилический и полная редукция жаберной крышки лишили подъязычную дугу ее основных функций. У древних земноводных подъязычная дуга начала редуцироваться, а полость брызгальца (рудимента жаберной щели между челюстной и подъязычной дугами) при переходе к наземному образу жизни преобразовалась в полость среднего уха. Верхний элемент подъязычной дуги — подвесок (*hyomandibulare*) — превратился в слуховую косточку — стремечко (*stapes*, или *columella*) (рис. 151, 20). Наружный его конец упирается в барабанную перепонку, а внутренний — в овальное окно слуховой капсулы. Через стремечко колебания барабанной перепонки передаются в полость внутреннего уха. Нижний элемент подъязычной дуги — гиоид (*hyoideum*) и формирующиеся у личинок жаберные дуги превращаются в подъязычный аппарат, укрепляющий мышцы дна ротовой полости, что важно при ротоглоточном дыхании; у хвостатых он служит опорой мышц языка. Полагают, что из остатков жаберных дуг формируются и гортанные хрящи.

Приплюснутая голова земноводных имеет большую пасть и объемистую ротовую полость. Эти особенности не только облегчают схватывание мелкой подвижной добычи, но и играют важную роль в процессе дыхания (см. ниже).

Парные конечности земноводных по морфологии и функции резко отли-

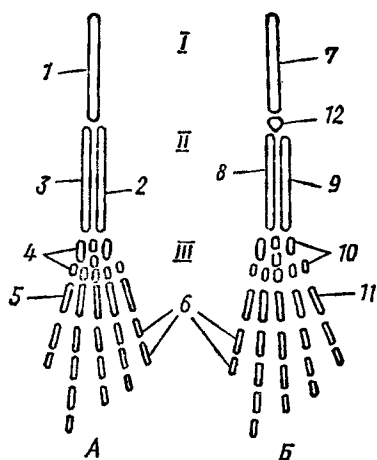


Рис. 152. Схема строения парных конечностей наземных позвоночных. А — передняя конечность; Б — задняя конечность:

I — плечо — бедро; II — предплечье — голень; III — кисть — стопа; 1 — плечевая кость, 2 — локтевая кость, 3 — лучевая кость, 4 — запястье, 5 — пясть, 6 — фаланги пальцев, 7 — берцовая кость, 8 — большая берцовая кость, 9 — малая берцовая кость, 10 — предплюсна, 11 — плюсна — коленная чашечка

чаются от парных плавников рыб. Они имеют только внутренний скелет и построены по типу системы рычагов, соединенных шарнирными суставами. Усложнение строения поясов обеспечивает конечностям прочную опору, укрепляя их связь с туловищем. Обе пары конечностей построены по одной схеме, общей для всех наземных позвоночных (рис. 152).

Передняя конечность

- I. Плечо; образовано плечевой костью (humerus).
- II. Предплечье (antebrachium); из двух костей: лучевой (radius) и локтевой (ulna).
- III. Кисть (manus), подразделяется на:
 - а) запястье (carpus) из 9—10 косточек, расположенных в три ряда (3, 1—2, 5);
 - б) пясть (metacarpus) из пяти удлиненных косточек, расположенных в один ряд;
 - в) фаланги пальцев (phalanges digitorum); обычно развивается 5 пальцев; каждый из них имеет несколько фаланг.

Задняя конечность

- I. Бедро; образовано бедренной костью (femur).
- II. Голень (crus); из двух костей: большой берцовой (tibia) и малой берцовой (fibula).
- III. Стопа (pes) подразделяется на:
 - а) предплюсну (tarsus) из 9—10 косточек, расположенных в три ряда (3, 1—2, 5);
 - б) плюсну (metatarsus) из пяти удлиненных косточек, расположенных в один ряд;
 - в) фаланги пальцев (phalanges digitorum); обычно развивается 5 пальцев, каждый образуется несколькими фалангами.

В разных классах наземных позвоночных животных эта схема может существенно изменяться в связи с особенностями движения. Конечности большинства хвостатых земноводных близки к схеме, но в передних конечностях обычно развивается только четыре пальца и уменьшается, за счет слияния, число косточек в запястье и предплюсне (см. рис. 150, А). У протеев передняя лапа имеет только 3, а задняя — лишь 2 пальца, у сиренов задние конечности не развиваются. У безногих земноводных — червяг — передние и задние конечности и их пояса редуцированы. У бесхвостых земноводных на передних конечностях четыре пальца, уменьшено число косточек запястья, есть 1—2 добавочные косточки — рудименты предпальца. Локтевая и лучевая кости сливаются, образуя общую кость предплечья (antebrachii) (рис. 150, Б). Задние конечности длиннее передних. Большая и малая берцовая кости сливаются в общую кость голени (cruris). Две косточки проксимального ряда предплюсны удлинены и образуют добавочный рычаг; от дистального ряда костей предплюсны сохраняются лишь 2—3 косточки; к ним примыкает две косточки рудимента предпальца, составляющие скелет пяточного бугра. Пять удлиненных пальцев соединены плавательной перепонкой. Удлинение задних конечностей, образование в них добавочного рычага и слияние костей голени обеспечивают возможность быстрых прыжков.

Пояс передних конечностей (плечевой) у земноводных имеет вид полукольца, лежащего в толще туловищной мускулатуры. У бесхвостых окостеневающие лопатка (scapula) и коракоид (coracoideum) образуют суставную впадину для сочленения с головкой плеча (рис. 153). Причленяющийся к лопатке широкий надлопаточный

хрящ (*cartilago suprascapularis*) служит местом прикрепления мышц спины. Перед коракоидом лежит тонкий палочкообразный хрящ — прокоракоид. Снизу его покрывает тоненькая покровная кость — ключица (*clavicula*). Внутренние концы прокоракоидов и коракоидов правой и левой сторон сливаются друг с другом. Позади места слияния коракоидов расположена костная грудина (*sternum*) с хрящевым расширенным задним концом. Перед ключицами лежит небольшой предгрудинник (*episternum*); его передняя часть остается хрящевой, а задняя окостеневаает. У хвостатых, как и у более примитивных бесхвостых, окостенения в поясе развиты слабее. Грудной клетки у земноводных нет. Короткие ребра хвостатых земноводных до грудины не доходят.

Тазовый пояс состоит из трех элементов (рис. 154), соединяющихся друг с другом и образующих вертлужную впадину — место причленения головки бедра. У бесхвостых пояс почти полностью окостеневаает. Длинные подвздошные кости (*ilium*) причленяются к поперечным отросткам крестцового позвонка; небольшие седалищные кости (*ischium*) срастаются друг с другом, ниже них лежит лобковый хрящ (*cartilago pubis*). У хвостатых земноводных седалищные и подвздошные кости невелики.

Анатомическая перестройка скелета, произошедшая при выходе предков амфибий на сушу, сопровождалась изменениями гистологического строения кости и хряща. Костный скелет взрослых амфибий построен из двухслойной грубоволокнистой и более прочной костной ткани, отличающейся от кости рыб отсутствием верхнего рыхлого слоя. Предшественником кости в эмбриональном развитии служит хрящ. Трубчатые кости конечностей закладываются как сплошные «хрящевые болванки» из гиалинового хряща, в последующем окостеневающие.

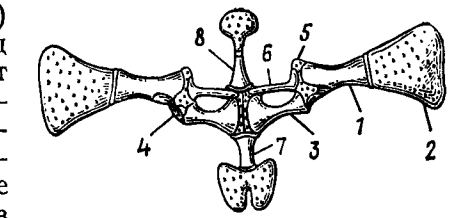


Рис. 153. Плечевой пояс лягушки (точками показан хрящ):

1 — лопатка, 2 — надлопаточный хрящ, 3 — коракоид, 4 — суставная впадина для головки плеча, 5 — прокоракоидный хрящ, 6 — ключица, 7 — грудина, 8 — предгрудинник

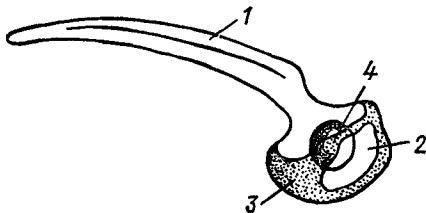


Рис. 154. Тазовый пояс лягушки сбоку:

1 — подвздошная кость, 2 — седалищная кость, 3 — лобковый хрящ, 4 — вертлужная впадина

Окостенение начинается с их средней части, распространяясь к проксимальному и дистальному концам. Одновременно кость увеличивается в размерах и в ней образуется внутренняя полость, занятая костным мозгом. Основу такой кости составляют соли кальция ($\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ и CaCO_3) в сочетании с белковыми волокнами. В ее толще расположены живые клетки — остеокласты и остеобласты, — участвующие в непрерывной перестройке кости. Их число уменьшается

с возрастом. Хрящи (гиалиновый и волокнистый) принимают участие в образовании сочленений и связок и составляют значительную часть черепа и поясов.

Мышечная система земноводных существенно отличается от мышечной системы рыб. Часть туловищной мускулатуры сохраняет метамерное строение. Однако отчетлива и дифференцировка: обособившиеся участки мышечных сегментов сливаются в лентовидные мышцы. Резко возрастает масса мускулатуры конечностей, представленной сложной системой мускулов — антагонистов: сгибающих и разгибающих суставы, приводящих конечность к туловищу и отводящих ее в сторону и т. д. Усложняется и специализируется мускулатура ротовой полости (жевательная, языка, дна ротовой полости), не только участвующая в захвате и проглатывании пищи, но и обеспечивающая вентиляцию ротовой полости и легких.

Описанные выше особенности позволили земноводным выйти на сушу и перемещаться в воздушной среде. Передвижение бесхвостых скачками увеличило их подвижность. Однако скорость и маневренность, важные при преследовании добычи и спасении от хищников, остаются невысокими.

Пищеварительная система и питание. Все современные земноводные во взрослом состоянии животоядны. Они поедают разнообразных мелких беспозвоночных: насекомых и их личинок, многоножек, пауков, ракообразных, червей и т. д. Водные виды могут ловить молодь рыб, а самые крупные из них ловят земноводных и их личинок, птенцов водоплавающих птиц, попавших в воду мелких грызунов. Ведущий образ жизни безногие (червяги) питаются почвенными беспозвоночными, а некоторые виды поселяются в термитниках и муравейниках, поедая их обитателей.

Способы ловли добычи относительно однообразны. Медленно передвигающиеся безногие земноводные разыскивают добычу с помощью обоняния и осязания, хвостатые — с помощью зрения и обоняния. Добыча схватывается челюстями; у некоторых видов хвостатых земноводных добыча приклеивается к выбрасываемому языку (например, у пещерной саламандры, см. рис. 146). Бесхвостые земноводные при поисках добычи ориентируются преимущественно зрением и реже — обонянием. Добычу разыскивают, передвигаясь медленными прыжками, или чаще подкарауливают. Захватывают ее, выбрасывая липкий язык (рис. 155), или хватают челюстями; некоторые виды — шпорцевые лягушки, зеленые лягушки и др. — иногда засовывают добычу в рот пальцами передних лап. Хорошо прыгающие лягушки

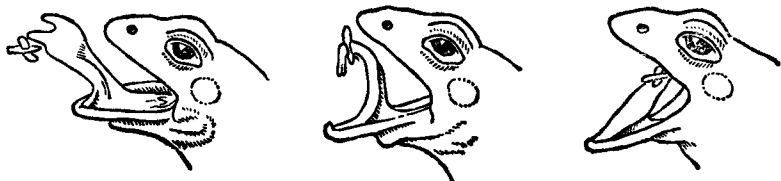


Рис. 155. Последовательные стадии движения языка зеленой лягушки при ловле добычи

(виды р. *Rana* и др.) способны ловить и летающих насекомых. Мало-подвижные жабы питаются преимущественно ползающими насекомыми (жуки, муравьи, гусеницы и др.), лишь изредка схватывая близко подлетевшую муху или комара.

Широкое ротовое отверстие ведет в большую ротоглоточную полость, переходящую в пищевод. Слизистая оболочка этой полости имеет густую капиллярную сеть. Мелкие конические зубы, облегчающие схватывание добычи, расположены на челюстях (предчелюстных, верхнечелюстных и зубных костях), на сошниках, иногда на небных костях. У бесхвостых земноводных зубы частично редуцируются и сохраняются только на костях верхней челюсти и сошниках; у жаб зубы исчезают. У хвостатых и безногих земноводных мясистый язык прикрепляется ко дну ротоглоточной полости и способен более или менее значительно выдвигаться наружу. У бесхвостых земноводных мясистый язык передним концом прикрепляется к нижней челюсти, а его свободный задний конец лежит на дне ротоглоточной полости; при ловле добычи он выбрасывается изо рта (рис. 155). Железистые клетки слизистой выделяют липкий секрет, обеспечивающий прилипание добычи к языку. В передней части неба в ротоглоточную полость открываются парные хоаны — внутренние отверстия ноздрей, а близ челюстного сустава находятся отверстия евстахиевых труб, ведущих в полости среднего уха. У самцов некоторых лягушек в углах рта расположены резонаторы, или голосовые мешки, усиливающие звук выпячивания стенок ротоглоточной полости. На дне задней ее части находится поддерживаемая хрящами гортанная щель (см. органы дыхания). В слизистой оболочке крыши ротоглоточной полости имеются слюнные железы; выделяемый ими слизистый секрет не содержит пищеварительных ферментов: он увлажняет полость и облегчает проглатывание добычи. Смоченная слюной пища перемещается в пищевод сокращением мышц дна ротоглоточной полости; заглатыванию помогают и глаза, вдвигающиеся в ротоглоточную полость.

Короткий, сильно растяжимый пищевод (*oesophagus*) впадает в слабо от него отграниченный желудок (*gaster*) (рис. 156, 6), имеющий более толстые мускульные стенки. От желудка отходит двенадцатиперстная кишка (*duodenum*), незаметно переходящая в тонкую кишку (*ileum*), впадающую в широкую прямую кишку (*rectum*). Последняя открывается в клоаку (*cloaca*). По сравнению с рыбами пищеварительный тракт амфибий больше дифференцирован, кишечник удлинен и превышает длину тела в 2—4 раза. Трехлопастная печень (*hepar*) в центральной лопасти имеет желчный пузырь (рис. 156, 5); желчный проток впадает в двенадцатиперстную кишку. Поджелудочная железа лежит между желудком и двенадцатиперстной кишкой, частично окружая желчный проток, в который изливается и ее секрет. Около нижнего конца желудка размещается селезенка (*lien*) — орган кровотока и депо крови.

Железистые клетки стенок желудка выделяют пищеварительный фермент — пепсин, который активно действует на пищу под воздействием выделяемой здесь же соляной кислоты. Частично переваренная пища перемещается в кишечник, где продолжается переваривание

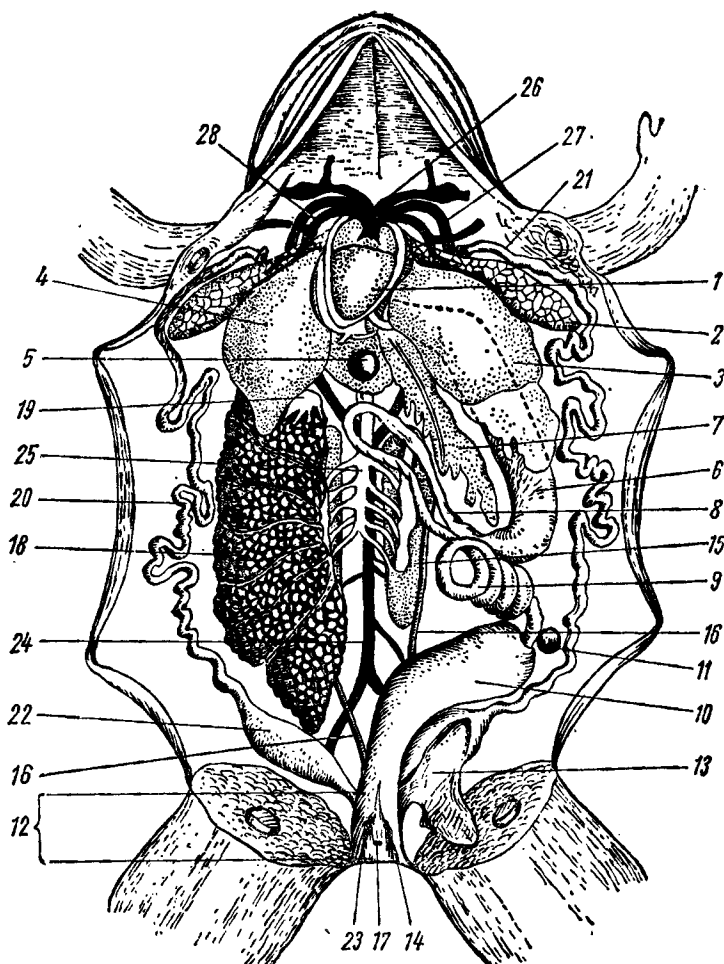


Рис. 156. Вскрытая самка травяной лягушки:

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

под воздействием ферментов поджелудочной железы (трипсин, амилаза, липаза) и желчи, изливающихся в просвет кишечника по желчному протоку. Интенсивность секреции пищеварительных ферментов регулируется симпатической нервной системой. Всасывание питательных веществ происходит в тонком отделе кишечника. В прямой кишке

непереваренные остатки пищи обезвоживаются и через клоаку выбрасываются наружу.

Характер пищеварения у земноводных близок к пищеварению рыб. Однако теплостойкость ферментов амфибий выше, чем у рыб, в связи с тем, что на суше земноводные подвергаются воздействию более высоких температур. По этому показателю земноводные занимают промежуточное положение между рыбами и остальными наземными позвоночными. Повышение температуры среды увеличивает интенсивность пищеварения. Но у более северных популяций интенсивное переваривание пищи начинается при более низких температурах, чем у южных популяций того же вида; при температуре воздуха в 18—20° С для полного переваривания добычи нужно 8—12 ч. Суточный рацион может составлять до 10—30% от массы тела. При низких температурах земноводные легко переносят длительное голодание (в экспериментах — до года). Интенсивное питание летом после размножения обеспечивает накопление энергетических резервов (жира в жировых телах и гликогена в печени) и возможность зимовки, а после нее — быстрое формирование половых клеток.

Личинки хвостатых земноводных по строению пищеварительной системы существенно не отличаются от взрослых. Сходен со взрослыми и характер их питания: они подкарауливают и ловят мелких водных беспозвоночных. Питание личинок бесхвостых земноводных иное. После вылупления они питаются преимущественно растительной пищей и детритом, лишь к концу личиночного развития переходя на питание мелкими водными беспозвоночными. Соответственно меняется и строение пищеварительной системы. Рот прорывается через 1—4 дня после вылупления; на челюстях расположены роговые пластинки, при помощи которых головастики, как скребком, собирает детрит, сгрызает пласты клеток мягких водных растений вместе с покрывающими их одноклеточными организмами. Захватыванию пищи помогают окружающие челюсти кожистые бахромчатые губы. Желудок еще не обособлен, а общая длина кишечника относительно много больше, чем у взрослых. Лишь в конце личиночного периода, во время метаморфоза, сбрасываются роговые пластинки с челюстей, исчезают кожистые губы, обособляется желудок, укорачивается и дифференцируется кишечник.

Органы дыхания и газообмен. Характерная особенность земноводных — множественность органов дыхания. В поглощении кислорода и выделении углекислоты участвуют: у личинок — кожа, наружные и внутренние жабры, у взрослых — легкие, кожа и слизистая оболочка ротоглоточной полости. У некоторых видов хвостатых земноводных и у взрослых сохраняются наружные жабры и недоразвиваются или редуцируются легкие.

У вылупившихся из икринок личинок хвостатых земноводных проявляются наружу 3—4 пары жаберных щелей. Внутренние жабры не развиваются, но на трех жаберных дугах образуются кожные выросты, покрытые тонкими складочками кожи — наружные жабры, имеющие перистое строение. По бокам головы развивается кожная складочка — жаберная крышка, вскоре прикрывающая жаберные щели и основания

наружных жабр. Насыщение крови кислородом идет в многочисленных капиллярах наружных жабр, всей поверхности тела и в плавниковой складке, которая окаймляет заднюю часть туловища и хвост. Позже образуются парные легкие в виде слепых выпячиваний брюшной стороны задней части глотки. Постепенно легкие увеличиваются в размерах. Одновременно уменьшаются наружные жабры и плавниковая складка; к концу метаморфоза они исчезают, а легкие достигают максимального развития.

У личинок бесхвостых амфибий развитие органов дыхания идет сложнее. У вылупившегося из икринки головастика есть маленькие, постепенно увеличивающиеся наружные жабры. Через несколько дней прорываются жаберные щели и на их дугах развиваются внутренние жабры. Чуть позже разрастающаяся по бокам головы складка — кожистая жаберная крышка (operculum) — полностью закрывает жаберные щели и задним концом прирастает к телу; лишь с левой стороны остается небольшое отверстие, через которое вода, прошедшая через рот и жаберные щели, выводится наружу. К этому времени наружные жабры редуцируются. Газообмен идет во внутренних жабрах, в капиллярах кожи и разросшейся плавниковой складке, окаймляющей хвост. Обычно этот процесс завершается на 8—12-й день жизни головастика. Примерно на 20—30-й день одновременно с появлением конечностей прорываются внутренние ноздри — хоаны, формируется гортанная щель с ограничивающими ее хрящами и, как слепые парные выросты брюшной части глотки, развиваются легкие. Активно функционировать они начинают при метаморфозе — у наших видов примерно на 45—60-й день жизни; к этому времени жабры редуцируются, а жаберные щели зарастают.

У взрослых земноводных парные легкие представляют собой полые мешки, внутренние стенки которых имеют ячеистую складчатость (у некоторых хвостатых отсутствует). У бесхвостых земноводных легкие открываются в гортанно-трахейную камеру, ограниченную гортанными хрящами и открывающуюся щелью в ротоглоточную полость; щель открывается и закрывается под действием мускулатуры гортани. На стенках гортанно-трахейной камеры расположены голосовые связки, вибрация которых под током воздуха обеспечивает производство видоспецифических криков. У хвостатых и безногих земноводных трахейно-гортанная камера удлинена и может рассматриваться как зачаток трахеи. Дыхательная поверхность легких у амфибий меньше поверхности тела (отношение 2:3), тогда как у млекопитающих она больше в 50—100 раз! В широких пределах изменяется длина капиллярной сети. Отношение длины капилляров кожи к длине капилляров легких у ведущего полуводный образ жизни гребенчатого тритона равно 3 : 1, у влаголюбивых чесночниц и жерлянок примерно 1 : 1, у менее влаголюбивых лягушек р. *Rana* — 1 : 2 и у относительно сухолюбивых жаб — 1 : 3. Длина капилляров ротоглоточной полости составляет 1—3% общей длины участвующих в газообмене капилляров. Увлажнение кожи секретом слизистых желез повышает ее проницаемость для газов. В коже земноводных обилие фермент карбоангидраза, что повышает ее способность выделять углекислый газ.

У видов влажных местообитаний в газообмене доминирует кожное дыхание, у обитателей сухих мест большая часть кислорода поступает через легкие, но кожа играет существенную роль в выделении углекислого газа. У разных видов земноводных через кожу поступает 15—55%, через легкие — 35—75% и через слизистую ротоглоточной полости — 10—15% потребляемого кислорода. Через легкие и ротоглоточную полость выделяется 35—55% углекислого газа, а через кожу — 45—65%. Множественность органов дыхания сопряжена с обособлением в головном мозгу нескольких дыхательных центров (у амфиот — настоящих наземных позвоночных — только один мозговой дыхательный центр).

Вентиляция легких осуществляется за счет движений дна ротоглоточной полости. При его опускании воздух через открытые ноздри засасывается в ротоглоточную полость, затем наружные отверстия ноздрей закрываются, открывается гортанная щель и воздух из легких под давлением мускулатуры стенок тела и внутренних органов выталкивается в ротоглоточную полость, где смешивается с находящимся там атмосферным воздухом. Дно ротоглоточной полости постепенно поднимается, прижимается к небу, и смешанный воздух нагнетается в легкие. После этого гортанная щель закрывается и остатки смешанного воздуха через ноздри выталкиваются наружу. В промежутках между нерегулярными легочными дыхательными движениями дно ротовой полости совершает меньшие по амплитуде колебания при открытых ноздрях и закрытой гортанной щели. В результате обновляется воздух в ротоглоточной полости и кровь в капиллярах ее слизистой насыщается кислородом. У лягушки в минуту совершается 70—180 колебательных движений дна ротоглоточной полости, из которых только небольшая часть связана с легочным дыханием. При нырянии заполненные воздухом легкие выполняют функцию гидростатического органа. При этом постепенно усваивается находящийся в них кислород.

Кровеносная система и кровообращение. У личинок земноводных один круг кровообращения, их кровеносная система подобна системе рыб: в сердце одно предсердие и один желудочек; имеется артериальный конус, который разветвляется на четыре пары приносящих жаберных артерий. Первые три распадаются на капилляры во внутренних и наружных жабрах; жаберные капилляры сливаются в выносящие жаберные артерии. Выносящая артерия первой жаберной дуги распадается на сонные артерии, снабжающие кровью голову. Вторая и третья выносящие жаберные артерии сливаются в правый и левый корни аорты, которые объединяются в спинную аорту. Четвертая пара приносящих жаберных артерий на капилляры не распадается (на четвертой жаберной дуге не развиваются ни наружные, ни внутренние жабры) и впадает в корни спинной аорты. Образование и развитие легких сопровождается перестройкой кровеносной системы. Продольная перегородка разделяет предсердие на правое и левое, превращая сердце в трехкамерное. Редуцируется капиллярная сеть приносящих жаберных артерий и первая превращается в сонные артерии, вторая пара дает начало дугам (корням) спинной аорты, третья

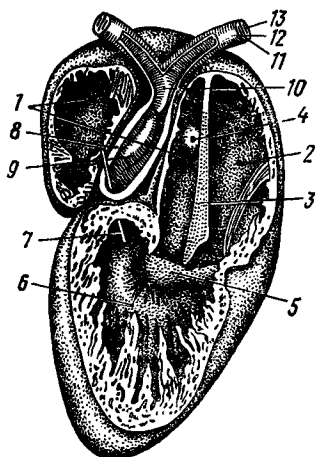


Рис. 157. Разрез сердца лягушки (по Паркеру):

1 — правое предсердие, 2 — левое предсердие, 3 — перегородка между предсердиями, 4 — отверстие венозной пазухи, 5 — атриовентрикулярный клапан, 6 — желудочек, 7 — зонд в отверстии между желудочком и артериальным конусом, 8 — артериальный конус, 9 — спиральный клапан артериального конуса, 10 — конечный участок артериального конуса, 11 — сонная артерия, 12 — дуга аорты, 13 — кожно-легочная артерия

редуцируется (сохраняется у хвостатых), а четвертая пара превращается в кожно-легочные артерии. Преобразуется и периферическая кровеносная система, приобретающая промежуточный характер между типично водной (рыбы) и типично наземной (пресмыкающиеся) схемами. Наибольшая перестройка имеет место у бесхвостых земноводных.

Сердце взрослых земноводных трехкамерное: два предсердия и один желудочек (рис. 157). К правому предсердию примыкает тонкостенная венозная пазуха, от желудочка отходит артериальный конус. Таким образом, в сердце пять отделов. Оба предсердия открываются в желудочек общим отверстием; расположенные здесь атриовентрикулярные клапаны (рис. 157, 5) при сокращении желудочка не пропускают кровь обратно в предсердия. Мускулистые выросты стенок желудочка образуют ряд сообщающихся друг с другом камер, что препятствует перемешиванию крови. Артериальный конус отходит от правой стороны желудочка; внутри него расположен длинный спиральный клапан (рис. 157, 9). От артериального конуса самостоятельными отверстиями начинаются три пары артериальных дуг; вначале все три сосуда с

каждой стороны идут вместе и окружены общей оболочкой.

Первыми от артериального конуса отходят правая и левая кожно-легочные артерии (a. pulmocutanea) (рис. 158, 5) — гомологи IV пары жаберных дуг личинок; они распадаются на легочную и кожную артерии. Затем отходят дуги (корни) аорты (arcus aortae) (рис. 158, 8, 9) — гомологи II пары жаберных дуг. Отделив затылочно-позвоночную и подключичную артерии, снабжающие кровью мускулатуру туловища и передних конечностей, они сливаются под позвоночным столбом в спинную аорту (aorta dorsalis) (рис. 158, 12). Последняя отделяет мощную кишечно-брыжеечную артерию (снабжает кровью пищеварительную трубку); по другим ответвлениям спинной аорты кровь идет к остальным органам и в задние конечности. Последними от артериального конуса отходят общие сонные артерии (a. carotis communis) (рис. 158, 16) — гомологи I жаберной дуги. Каждая из них распадается на наружную и внутреннюю сонные артерии (a. c. externa et interna).

Венозная кровь из заднего отдела тела и задних конечностей собирается бедренными (v. femoralis) и седалищными (v. ischiadica) венами, сливающимися в парные подвздошные или воротные вены почек (v. portae renalis) (рис. 159, 7), которые распадаются в почках на капилляры, т. е. образуют воротную систему почек. От правой

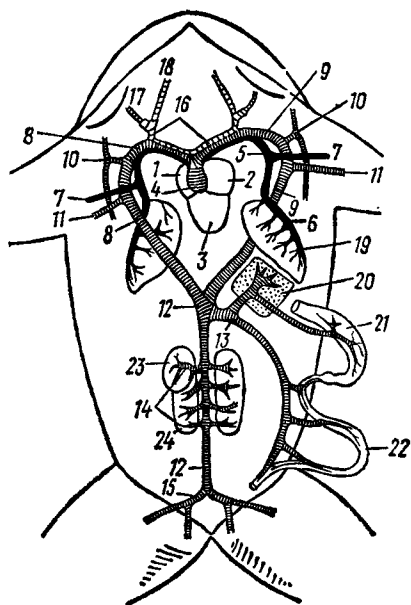


Рис. 158. Схема артериальной системы лягушки (более артериальная кровь показана редкой штриховкой, смешанная — более густой штриховкой, венозная — черным цветом):

1 — правое предсердие, 2 — левое предсердие, 3 — желудочек, 4 — артериальный конус, 5 — кожно-легочная артерия, 6 — легочная артерия, 7 — кожная артерия, 8 — правая дуга аорты, 9 — левая дуга аорты, 10 — затылочно-позвоночная артерия, 11 — подключичная артерия, 12 — спинная аорта, 13 — кишечно-брыжеечная артерия, 14 — мочеполовые артерии, 15 — общая подвздошная артерия, 16 — общая сонная артерия, 17 — внутренняя сонная артерия, 18 — наружная сонная артерия, 19 — легкое, 20 — печень, 21 — желудок, 22 — кишечник, 23 — семенник, 24 — почка

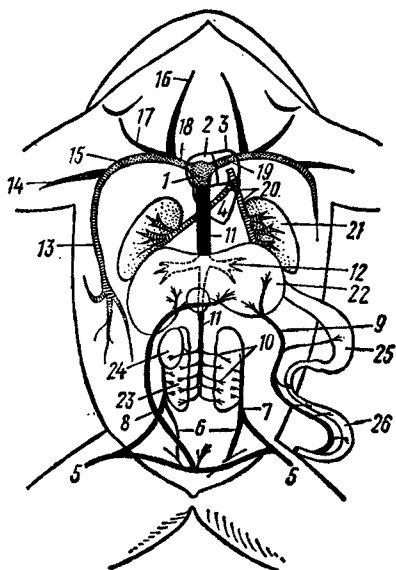


Рис. 159. Схема венозной системы лягушки (более артериальная кровь показана редкой штриховкой, смешанная — точками, венозная — черным цветом):

1 — венозная пазуха, 2 — правое предсердие, 3 — левое предсердие, 4 — желудочек, 5 — бедренная вена, 6 — седалищная вена, 7 — воротная вена почек, 8 — брюшная вена, 9 — воротная вена печени, 10 — выносящие почечные вены, 11 — задняя полая вена, 12 — печеночная вена, 13 — большая кожная вена, 14 — плечевая вена, 15 — подключичная вена, 16 — наружная яремная вена, 17 — внутренняя яремная вена, 18 — правая передняя полая вена, 19 — левая передняя полая вена, 20 — легочные вены, 21 — легкое, 22 — печень, 23 — почка, 24 — семенник, 25 — желудок, 26 — кишечник

и левой бедренных вен отходят вены, сливающиеся в непарную брюшную вену (*v. abdominalis*) (рис. 159, 8), идущую по брюшной стенке в печень, где она распадается на капилляры. Венозная кровь от всех отделов кишечника и желудка собирается в крупную воротную вену печени (*v. portae hepatis*), распадающуюся в печени на капилляры (у всех земноводных воротная система печени образована брюшной и воротной венами). Капилляры почек сливаются в многочисленные выносящие вены, которые впадают в непарную заднюю полую вену (*v. cava posterior*); в нее же впадают вены от половых желез. Задняя полая вена проходит через печень (кровь из нее в печень не попадает!), принимает короткие печеночные вены, несущие кровь из печени, и впадает в венозную пазуху. У некоторых бесхвостых и всех хвоста-

тых земноводных наряду с задней полую веной сохраняются в рудиментарном состоянии характерные для рыб задние кардинальные вены, впадающие в передние полые вены.

Окислившаяся в коже артериальная кровь собирается в большую кожную вену (*v. cutanea magna*) (рис. 159, 13), которая вместе с несущей венозную кровь из передней конечности плечевой веной впадает в подключичную вену (*v. subclavia*). Подключичные вены сливаются с наружными и внутренними яремными венами (*v. jugularis externa et interna*) в правую и левую передние полые вены (*v. cava anterior dextra et sinistra*), впадающие в венозную пазуху. Из венозной пазухи кровь поступает в правое предсердие. Артериальная кровь из легких собирается в легочные вены (*v. pulmonalis*) (рис. 159, 20), впадающие в левое предсердие.

При легочном дыхании в правом предсердии собирается смешанная кровь: венозная кровь по полым венам из всех отделов тела и артериальная кровь, пришедшая по кожным венам. Левое предсердие заполняется артериальной кровью из легких. При одновременном сокращении предсердий кровь поступает в желудочек, где ее перемешиванию мешают выросты его стенок: в правой части желудочка кровь более венозная, а в левой — артериальная. Артериальный конус отходит от правой части желудочка. Поэтому при сокращении желудочка в артериальный конус сначала поступает более венозная кровь, заполняющая кожно-легочные артерии. При продолжающемся сокращении желудочка давление в артериальном конусе возрастает, спиральный клапан сдвигается, открывая отверстия дуг аорты, в которые устремляется смешанная кровь из центральной части желудочка. Когда желудочек полностью сократится, в конус попадет наиболее артериальная кровь из левой половины желудочка. Она не может пройти в легочно-кожные артерии и дуги аорты, так как они уже заполнены кровью. Напор крови, максимально сдвигая спиральный клапан, открывает устья сонных артерий, куда потечет, направляясь в голову, артериальная кровь. При продолжительном выключении легочного дыхания (при зимовках на дне водоемов) в голову, вероятно, поступает более венозная кровь. Уменьшение притока кислорода к головному мозгу, видимо, сопровождается снижением общего уровня обмена веществ и впадением животного в оцепенение. У хвостатых земноводных в перегородке между предсердиями нередко сохраняется отверстие, а спиральный клапан артериального конуса развит слабее. Поэтому во все артериальные дуги поступает более смешанная, чем у бесхвостых, кровь.

Таким образом, у земноводных хотя и образуются два круга кровообращения, но благодаря единственному желудочку они полностью не разобщены. Такое строение кровеносной системы связано с двойственностью органов дыхания и соответствует земноводному образу жизни этого класса, давая возможность находиться на суше и длительное время проводить в воде.

У земноводных появляется новый орган кроветворения — красный костный мозг трубчатых костей. Общее количество крови составляет 1,2—7,2% от общей массы тела, содержание гемоглобина меняется

в пределах 1,9—10,0 г% или до 4,8 г на 1 кг массы (табл. 2), а кислородная емкость крови составляет 2,5—13 объемных процента — выше по сравнению с рыбами. Эритроциты земноводных крупные, а их число относительно невелико: от 20 тыс. до 730 тыс. в 1 мм³ крови. У личинок показатели крови ниже, чем у взрослых. Как и у рыб, содержание сахаров в крови земноводных резко изменяется по сезонам. Оно соответствует высшим значениям этого показателя у рыб; у хвостатых ниже (10—60 мг%), чем у бесхвостых (40—80 мг%). Заметное повышение содержания углеводов в крови происходит в конце лета, при подготовке к зиме, когда идет их накопление в печени и мышцах, и весной, в период размножения, когда они поступают в кровь. У земноводных устанавливается, хотя и несовершенный, гормональный механизм регуляции углеводного обмена.

Таким образом, по сравнению с рыбами, увеличение гемоглобина в крови и интенсификация кровообращения обеспечивает рост энергетического уровня метаболизма земноводных. Однако большая часть прироста энергии тратится на преодоление сил гравитации. Это дало возможность земноводным освоить сушу, но ценой заметного снижения подвижности.

Органы выделения и водно-солевой обмен. Выход на сушу существенно сказался на характере водного и солевого обмена и на выведении из организма продуктов азотистого обмена. У личинок земноводных функционируют пронефрические почки (предпочки). Во время метаморфоза развиваются парные мезонефрические (туловищные) почки. Почки земноводных в отличие от почек рыб имеют вид уплощенных компактных тел, лежащих по бокам позвоночного столба в области крестцового позвонка (см. рис. 156, 15). От каждой почки отходит мочеточник (вольфов канал), впадающий в клоаку. Отверстие на дне клоаки ведет в сильно растягивающийся мочевой пузырь (*vesica urinaria*). На брюшной поверхности почек расположены надпочечники — железы внутренней секреции (*glandula suprarenalis*).

Почки получают по почечным артериям артериальную кровь из спинной аорты; большое количество венозной крови приходит в почки по воротным венам почек. Продукты белкового распада у взрослых амфибий выводятся преимущественно в виде мочевины (у личинок — в виде аммиака). Из клубочков в боуменовы капсулы попадает плазма крови, содержащая продукты распада и много полезных для организма веществ. Такая «первичная моча» стекает по почечным канальцам в мочеточник. Во время стока через стенки канальцев идет активная реабсорбция¹ (обратное всасывание) ценных низкомолекулярных соединений (сахаров, витаминов и т. п.), ионов натрия и пассивная реабсорбция воды. Это уменьшает потери воды и ценных веществ. Попавшая по мочеточникам в клоаку моча стекает в мочевой пузырь, через стенки которого так же идет всасывание воды. Когда мочевой пузырь наполнится, сокращением мышц его стенок концентрированная моча выводится в клоаку и выбрасывается наружу.

¹ Активная реабсорбция осуществляется с участием ферментов, связанных с мембранами клеток стенок канальцев.

Часть продуктов распада выделяется через кожу. Особенно велика роль кожи в водном обмене. При высокой влажности (при движении через покрытую росой траву и т. п.) кожа земноводных всасывает воду, накапливающуюся в подкожных лимфатических полостях. За счет этого в короткое время вес животного возрастает на 20—50%. В условиях сухости организм теряет воду не только при выделении мочи и кала, но и испарением через кожу; потери воды уменьшаются при подсыхании покрывающей кожу слизи.

У видов, приспособившихся к жизни в более сухих местообитаниях (жабы), уплотнение и частичное ороговение кожи значительно уменьшает испарение. Так, кожа населяющей сырые биотопы травяной лягушки — *Rana temporaria* за час теряет с каждого см² поверхности до 30 мм³ воды, а у проникающей даже в пустыни зеленой жабы — *Bufo viridis* — только 10 мм³. Приспособлением к жизни в сухих местообитаниях служит и повышенная устойчивость организма к обезвоживанию. Ведущие постоянно водный образ жизни протей погибают при потере 30—35% воды, обитатели сырых биотопов (различные лягушки) — при потере 40—50% воды, а живущие на деревьях некоторые квакши — лишь при потере 70%. Водный обмен регулируется гормонами гипофиза и кортикоидными гормонами надпочечников, которые изменяют проницаемость кожи и стенок мочевого пузыря, интенсивность фильтрации в почках, реабсорбцию воды и ионов солей в почечных канальцах.

Огромную роль в водном обмене играет приспособительное поведение земноводных. Большинство видов активны ночью и в сумерках, когда повышение влажности воздуха заметно уменьшает влагопотери; при влажной пасмурной погоде они могут охотиться и в дневное время. В качестве дневных убежищ животные используют места с повышенной влажностью (норы грызунов, щели в почве, дупла, углубления между корнями и т. п.), что позволяет им восстановить запасы воды, израсходованные в период охоты. Виды, живущие в водоемах (например, зеленые лягушки), активны в любое время суток.

Половая система и особенности размножения. Земноводные раздельнополы. Половые железы парные. Взаимоотношения половых и мочевых протоков сходны с таковым у хрящевых и некоторых групп костных рыб, в том числе и кистеперых. Зернистые яичники ovarium (см. рис. 156, 18) подвешены на брыжейке и к весне заполняют почти всю полость тела. Рядом с яичниками расположены многолопастные жировые тела, в которых накапливаются питательные вещества, обеспечивающие формирование половых продуктов во время зимней спячки. Тонкие, длинные яйцеводы (oviducti) (см. рис. 156, 20—23) представляют собой мюллеровы каналы. Каждый яйцевод воронкой, расположенной в области сердца, открывается в полость тела; нижняя маточная часть яйцеводов резко расширена и открывается в клоаку. Вольфовы каналы у самок выполняют только функцию мочеточников. Созревшие яйца через разрыв стенок яичника выпадают в полость тела, подхватываются краями воронки, двигаются по яйцеводам, покрываясь слизистыми белковыми оболочками — выделениями желез стенок яйцевода, и скапливаются в маточных отделах. Ритмич-

ное раскрывание и сужение воронок яйцеводов обусловлены ритмичной работой сердца и обеспечивают засасывание яиц в яйцеводы.

Округлые семенники (testes) (рис. 160, 7) с примыкающими к ним жировыми телами висят на брыжейке около передних краев почек. Из каждого семенника выходит несколько тонких семявыносящих канальцев, проходящих в почку и там открывающихся в вольфов канал, у самцов земноводных выполняющий одновременно функции мочеточника и семяпровода. В нижней части вольфова канала образуется вздутие — семенной пузырек (vesicula seminalis), резко увеличивающийся к началу размножения и служащий резервуаром для сперматозоидов. Вольфовы каналы мочеполовыми отверстиями открываются в клоаку. У некоторых самцов (особенно у хвостатых земноводных) в виде тоненьких трубочек сохраняются рудименты мюллеровых каналов.

У бесхвостых земноводных оплодотворение наружное. Самец схватывает самку передними лапками; на кисти у многих видов имеются мозоли, облегчающие удержание самки. Выметываемые самками икринки сразу же орошаются семенной жидкостью. У части хвостатых земноводных оплодотворение тоже наружное, но своеобразное. Так, в семействе углозубов самка откладывает икру в слизистом мешке, на который самец кладет сперматофор — комок сперматозоидов, окруженных слизистой оболочкой. В месте соприкосновения оболочки расплавляются и сперматозоиды, проникая в икринный мешок, оплодотворяют икру. У большинства хвостатых земноводных оплодотворение внутреннее. У тритонов самец откладывает сперматофор, а самка захватывает его краями клоаки; в клоаке оболочка растворяется и сперматозоиды, проникая в нижние участки яйцеводов, оплодотворяют находящиеся там яйцеклетки. У некоторых саламандр самец, обвиваясь вокруг самки, прижимает отверстие своей клоаки к клоаке самки, выдавливая в нее сперматофор. У безногих земноводных оплодотворение тоже внутреннее: самец прижимает выворачивающуюся клоаку к наружному отверстию клоаки самки, вводя в нее семенную жидкость.

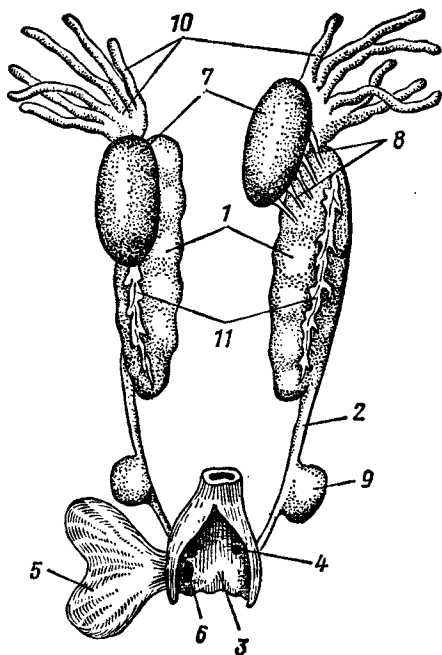


Рис. 160. Мочеполовые органы самца лягушки:

1 — почка, 2 — вольфов канал (мочеточник и семяпровод), 3 — вскрытая полость клоаки, 4 — мочеполовое отверстие, 5 — мочевой пузырек, 6 — отверстие мочевого пузыря, 7 — семенник, 8 — семявыносящие канальцы, 9 — семенной пузырек, 10 — жировое тело, 11 — надпочечник

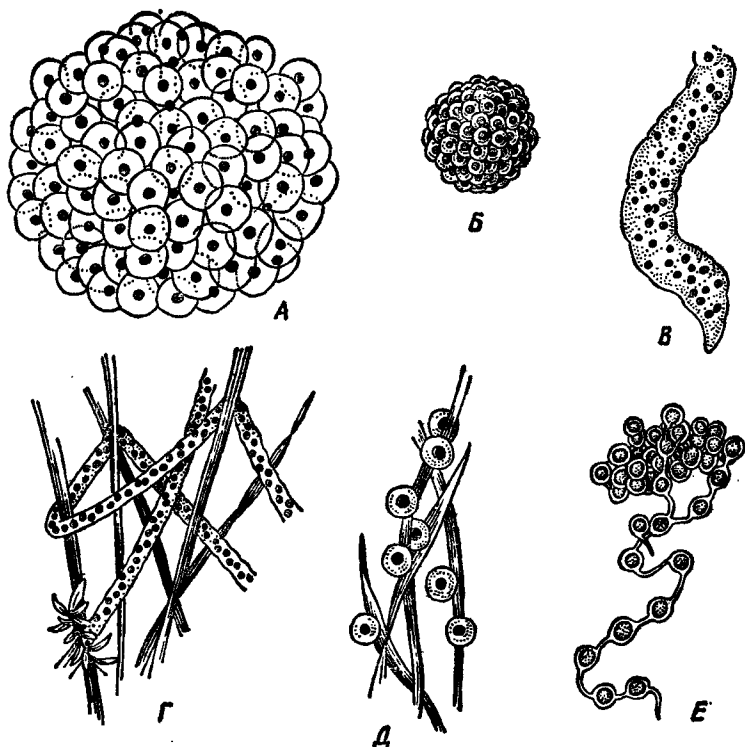


Рис. 161. Форма кладок некоторых земноводных (по Банникову):

А — лягушки, Б — квакши, В — чесночницы, Г — жабы, Д — жерлянки, Е — жабы повитухи

У большинства земноводных икра откладывается в воду; в икринке развивается зародыш, а вылупившаяся личинка до метаморфоза ведет водный образ жизни. У лягушек, квакш и некоторых других бесхвостых земноводных каждая икринка окружена сильно разбухающей в воде слизистой оболочкой; отложенные одновременно икринки слипаются в комок (рис. 161, А, Б), плавающий на поверхности воды. Плотное слипание икринок затрудняет поедание их мелкими хищниками, а полупрозрачные сферические оболочки икринок выполняют роль собирательных линз, концентрирующих световые лучи. Благодаря этому в солнечную погоду температура внутри комка может быть на 5—7° С выше температуры воздуха и воды. Чесночницы откладывают толстые слизистые колбаски, прикрепляющиеся к подводным предметам, внутри этой общей слизистой оболочки беспорядочно разбросаны яйцеклетки; у жаб кладки имеют вид более тонких слизистых шнуров, которыми самка обматывает подводные растения. Жерлянки, тритоны, саламандры откладывают одиночные яйца, приклеиваемые оболочками к подводным предметам. Южноамериканская квакша-кузнец на мелководе из ила сооружает кольцообразный вал, внутри которого в образовавшийся маленький бассейн откладывает

кладку. Такое «гнездо» несколько защищает икру и головастика от водных хищников. Некоторые тритоны и другие хвостатые земноводные охраняют отложенные яйца до вылупления из них личинок.

В 14 (из 19) семействах у отдельных видов появились приспособления, позволяющие уменьшить связь с водой в период размножения. Такие адаптации встречаются преимущественно у тропических видов: там в водоемах, часто почти лишенных кислорода, живет к тому же большое число разнообразных хищников. Часть безлегочных саламандр и других хвостатых земноводных откладывают яйца в сырых местах вне водоемов — в мох, под камни и т. п.; некоторые виды кладки охраняют. Вылупившиеся личинки или переползают в водоем, или остаются на месте. Некоторые австралийские пустынные жабы откладывают икринки в укрытиях, а дождевые потоки сносят их в водоемы.

У жабы повитухи — *Alytes* (см. рис. 146, А) самец наматывает жгуты икры на задние лапки и носит их до вылупления головастика (с. 274). Древолазы — *Dendrobates* откладывают яйца в сырой мох и самец сторожит кладку; вылупившиеся головастики присасываются к самцу, и он уносит их в водоем. Квакши филломедузы — *Phyllomedusa* Центральной и Южной Америки и некоторые другие виды тропических древесных лягушек откладывают икру в сближенные листья, которые они придерживают задними лапками, и затем сбивают кладку в пенистый комок. Наружные слои слизи загустевают, образуя своеобразный кокон, внутри которого развиваются зародыши. Такое «гнездо» обычно расположено на тонких ветках, нависающих над водоемом, и мало доступно для хищников. После вылупления энергичнодвигающиеся головастики разрывают стенку гнезда и падают в воду, где завершают развитие. Отложенную в укрытии или короткой норке кладку обвивают телом некоторые саламандры и червяги (см. рис. 146, З); слизистые выделения их кожи увлажняют кладку. Прикрывают телом отложенную в норку икру и африканские лягушки *Hemisus*. У части этих видов метаморфоз полностью завершается в яйце, у других вылупившиеся головастики скатываются в водоемы.

У суринамской пипы — *P. pipa* яйца развиваются в кожистых ячейках на спине (см. с. 274, рис. 146, Б); из яиц выходят завершившие метаморфоз маленькие лягушата. Самка квакши Гельди — *Flectonotus goeldii* носит комок икринок на спине; из яиц выходят еще не завершившие метаморфоз головастики. У самок сумчатых квакш — *Gastrotheca* икра вынашивается в образованной складками кожи сумке на спине; у части видов метаморфоз завершается в сумке, у других — головастики ее покидают и завершают развитие в воде. Некоторые лягушки, например ринодерма Дарвина, откладывают икринки на землю, самец заглатывает их и икринки развиваются в его голосовом мешке. Вылупившиеся головастики спинками срастаются со стенками мешка: кровеносные сосуды головастика и самца тесно примыкают друг к другу, что обеспечивает поступление в кровь головастика питательных веществ и кислорода, а продукты распада диффундируют в кровь взрослой особи. Закончившие метаморфоз

лягушата выпрыгивают изо рта самца и ведут самостоятельную жизнь.

У немногих видов земноводных выработалось яйцевиворождение. У африканской живородящей жабы *Nectophrynoideis occidentalis* яйца развиваются в нижних частях яйцеводов; рождаются уже завершившие метаморфоз маленькие жабыта. У огненной саламандры яйца развиваются в маточных частях яйцеводов; во время яйцекладки вполне сформировавшиеся личинки разрывают яйцевые оболочки и начинают вести самостоятельную жизнь. У горной саламандры — *Salamandra atra* и европейского протейя в каждом яйцеводе скапливается до 20—30 яиц, но зародыш формируется только в одном, а остальные яйца постепенно расплавляются в общую желтковую массу. Сформировавшийся зародыш разрывает оболочку яйца, но остается в яйцеводе, питаясь желточной массой и быстро увеличиваясь в размерах. Родившиеся два детеныша вполне приспособлены к самостоятельной жизни.

Плодовитость разных видов земноводных варьирует в широких пределах и тесно связана с размерами смертности (от неблагоприятных погодных условий и хищников), продолжительностью жизни, степенью развития заботы о потомстве и другими экологическими особенностями. Наши зеленые лягушки откладывают до 5—10 тыс. икринок, травяная лягушка — 800—4000, серая жаба — 1200—7000, тритоны — от 100 до 500—600. Виды, проявляющие в той или иной степени заботу о потомстве, откладывают меньшее число, но более крупных яиц с большим запасом питательных веществ. Устраивающие пенные «гнезда» в листьях над водоемами филломедузы и яванская лягушка откладывают до 200 яиц, пипа — только 40—100. У сумчатых квакш тех видов, у которых головастики покидают сумку и живут в водоемах, в кладке бывает до 100—200 яиц, а у видов, у которых метаморфоз завершается в сумке, — всего 4—20. Самка ринодермы Дарвина откладывает лишь 20—30 яиц, а охраняющие кладку червяги — 5—15.

Развитие зародыша. Яйцеклетка земноводных содержит желток, концентрирующийся преимущественно в нижней ее части. Через 3—4 ч после оплодотворения начинается полное, но неравномерное дробление яйца. Первая и вторая борозды деления проходят меридианально, разделяя яйцо на четыре blastomeres (рис. 162, стадии I, II). Третья борозда проходит в горизонтальной плоскости, разделяя более темную анимальную (верхнюю) часть от светлой, с более крупными blastomeres вегетативной части (стадия III). Далее дробление идет как в вертикальных, так и в горизонтальных плоскостях и образуется blastula — шар, сложенный одним слоем клеток с полостью — blastocoelom — внутри. На анимальном полюсе blastomeres мелкие, на вегетативном — крупные (стадии V, VI). Примерно через сутки путем впячивания вегетативной части blastula (инвагинация) и нарастания на нее анимальных blastomeres (эпиволия) образуется gastrula (стадия VII); ее гастропор заполнен крупными blastomeres, образующими желточную пробку. На 3—4-й день зародыш удлиняется, гастропор уменьшается и от него на спинную сторону начи-

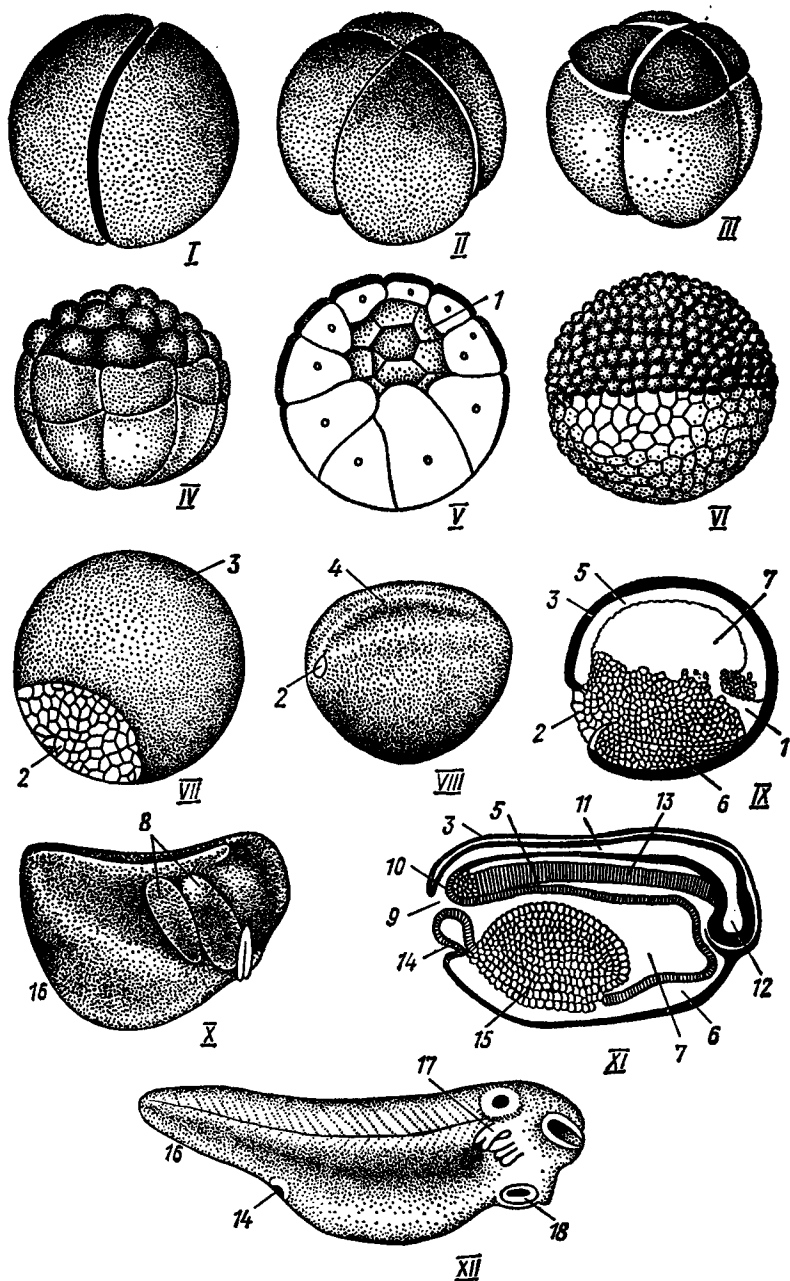


Рис. 162. Развитие яйца лягушки (по Паркеру). Общий вид (стадии V, IX, XI — в разрезе); стадия XII — зародыш перед вылуплением:

1 — blastocel, 2 — желточная пробка, 3 — эктодерма, 4 — медуллярная борозда, 5 — энтодерма, 6 — мезодерма, 7 — полость первичной кишки, 8 — впадины на месте будущих жаберных щелей, 9 — гастропор, 10 — нервно-кишечный канал, 11 — спинной мозг, 12 — головной мозг, 13 — хорда, 14 — район будущей клоаки, 15 — желточные клетки, 16 — хвост, 17 — наружные жабры, 18 — присоска

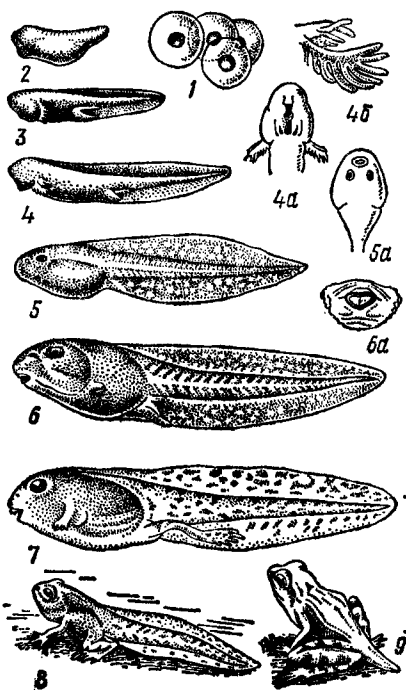


Рис. 163. Развитие остромордой лягушки — *Rana terrestris* (по Банникову):

1 — икринки, 2 — личинки в момент вылупления, 3 и 4 — увеличение наружных жабр и разрастание плавниковой складки, 4а — тот же головастик снизу (видна присоска), 4б — строение наружной жаберы, 5 — развитие жаберной крышки, прорывшей наружные жабры, 6а — тот же головастик снизу, виден прорвавшийся рот, 6 — появление конечностей, 7 — полностью сформированные конечности, 8 — прорыв наружу передних конечностей, начало резервации хвоста, 9 — стадия выхода на сушу

стая оторочка хвоста, есть наружные жабры (рис. 163); она питается остатками желтка, наружные жабры разрастаются, увеличивается плавниковая складка и на жаберную область начинает нарастать складка кожи — жаберная крышка, постепенно покрывающая как жаберные щели с развивающимися внутренними жабрами, так и начавшие редуцию наружные жабры. Через несколько дней у головастика прорывается ротовое отверстие, окаймленное бахромчатыми губами; на их внутренней поверхности образуются многочисленные мелкие роговые зубчики и прочные, с острым режущим краем роговые челюсти. С этого времени головастики начинают активно питаться, поедая тину и соскабливая нарастания с водных растений. Увеличивающийся хвост служит не только органом движения, но выполняет дыхательную функцию, так как в нем развивается мощная капиллярная сеть.

нают разрастаться два параллельных валика, углубление между которыми называют медуллярной пластинкой — зачатком центральной нервной системы. Через 1—2 дня валики срастаются друг с другом, а погружившаяся под них медуллярная пластинка сворачивается, образуя нервную трубку. Зародыш увеличивается в размерах, удлиняется, обособляются голова, туловище и хвост, намечаются жаберные щели, образуются зачатки наружных жабр и присоска. На этой стадии (XII) зародыш готов к вылуплению. Скорость эмбрионального развития очень сильно зависит от температуры воды. Так, икра травяной лягушки, отложенная в затененный водоем с температурой воды 6—8° С, развивается примерно в четыре раза медленнее, чем в хорошо прогреваемой луже с температурой до 20—25° С. Поэтому от откладки икры до вылупления личинок у наших лягушек проходит от 5 до 15—30 дней.

Личинка. У бесхвостых земноводных сформировавшиеся личинки освобождаются от оболочек и при помощи специального органа — присоски (рис. 162, 18) прикрепляются к водным растениям или пустым оболочкам яиц. В это время у личинки еще не прорвалось ротовое отверстие, слабо развита кожистая

Примерно на 20—25-й день появляются в виде бугорков зачатки конечностей (передние закрыты жаберной крышкой). В это же время прорываются хоаны, образуется гортанная щель, начинают развиваться легкие и преобразуется кровеносная система (разделяются предсердия, образуются легочные вены и т. д.), формируются мезонефрические почки, развиваются хрящевые позвонки, разрастается череп. Идет формирование конечностей: образуются суставы, развиваются пальцы. Начинает функционировать легочное дыхание и заметно редуцируются внутренние жабры. В последней фазе метаморфоза передние конечности прорываются наружу, исчезают жабры и зарастают жаберные щели, спадают роговые челюсти, увеличиваются глаза, заканчивается формирование скелета, постепенно рассасывается хвост и головастики (личинка) превращается в маленькую лягушку (рис. 163).

У хвостатых земноводных личинки вылупляются более

сформированными: сильнее развит хвост, больше наружные жабры (рис. 164). Уже на следующий день прорываются жаберные щели, формируется рот и личинка начинает питаться, охотясь за мелкими беспозвоночными. В возрасте 2—3 недель появляются передние, а затем и задние конечности. Метаморфоз проходит постепенно: развиваются легкие и идут соответствующие перестройки в кровеносной системе, одновременно уменьшаются наружные жабры.

Продолжительность личиночного периода различна у разных видов. Помимо специфических видовых особенностей длительность развития определяется погодными условиями и географическим положением района (климатом). Так, у травяной лягушки — *Rana temporaria* головастики в окрестностях г. Киева завершают метаморфоз в возрасте 35—40 дней, под Москвой — за 45—55 дней, под Архангельском — за 60—70 дней. Обычно метаморфоз заканчивается в первое лето жизни. Но при неблагоприятных погодных условиях (холод-

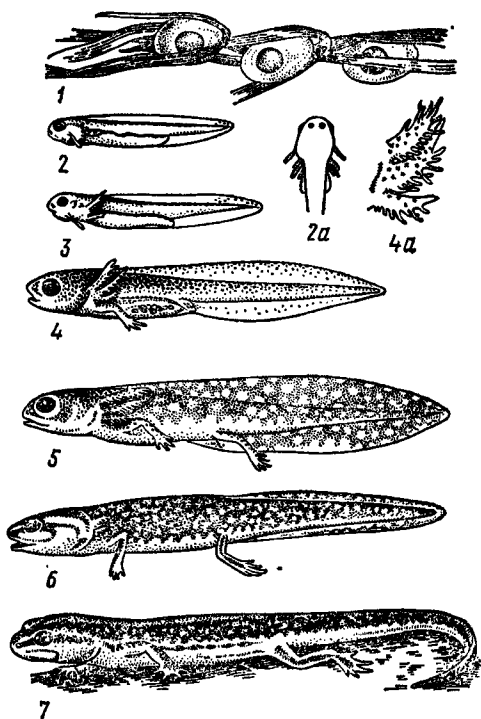


Рис. 164. Развитие обыкновенного тритона — *Triturus vulgaris* (по Банникову):

1 — икринки, 2 — личинка в момент вылупления, 2a — она же, вид виизу, 3 — прорыв рта, начало ветвления наружных жабр, 4 — полное развитие наружных жабр, расчленение передних конечностей, 4a — строение наружных жабр, 6 — начало редукции наружных жабр и плавниковой складки, 7 — стадия выхода на сушу

ное лето), особенно в северных частях ареала и в горах, личинки (головастики) зимуют в водоемах, завершая метаморфоз на следующее лето. Под Москвой такие случаи известны для чесночницы и озерной лягушки. У живущего в горах Тянь-Шаня семиреchenского углозуба — *Ranodon sibiricus* метаморфоз завершается лишь на третьем году жизни.

У некоторых видов хвостатых земноводных встречается неотения — способность личинок к половому размножению. Она хорошо изучена у живущей в Северной Америке тигровой амбистомы — *Ambystoma tigrinum*. В мелких, хорошо прогреваемых водоемах, с низким содержанием кислорода в воде личинки относительно быстро завершают метаморфоз и, достигнув длины 8—9 см, покидают водоемы. В холодных глубоких водоемах с высоким содержанием кислорода личинки хорошо растут, достигая длины 20—25 см, но метаморфоз не наступает. Затем у них развиваются половые железы и они приступают к половому размножению. Эти личинки успешно разводятся в лабораторных условиях под названием аксолотлей. В экспериментах метаморфоз аксолотлей можно вызвать, давая им препараты щитовидной железы. Для земноводных отчетливо показано, что гормон щитовидной железы — тироксин — регулирует нормальный ход метаморфоза; при его недостатке метаморфоз задерживается. Гормоны гипофиза стимулируют рост и двигательную активность, но не оказывают влияния на ход метаморфоза.

Вероятно, сиреновые — *Sirenidae*, протей — *Proteidae* и, возможно, амфиумы — *Amphiumidae* представляют собой неотенических личинок каких-то саламандр, у которых в ходе эволюции полностью исчезла взрослая фаза. Причиной этого могла быть высокая смертность взрослых под влиянием неблагоприятных погодных условий (похолодание, оледенение), воздействия хищников или иных факторов среды. У бесхвостых и безногих земноводных неблагоприятные погодные условия могут вызвать длительную задержку метаморфоза при продолжающемся росте личинки, но случаев неотении у них не обнаружено.

Метаморфоз хвостатых земноводных протекает относительно плавно и не сопровождается сменой образа жизни («эволютивный метаморфоз»). У бесхвостых превращение личинки во взрослую амфибию

сопровождается быстрым разрушением (некробиозом) личиночных органов, заменяющихся взрослыми структурами. Это сопровождается перерывом в росте (рис. 165). Замене личиночных органов дефинитивными сопутствуют изменения физиолого-биохимических особенностей. Так, у взрослых, по сравнению с головастиками, удваивается содержание белков в плазме крови, причем доминирование глобулинов сменяется преобладанием альбуминов (рис. 166); гемоглобин голо-

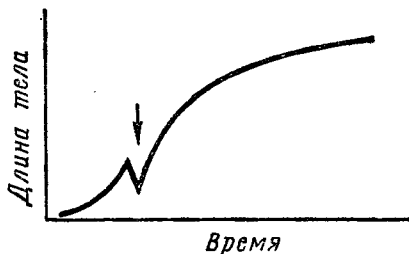


Рис. 165. Схематическая кривая роста бесхвостых амфибий. Стрелка показывает период интенсивного метаморфоза

вастиков по своим свойствам ближе к миоглобину. Меняется характер азотистого обмена (рис. 167); преобладание аммиака в выделениях головастиков сменяется у взрослых доминированием мочевины; это совпадает с возрастанием активности оргиназы — фермента, участвующего в образовании мочевины. Недавно установлено существование популяционных механизмов, регулирующих скорость и успешность развития головастиков лягушек. Регуляторами оказались выделяемые ими в воду вещества — продукты метаболизма, вероятно и секреты кожных желез. При увеличении плотности (численности) головастиков в водоеме развитие мелких особей подавляется (замедляется), а крупных, наоборот, ускоряется. Эти явления рассматриваются как механизмы, регулирующие плотность населения и поддерживающие генетическое разнообразие (полиморфизм) популяции (Роус, 1964; Бергер, 1968; Шварц и Пястолова, 1970).

Эндокринная система земноводных не отличается от общего типа, свойственного позвоночным. Гормон щитовидной железы играет важную роль в эмбриональном развитии и может быть причиной его замедления до неотении включительно. Гормоны надпочечников регулируют метаболизм. Общая регуляция и приведение состояния организма в соответствие с изменениями окружающей среды обеспечивается гормонами гипофиза во взаимодействии с кортикоидами надпочечников и гормонами половых желез. Гормоны гипофиза и нейросекреты гипоталамуса регулируют водный и солевой обмен, обеспечивая поглощение воды через кожу.

Центральная нервная система и органы чувств. Переход к наземному образу жизни сопровождался преобразованием центральной нервной системы и органов чувств. Относительные размеры головного мозга земноводных по сравнению с рыбами заметно не возрастают. У бесхвостых мозг несколько крупнее, чем у хвостатых. Вес головного мозга в процентах от массы тела составляет у современных хрящевых рыб 0,06—0,44%, у костных рыб 0,02—0,94, у хвостатых земноводных 0,29—0,36, у бесхвостых 0,50—0,73% (Никитенко, 1969). Следует отметить, что у современных земноводных мозг, вероятно, несколько уменьшен по сравнению с мозгом

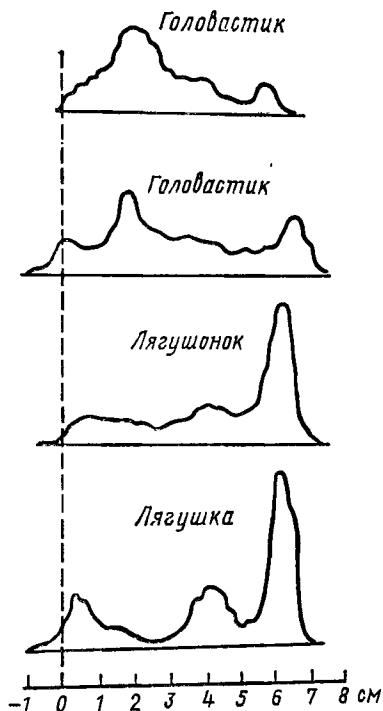


Рис. 166. Биохимический метаморфоз — изменения содержания плазменных белков в крови лягушки *Rana catesbeiana* в онтогенезе (по Уалду, 1962).

Электрофорез при pH 8,6; левые вершины — глобулины, правые — альбумины

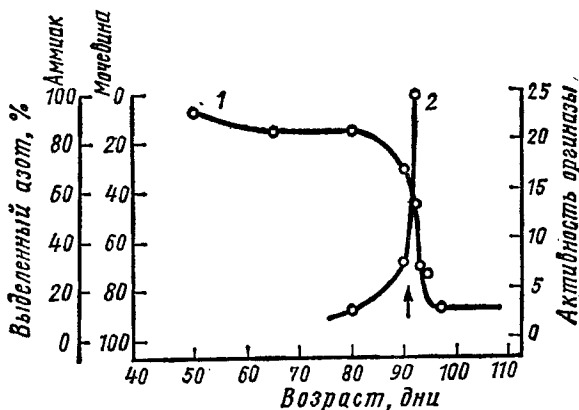


Рис. 167. Биохимический метаморфоз — выделение азота (1) в онтогенезе лягушки — *Rana temporaria* (по Уалду); 2 — активность фермента оргиназы, участвующего в синтезе мочевины. Стрелкой показан период формирования конечностей

предков — стегоцефалов (об этом свидетельствует сопоставление размеров мозговых черепов).

У современных земноводных заметно увеличиваются относительные размеры переднего мозга, разделившегося на два полушария (рис. 168) с самостоятельной полостью — боковым желудочком — в каждом из них. Скопления нервных клеток образуют не только полосатые тела (*corpora striata*) в дне боковых желудочков, но и тонкий слой в крыше полушарий — первичный мозговой свод — архипаллиум (*archipallium*) (из современных рыб он есть у двоякодышащих). Обонятельные доли слабо отграничены от полушарий. Промежуточный мозг лишь слегка прикрыт соседними отделами. Сверху на нем расположен эпифиз. От дна промежуточного мозга отходит воронка, к которой прилегает хорошо развитый гипофиз. Средний мозг менее крупен, чем у костных рыб. Мозжечок мал и имеет вид небольшого валика, лежащего за средним мозгом по переднему краю ромбовидной ямки — полости четвертого желудочка. От головного мозга земноводных, как и у рыб, отходят 10 пар головных нервов; XII пара (подъязычный нерв) отходит за пределами черепной коробки, а добавочный нерв (XI пара) не развивается.

Развитие архипаллиума, сопровождающееся усилением связей с промежуточным и особенно средним мозгом, приводит к тому, что ассоциативная деятельность, регулирующая поведение, осуществляется у земноводных не только продолговатым и средним мозгом, но и полушариями переднего мозга. У хвостатых земноводных уровень нервной деятельности ниже, нежели у бесхвостых; это связано с относительно меньшей величиной головного мозга и тонкостью архипаллиума (около 0,2 мм против 0,6—0,8 мм у бесхвостых). Слабое развитие мозжечка у всех земноводных соответствует простоте (стереотипности) движений.

Слегка сплюснутый спинной мозг имеет плечевое и поясничное утолщения, связанные с отхождением мощных нервных сплетений, иннервирующих передние и задние конечности. По сравнению с рыбами усиливается разделение серого и белого вещества, т. е. усложняются проводящие нервные тракты. Спинномозговых нервов у бесхвостых земноводных 10 пар, у хвостатых — в зависимости от числа позвонков — несколько десятков пар. Симпатическая нервная система у земноводных представлена двумя стволами, лежащими по бокам брюшной стороны позвоночного столба. Ганглии этих стволов соединены со спинномозговыми нервами.

Органы чувств обеспечивают ориентировку земноводных в воде и на суше. У личинок и у ведущих водный образ жизни взрослых земноводных важную роль играют органы боковой линии (сейсмочувствительная система), осязание, терморцепция, вкус, слух и зрение. У видов с преимущественно наземным образом жизни основную роль в ориентации играет зрение.

Органы боковой линии есть у всех личинок и у взрослых с водным образом жизни. Они разбросаны по всему телу (более густо на голове) и в отличие от рыб лежат на поверхности кожи. В поверхностных слоях кожи разбросаны осязательные тельца (скопления чувствующих клеток с подходящими к ним нервами). У всех земноводных в эпидермальном слое кожи имеются свободные окончания чувствующих нервов. Они воспринимают температурные, болевые и тактильные ощущения. Часть из них, видимо, реагирует на изменение влажности и, возможно, на изменение химизма окружающей среды. В ротовой по-

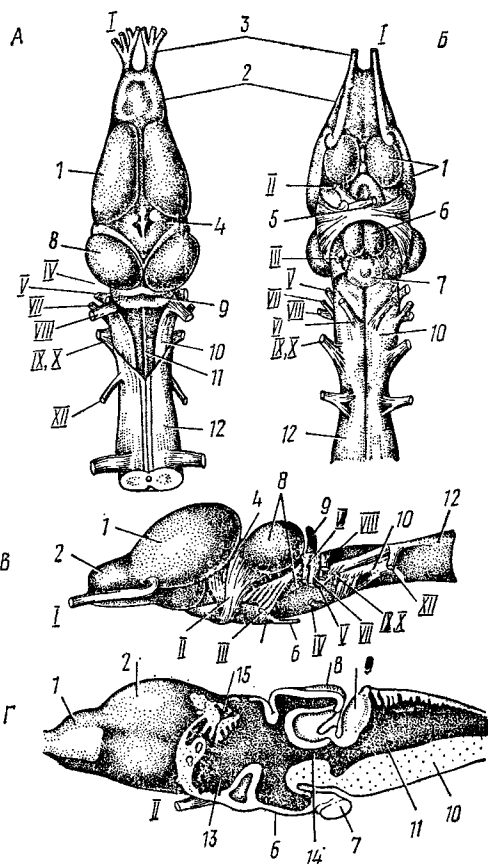


Рис. 168. Головной мозг лягушки (по Паркеру). А — сверху; Б — снизу; В — сбоку; Г — в продольном разрезе:

1 — полушария переднего мозга, 2 — обонятельная доля, 3 — обонятельный нерв, 4 — промежуточный мозг, 5 — хиазма зрительных нервов, 6 — воронка, 7 — гипофиз, 8 — средний мозг, 9 — мозжечок, 10 — продолговатый мозг, 11 — четвертый желудочек, 12 — спинной мозг, 13 — третий желудочек, 14 — сильвиев водопровод, 15 — переднее сосудистое сплетение, I—X — головные нервы, XII — подъязычный нерв

лости и на языке имеются скопления чувствующих клеток, оплетенных нервными окончаниями. Однако они, видимо, выполняют не функцию «вкусовых» рецепторов, а служат органами осязания, позволяющими ощущать положение пищевого объекта в ротовой полости. О слабом развитии вкуса у земноводных свидетельствует поедание ими насекомых с резким запахом и едкими выделениями (муравьи, клопы, жуки и др.).

Обоняние, видимо, играет заметную роль в жизни амфибий. Обонятельные мешки парные. Наружные ноздри открываются и закрываются действием специальных мышц. Внутренними ноздями (хоанами) каждый мешок сообщается с ротовой полостью. Поверхность обонятельных мешков увеличивается продольной складчатостью их стенок и боковыми выпячиваниями. Трубочатые железы стенок выделяют секрет, смачивающий слизистую обонятельных мешков. Лишь часть стенок обонятельных мешков выстлана специальным обонятельным эпителием, к клеткам которого подходят окончания обонятельного нерва. Объем обонятельных мешков и площадь, занятая обонятельным эпителием, особенно велики у безногих (червяг) и части бесхвостых (жабы, некоторые квакши). Орган обоняния функционирует только в воздушной среде; в воде наружные ноздри закрыты. Роль обоняния в ориентации и поисках пищи велика у роющих червяг. Хвостатые и бесхвостые земноводные распознают запах местобитания, запах «своего» или «чужого» вида, запах пищи. Чувствительность обоняния меняется в разные сезоны; особенно высока она весной. На запахи у амфибий удается выработать условные рефлексы.

У всех земноводных в области хоан образуются небольшие слепые углубления, стенки которых выстланы чувствующим эпителием, иннервируемым ветвями обонятельного нерва. Полость этих углублений заполнена секретом специальных желез. Эти органы называют якобиновыми и полагают, что они служат для восприятия запаха пищи, находящейся в ротовой полости. У червяг в ямке на голове находится подвижное щупальце, которое животные постоянно высовывают, как бы ощупывая пространство около головы. Полагают, что оно выполняет функцию не только осязания, но и обоняния.

Органы зрения хорошо развиты у подавляющего большинства земноводных; лишь у живущих в почве червяг и постоянных обитателей подземных водоемов — европейского протей, подземной саламандры — *Typhlotriton spealaeus* и нескольких других видов — маленькие глаза слегка просвечивают сквозь кожу или не видны. По сравнению с рыбами роговица глаз амфибий более выпукла, а хрусталик имеет форму двояковыпуклой линзы с более плоской передней поверхностью. Аккомодация осуществляется лишь перемещением хрусталика при помощи мышечных волокон ресничного тела. Глаза личинок, как и рыб, не имеют век. Во время метаморфоза образуются подвижные веки — верхнее и нижнее — и мигательная перепонка (обособляется от нижнего века). Секрет желез внутренней поверхности век и мигательной перепонки предохраняет роговицу от высыхания; при движении век с поверхности глаза удаляются осевшие посторонние частицы.

В сетчатке есть палочки и колбочки; у видов с сумеречной и ночной активностью первые преобладают. Общее число фоторецепторных клеток у хвостатых амфибий колеблется в пределах 30—80 тыс. на 1 мм² сетчатки, а у бесхвостых (*Rana* и др.) — до 400—680 тыс. У многих земноводных развито цветовосприятие. Показано, что цвето-различение обеспечивается в так называемом ядре Беллонци (промежуточный мозг), тогда как основная информация поступает в зрительную кору (*tectum opticum*). В сетчатке группы рецепторов (палочки и колбочки) связаны с биполярными клетками через поперечные и амакриновые нейроны; группы биполяров передают полученную информацию на детекторы — ганглиозные клетки. Выяснено, что ганглиозные клетки сетчатки лягушек представлены несколькими функциональными типами. Одни реагируют на попавшие в поле зрения мелкие округлые предметы — пищу (детекторы формы), вторые контрастируют изображение, выделяя его на общем фоне (детекторы контраста), третьи (детекторы движения) реагируют на перемещения «пищи», а четвертые — на быстрое и общее затенение поля зрения (расценивается как сигнал опасности — приближение врага). Существуют и «дирекционные» нейроны, регистрирующие направление движения «пищи»; они связаны с базальным ядром промежуточного мозга. Таким образом, первичная обработка (классификация) зрительных сигналов в отличие от других позвоночных у амфибий происходит уже в сетчатке. Собираемая информация небогата. Неподвижные земноводные воспринимают лишь движение мелких объектов или приближение врага; все остальное представляется им индифферентным «серым фоном». При движении они начинают различать и неподвижные объекты. Благодаря положению глаз у многих бесхвостых земноводных общее поле зрения равно 360° при значительном секторе бинокулярного зрения, позволяющего оценивать расстояние до перемещающего пищевого объекта, что дает возможность успешно ловить мелкую подвижную добычу. На основе изучения механизмов зрения лягушки созданы фототехнические устройства, распознающие мелкие объекты.

Орган слуха в связи с земноводным образом жизни существенно усложнился. Заключенный в капсулу внутреннего уха перепончатый лабиринт у земноводных по сравнению с рыбами, изменился мало: увеличились размеры полого выступа (*lagena*) и возросла площадь чувствующих полей. Возник новый отдел — среднее ухо, в котором расположен аппарат, усиливающий воспринятые звуковые колебания. Необходимость его связана со слабой звукопроводимостью воздуха по сравнению с водой. Полость среднего уха образовалась из рудимента жаберной щели, располагавшейся между челюстной и подъязычной дугами и сохранившейся у многих рыб в виде брызгальца — канала, соединяющего полость глотки с внешней средой. Наружное отверстие полости среднего уха затянато тонкой упругой барабанной перепонкой (рис. 169, 9). В полости находится палочковидная косточка — стремечко (*stapes*), одним концом упирающаяся в барабанную перепонку, а другим — в овальное окно, которое закрыто меньшей по сравнению с барабанной перепончатой перегородкой. Это и позволяет усилить слабые звуковые колебания. Сравнительно-анатоми-

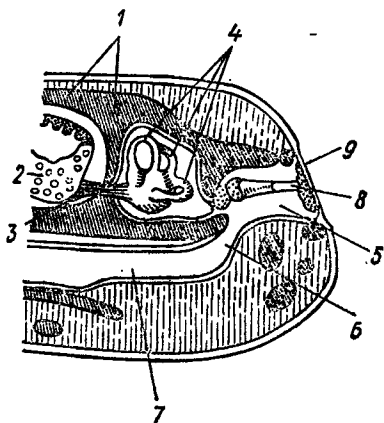


Рис. 169. Схема поперечного разреза головы лягушки в области уха (по Грегори):

1 — мозговая коробка, 2 — продолговатый мозг, 3 — слуховой нерв, 4 — полукружные каналы в капсуле внутреннего уха, 5 — полость среднего уха, 6 — евстахиева труба, 7 — ротовая полость, 8 — стремечко, 9 — барабанная перепонка

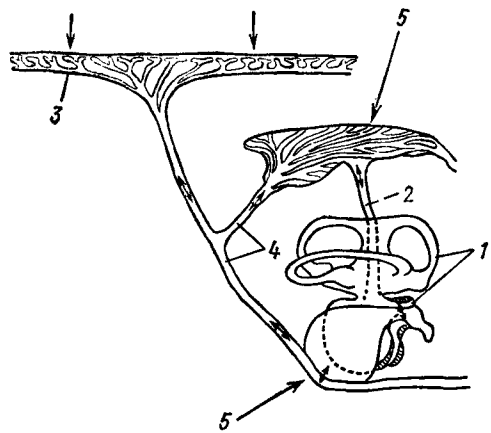


Рис. 170. Схема звукопередачи с венозной системы головы на внутреннее ухо хвостатых земноводных (по Шмалгаузену, 1964; упрощено):

1 — перепончатый лабиринт, 2 — эндолимфатический проток, 3 — кожные вены, 4 — вены слуховой области, 5 — перилимфатический путь звукопередачи, 6 — эндолимфатический путь звукопередачи; стрелками показаны пути звуковых волн

ческие и палеонтологические данные показывают, что стремечко образовалось из гиомандибуляре, или подвеска — верхнего элемента подъязычной дуги. Узкий канал — евстахиева труба (*tuba Eustachii*), соединяя полость среднего уха с ротовой полостью, выравнивает давление и предотвращает разрывы барабанной перепонки при сильных звуках.

Наряду с системой — среднее и внутреннее ухо, обеспечивающей слух в воздушной среде, у земноводных сохраняются механизмы слуха в воде. Звукопроводимость тела амфибий, подобно рыбам, близка к водной среде, что позволяет принимать звуки непосредственно на мембрану овального окна. Этому способствуют поверхностные вены и эндолимфатический проток (рис. 170). Звуки в воде принимаются так называемым *macula sacculi* — гомологом звукорецептора рыб, а звуки в воздухе, переданные стремечком с барабанной перепонки, воспринимаются *papilla neglecta amphibiorum* — звуковым рецептором наземных позвоночных. Существование двух слуховых систем у амфибий — приспособление к жизни в двух средах — водной и воздушной.

У немногих бесхвостых (жерлянки, чесночницы), у всех хвостатых и безногих земноводных полость среднего уха и барабанная перепонка вторично редуцируются. В воде эти животные используют описанный выше механизм звуковосприятия, а возможности их слуха в воздушной среде, видимо, невелики. Червяги способны улавливать распространяющиеся по земле звуки через костный путь: квадратная кость — стремечко. В ослабленной форме такая звукопередача возможна и для хвостатых земноводных. Таким образом, земноводные

обладают достаточно широкими возможностями слуха в воде, а бесхвостые — и в воздухе. Последние воспринимают звуки частоты от 30 до 15 000 Гц. Наличие в гортаннотрахеальной полости голосовых складок позволяет бесхвостым земноводным издавать видоспецифичные звуки; их громкость усиливается имеющимися у части видов резонаторами — специальными полостями в углах рта, которые при кваканье раздуваются. Звуковые сигналы амфибий преимущественно обслуживают размножение: они помогают встрече самцов и самок своего вида и различению чужих видов. Некоторые звуки служат сигналом опасности.

Поведение и образ жизни земноводных

Особенности поведения. Поведение земноводных несложно, что соответствует организации центральной нервной системы. Большинство хвостатых и безногих малоподвижны. Часть бесхвостых способна к быстрым, но однообразным движениям; в воде большинство видов более подвижны, чем на суше. Основа поведения земноводных — сравнительно простые системы безусловных (врожденных) и натуральных¹ рефлексов, проявляющиеся комплексно (инстинкты). Они определяют особенности поведения земноводных: выбор мест обитания (включая места зимовки и размножения), добывание пищи, избегание опасности, поиск партнера для размножения и т. п. Индивидуальный опыт в жизни земноводных играет ничтожную роль, хотя они и способны вырабатывать несложные условные рефлексы. Однако условные рефлексы вырабатываются медленно и быстро угасают.

Популяционная организация. Невысокому уровню высшей нервной деятельности земноводных соответствует простота отношений особей в популяциях. Взрослые амфибии ведут одиночный образ жизни, придерживаясь ограниченной территории. Так, у бурых лягушек по наблюдениям в Финляндии диаметр летнего участка обитания не превышал 60 м. Четкого разграничения индивидуальных участков обычно не бывает. Это обусловлено относительным обилием и равномерным размещением их основных кормовых объектов — мелких беспозвоночных. Рассредоточение особей достигается с помощью обонятельных и зрительных, отчасти акустических сигналов. При этом выявляется, хотя и примитивное, общение между особями. Например, всплеск при прыжке в воду зеленой лягушки воспринимается поблизости находящимися особями как сигнал опасности. Скопления для многих видов характерны в период размножения и во время зимовки. При миграциях на места размножения и зимовки земноводные, видимо, ориентируются преимущественно обонянием и химической памятью. Требуется подтверждения гипотеза о возможности ориентировки по солнцу. Звуки, издаваемые многими видами бесхвостых во время откладки икры, облегчают ориентировку особей, подходящих к водоему.

¹ Натуральным рефлексом И. П. Павлов назвал рефлекс, возникающий на ранних стадиях индивидуального развития в ответ на биологически важный внешний стимул. От условных рефлексов отличаются стойкостью, сохраняясь пожизненно. В этологии с ними связывают так называемый «импринтинг» (запечатление).

Даже в скоплениях на ограниченной территории во время размножения сколько-нибудь заметных упорядоченных отношений между особями не возникает; контакты осуществляются лишь между партнерами. Сложных отношений не существует и между животными, собравшимися на зимовку. Однако выявлен отчетливый «групповой эффект» — снижение животными уровня метаболизма в группе по сравнению с находящейся в таких же условиях одиночной особью. Это явление способствует экономному расходованию резервных веществ, что увеличивает возможности выживания при зимовке.

Годовые циклы у земноводных наиболее отчетливо выражены в районах с резким сезонным изменением условий жизни: в умеренных широтах, в горах, пустынях и полупустынях. Во влажных тропических лесах биологическая сезонность сглажена. Неблагоприятный период года (зиму или период засухи) земноводные проводят в оцепенении, длительность которого определяется продолжительностью периода (табл. 9). В умеренных широтах определяющим фактором служит температура, в тропиках и субтропиках — влажность. Эти факторы действуют непосредственно и через ухудшение условий питания. Они же оказывают решающее влияние на географическое размещение земноводных.

Таблица 9. Продолжительность зимовок лягушек в разных районах (по А. Г. Банникову)

Район	Длительность зимовки в днях	
	озерная лягушка	травяная лягушка
Кавказ (изменности)	60—90	—
Киев	150—180	130—150
Москва	210—230	180—200
Архангельск	—	210—230

В наших широтах при понижении среднесуточной температуры до 8—12° С и при ночных температурах в 3—5° С земноводные перемещаются к местам зимовок, а при дальнейшем снижении температуры в сентябре — начале октября скрываются в зимних убежищах. Во время предзимовочных миграций отдельные особи могут перемещаться на несколько километров. Наши зеленые (озерная и прудовая) и травяная лягушки зимуют в водоемах (реки, ручьи, озера, торфяные карьеры и т. п.), собираясь группами в более глубоких непромерзающих участках (под камнями, в зарослях водорослей или зарываясь в ил). Остромордые лягушки и квакши обычно зимуют на суше, но часть особей может зимовать и в водоемах. Жабы, жерлянки, чесночницы, тритоны, саламандры зимуют на суше, забираясь в ямы, норы грызунов, прогнившие корни, под камни, пни и т. п. В суровые бесснежные зимы, когда земля промерзает на большую глубину, смертность наземно зимующих видов бывает более высокой, чем у видов, зимующих в водоемах.

В период зимовки (или во время засухи) у животных резко снижается уровень метаболизма, в 2—3 раза сокращается поглощение кислорода. При понижении температуры тела ниже $-0,5-1^{\circ}\text{C}$ земноводные обычно погибают. Следует подчеркнуть, что у всех видов наших земноводных формирование половых продуктов (икра, сперматозоиды) идет в период зимовки. После выхода из зимовочных убежищ земноводные направляются на места размножения. Протяженность этих весенних миграций обычно составляет сотни метров, но у некоторых видов достигает нескольких километров. Половозрелые особи пользуются для размножения одним и тем же водоемом несколько лет. Сразу после завершения размножения бурые лягушки (остромордая, травяная), жабы, квакши, чесночницы покидают водоемы и переходят в свои обычные летние местообитания, тритоны и жерлянки остаются в водоемах еще 2—3 месяца, но позднее также переходят на сушу; зеленые лягушки остаются в водоемах до зимовки. Перемещения на относительно небольшие расстояния (сотни метров, редко больше) бывают и летом: из высохших участков животные переходят в соседние, оставшиеся влажными местообитания.

Суточная ритмика активности земноводных определяется погодными условиями, в первую очередь температурой и влажностью. В теплое лето живущие в воде жерлянки и тритоны и держащиеся на кромке берега и на мелководье зеленые лягушки активны круглые сутки. Наземные виды (жабы, бурые лягушки, квакши и др.) активны в сумерках и ночью, когда жара спадает, а влажность воздуха увеличивается; в пасмурные дождливые дни они деятельны и днем. В прохладные ночи эти виды наибольшую активность проявляют в сумерках — утром и вечером.

Положение в биоценозах и географическое распространение. Зависимость уровня метаболизма от внешних температур (пойкилотермия) и большая доля кожного дыхания, обеспечиваемого влажной, проницаемой для воды и газов кожей, ограничивают распространение земноводных. Большинство видов — более 60% — приурочено к берегам пресных водоемов и сырым местообитаниям в тропиках и субтропиках. Лишь немногие виды смогли заселить солоноватые водоемы с соленостью менее 10‰; вода большей солености губительна для личинок и взрослых. Это свидетельствует о пресноводном происхождении и слабости солевой регуляции. Во влажных тропических лесах много видов перешло к древесному образу жизни (квакши и др.). Безногие земноводные заселили подстилку и рыхлые почвы влажных тропических лесов. Немногие виды (протей, сирены, амфиумы, шпорцевые лягушки) ведут водный образ жизни. Наконец, жабы, чесночницы и немногие другие смогли проникнуть и в сухие местообитания. Так, наша зеленая жаба — *Bufo viridis* встречается местами даже в таких пустынях, как Каракумы и Кызылкумы; животные активны здесь ночью, в наиболее влажное время суток, для размножения используют временные водоемы и лужи, образующиеся (не каждый год!) после таяния снега и весенних дождей.

По мере продвижения от тропиков на север и юг и в горы число видов земноводных снижается. У нас за Полярный круг только мес-

тами проникают сибирский углозуб — *Hynobius Keyserlingi*, травяная — *Rana temporaria* и сибирская — *R. cruenta* лягушки. Всего на территории СССР встречается 33 вида земноводных — 10 хвостатых и 23 бесхвостых, что составляет лишь 1,3% от мировой фауны. Для сравнения укажем, что на о. Калимантан, имеющем влажный тропический климат, но несравненно меньшую территорию, встречается 100 видов земноводных, т. е. примерно 4% мировой фауны.

В умеренных широтах земноводные малочисленны и соответственно их роль в природных биоценозах невелика. Лишь в немногих местобитаниях некоторые виды могут встречаться в больших количествах. Так, в некоторых прибрежных участках оз. Иссык-Куль отмечали 60—400 взрослых и 700—10 000 сеголеток зеленых жаб на 1 га (1—10 кг биомассы). В разных участках леса европейской части СССР учитывали от 5 до 300 травяных лягушек на 1 га, а в озерах и реках южной части этого района — до 1200 и более озерных лягушек — *Rana ridibunda* на 1 га. В долинах горных ручьев Франции находили до 1000 особей на 1 га пятнистых саламандр — *S. salamandra*. Естественно, что в таких биоценозах роль земноводных существенна. Они питаются массовыми видами мелких беспозвоночных, а более крупные виды с преимущественно водным образом жизни — и молодью рыб. Степень воздействия земноводных на их пищевые объекты пока точно не определена.

Личинок и взрослых земноводных поедают рыбы, околотовные и водоплавающие птицы. На суше лягушки становятся добычей змей, некоторых птиц, ежей, хищных млекопитающих. Земноводными кормят птенцов в первые дни после вылупления некоторые хищные птицы (канюк, коршун и др.). Виды, кожные железы которых выделяют едкую или ядовитую слизь (жабы, жерлянки, саламандры и др.), обычно не поедаются млекопитающими и птицами.

При хорошем содержании в неволе отдельные особи травяной лягушки доживали до 18 лет, жерлянки — до 29, а серые жабы — даже до 36 лет. В естественных условиях из-за гибели от погодных условий, врагов и болезней продолжительность жизни лягушек много короче. Видимо, лишь одиночные особи травяных лягушек доживают до 4—5 лет, жерлянки — до 3—4 лет, серые жабы — до 5—6 лет.

Причины и размеры смертности связаны с видовыми особенностями экологии. Жерлянки откладывают одиночные икринки, а их головастики не образуют заметных скоплений. Суммарная смертность икры и личинок составляет около 46%. Прошедшие метаморфоз сеголетки зимуют на суше, и в первую зимовку их смертность из-за промерзания может достигать 98%. Откладываемая большими кучками на поверхности воды икра и держащиеся скоплениями головастики травяной лягушки чаще становятся добычей разнообразных хищников; много икры и головастиков гибнет при обсыхании мелких луж. Общая суммарная гибель икры и головастиков травяной лягушки достигает 80—90%, т. е. заметно выше, чем у жерлянок. Сеголетки травяной лягушки зимуют на дне водоемов, и обычно их смертность в первую зимовку несравненно меньше, чем смертность сеголеток жерлянок (А. Банников).

Динамика численности земноводных изучена слабо. У некоторых видов она своеобразна. Так, у жабы повитухи в горном озере Пиренеев на высоте 2400 м популяция состоит из головастиков всех стадий развития. Задние конечности появляются к 13—14-му месяцу, а дальнейший метаморфоз нередко занимает несколько лет. Только отдельные особи каждый год становятся половозрелыми, но этого достаточно для поддержания численности жаб в этом районе. На относительно небольшом числе видов выяснено, что неблагоприятные изменения погодных условий в сочетании с характерными для земноводных высокой смертностью и небольшой продолжительностью жизни приводят к резким колебаниям численности. Из-за сильных засух, повлекших повышенную гибель икры, головастиков и сеголеток, в 1936—1939 гг. в Подмоскowie резко снизилась численность травяных лягушек; в благоприятные для размножения 1940—1952 гг. численность быстро восстановилась. Изменения численности в 5—10 раз, определяемые в первую очередь погодными условиями (засухами, снижающими успешность размножения, и холодными, бесснежными зимами, когда резко увеличивается смертность зимующих на суше особей), отмечены для других лягушек, жаб, тритонов. Влияние врагов и болезней, вероятно, может усугубить неблагоприятное воздействие погодных условий. Установлена способность лягушек заражаться микробами туляремии и гибнуть от заболевания. Однако губительные эпизоотии пока не отмечены.

Значение земноводных для человека

Все земноводные в той или иной степени полезны для человека прежде всего тем, что поедают многих вредных беспозвоночных (моллюсков, насекомых и их личинок, в том числе комаров и др.), повреждающих сельскохозяйственные и лесные культуры или переносящих заболевания человека и домашних животных. У наземных видов пищевые объекты обычно более разнообразны, чем у видов с водным образом жизни. Травяная лягушка в среднем за сутки съедает 6 вредных беспозвоночных. При численности 100 лягушек на 1 га они уничтожат за период летней активности более 100 тыс. вредителей. Земноводные часто поедают беспозвоночных с неприятным запахом или вкусом, охотятся в сумерках и ночью. Поэтому их деятельность дополняет полезную деятельность птиц. Однако польза от земноводных в целом невелика, так как они достигают большой численности лишь в немногих ландшафтах. Икра, головастики и взрослые особи видов, ведущих преимущественно водный образ жизни, интенсивно поедаются многими промысловыми рыбами, утками, цаплями и другими птицами. Земноводные составляют существенную часть летнего рациона некоторых пушных зверей (норка, хорь и др.); выдры питаются лягушками и зимой.

В ряде стран крупные саламандры и лягушки используются в пищу людьми (Франция, Юго-Восточная Азия, Америка и т. д.). В США есть фермы, которые разводят лягушку-быка; в продажу поступают задние лапки (пара массой 250—400 г), а остальные части тушек перерабатываются на корм скоту. Очень велико значение земноводных

как лабораторных животных, используемых в самых разнообразных биологических и медицинских исследованиях. В ряде стран Западной Европы численность многих земноводных резко снизилась. Причины этого разнообразны: изменение местообитаний в результате мелиорации и хозяйственного освоения территорий, загрязнение воды в нерестовых водоемах, преследование со стороны человека и т. п. Поэтому в некоторых странах сейчас приняты специальные законы, оберегающие земноводных и запрещающие их добычу. Для лабораторных целей разводят аксолотлей, предпринимаются попытки искусственного разведения и других видов.

Лишь местами земноводные имеют отрицательное значение. Так, поедая молодь рыб, некоторый ущерб в рыборазводных хозяйствах могут наносить зеленые лягушки — прудовая и особенно озерная; в отдельных рыбхозах в дельте Волги они уничтожают до 0,1% мальков. Однако этот ущерб перекрывается истреблением водных насекомых, поедающих икру и молодь рыб. Следует учитывать, что и сами земноводные служат пищей рыб. Некоторое отрицательное значение земноводные могут иметь и как промежуточные хозяева глистов, поражающих птиц и пушных зверей, а также как временные хозяева возбудителя тулеремии.

Общая

- Курс зоологии* /Под ред. Матвеева Б. С. — М.: Высшая школа, 1966, т. 2.
- Наумов С. П.* Зоология позвоночных. — М.: Просвещение, 1973.
- Огнев С. И.* Зоология позвоночных. — М.: Советская наука, 1945.
- Карташев Н. Н.* и др. Практикум по зоологии позвоночных /Карташев Н. Н., Соколов В. Е., Шилов И. А. — М.: Высшая школа, 1969.
- Гуртовой Н. Н.* и др. Практическая зоотомия позвоночных. Низшие хордовые, бесчелюстные, рыбы /Гуртовой Н. Н., Матвеев Б. С., Держинский Ф. Я. — М.: Высшая школа, 1976.
- Гуртовой Н. Н.* и др. Практическая зоотомия позвоночных. Земноводные, пресмыкающиеся /Гуртовой Н. Н., Матвеев Б. С., Держинский Ф. Я. — М.: Высшая школа, 1978.
- Шмальгаузен И. И.* Основы сравнительной анатомии позвоночных. — М.: Советская наука, 1947.

Специальная

- Банников А. Г., Денисова М. Н.* Очерки по биологии земноводных. — М.: Учпедгиз, 1956.
- Гинецинский А. Г.* Физиологические механизмы водно-солевого равновесия. — М.: Наука, 1964.
- Гриффин Д. Э., Новик Э.* Живой организм. — М.: Мир, 1973.
- Друщиц В. В., Обручева О. П.* Палеонтология. — М.: Изд-во МГУ, 1962.
- Дювиньо П., Танг М.* Биосфера и место в ней человека. — М.: Прогресс, 1968.
- Жизнь животных.* — М.: Просвещение, 1969, т. 4, ч. 2; 1971, т. 4, ч. 1.
- Зедлаг У.* Животный мир Земли. — М.: Мир, 1975.
- Ливанов Н. А.* Пути эволюции животного мира. — М.: Советская наука, 1955.
- Никитенко М. Ф.* Эволюция и мозг. — Минск: Изд-во Наука и техника, 1969.
- Никольский Г. В.* Частная ихтиология. — М.: Высшая школа, 1971.
- Никольский Г. В.* Экология рыб. — М.: Высшая школа, 1974.
- Одум Ю.* Основы экологии. — М.: Мир, 1975.
- Проссер Л., Браун Ф.* Сравнительная физиология животных. — М.: Мир, 1967.
- Ромер А. Ш.* Палеонтология позвоночных. М., 1939.
- Северцов А. Н.* Морфологические закономерности эволюции. — М. — Л.: Изд-во АН СССР, 1939.

Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. — М.: Изд-во МГУ, 1967.

Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб. — М.: Изд-во МГУ, 1962.

Терентьев П. В. Герпетология. — М.: Высшая школа, 1961.

Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. — М.: Мир, 1971.

Флорикен М. Биохимическая эволюция. — М.: Изд-во Иностранной литературы, 1947.

Шмальгаузен И. И. Происхождение наземных позвоночных. — М.: Наука, 1964.

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ ЖИВОТНЫХ И ТЕРМИНОВ

- Адаптивная радиация 94, 272
Аностопа 272
Акклиматизация 262
Аккомодация 71
Аксолотль 278
Акула 77
— гигантская 122, 135, 168
— голубая 122
— домовая 135
— катран 162, 169
— китовая 116, 135, 168
— людоед 135
— молот 136, 162
— песчаная австралийская 152
— пилонос 136
— полярная 137, 169
— тигровая 122, 137, 162
Акуловые 88, 132, 133
Акулы 117, 119, 127, 133, 146, 149,
151, 157, 162, 164, 170
— древние 132, 133, 146
— карликовые 138
— кошачьи 137, 161
— куньи 137, 162
— людоеды 168
— мако 135
— планктоеды 117
— примитивные 132, 133, 152
— разнозубые 160, 161
— сельдевые 135, 162, 169
— серо-голубые 135
— серые 136, 137
— хищные 117
Амбистема тигровая 278, 306
Амиеобразные 131, 171, 184, 223, 235
Амня 212, 227
Амниоты 67, 82, 86
Амур белый 195, 220, 223, 261, 263
Амфиума 279
Амфиумовые 279, 306, 315
Анабас 183, 204
Анамнии 86, 87
Ангвиллондные 171, 185, 191
Антракозавры 268, 271, 273
Анчоусовые 187, 261
Анчоусы 118, 187, 237, 259, 261
Апагоиновые 239
Аппендикулярии 12, 13, 55, 58
Араваноидные 171, 185, 190
Араванообразные 171, 190
Арапаима 190
Ароморфоз 94
Архозавры 93
Асцидии 12, 43, 50, 52
Атериоидные 172, 185, 196
Атериообразные 172, 197, 236
Аутостилия 78, 147, 269, 284
Барабулька 220
Барракуда 202
Батоидные 133
Батрахондные 172, 227
Батрахозавры 271
Батрахообразные 172, 206
Бделлостомовые 101
Белокрылые рыбы 231
Белорыбца 189
Белуга 116, 180, 236, 252
Бельдюговые 240
Бериксообразные 172, 201, 252
Бесчелюстные 12, 59, 69, 79, 81, 90
Бесчерепные 12, 31, 33, 62, 82
Бесщитковые 97
Биохимические особенности хордовых
24
Боченочки 55
Брадиодонты 127, 133
Брызгун 183, 220, 226
Бычки 116, 122, 182, 208, 219, 222,
242, 252
— подкаменщики 235, 254
Бычковые 238
Верховки 195
Веслонос 181, 220
Вобла 213, 257, 262
Вторичноротые 12
Выделительная система 18, 40, 46, 85,
107, 157, 232, 296
Вьюновые 209
Вьюны 116, 195, 220, 225

- Газообмен 81, 106, 223, 291
 Гамбузия 196, 237
 Ганоидные 171, 179, 234
 — костные 81, 131, 171, 184, 227
 — хрящевые 81, 180, 208
 Гемихромис 253
 Гермофродитизм 235, 241, 255
 Гимнарх 248
 Гиостилия 78, 146, 214
 Гимнотовидные 194
 Гладкокоиге 273
 Гнезда 239
 Гнусообразные 133, 141
 Голоавль 119, 195, 228
 Головохордовые 12, 33
 Голомянковые 239
 Голомянки байкальские 241, 244
 Гольяи 228
 Гомеостаз 70
 Гомойотермность 59, 265
 Гонорихообразные 171
 Горбуша 188, 237, 258, 261
 Горбылевые 204
 Горчак 195, 238
 Груниои 197
 Губансовые 221, 238
 Гурами 204, 226, 239
- Двоякодышащие рыбы 64, 66, 69, 75,
 79, 81, 83, 129, 132, 171, 174, 208,
 211, 214, 216, 220, 223, 226, 228,
 230, 244
 Движение 116, 119, 139, 281
 Двухлегочиеобразные 171, 176
 Диптеридиообразные 171, 175
 Дракончик морской 219
 Древолазы 276, 291
 Дугопозвонокковые 268, 273
 Дыхательная система 13, 15, 18, 45,
 81, 104, 116, 215, 223, 225, 291
- Еж-рыба 206
 Ерш 219, 220, 228
- Жаба ага 276
 — зеленая 276, 298, 315
 — повитуха 274, 301, 317
 — серая 276, 316
 Жабообразные 172, 206
 Жабь 274, 276, 281, 289, 314
 Жерех 195, 261
 Жерлянки 274, 312, 314, 316
- Звездочеты 248
 Земноводные 12, 59, 66, 70, 72, 75,
 77, 79, 81, 83, 92, 128, 264, 269,
 272, 280, 316
- безногие 87, 268, 271, 273, 312, 315
 — бесхвостые 88, 268, 271, 273, 281,
 312
 — хвостатые 87, 268, 271, 273, 277,
 312
 Змееголов 226,
 Зимовка 135, 257, 314
 Змеи 79
 Зрение 18, 38, 70, 111, 167, 248, 309
 Зубатки 203, 220
 Зубатковые 204
- Идиоадаптация 94
 Иголбрюхи 206
 Иголбрюхообразные 172, 205, 221
 Иголовидные 202
 Ильная рыба 184, 238
 Ихтиостегалии 273
 Ихтиостегиды 94, 266, 269, 270
- Кайманова рыба 183
 Калуга 181
 Камбаловые 210, 221
 Камбалообразные 172, 205, 261
 Камбалы 118, 119, 121, 138, 208, 221,
 249, 257, 259, 261
 Караси 90, 116, 208, 223, 228, 261
 Карась морской 235
 — серебряный 195
 Карепрокты 205
 Карп 208, 223, 228, 263
 Карповидные 194
 Карповые 118, 186, 210, 220, 225, 242
 Карпозубообразные 116, 172, 196, 236
 Карпообразные 122, 172, 183, 194, 208,
 248, 251, 254
 Кархаринообразные 133
 Катраинообразные 133, 137
 Квакша Гельди 301
 — кузнец 276
 Квакши 276, 314, 315
 — сумчатые 88, 275, 301
 Керчак 205
 Кета 188, 224, 235, 261
 Кефалеобразные 172, 202
 Кефали 202, 262
 Кильки 187, 236, 261
 Кистелерые рыбы 75, 91, 128, 171, 208,
 212, 214, 216, 220, 226, 228, 245, 266
 Китовидкообразные 171, 190
 Клинобрюхие 122
 Клюворыл нильский 118
 Клюворылообразные 171, 190, 227, 235,
 247
 Клюпеоидные 171, 185
 Кожные железы 60, 72, 116, 142,
 210, 280
 Колюшка 211, 219, 238
 Колюшковидные 201

Колошкообразные 172, 201
Корифена 182
Короткоголовые 276
Корюшка европейская 189
Корюшковые 189
Костнощитковые 97
Костистые рыбы 69, 74, 77, 81, 87,
132, 171, 180, 184
Костные рыбы 12, 69, 77, 91, 119,
122, 126, 128, 132, 170, 182
Кровеносная система 13, 15, 18, 39,
45, 82, 106, 128, 293
Кровь 84, 107, 231
Круглоротые 12, 66, 69, 72, 75, 77,
79, 82, 91, 97, 100
Круглоязычные 273
Ксеинакантиды 132, 133
Кузовки 121, 206
Кумжа 188

Лабиринтовые рыбы 204, 226, 239
Лабиринтодонты 270, 273
Ламнообразные 133
Ланцетник 20, 23, 33, 36, 42
Латмерия 129, 174, 211, 223, 226
Лепидосирен 177, 227
Летучие рыбы 122, 198
Лещ 118, 195, 237, 257, 261
Линь 116, 220, 228, 261
Личинки земноводных 304
— круглоротых 110
— рыб 219, 225
Личиночордовые 12
Лопастелерые рыбы 119, 128, 132, 171,
172, 217
Лопатонос 181, 183
Лососевые 171, 211, 222, 242, 256,
262
Лососеобразные 171, 187
Лососи 90, 117, 123, 187, 227, 241,
254
— американские 228
— атлантические 258
— европейские 261
— каспийские 189
— тихоокеанские 246, 261
— черноморские 189
Луна-рыба 118, 121, 206, 237, 256
Лучелерые рыбы 119, 128, 132, 171,
178, 185, 216
Лягушка-бык 277, 317
— веслоногая 275
— волосатая 277
— голнаф 277
— озерная 277, 314, 316, 318
— остромордая 277, 304, 314
— прудовая 277, 314, 318
— сибирская 316
— травяная 277, 290, 298, 305, 316
Лягушкозуб семиреченский 278

Лягушки 276, 317
— бурые 277
— зеленые 277, 288, 314, 318
— листовые 276
— шпорцевые 274, 288, 315

Макрелешука 199
Макрели 204, 261
Макропод 204, 226, 239
Макрурус 252
Манты 140, 162, 168
Марлин 203, 204
Меланоцет 182
Мерлуза 200, 261
Метаморфоз 88, 105, 110, 306
Меч рыба 116, 123, 198, 203
Меченосцы 240
Мечерыловидные 204
Мешкоротообразные 172, 193
Миграции 109, 118, 169, 242, 256, 314
Микрозаурия 271, 273
Миксины 79, 88, 97, 101, 103, 105
Миксиновые 101
Миксинообразные 101
Миктофообразные 171, 190
Минога Дальневосточная 109
— европейская речная 101, 109
— каспийская 101, 109
— морская 109
— невская 109
— ручьевая 110
— японская 101
Миноги 85, 91, 97, 101, 103
— морские 101
— речные 101, 113
— ручьевые 101, 109
Многообразные 101
Минтай 200, 261
Многожаберникообразные 133
Многопер 218, 222, 225
Многоперовые 81
Многоперообразные 131, 171, 183, 211,
216, 223, 228, 235, 245
Молинезия 240
Мормир 248
Морская игла 88, 122, 232, 238
— лисица 134, 162, 169
— собачка 116, 203, 209
Морской ангел 133, 136, 138
— дьявол 140
— конек 118, 239
— кот 140, 169
— петух 122, 219
— черт 118, 182, 208, 232
Муксуи 189
Мышечная система 14, 18, 34, 43, 62,
103, 148, 220, 288
Муруновые 235
Мурены 193, 254

- Навага 200, 261
 Налим 200, 223, 228, 241
 Налимы морские 245
 Нектридия 272, 273
 Нельма 189
 Неоны 194
 Неостеговые 198
 Неостегус 197
 Неотения 57, 278, 306
 Неоцератод 217
 Нервная система 13, 15, 18, 29, 35,
 62, 66, 68, 111, 162, 244, 307
 Ногоперовые 207
 Нож-рыба 249
 Нототениевые 204, 231
 Нототении 203
- Оболочки 12, 31, 43, 58, 89
 Обоняние 64, 75, 103, 111, 165, 245,
 310
 Однолеточные 171, 175
 Окраска 60, 117, 210, 236, 254, 274
 Окунеобразные 122, 172, 182, 203, 208,
 212, 219, 248, 251, 254
 Окунь 222, 228, 242, 261
 — каменный 235, 240
 — морской 205, 219, 242
 — обыкновенный 255
 — речной 208
 — рифовый 203
 Омуль 189, 261
 Онтогенез 12
 Опахообразные 172, 201
 Орган париетальный 66, 72, 111, 113
 — пицеальный 66, 72, 111
 Органы боковой линии 74, 112, 116,
 141, 165, 246, 309
 — вкуса 76, 79, 246, 309
 — размножения 16, 19, 41, 46, 49,
 87, 109, 127, 148, 159, 234, 298
 — свечения 119, 138
 Орляки 140
 Орлякообразные 133, 140
 Осетр 119, 123, 181, 208
 — амурский 181
 — балтийский 181
 — северо-американский 181
 — сибирский 181
 Осетровые 117, 120, 130, 180, 220,
 232, 241, 257, 262
 Осетрообразные 130, 171, 180, 183, 212,
 217, 223, 228, 235
 Осязание 18, 38, 79, 168, 247, 309
- Палеониски 130, 171, 179, 211
 Палтус 237, 258, 261
 — белокорый 205
 Панцирник 184
 Панцирничкообразные 171, 183, 185,
 211, 223, 228, 235
- Панцирноголовые 209
 Панцирные рыбы 12, 91, 124, 132
 Паразитизм 241
 Параперкоидные 172, 186, 199
 Парусники 123, 203
 Пегасообразные 172, 206
 Пеламида 204, 209, 261
 Пелядь 189
 Первичноротые 12
 Перкоидные 172, 201, 227
 Перкопсообразные 172, 199
 Пескарь 195, 228, 242
 Песчанка 222
 Петушки 204, 239
 Пикиша 200, 261
 Пилозубообразные 133
 Пилоносообразные 133, 138
 Пилорылообразные 133, 138
 Пилы-рыбы 138, 159
 Пинагоры 219, 239
 Питание 38, 44, 57, 59, 76, 103, 117,
 134, 137, 152, 220, 288
 Пипа суринамская 88, 274, 301
 Пиповые 274
 Пирании 194
 Пищеварительная система 13, 15, 38,
 44, 103, 116, 150, 220, 288
 Плавательный пузырь 119, 208, 226,
 228, 252
 Пластиножаберные 127, 132, 144, 152
 Плащеносцеобразные 133
 Плодовитость 59, 109, 160, 236, 302
 Плотва 118, 195, 228, 236, 245, 261
 Поведение 70, 113, 117, 168, 253, 313
 Подкаменщики 204, 219
 Подуст 228
 Покровы 33, 43, 60, 100, 127, 131, 142,
 209, 280
 Прилипаловые 201
 Прилипалы 122, 219
 Присхождение земноводных 92, 266,
 269
 — млекопитающих 93
 — оболочников 57
 — позвоночных 89, 265
 — пресмыкающихся 92, 268
 — птиц 93
 — рыб 91, 123, 265
 — хордовых 14
 Пойкилотермность (экзотермность) 59,
 265, 315
 Полость тела 88
 Полухордовые 15, 19
 — кишечнодышащие 15, 17
 — перистожаберные 15
 Присоскообразные 172, 207
 Протей 306, 315
 — американский 279
 — европейский 275, 278
 Протоптерус 177, 178, 227, 233
 Прыгуны илистые 116, 183, 204, 249

Псевдоскафиринки 118

Псефур 181

Птераспидоморфы 12, 97, 124

Пыжьян 189

Размножение 16, 19, 41, 46, 49, 53,
57, 87, 109, 134, 137, 140, 161, 236

Разнозубообразные 133, 134

Разиошитковые 96, 97

— бесчелюстные 124

Распространение 116, 169, 315

Рахитомовые 270, 273

Рекапитуляция 104

Рефлексы 168, 253

Рипидистеобразные 171, 173

Рипидистии 128

Рогозуб 175, 208

Рогозубообразные 171, 175

Ромбообразные 133, 139, 166

Рохлеобразные 133, 139

Рыба-жаба 232, 252

Рыбы-чистильщики 204, 255

Ряпушка 189, 261

Сазан 118, 195, 228, 236, 257, 261

Сайра 199

Саламандра горная 302

— исполинская 278

— огненная 279, 302

— пятнистая 316

— черная 279

Саламандры 272, 279, 283, 314, 317

— безлегочные 279

Сальпы 12, 52

Сарганообразные 122, 172, 198

Сардины 258, 261

Севрюга 181, 236

Сеймурияморфы 271

Сельдевые 171, 186, 210, 212, 226,
254, 261

Сельдеобразные 171, 186, 208

Сельдь 118, 220, 242, 256, 261

— норвежская 186, 242

— черноспинка 187, 241, 243

Селяходные 133

Семга 188, 242

Сиг 189, 262

Сиреновые 278, 306

Сирены 278, 315

Скаляры 204

Скат обыкновенный 249

— хвостокол 136, 162

— щиповатый 136

— электрический 247, 249

Скаты 116, 127, 133, 138, 148, 150,
156, 159, 162, 166, 169

— речные 140

— рогатые 140, 168

— ромбовидные 161

— ромботелые 133

— электрические 133, 136, 141, 167

Скватинообразные 133, 138

Скелет осевой 13, 23, 31, 43, 101, 115,
144, 212, 282

— поясов и конечностей 103, 115, 147,
216, 285

— черепа 102, 125, 145, 214, 283

Скорпеновые 261

Скорпенообразные 122, 172, 182, 204,
219, 239

Скорпены 120, 210

Скрытожаберники 278

Скумбриевые 204, 212, 261

Скумбрия 123, 187, 204, 209, 261

Слитножаберникообразные 172, 203,
226

Слух 72, 167, 251, 309

Солнечник 121, 201

Солнечникообразные 172, 201

Сом 183, 195, 219, 238, 254, 261

— электрический 195, 248

Сомовые 120, 186, 222, 226, 239

Сомообразные 172, 183, 195, 251

Спинороговидные 206

Спиношипообразные 172, 193

Сростночелюстные 172, 206

Ставридовые 204

Ставриды 123, 203

Стегоцефалы 92, 267, 269, 271

Стереоспидильные 270, 273

Стерлядь 181

Стресс 70

Судак 187, 203, 208, 218, 223, 237,
252, 261

Султанки 203

Таймень 189, 261

Тарпонообразные 171

Телодонты 97

Терапоны 252

Тернеции 194

Терпуг 205, 261

Теляпии 204, 239

Ткань костная 60

— нервная 63

— хрящевая 61

Толстолобик 195, 221, 223, 261

— белый 220, 262

— пестрый 262

Тонкопозвониковые 268, 271, 273

Треска 121, 199, 228, 241, 261

Тресковые 223, 242, 254, 261

Трескообразные 172, 199, 208, 251

Тритон гребенчатый 279

— когистый 281

— обыкновенный 279, 305

Тритоны 70, 272, 279, 314, 317

Тунец голубой 116, 203

— желтоперый 182

- Тунцы 123, 198, 209, 232, 261
 Тюльки 187
- Углозуб семиреченский** 306
 — сибирский 278, 316
 Угольная рыба 205, 261
 Угорь европейский 192
 — морской 228
 — обезьяний 191
 — рисовый 203
 Угреобразные 172, 191, 235
 Угри 121, 208, 245, 256
 — речные 117, 192, 244
 — электрические 122, 194, 248
 Удильщики 118, 120, 241
 Удильщикообразные 172, 182, 254
 Узкоротые 277
 Уточка ежовая 207
- Фаллостетовые** 198
Фиерасферовые 200
Филломедузы южноамериканские 276, 301
Флейторылые 202
Флюта 203
Форель 90, 244, 261
 — севанская 189, 262
Форма тела 98, 101, 116—123, 280
- Хамса** 236, 257, 261
Хариус 189, 261
Харциновидные 122, 194, 227
Хвостоклообразные 133, 140
Хвостоклолы 140
Хек 200, 261
Хемихромис-красавец 240
Хиазмодон 182, 204
Химера европейская 136
 — каллоринх 136
Химеровые 132
Химерообразные 133
Химеры 118, 128, 146, 148, 150, 160, 169
Хордовые 12, 14, 20, 29, 31
Хрящевые рыбы 12, 66, 69, 78, 81, 87, 88, 90, 117, 119, 122, 126, 132
- Целакантообразные** 171, 173
Целаканты 128, 129, 173
Цельноголовые 79, 81, 132, 141, 147, 154
- Цефаласпидоморфы** 12, 97, 98
Циклы годовые 256, 314
Циприноидные 172, 185, 193
Цихлиды 223, 253
Цихловые 204, 239
- Чавыча** 188
Челюстножаберные 12, 91, 124, 126, 132
Челюстноротые 12, 59, 77, 79, 91, 97, 115
Червяга цейлонская 275
Червяги 279, 288, 312
Чесночницы 274, 312, 314, 318
Четвероногие 12, 59, 264
Четырехглазка 196, 197, 249
Чехонь 183
Чешуйчатник 177, 225
Чир 261
Численность 241, 258
- Шип** 181, 262
Шиповка 226
Шпрот европейский 186
- Щитковые** 89, 96
Щука 118, 220, 223, 239, 242, 254, 261
 — обыкновенная 183, 189
 — панцирная 118, 185, 227
Щуковидные 189
Щукообразные 189
- Эволюция дивергентная** 128
 — конвергентная 119, 123, 124
Экологические группы рыб 117, 182, 210, 231, 234
Эктобранхиаты 115
Эмболомеры 271
Эмбриональное развитие 13, 14, 20, 22, 41, 48, 62, 88, 108, 110, 160, 224, 302
Эндокринная система 14, 66, 70, 80, 113, 163, 242
Энтобранхиаты 96
- Ядовитые животные** 79, 140, 142, 256, 276

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ЖИВОТНЫХ
И ТЕРМИНОВ

- Abramis brama 118, 185
Acanthodii 12, 125
Acipenser 117, 181
— guldenstadti 119
— nudiventris 262
— stellatus 236
Acipenseridae 125, 180
Acipenseriformes 130, 171, 180
Acrania 12, 21, 31, 33, 91, 92
Actinopterygii 119, 125, 128, 129, 132,
171, 178
Agnatha 12, 59, 90, 92, 94, 95, 96
Aistopoda 270, 272, 273
Alopias vulpes 162
Alytes 274, 275, 301
Amblyopsidae 196
Ambystoma tigrinum 278, 306
Ambystomatoidea 278
Amia calva 184
Amniiformes 131, 171, 184
Amniota 12, 59
Amphidia 12, 92, 115, 264, 269, 273
Amphicoela 273
Amphipnous 226
Amphioxidiadea 33
Amphiuma means 279
Amphiumidae 279, 306
Anabas 183, 226
Anabatidae 226
Anableps tetraphthalmus 196, 197
Anamnia 12, 59, 264
Anarhichadidae 204
Anaspida 97, 98, 99
Anguilla 192, 234
Anguilliformes 172, 191
Anomocoela 274
Anoptichtys 246
Anthracosauria 268, 271, 273
Anura 270, 271, 273
Aorta dorsalis 39, 155, 229, 294
— ventralis 39, 155, 229
Aphetohyoidi 12, 91, 115, 125, 132
Apoda 270, 272, 273, 279
Apogon 238
Appendiculariae 12, 43, 55
Apsidospondyli 268, 270, 273
Arapaima gigas 190
Archipallium 65, 308
Arenicola 25
Aristichthys nobilis 195, 262
Arteria branchialis 155
— carotis 155, 294
— caudalis 155, 229
— pulmocutanea 294
— subclavia 155
Articularae 215
Ascidiae 12, 43, 50
Aspredo 238, 239
Astroscopus 248, 249
Astylosternus rabustus 277
Atheriniformes 172, 197
Atherinomorpha 172, 196
Atrium 82, 154, 228
Aulostomidei 202
Aves 12, 92, 93, 115, 264
Axias 117

Balanoglossus 17, 18, 19
Basalia 148
Basioccipitale 214
Basisphenoideum 214
Batoidea 125
Batomorpha 127, 133, 138
Batrachoidiformes 172, 206
Batrachoidomorpha 172, 206
Batrachosauria 271
Bdellostomidae 101
Beloniformes 172, 198
Beryciformes 172, 201
Birkenia 99
Bothriolepis 124
Botryllus 46
Brachycephalidae 276
Bradyodonti 125, 127, 133
Branchiostoma 33
Branchiostomidae 33
Brevicipitiadae 277
Bufo bufo 276
— marinus 276
— viridis 276, 298, 315

Caecilidae 279
Callorhynchus callorhynchus 136
Carassius auratus 90, 195

- Carcharias avenarius* 152
Carchariniformes 133, 135
Carcharinus 137
— *glaucus* 117
— *milberti* 136
Carcharodon carcharias 135
Carpus 286
Cartilago meckeli 78, 145
— *pubis* 287
— *suprascapularis* 287
Caspiolosa kessleri 187
Caspiomyzon wagneri 101, 106, 109
Caudata 273, 277
Cephalaspidomorphi 12, 97, 98
Cephalaspis 98, 99
Cephalochordata 12, 33
Cephalodiscus 16
Ceratioidei 241
Ceratodiformes 171, 175
Ceratopterus vampirus 117
Cerebellum 63, 163, 245
Cetomimiformes 171, 190
Cetorhinus maximus 135
Chaenichthyidae 231
Characoidei 194
Cheilopogen pinnatibarbus 198
Chiasmodon niger 182
Chimera monstroza 136
Chimeriformes 128, 133, 142
Chlamydoselachiformes 133, 134, 146
Chlamydoselachus anguineus 134
Chondrichthyes 12, 91, 115, 125, 126, 132, 133
Chondrostei 180
Chordata 6, 12
Ciona 43, 46, 48
Ciona 43, 46, 48
Cladoselachii 125, 126, 132, 133
Clavelina 45, 48
Clavicula 287
Cleithrum 218
Clupea harengus 186, 243
Clupeidae 186
Clupeiformes 171, 186
Clupeomorpha 171, 186
Clupeonella 187, 236
Cobitis 195
Coelacanthiformes 128, 171, 173
Columella 285
Comphoridae 239
Conus arteriosus 154, 228
Coracoideum 217, 286
Coregonus 189
Corella 47
Corpora striata 244, 308
Coryphaena hippurus 182
Cottidae 219, 235
Craniota 12, 59
Crossopterygiamorpha 128, 171, 172
Crossopterygii 91
Cryptobranchidae 278
Cryptobranchus alleghaniensis 278
Ctenopharyngodon idella 195, 220, 262
Cyclomyaries 55
Cyclopteridae 219
Cyclopterus lumpus 238
Cyclostomata 12, 91, 92, 96, 100, 101
Cypriniformes 172, 194
Cyprinodon macularis 116
Cyprinodontiformes 172, 196
Cyprinoidei 194
Cyprinomorpha 172, 193
Cyprinus carpio 195, 236

Dasyatis 136, 162, 169
Dendrobates 276, 301
Dentale 78, 215, 285
Desmomyaries 55
Deuterostomia 12, 21
Diademichthys lineatus 207
Diencephalon 63, 163, 244
Dinichtys 124
Diplasiocoela 276
Dipterus 130
Dipneustomorpha 171, 174
Dipteridiformes 171, 175
Discoglossidae 274
Doliolum 53
Ductus cuvieri 155, 230

Ecaudata 273
Echenoidei 122, 204
Echinodermata 6, 21
Ectobranchiata 155
Ectoethmoideum 214
Ectopterygoideum 215
Elasmobranchii 125, 127, 132, 133
Electrophorus electricus 194, 248, 249
Eleginus gracilis 200
Eleutherodactylus 276
Engraulidae 187
Engraulis encrasicolus 187, 236
Enophrys diceraus 182
Enteropneusta 15, 21
Entobranchiata 96
Entopterygoideum 215
Epididymis 87
Epigonichtidae 32, 33
Episternum 287
Eryops 271
Esocoidei 189
Esox lucius 118, 183, 189, 233, 236
Euprotomierus bispinatus 138
Eustenopteron 266, 267

Femur 286
Fibula 286
Fierasferidae 200
Flectonotus goeldii 301
Frontale 214, 284

- Gadiformes** 172, 199
Gadus aeglefinus 200
 — *morhua* 199, 237
Gaidropsarus 245
Galecerdo cuvieri 137, 162
Gambusia 196, 237
Ganoidi 125
Ganoidomorpha 130, 171, 179
Gasteracidia 50
Gasteropelecidae 122
Gasterosteiformes 172, 201
Gasterosteoides 201
Gasterosteus aculeatus 238
Gastrotheca 275, 276, 301
Glandula thymus 113
 — *thyroidea* 113
Gnathostomata 12, 59, 91, 94, 115
Gobiesociformes 172, 207
Gobiidae 204, 219
Gobio 195
Gonorhynchiformes 171
Gymnarchus 227, 248, 249
Gymnotoidei 194
Gymnotus 249
- Helix** 25
Hemichordata 15
Hemius 301
Heterodontiformes 133, 134
Heterostraci 97, 115
Hexanchiformes 133, 134, 146
Hippoglossus hippoglossus, 205, 237, 258
Holocephali 125, 128, 132, 133, 141
Holostei 125, 131, 171, 184
Hucho taimen 189
Huso 116, 180, 236
Hydromantes genei 275
Hyla faber 276
Hylambates brevisrostris 277
Hylidae 276
Hynobiidae 278
Hynobius keyserlingi 278
Hyoideum 78, 145, 216
Hyomandibulare 78, 145, 214, 216, 285
Hypophthalmichthys molitrix 195, 220, 262
Hyracogobius 117
- Ichtiopsis glutinosus* 275
Ichthyomyzon 101
Ichthyostega 267
Ichthyostegalia 266, 270, 273
Ilium 287
Illeum 289
Interhyale 216
Interoperculum 216
Ischium 287
Istiophorus 117
Isurus 117, 135, 150
- Kiaeraspis* 99
- Labroides* 235, 255, 256
Labyrinthodontia 270, 273
Lagena 311
Lamna 135
Lampetra fluviatilis 101, 106
 — *japonica* 109
 — *planeri* 110
Lampridiformes 172, 201
Laterosphenoidium 214
Latimeria chalumnae 129, 174
Lepidosiren 130, 178, 225, 238
Lepidosireniformes 171, 176
Lepidotrichia 219
Lepisosteiformes 131, 171, 185
Lepisosteus osseus 183
Lepospondyli 268, 270, 271, 273
Leucaspius 195
Leuciscus cephalus 119
Leuresthes tenuis 197
Lien 289
Liopelmidae 273
Lobi optici 66
Lophiiformes 172, 207
Lophius piscatorius 119, 182
Lota lota 200
Lucioperca lucioperca 204
- Macrurus berglax* 253
Makaira nigricans 203
Malapterurus electricus 195, 248, 249
Mammalia 12, 92, 93, 115, 264
Manta 116, 117, 140
Maxillare 78, 215, 284
Medula spinalis 164, 245
Megalobatrachus japonicus 278
Melanocetus apogon 182
Merluccius 200
Mesencephalon 63, 163, 244
Mesenterium 88
Mesethmoideum 214
Metacarpus 286
Metanephros 86
Metapterygoideum 215
Metatarsus 286
Microsauria 270, 272, 273
Misgurnus 195, 225
Mistichthys luzoensis 116
Mola mola 118, 206, 237
Monascidae 50
Monopterus albus 203
Mormyriiformes 171, 190
Mormyrus 190, 191, 248
Mugiliformes 172, 202
Muraenidae 193
Mustelus 162
Myctophiformes 171, 190
Myelencephalon 63, 163, 245

Myliobatiformes 133, 140
Myxini 97, 101

Nasale 214, 284
Nectophrynoides occidentalis 302
Nectridia 270, 272, 273
Necturus maculosus 279
Neoceratodus 130, 175
Neopallium 65
Neostethidae 198
Nervus abducens 67
— accessorius 67
— acusticus 67
— facialis 67
— glossopharyngeus 67
— oculomotorius 67
— olfactorius 64
— opticus 66
— trigeminus 67
— trochlearis 66
— vagus 67
Neurocranium 76, 145
Notacanthiformes 172, 193
Nototheniidae 204

Occipitale laterale 214, 283
Octacnemidae 44
Oesophagus 289
Oicopleura 56
Oncorhynchus gorboscha 188
— keta 188
— tschawytscha 188
Onigocia macrolepis 235
Onychodactylus fischeri 281
Operculum 216, 292
Ophiocephalus 226
Opisthocoela 273
Opsanus tau 253
Orbitosphenoideum 214, 284
Ossa otici 214
Osteichthyes 12, 91, 92, 115, 125, 126,
128, 132
Osteoglossiformes 171, 190
Osteoglossomorpha 171, 190
Osteolepis 128
Osteostraci 97—99, 170, 171
Ostracodermi 96
Ovarium 87, 298
Oviductus 298

Palaeonisci 130, 131, 171, 179
Palatinum 215, 284
Palatoquadratum 78, 145
Parapercomorpha 172, 199
Parasphenoideum 214, 284
Parietale 214, 284
Pegasiformes 172, 206
Pelobates fuscus 274

Perca fluviatilis 204
Perciformes 172, 203, 225
Percomorpha 172, 201
Percopsiformes 172, 199
Pericardium 88
Periopthalmus 116, 183
Peritoneum 88
Petromyzon marinus 101, 106
Petromyzonidae 101
Petromyzoniformes 101
Phalanges digitorum 286
Phallostethidae 198
Phaneropleuron 130
Phyllomedusa 276, 301
Pipa pipa 274, 275, 301
Pipidae 274
Pisces 12, 59, 116, 123, 132
Placodermi 12, 91, 92, 115, 124, 125,
132
Platycephalidae 235
Plethodontidae 279
Pleuracanthodii 127
Pleuronectes flesus 119
Pleuronectidae 118
Pleuronectiformes 172, 205
Pogonophora 21
Polyodon spathula 181
Polyodontidae 181
Polypteri 125
Polypteriformes 131, 171, 183
Polypterus 218, 225
Potamotrygon 140
Praefrontale 284
Praemaxillare 78, 215, 284
Praeoperculum 216
Pristiformes 133, 138
Pristiophoriformes 133, 138
Pristiophorus japonicus 136
Pristis microdon 149
Proanura 270, 279
Procoela 274
Prooticum 284
Proteidae 278, 306
Proteus anguinus 275, 278
Protobatrachus 282
Protocraniota 91
Protostomia 12, 13
Psephurus gladius 181
Pseudoscaphirhynchus 181, 183
Pteraspidomorpha 12, 97, 115, 124
Pteraspis 97
Pterobranchia 15, 21
Pteroplatea 162
Pterygoideum 235
Pterygiophora 219
Pyrosomata 51

Quadratojugale 285
Quadratum 215, 285
Quadrupeda 12, 264

Radialia 148
Radius 286
Raja 166, 249
— *clavata* 119, 136
— *hyperborea* 169
Rajiformes 118, 133, 139
Rana 277, 289, 292, 311
— *catesbeiana* 277, 307
— *cruenta* 316
— *esculenta* 277
— *goliaph* 277
— *ridibunda* 277, 316
— *temporaria* 277, 298, 305, 308, 316
— *terrestris* 277, 304
Ranodon sibiricus 278, 306
Rectum 289
Reptilia 12, 92, 115, 264, 270
Rhabdopleura 16
Rhachitomi 270, 273
Rhacophoridae 277
Rhacophorus 275, 277
Rhincodon typus 116, 117, 135, 136
Rhinobatiformes 133, 139
Rhinoderma darvini 275
Rhipidistia 125, 266
Rhipidistiformes 128, 171, 173, 266
Rhodeus sericeus 195, 238
Rutilus rutilus 118, 195, 236

Saccopharyngiiformes 172, 193
Salamandra atra 279, 301
— *salamandra* 279, 316
Salientia 271, 273
Salmo salar 90, 188
— *trutta* 90, 188
Salmoniformes 171, 187
Salpae 12, 43, 52
Sarcopterygii 119, 128, 132, 171, 172
Sardinops sagax 258
Sauripterus 217
Scaphanorhynchus owstoni 135
Scapula 217, 286
Scaumenacia 130
Schindleria 116
Sciaenidae 204
Scomberesox saurus 199
Scombridae 204
Scorpaeniformes 172, 204
Sebastes 205, 240
Selachii 125
Selachomorpha 127, 133, 134
Serpulidae 14
Serranidae 235
Serranus obligarius 236
Seymouriamorpha 268, 271
Siluriformes 172, 195
Silurus glanis 118, 183, 195
Sinus venosus 40, 154, 228
Sirenidae 278, 306

Somniosus microcephalus 137
Sparidae 235
Sphenethmoideum 284
Sphyræna barracuda 202
Sphyrna 162
— *zugaena* 136
Splanchnocranium 77, 145
Sprattus sprattus 186
Squaliformes 133, 137
Squalus acanthias 137, 162, 164
Squamosum 284
Squatina squatina 136
Squatiniiformes 133, 138
Stapes 285, 311
Stegophilus 196
Stegoselachii 125
Stenodus leucichthys 189
Stereospondyli 270, 273
Sternum 287
Suboperculum 216
Supraoccipitale 214
Symenhelys parasiticus 191
Symplecticum 216
Synapsida 93
Synascidia 50
Synbranchiformes 172, 203, 226
Syngnathoidei 202
Syngnathus typhle 238

Tarsus 286
Tectum opticum 311
Telencephalon 63, 163, 244
Teleostei 125, 132, 171, 180, 184, 185, 228
Terapon 253
Testis 87, 299
Tetraodontiformes 172, 205
Tetrapoda 12, 59, 264
Thalami optici 66
Thelodontia 97
Thelodus 97
Theragra haleogramma 200
Theromorpha 93
Thunnus 117
— *albakares* 182
— *thunnus* 203
Thymallus 189
Tibia 286
Tilapia 204
Torpediniformes 133, 141
Torpedo 249
— *marmorata* 136, 167
Triturus cristatus 279
— *vulgaris* 279, 305
Truncus sympaticus 69
Tuba Eustachii 312
Tunicata 12, 21, 31, 43, 92
Typhlotriton spaëlaeus 310
Ulna 286

- Umbra 227
Uranoscopidae 248
Urochordata 12, 31, 43
Urodela 270, 273, 277
Uronemus 130
- Vandellia 196
Vena abdominalis 295
— cardinalis anterior 40, 155, 229
— — posterior 40, 155, 230
— caudalis 155, 229
— cava anterior 296
— — posterior 231, 295
— cutanea magna 296
— femoralis 294
— hepatica 40, 155, 230
— ischiadica 294
— jugularis externa 296
— — inferior 155
— — interna 296
— lateralis 155
— portae hepatis 155, 230, 295
- — renalis 155, 229, 294
— pulmonalis 296
— subclavia 155, 230, 296
Ventriculus 82, 154, 228
Vertebra 144
Vertebrata 12, 21, 59
Vesica urinaria 232, 297
Vesicula seminalis 299
Vomer 214, 284
Vomeropalatinum 284
- Xenacanthida 125, 127, 132, 133
Xenopus 274
Xiphias gladius 116, 117, 203
Xiphiidae 204
- Zeiformes 172, 201
Zeus faber 201
Zoarces viviparus 240
Zoarcoidae 240

СОДЕРЖАНИЕ

	<i>Стр.</i>
Предисловие	3
Введение	5
Тип Хордовые	12
Низшие хордовые	31
Подтип Бесчерепные	33
Подтип Оболочники, или Личиночнoхордовые	43
Класс Асцидии	43
Класс Сальпы	53
Класс Аппендикулярии	55
Подтип Позвоночные, или Черепные	59
Раздел Бесчелюстные, или Энтобранхиаты	96
Класс Птераспидоморфы	97
Класс Цефаласпидоморфы	98
Класс Круглоротые	100
Раздел Челюстнoротые, или Эктобранхиаты	115
<i>Надкласс Рыбы</i>	116
Класс Хрящевые рыбы	132
Класс Костные рыбы	170
<i>Надкласс Четвероногие (наземные позвоночные)</i>	264
Класс Земноводные, или Амфибии	269
Рекомендуемая литература	319
Указатель русских названий животных и терминов	321
Указатель латинских названий животных и терминов	327

Николай Павлович Наумов
Николай Николаевич Карташев

ЗООЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

Часть I

НИЗШИЕ ХОРДОВЫЕ.
БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ, РЫБЫ, ЗЕМНОВОДНЫЕ

Редактор В. С. Канышева
Художник А. А. Акимов
Художественный редактор Т. А. Коленкова
Технический редактор А. К. Нестерова
Корректор С. К. Завьялова

ИБ № 1717

Изд. № Е-314 Сдано в набор 12.09.78. Подп. в печать
02.02.79. Формат 60×90^{1/16}. Бум. тип. № 1. Гарнитура лите-
ратурная. Печать высокая. Объем 21 усл. печ. л. 23,64
уч.-изд. л. Тираж 70 000 экз. Зак. № 171. Цена 1 р. 10 к.

Издательство «Высшая школа»,
Москва, К-51, Неглинная ул., д. 29/14

Орден Октябрьской Революции, ордена Трудового Красного
Знамени Ленинградское производственно-техническое объе-
динение «Печатный Двор» имени А. М. Горького «Союзполи-
графпрома» при Государственном комитете СССР по делам
издательств, полиграфии и книжной торговли. 197136,
Ленинград, Ц-136, Гатчинская, 26.

Н·П·НАУМОВ
Н·Н·КАРТАШЕВ

ЗООЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ