

Высшее профессиональное образование

---

БАКАЛАВРИАТ

В. М. КОНСТАНТИНОВ, С. П. НАУМОВ, С. П. ШАТАЛОВА

# ЗООЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

УЧЕБНИК

*Для студентов  
высших учебных заведений,  
обучающихся по направлению  
«Педагогическое образование»  
профиль «Биология»*

7-е издание, стереотипное



Москва  
Издательский центр «Академия»  
2012

УДК 596(075.8)  
ББК 28.693.3я73  
К65

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор Липецкого педагогического института

*С. М. Климов;*

доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Института проблем экологии и эволюции РАН *Л. С. Степанян;*

кандидат педагогических наук, доцент кафедры зоологии и экологии ГОУ ВПО

«Липецкий государственный педагогический университет» *Ю. Э. Шубина*

**Константинов В. М.**

К65 Зоология позвоночных : учебник для студ. учреждений высш. пед. проф. образования / В.М. Константинов, С.П. Наумов, С.П. Шаталова. — 7-е изд., стер. — М. : Издательский центр «Академия», 2012. — 448 с. — (Сер. Бакалавриат).

ISBN 978-5-7695-9293-5

Учебник создан в соответствии с Федеральным государственным образовательным стандартом по направлению подготовки «Педагогическое образование» профиль «Биология».

В учебнике в соответствии с достижениями экологии и эволюционно-го учения особое внимание уделено адаптивным особенностям и эволюции крупных систематических групп животных. Приведены важнейшие сведения о практическом значении позвоночных животных, рациональном использовании и охране животного мира. Учтена специфика применения зоологических знаний выпускниками бакалаврами педвузов в их преподавательской деятельности.

Для студентов учреждений высшего педагогического профессионального образования.

УДК 596(075.8)  
ББК 28.693.3я73

*Оригинал-макет данного издания является собственностью  
Издательского центра «Академия», и его воспроизведение любым  
способом без согласия правообладателя запрещается*

© Константинов В. М., Наумов С. П., Шаталова С. П., 2011

© Образовательно-издательский центр «Академия», 2011

© Оформление. Издательский центр «Академия», 2011

ISBN 978-5-7695-9293-5

## ПРЕДИСЛОВИЕ

При подготовке настоящего издания в учебник были внесены новые сведения, утвердившиеся в науке за последние десятилетия. Некоторые разделы полностью переработаны. Это по существу новый учебник, в котором отражено современное состояние зоологической науки. Последовательность разделов и объем таксономических категорий соответствуют современной систематике. В дидактических целях в отдельных случаях авторы сохранили последовательность изложения такой, какой она была в учебнике С. П. Наумова (1982), в частности расположение лопастепёрых и лучепёрых рыб.

Работая над текстом, авторы учитывали специфику применения зоологических знаний выпускниками бакалаврами педагогических вузов в своей преподавательской деятельности, в связи с чем старались избежать дублирования учебников для биологических факультетов классических университетов, что позволило сократить общий объем книги, по-иному изложить важнейшие разделы. Именно этим объясняется несколько меньшее внимание к деталям анатомического строения животных и подробностям систематики. Достаточно полно изложены морфофизиологические особенности важнейших органов и их систем, показаны их адаптивные изменения и эволюционные превращения в разных группах животных. Этого потребовали современные достижения общей экологии, экологической морфологии и экологической физиологии животных.

В учебнике приведены подробные сведения о практическом значении основных групп позвоночных животных, о состоянии ресурсов охотничье-промысловых животных, даны рекомендации по их рациональному использованию и охране. Особое внимание уделено редким и исчезающим видам.

Авторы благодарны своим коллегам, оказавшим поддержку и помощь при подготовке к изданию настоящего учебника и высказавшим критические замечания: заведующему кафедрой Липецкого педагогического университета, доктору биологических наук, профессору С. М. Климову, ведущим научным сотрудникам Института проблем экологии и эволюции РАН докторам биологических наук Л. С. Степаняну, В. Д. Ильичеву, кандидатам биологических наук, доцентам М. В. Мельникову, А. О. Шубину, Ю. Э. Шубиной. При доработке настоящего издания авторы учли замечания профессора Коми государственного педагогического института, доктора биологических наук В. А. Соловьева.

## ВВЕДЕНИЕ

Зоология позвоночных (точнее, зоология хордовых) — завершающий раздел систематической зоологии, посвященный типу Хордовые (Chordata). Среди других типов царства Животных Хордовые представляют особый интерес. Это наиболее высокоорганизованная и сложная группа животных, представленная большим числом (более 40 тыс.) видов, живущих в разнообразных условиях и распространенных по всему земному шару. Если учесть, что организм и условия его жизни тесно взаимосвязаны, то станет очевидным, что сложность организации хордовых заключается не только в особенностях и разнообразии их строения и физиологических отправлениях, но и в сложности их взаимоотношений с условиями обитания.

Хордовые имеют важное значение в различных областях хозяйственной деятельности человека. Так, почти все виды домашних животных относятся к хордовым. Среди них есть животные, используемые для получения продуктов питания, кожи, шерсти, для транспортных, сторожевых, спортивных и других целей. Хордовые представляют огромный естественный резерв для выведения новых хозяйственно ценных пород домашних животных. Известно, что одомашнивание животных происходит непрерывно и дает результаты в течение жизни одного поколения. На наших глазах происходит одомашнивание лисицы, песца, норки, соболя, нутрии, оленей-маралов, лосей, страусов и др.

Добыча диких позвоночных животных позволяет получать ценные продукты: мясо, жир, кожу, пушнину и т. п. В северных районах России благополучие местного населения до сих пор зависит от традиционных промыслов: от охоты и рыболовства. Обработкой и использованием продуктов, получаемых от хордовых, заняты многие отрасли промышленности: мясомолочная, текстильная, кожевенная, меховая, медицинская и др. Эксплуатация диких хордовых и разведение их домашних пород занимают важное место в народном хозяйстве России.

Наряду с положительным значением велика и отрицательная роль хордовых. Многие виды вредят сельскому хозяйству. Таковы суслики, мыши, крысы, полевки и др. Многие виды служат носителями и распространителями опасных инфекций: чумы, туляремии, энцефалита, бруцеллеза и др.

Хордовые всегда служили и служат важным материалом для разнообразных по характеру и назначению исследований. На примере этой группы решались многие общие вопросы систематики, сравнительной анатомии, эмбриологии, экологии, биогеографии, палеонтологии, филогенетики, эволюционной теории, медицины.

Дальнейшее развитие зоологии позвоночных требует решения вопросов, связанных с рациональным использованием ее богатств и с охраной природы.

Совершенствование преподавания зоологии, общей биологии и экологии в школе требует от учителя хорошего знания по зоологии позвоночных. В этой связи существенное значение приобретают знания строения и функционирования систем органов, экологии и филогении позвоночных животных.

Студенту-биологу необходимо отчетливо сознавать, что такие курсы, как общая экология, эволюционное учение, физиология человека и животных, основаны в значительной степени на сведениях, содержащихся в курсе зоологии позвоночных. Поэтому знание материалов этого курса имеет важное, в том числе идеологическое, значение.

**Краткие сведения по истории зоологии позвоночных в России.** Многочисленные, но разрозненные, научно не систематизированные сведения есть в летописях и донесениях служилых людей еще в XV—XVII вв. Научные сведения по зоологии позвоночных были получены в результате работ Великой Северной экспедиции (1733—1743), из которых особо следует отметить сочинение участника этой экспедиции Степана Крашенинникова «Описание земли Камчатки» (1755). В этой книге приведено очень много научных сведений по фауне, которые в дальнейшем широко использовал К. Линней в своем эпохальном труде «Systema Nature» (12-е издание, 1767).

В 1811 г. появилось первое описание фауны позвоночных России (Паллас П. Zoographia Rosso-Aziatica). Особенно активное изучение животного мира России началось в эпоху Петра Первого. После создания в 1725 г. Академии наук и в 1755 г. Московского университета происходит быстрое развитие отечественной науки. Для изучения природы России в 1720 г. Петр I отправил в Сибирь ученого врача Даниила Мессершмидта (1685—1735), который за годы путешествий (1720—1727) собрал и привез в столицу богатейшие коллекции зверей и птиц. Отчет Мессершмидта «Обозрение Сибири, или три таблицы простых царств природы» (10 томов) долго оставался неизданным (опубликован на немецком языке в 1962—1968 гг.), но широко использовался последующими исследователями. Исключительное значение для изучения позвоночных России имело фундаментальное сочинение академика А. Ф. Миддендорфа (1815—1894) «Путешествие на север и восток Сибири», содержащее оригинальные сведения по экологии и зоогеографии позвоночных. Большую роль в развитии экологического направления в зоологии имела деятельность одного из первых российских эволюционистов профессора Московского университета К. Ф. Рулье (1814—1858). Его ученик Н. А. Северцов (1827—1885) успешно развивал идеи своего учителя в работах, посвященных экологии наземных позвоночных европейской части России и зоогеографии Туркестана. А. О. Ковалевский (1840—1901) и И. И. Мечников (1845—1916) стали родоначальниками эволюцион-

ной эмбриологии. Вместе с С. А. Усовым (1827 — 1885), Я. А. Борзенковым (1825 — 1887) и А. П. Богдановым (1834 — 1896) они были активными сторонниками дарвинизма. Под влиянием идей Ч. Дарвина в России В. А. Ковалевским (1842 — 1883) было создано эволюционное направление в палеонтологии.

Велика роль русских ученых в изучении фауны и систематики рыб (Л. С. Берг, 1876 — 1950), амфибий и рептилий (П. В. Терентьев, 1903 — 1970; И. С. Даревский), птиц (М. А. Мензбир, 1855 — 1935; П. П. Сушкин, 1868 — 1928; Г. П. Дементьев, 1898 — 1969), млекопитающих (С. И. Огнев, 1886 — 1951; В. Г. Гептнер, 1901 — 1975).

Общие вопросы экологии животных, преимущественно позвоночных, успешно разрабатывали профессора Д. Н. Кашкаров (1878 — 1941), В. В. Станчинский (1882 — 1942), академики С. С. Шварц (1919 — 1976), В. Е. Соколов (1930 — 1998), И. А. Шилов (1912 — 2001), профессора А. И. Иванов (1902 — 1987), Н. П. Наумов (1902 — 1987), А. Г. Банников (1915 — 1987), В. Р. Дольник, С. П. Наумов (1905 — 1982), А. В. Михеев (1907 — 1999). Ими созданы крупные монографии, посвященные отдельным группам позвоночных, и вузовские учебники. Наряду с этим следует отметить обширный цикл исследований профессоров Московского университета Б. М. Житкова (1872 — 1943), А. Н. Формозова (1899 — 1973) и Г. В. Никольского (1910 — 1977) по экологии рыб, птиц и млекопитающих. Особое внимание эти ученые уделяли промысловым животным и видам, имеющим эпизоотологическое значение.

Академик Е. Н. Павловский (1884 — 1965) разработал теорию природно-очаговых инфекционных болезней человека и домашних животных и заложил научные основы борьбы с носителями и переносчиками этих болезней.

Наконец, укажем на блестящие исследования по сравнительной анатомии и филогении академика И. И. Шмальгаузена (1884 — 1963), его учителя академика А. Н. Северцова (1866 — 1936) и профессора Б. С. Матвеева (1889 — 1973), на исследования высшей нервной деятельности позвоночных школой профессора Л. В. Крушинского (1911 — 1984). Их общебиологические идеи успешно развиваются в настоящее время многочисленными последователями и учениками.

# ТИП ХОРДОВЫЕ (CHORDATA)

---

## Общая характеристика

Тип Хордовые объединяет животных, различных по внешнему виду, образу жизни и условиям обитания. Представители хордовых встречаются во всех основных средах жизни: в воде, на поверхности суши, в толще почвы и, наконец, в воздухе. Географически они распространены по всему земному шару. Общее число современных видов хордовых более 40 тыс.

В тип Хордовые входят *бесчерепные* (ланцетники), *круглоротые* (миноги и миксины), *рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие*. К хордовым, как показали блестящие исследования А. О. Ковалевского, относится и своеобразная группа морских, в значительной мере сидячих, животных — *оболочников* (аппендикулярии, асцидии, сальпы). Некоторые признаки сходства с хордовыми обнаруживает немногочисленная группа морских животных — *Кишечнодышащие* (Enteropneusta), которых иногда также включают в тип Хордовые.

Несмотря на исключительное разнообразие хордовых, все они обладают рядом общих черт строения и развития. Основные из них таковы:

1. У всех хордовых имеется внутренний *осевой скелет*, первоначально возникающий в виде *спинной струны*, или *хорды*. Хорда представляет собой упругий нечленистый тяж, эмбрионально развивающийся путем отщуривания от спинной стенки зародышевой кишки: хорда имеет энтодермальное происхождение.

Последующая судьба хорды различна. Пожизненно она сохраняется только у низших хордовых (за исключением асцидий и сальп). У большинства представителей хорда в той или иной мере редуцируется в связи с развитием позвоночного столба. У высших хордовых она является эмбриональным органом и у взрослых животных в той или иной мере вытесняется позвонками, в связи с этим осевой скелет из сплошного нечленистого тяжа становится сегментированным. Позвоночник, как и все другие скелетные образования (кроме хорды), имеет мезодермальное происхождение и формируется из соединительнотканного чехла, окружающего хорду и нервную трубку.

2. Над осевым скелетом располагается *центральная нервная система*, представленная полой трубкой. Полость нервной трубки

носит название *невроцеля*. Трубчатое строение центральной нервной системы характерно практически для всех хордовых. Исключение составляют лишь взрослые оболочники.

Почти у всех хордовых передний отдел нервной трубки разрастается и образует головной мозг. Внутренняя полость сохраняется в этом случае в виде желудочков головного мозга.

Эмбрионально нервная трубка развивается из спинной части эктодермального зачатка.

3. *Передний (глоточный) отдел пищеварительной трубки сообщается с наружной средой двумя рядами отверстий*, получивших название *висцеральных щелей*. У низших форм на их стенках располагаются жабры. Жаберные щели пожизненно сохраняются только у низших водных хордовых. У остальных они появляются лишь как эмбриональные образования, функционирующие на некоторых стадиях развития или не функционирующие вовсе.

Наряду с указанными тремя основными особенностями хордовых необходимо назвать также следующие характерные черты их организации, которые, однако, кроме хордовых имеются и у представителей некоторых других типов.

Хордовые, как и иглокожие, имеют *вторичный рот*. Эмбрионально он образуется путем прорыва стенки гастролы на конце, противоположном гастропору. На месте же зарастающего гастропора формируется анальное отверстие.

*Полость тела у хордовых вторичная (целом)*. Этот признак сближает хордовых с иглокожими и кольчатыми червями.

*Метамерное расположение* многих органов особенно четко выражено у зародышей и низших хордовых. У высших их представителей в связи с общим усложнением строения метамерия выражена слабо.

Хордовым свойственна *двусторонняя (билатеральная) симметрия* тела. Как известно, этим признаком кроме хордовых обладают многие группы беспозвоночных животных.

Эволюционно представители разных классов хордовых характеризуются морфофизиологической преемственностью во всех системах органов, прослеживающейся в изменении гомологичных органов.

Особенности организации хордовых представляет большой интерес для биологов. Их эволюция складывалась в общей картине исторического развития царства животных.

В поступательной морфологической эволюции хордовых на каждом историческом этапе происходило чередование крупных прогрессивных изменений с многообразными частными приспособлениями.

Изначальный облик хордового сформировался в водной среде. Современные первично-водные ходовые (бепчерепные, круглоротые, рыбы, амфибии) во многом сохранили исходный план строения. Освоение хордовыми наземно-воздушной среды обитания принципиально изменило черты их морфофункциональной организации. В этой среде сложились такие наземные группы, как пресмыкаю-



щиеся, птицы и млекопитающие. Водная среда была освоена представителями различных групп наземных позвоночных вторично, но уже на ином, более высоком уровне организации.

Изучение морфологической эволюции позвоночных позволяет лучше понять эволюцию, особенности организации и биологическую природу человека.

Тип Хордовые (Chordata) подразделяется на подтипы: Бесчерепные (Acrania), Оболочники (Tunicata), Позвоночные, или Черепные (Vertebrata, или Craniata).

## ПОДТИП I. БЕСЧЕРЕПНЫЕ (ACRANIA)

Подтип Бесчерепные включает один класс *Головохордовые* (Cephalochordata). В этом классе один отряд — *Ланцетникообразные* (Amphioxiformes) с одним семейством *Ланцетниковые* и тремя подсемействами: *Обыкновенные ланцетники* (Branchiostomidae), *Эпигонихты* (Epigonichtys) и *Амфиоксиды* (Amphioxidae).

Бесчерепные — немногочисленная группа (примерно 30 видов) наиболее примитивных исключительно морских хордовых животных. Они распространены в умеренных и теплых морях Атлантического, Индийского и Тихого океанов. Встречаются в Черном и Японском морях. Предпочитают температуру воды +17 ... +30 °С при солёности 20 — 30 ‰.

Ланцетники-бранхиостомы и эпигонихты живут в прибрежных мелководных участках морей, зарывшись задним концом тела в субстрат дна. Грунт предпочитают песчаный. Потрясенный прикосновением или светом ланцетник быстро выскакивает из убежища и, проплыв немного, зарывается вновь. Ланцетники-амфиоксиды встречаются в планктоне открытых частей океанов.

Питаются ланцетники диатомовыми водорослями, детритом, зоопланктоном. Размножаются в теплое время года, например в Черном море — с конца мая до начала августа. Оплодотворение у них наружное: половые продукты одновременно выбрасываются самками и самцами в воду.

Ланцетник — популярный объект исследований зоологов, что объясняется особенностями его строения. Все основные признаки типа Хордовые сохраняются у него пожизненно. Изучение строения ланцетника важно для понимания принципов организации хордовых, происхождения и формирования позвоночных животных в процессе эволюции. Считают, что особенности строения предков позвоночных были близки к таковым у ланцетника.

Рассмотрим организацию Бесчерепных на примере обитающего в Черном море *европейского ланцетника* (*Branchiostoma lanceolatum*).

## Организация бесчерепных (на примере ланцетника)

**Внешний вид.** Ланцетник — полупрозрачное животное с телом рыбообразной формы, сжатым с боков, длиной 5—8 см. По спинной стороне тянется складка — спинной плавник. Продолжаясь на хвостовой отдел, она образует ланцетовидный хвостовой плавник. По бокам снизу в передней части тела располагаются две метаплевральные складки. Срастаясь, они ограничивают *атриальную*, или *околожаберную*, полость и тянутся назад до атриального отверстия. На передней части тела снизу располагается большая предротовая воронка, окруженная 10—20 парами щупалец. Этим углублением (предротовой воронкой) начинается пищеварительный тракт (рис. 1). Ланцетник был впервые описан П. С. Палласом в 1774 г.

**Кожные покровы.** Кожные покровы ланцетника состоят из двух слоев: наружного — *эпидермиса* и внутреннего — *кутиса*. Эпидермис у ланцетника однослойный и прикрыт снаружи тонким слоем кутикулы. Клетки эпидермиса цилиндрические. Среди них находятся бокаловидные железистые клетки, некоторые клетки имеют чувствующие волоски. Кутис выражен слабо и представлен студенистой рыхлой соединительной тканью.

**Мускулатура.** Мускулатура метамерна и слабодифференцирована, обеспечивает лишь несложные движения животного при плавании и зарывании в песок. Она распределена по телу неравномерно: ее большая часть находится на спинной стороне и в хвостовой области. Мышечный слой состоит из продольных тяжей, разделенных на сегменты — *миомеры*. Миомеры отграничены друг от друга соединительнотканными прослойками — *миосептами*, создающими опору мышечным волокнам. Последние изогнуты под острыми углами, вершины которых направлены к переднему концу тела. В этой связи миомеры представляют собой как бы вложенные друг в друга конусы. Миомеры левой и правой сторон тела расположены асим-

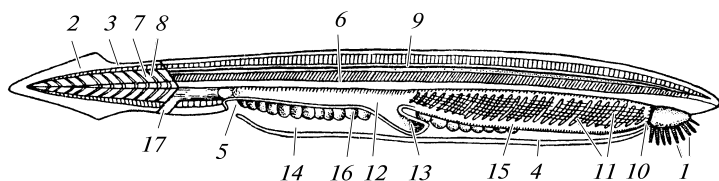
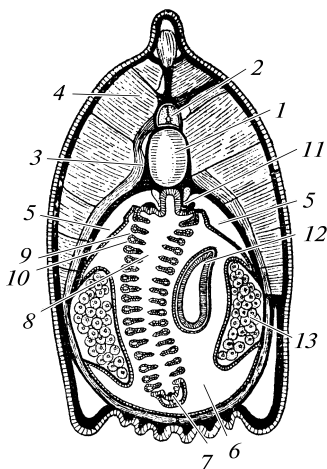


Рис. 1. Схема продольного разреза тела ланцетника:

1 — предротовое отверстие, окруженное щупальцами; 2 — хвостовой плавник; 3 — спинной плавник; 4 — метаплевральная складка; 5 — атриальное отверстие; 6 — хорда; 7 — миомер (показан только в хвостовой области); 8 — миосепта; 9 — нервная трубка; 10 — парус; 11 — жаберные щели; 12 — кишка; 13 — печеночный вырост кишечника; 14 — околожаберная полость; 15 — эндостиль; 16 — половые железы; 17 — анальное отверстие

Рис. 2. Поперечный разрез тела ланцетника в области глотки:

1 — хорда; 2 — нервная трубка; 3 — соединительнотканная оболочка; 4 — миомер; 5 — целом; 6 — околожаберная полость; 7 — эндостиль; 8 — полость глотки; 9 — жаберное отверстие; 10 — межжаберная перегородка; 11 — нефридий; 12 — печеночный вырост кишечника; 13 — половая железа



метрично: против цельного миомера одной стороны располагаются две половинки смежных миомеров противоположной стороны. Такая позиция мышечных сегментов облегчает при плавании изгибание тела в горизонтальной плоскости. Мышечный слой, расположенный на брюшной стороне тела (точнее, на передних двух третях ее), плоский и тонкий.

**Скелет.** Скелет представлен *хордой*, расположенной по продольной оси тела. Вокруг хорды лежит толстый соединительнотканый слой, который окружает и лежащую над хордой нервную трубку (рис. 2). Отростки этого футляра связаны с миосептами и с подкожной соединительной тканью.

В области жаберных щелей располагается сложная сеть опорных перекладин из волокнистого бесклеточного вещества. Опорой для непарных плавников служат стержни плотной студенистой ткани; сходные образования составляют скелет предротовой воронки и щупалец.

**Нервная система.** *Центральная нервная система* представлена дорсально расположенной продольной *нервной трубкой*. Внутреннюю полость ее называют *невроцелем*. Края трубки на спинной стороне не срастаются, здесь невроцель имеет узкую щель. На переднем конце нервной трубки невроцель несколько расширяется. Предполагают, что это расширение соответствует третьему желудочку головного мозга позвоночных. Разрушение переднего отдела нервной трубки вызывает расстройство координации движений.

На ранних стадиях развития ланцетника полость нервной трубки сообщается с наружной средой посредством отверстия, именуемого *невропором*. У взрослых особей на месте невропора, на передне-верхней поверхности головы, остается углубление, называемое *обонятельной ямкой*.

Вдоль всей нервной трубки, по краям невроцеля, располагаются светочувствительные образования — *глазки Гессе*. Каждый из них состоит из двух клеток: светочувствительной светлой и пигментной темной. В итоге весь мозг ланцетника оказывается светочувствительным.

*Периферическая нервная система* представлена нервами,ходящими от нервной трубки. При этом на один мышечный сегмент приходится две пары нервов — спинная и брюшная. Спинные нервы в функциональном отношении являются смешанными — двигательными-чувствующими, брюшные же — чисто двигательными. Спинные и брюшные ветви нервов у ланцетника, в отличие от подавляющего большинства позвоночных, не связаны между собой. Это позволяет предполагать отсутствие рефлекторных дуг, которые характерны для нервной системы позвоночных.

**Органы чувств.** У ланцетника примитивные органы чувств. Световые раздражения воспринимаются *глазками Гессе*. *Обонятельная ямка*, видимо, воспринимает химические свойства воды. По всему телу в эпидермисе разбросаны *чувствующие клетки*, воспринимающие волновые раздражения.

**Питание и дыхание.** Питание и дыхание в значительной мере пассивные. Ланцетники кормятся взвешенными в воде мелкими животными и растительными организмами. Щупальца, расположенные по краю предротовой воронки, взмучивают детрит (см. рис. 1), а мерцательный эпителий, выстилающий ротовую воронку изнутри, направляет поток воды с пищей к ротовому отверстию. В глубине воронки расположен *рот*. Он окружен направляющими складками — *парусом*. Объемистая *глотка* прободена многочисленными (около 100 пар) косо расположенными жаберными щелями. Последние открываются не наружу, а в *атриальную*, или *околожаберную*, *полость*. Атриальная полость ограничена сросшимися *метаплевральными складками*. Только у своего заднего края складки не срастаются, и здесь образуется отверстие, именуемое *атриопором*. Таким образом, вода из глотки через жаберные щели поступает в атриальную полость и из нее через атриопор в наружную среду. Околожаберная полость обеспечивает защиту дыхательного аппарата от засорения частичками грунта, что очень важно для ланцетников, которые большую часть времени проводят зарывшись в песок. Есть мнение, что дыхание осуществляется и через кожу.

По средней линии брюшной стороны глотки тянется желобок, или борозда, — *эндостиль*. Он выстлан железистыми и мерцательными клетками. У ротового отверстия эта борозда раздваивается и двумя мерцательными полосками поднимается на спинную сторону глотки. Здесь они объединяются в *наджаберную бороздку*, которая тянется назад до кишечника. Функция эндостиля заключается в следующем. Железистые клетки выделяют слизь, которая обволакивает пищевые частицы, осаждающиеся из воды на эндостиль. Движение ресничек

эндостилия создает ток воды, который увлекает слизь и пищевые комочки вперед к ротовому отверстию. У ротового отверстия пищевая масса поднимается вверх и по наджаберной борозде транспортируется в кишечник. Кроме того, считают, что складки жаберных щелей тоже участвуют в движении пищи.

Кишечник прямой и не подразделен на отделы. От брюшной стороны передней части кишки отходит полый слепой вырост, именуемый *печеночным*, так как он гомологичен печени позвоночных животных.

**Кровеносная система.** Кровеносная система ланцетника замкнутая, она примитивна и представлена артериальными и венозными сосудами (рис. 3). В отличие от позвоночных сердца у ланцетника нет.

**Артериальная система.** Под глоткой тянется сократимая *брюшная аорта*. В обе стороны от нее отходят парные *жаберные артерии*, проходящие в перегородках между жаберными щелями. Жаберные артерии тонкостенные, над спинной стороной глотки они впадают в парные наджаберные сосуды, или *корни спинной аорты*, принося окисленную кровь. На уровне заднего конца глотки они сливаются и образуют основной артериальный ствол — *спинную аорту*, которая, располагаясь под хордой, идет вдоль тела до его заднего конца. На своем пути спинная аорта распадается на сосуды, идущие к внутренним органам. Вперед от корней аорты отходят *сонные артерии*, снабжающие кровью головной отдел тела.

**Венозная система.** От переднего конца тела кровь собирается в парные *яремные* (или *передние кардинальные*) *вены*, несущие кровь назад. От заднего конца тела кровь выносятся парными *задними кардинальными венами*; по ним кровь течет вперед. Позади глотки передние и задние кардинальные вены соответствующих сторон сливаются и образуют два (левый и правый) широких тонкостенных *кювьеровых протока*. Из кювьеровых протоков кровь изливается в *венозный синус*, откуда берет начало брюшная аорта. Венозная кровь от внутренних органов собирается в *подкишечную вену*, которая, до-

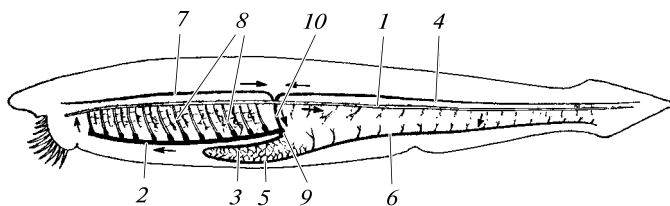


Рис. 3. Схема кровообращения ланцетника:

- 1 — спинная аорта; 2 — брюшная аорта; 3 — печеночная вена; 4 — задняя кардинальная вена; 5 — воротная вена печеночного выроста; 6 — подкишечная вена; 7 — передняя кардинальная вена; 8 — жаберные артерии; 9 — венозный синус; 10 — кювьеров проток

стигнув печеночного выроста, распадается в нем на сеть капилляров, образуя воротную систему печеночного выроста. Далее кровь течет по *печеночной вене*, впадающей в *венозный синус*.

В связи с отсутствием у ланцетника сердца ток крови обусловлен пульсацией брюшной аорты и нижних частей жаберных сосудов («жаберные сердца»). Кровь бесцветна: она не содержит ни форменных элементов, ни пигмента.

**Выделительная система.** Выделительная система представлена многочисленными (до 90 пар) *нефридиями*, расположенными в области глотки. Один конец нефридиальной трубочки имеет ряд отверстий, сообщающих ее с полостью тела — *целомом*, которая у ланцетника тянется над глоточной областью в виде парных продольных каналов. Отверстия — *нефростомы* — одеты булавовидными клетками — *соленоцитами*. Соленоцит имеет внутри тонкий канал с включенным в него мерцательным волоском. В толще стенок полости тела в непосредственной близости от нефридиальных трубочек находится густая сеть кровеносных капилляров, через которые в целом, видимо, происходит фильтрация жидкостей, содержащие продукты обмена. Другой конец нефридиальной трубочки открывается в атриальную полость, куда и поступают продукты выделения и через атриопор выбрасываются наружу.

Выделительная система ланцетника очень близка к выделительной системе некоторых кольчатых червей.

**Репродуктивная система.** Ланцетники — раздельнополые животные. Их половые железы характеризуются многочисленностью и посегментным расположением. Они лежат в целоме и вдаются в атриальную полость в виде двух рядов округлых (*яичники*) или слегка вытянутых (*семенники*) тел — около 25 пар. Созревшие половые продукты через временно возникающие половые протоки выделяются в околожаберную полость, а затем через атриопор выносятся наружу. Оплодотворение у ланцетников наружное, яйца мелкие (диаметр — 0,1 мм), бедные желтком.

Рассмотрим развитие ланцетника подробнее.

**Развитие.** Развитие ланцетника впервые было изучено А. О. Ковалевским (1867). Вопрос этот имеет большой интерес, так как анализ стадий развития примитивнейшего из современных хордовых животных дает некоторые основания для суждения о ранних этапах филогении хордовых, упрощенную схематическую картину их эмбрионального развития.

На рис. 4 и 5 изображены последовательные стадии эмбрионального развития ланцетника вплоть до формирования личинки.

Дробление оплодотворенного яйца полное и почти равномерное: при образовании *бластулы* видно, что на ее нижней стороне, соответствующей вегетативной («растительной») части яйца, клетки крупнее, чем на верхней. В силу этого внутренний слой следующей затем стадии *гастролы* представлен более крупными клетками.

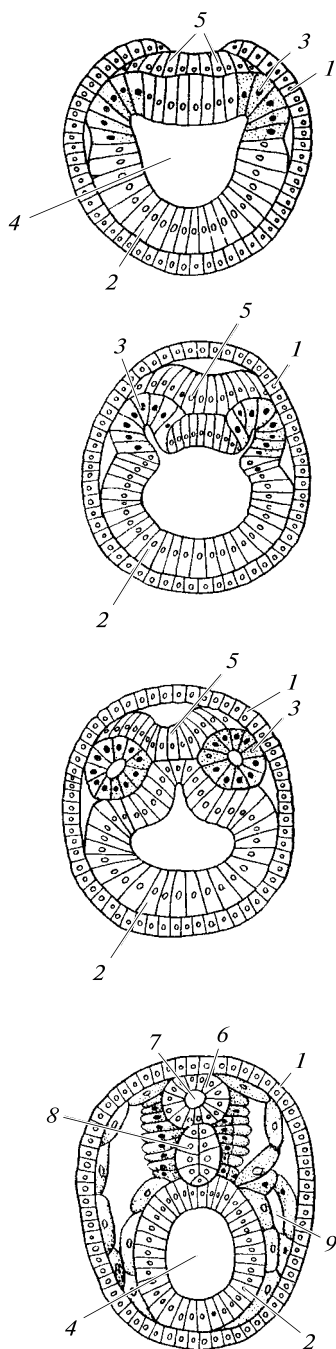
Дробление происходит очень быстро. В эктодерме верхней стороны зародыша обособляется нервная *пластинка*, края которой свертываются, а затем и смыкаются. Возникающая таким путем нервная трубка некоторое время сохраняет на переднем конце (через *невропор*) сообщение с внешней средой, а на заднем конце (через *нервно-кишечный канал*) — с полостью гастролы, т. е. с первичной кишкой. В дальнейшем нервно-кишечный канал исчезает вовсе, а на месте невратора остается обонятельная ямка.

Одновременно происходит дифференцировка энтодермы. На спинной стороне первичной кишки появляется продольное выпячивание. В последующем оно отделяется и превращается в плотный тяж — *хорду*.

Примерно в это же время по бокам от зачатка хорды появляются два ряда симметрично расположенных выпячиваний первичной кишки. По мере разрастания они отделяются от нее и образуют парный ряд зачатков *мезодермы* — метамерно расположенных *целомических мешков*. При дальнейшем развитии каждый целомический мешок делится на два отдела: верхний — *сомит* и нижний — *боковую пластинку*. Впоследствии полости сомитов не сливаются между собой, а исчезают; полости же боковых пластинок, сливаясь между собой, образуют вторичную полость тела, или *целом*.

Рис. 4. Эмбриональное развитие ланцетника (поперечные разрезы через четыре последовательные стадии развития зародыша):

1 — эктодерма; 2 — энтодерма; 3 — мезодерма; 4 — полость кишечника; 5 — нервная пластинка; 6 — нервная трубка; 7 — неврощель; 8 — хорда; 9 — вторичная полость тела



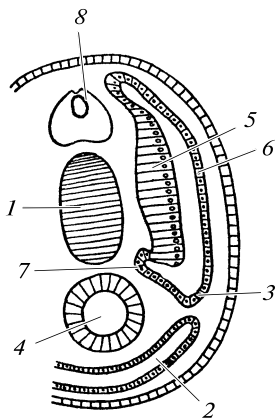


Рис. 5. Поперечный разрез через личинку ланцетника:

1 — хорда; 2 — вторичная полость тела; 3 — гонотом; 4 — кишка; 5 — миотом; 6 — кожный листок; 7 — склеротом; 8 — нервная трубка

При дальнейшей дифференцировке сомита возникают следующие зачатки: 1) *склеротом* (нижняя внутренняя часть сомита) дает начало клеткам, образующим соединительнотканное влагалище хорды и нервной трубки, опорные лучи в плавниках и, видимо, миосепты; 2) *миотом* (часть сомита, прилегающая к хорде) формирует туловищную мускулатуру; 3) *кожный листок* (верхняя и наружная часть сомита) образует соединительнотканную часть кожи, т. е. кутис (см. рис. 5).

Из боковой пластинки развиваются *брюшина*, *брыжейки* (в которых в виде продольных каналов возникают основные кровеносные сосуды), *мускулатура кишечника*. Нефридиальные каналцы развиваются в виде пальцевидных выпячиваний стенок вторичной полости тела. Гонады развиваются как выпячивания той части стенок полости тела, которая соответствует месту разделения сомита и боковой пластинки — *гонотому*.

Рот образуется путем выпячивания первичной кишки на конце, противоположном гастропору (первичному рту), и встречного выпячивания эктодермы. В месте встречи этих образований возникает прорыв. Закладка рта и жаберных щелей происходит асимметрично. Ротовое отверстие закладывается на нижней левой стороне зародыша. Левые жаберные щели (их 14) первоначально возникают на брюшной стороне, а затем перемещаются на правую сторону зародыша. Затем здесь появляется еще один ряд щелей (их 8), расположенных выше упомянутых ранее 14 щелей. Впоследствии нижний ряд щелей смещается на брюшную сторону и лишь после этого — на левую сторону тела. Число их при этом сокращается с 14 до 8. Число жаберных щелей с обеих сторон затем резко возрастает. Впоследствии рот смещается на брюшную сторону.

*Атриальная полость* возникает первоначально в виде желобка на нижней поверхности тела. Формирующие этот желобок *металлебральные складки* растут навстречу друг другу и, смыкаясь, об-



разуют полость, открывающуюся наружу лишь в задней своей части, где упомянутые складки не срастаются. В целом личиночное развитие ланцетника длится около трех месяцев.

## Предки и систематика бесчерепных

Палеонтология не располагает материалами о предках современных бесчерепных. О происхождении этой группы приходится судить по сравнительно-анатомическим и эмбриологическим данным. Согласно А. Н. Северцову, предки бесчерепных были свободно плавающими, двусторонне-симметричными животными. У них не было атриальной полости, хорда не доходила до головного конца тела. Жаберных щелей было меньше (17—20), и располагались они, видимо, симметрично. Эта группа дала начало двум ветвям. Одна сохранила свободноплавающий образ жизни и привела к позвоночным. Другая приспособилась к малоподвижному, придонному или роющему образу жизни. Наблюдаемая на известных стадиях онтогенеза современных бесчерепных асимметрия в расположении жаберных щелей, возможно, и есть отголосок того этапа филогенеза, когда предки *Ascapia* были придонными животными, лежавшими на дне на одном боку. Жаберные щели их были смещены на верхнюю сторону.

В последующем некоторые бесчерепные перешли к жизни в грунте дна, в связи с чем в качестве приспособительного образования, защищающего жаберные щели от засорения твердыми частицами, у них развились метаплевральные складки и околожаберная (атриальная) полость. Таковы ныне обыкновенные ланцетники и эпигонихты. Другая же часть осталась жить в толще воды, став частью планктона (амфиоксиды).

В настоящее время учеными высказана и иная точка зрения на происхождение бесчерепных. Предполагают, что ланцетники — это неотенические формы некогда существовавших прикрепленных к дну животных (возможно, близких к оболочникам), которые приобрели возможность размножения в личиночной стадии.

Как уже было сказано ранее, подтип Бесчерепные содержит один класс — *Головохордовые* (Cephalochordata), один отряд — *Ланцетникообразные* (Amphioxiformes) и, по мнению современных систематиков, одно семейство — *Ланцетниковые* (Branchiostomidae), включающее примерно 30 видов. Некоторые зоологи разделяют их на три подсемейства, рассматриваемые ниже.

*Обыкновенные ланцетники* (Branchiostoma), на примере которых описан подтип, характеризуются симметричным строением. Половые железы у них парные, метаплевральные складки одинаковой длины. Длина их тела до 8 см. Известно около 20 видов.

*Ланцетники эпигонихты* (Epigonichtys) мельче, длина тела до 5 см. У них проявляются некоторые черты асимметричного строения:

половые железы находятся только на правой стороне тела, правая метаплевральная складка длиннее левой. Известно 6 видов.

*Ланцетники амфиоксиды* (Amphioxidae) характеризуются некоторыми чертами личиночного строения: атриальной полости у них нет, рот смещен на левую сторону и почти лишен щупалец. Длина их тела до 16 мм. В отличие от других ланцетников они ведут не бентосный, а планктонный образ жизни. Допускают, что они являются личинками эпигонихтов.

В некоторых районах ланцетники многочисленны. У побережья Юго-Восточной Азии местами развита добыча ланцетников путем промывания на ситах песка, взятого с поверхности дна. В целом же они имеют значение в морских биоценозах, включаясь в пищевые связи животных, обитающих в бентосе и в планктоне.

## ПОДТИП II. ЛИЧИНОЧНО-ХОРДОВЫЕ (UROCHORDATA), ИЛИ ОБОЛОЧНИКИ (TUNICATA)

### Общая характеристика

Подтип включает пять классов: *Асцидии*, *Огнетелки*, *Сальпы*, *Бочоночники*, *Аппендикулярии*.

Сравнительно многочисленная (около 1 500 видов) группа исключительно морских животных, резко отличных от других хордовых тем, что во взрослом состоянии у большинства представителей отсутствуют хорда и нервная трубка. В личиночном возрасте все основные признаки типа у оболочников хорошо выражены.

Многие виды оболочников ведут прикрепленный образ жизни, обитая на дне одиночно или колониально; есть и свободноплавающие виды, населяющие пелагические части тропических и субтропических морей. Велико вертикальное распространение: от поверхностных слоев воды до глубины более 5 тыс. м. В пределах России отсутствуют в Каспийском и Азовском морях. Всего в территориальных водах России обитает около 150 видов.

Форма тела оболочников мешковидная или бочонкообразная. Снаружи тело одето особой, у многих видов толстой оболочкой — *туникой*, имеющей студенистую или хрящеватую консистенцию. Туника возникла, видимо, в связи с переходом к сидячему образу жизни и имеет защитное значение. Приспособлением оболочников к таким условиям существования является, вероятно, и способность размножаться не только половым, но и бесполом путем — почкованием. Оболочники гермафродиты.

Более подробно особенности организации оболочников рассматриваются далее на примере одиночной асцидии, так как изучение

ее онтогенеза интересно для установления возможных филогенетических связей хордовых.

### КЛАСС АСЦИДИИ (ASCIDIAE)

К классу Асцидии принадлежит большинство (около 1 000 видов), оболочников, представленных сидячими как одиночными, так и колониальными формами. Некоторые колониальные асцидии ведут свободноплавающий образ жизни.

Взрослая одиночная асцидия внешне похожа на двугорлую банку. Основанием тела (так называемой подошвой) она прикреплена к выступам дна. На верхней части тела расположен трубкообразный вырост с отверстием — *ротовым сифоном*, ведущим в огромную мешковидную глотку (рис. 6). Другое отверстие расположено ниже сбоку — это *клоакальный сифон*. Глотка пронизана большим числом мелких отверстий — жаберных щелей, или стигм, через которые циркулирует вода. На дне глотки находится отверстие, ведущее в короткий пищевод. Он переходит в мешковидный желудок. Короткая кишка открывается в атриальную полость, которая сообщается с наружной средой через *атрионор* — отверстие, расположенное на клоакальном сифоне.

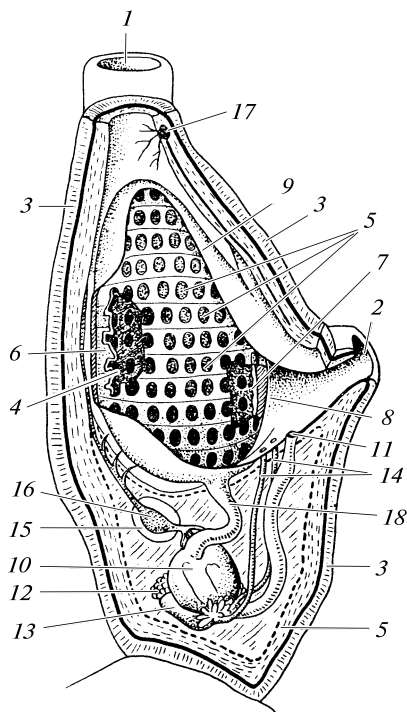


Рис. 6. Вскрытая одиночная асцидия:

1 — ротовой сифон; 2 — клоакальный сифон; 3 — туника; 4 — полость глотки; 5 — жаберные щели; 6 — эндостиль; 7 — спинная борозда; 8 — околожаберная полость; 9 — стенка околожаберной полости; 10 — желудок; 11 — анальное отверстие; 12 — семенник; 13 — яичник; 14 — протоки половых желез; 15 — околосердечная сумка; 16 — сердце; 17 — нервный узел; 18 — пищевод

Питание пассивное. Как и у ланцетников, есть эндостиль. Пищевые частицы, попавшие с водой в глотку, осаждаются на нем.

Эндостиль начинается на дне глотки и по ее брюшной стороне поднимается вверх к ротовому отверстию. Здесь он раздваивается, образуя окологлоточное кольцо, и переходит в тянущийся по другой стороне глотки спинную бороздку. Пищевые комочки перегоняются реснитчатыми клетками эндостыля вверх к окологлоточному кольцу, откуда они по спинному выросту спускаются к пищеводу. Есть желудок, короткая кишка открывается в атриальную полость вблизи клоакального сифона.

Кровеносная система незамкнутая, лакунарная.

Нервная система состоит из лишенного внутренней полости ганглия, расположенного между ротовым и клоакальным сифонами. Органов чувств нет.

**Размножение и развитие.** Асцидии — гермафродиты: в теле одной особи есть и яичник, и семенник. При бесполом размножении на брюшной стороне тела материнской особи появляется колбовидное выпячивание — почкородный столон. Почка вскоре обособляется и превращается в сидячую форму: у колониальных асцидий почка остается на столоне и сама начинает размножаться почкованием. В почках формируются все органы материнской формы.

Половое размножение асцидии благодаря исследованиям А. О. Ковалевского (1866) стало основой для понимания филогенетических связей оболочников с другими хордовыми. Из оплодотворенного яйца быстро формируется свободноплавающая личинка (рис. 7). Внешне она слегка напоминает головастика: ее «голова» содержит все органы, а хвост позволяет быстро перемещаться. В хвосте кроме мускулатуры и плавниковой складки закладываются хорда и нервная трубка. Жизнь личинки коротка по времени (не более суток), вскоре она прикрепляется двумя выростами головы к субстрату и подвергается регрессивному метаморфозу. Хорда исчезает. Уменьшаются в размерах, а затем исчезают нервная трубка, светочувствительный глазок и мозговой пузырек. Остается лишь задняя утолщенная часть пу-

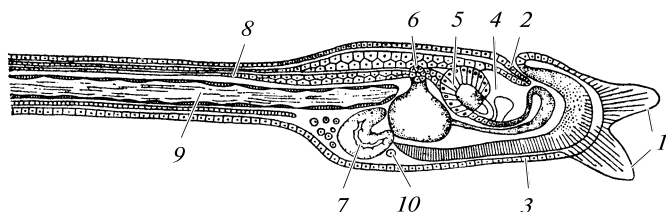


Рис. 7. Строение личинки асцидии:

1 — сосочки прикрепления; 2 — рот; 3 — эндостиль; 4 — мозговой пузырек; 5 — глазок; 6 — клоакальное отверстие; 7 — кишечник; 8 — нервная система; 9 — хорда; 10 — сердце

зырька, которая образует ганглий, упомянутый при описании взрослой асцидии. Глотка разрастается, число жаберных отверстий резко увеличивается. Ротовое и анальное отверстия перемещаются вверх. Тело принимает типичный для взрослой особи мешковидный облик. На поверхности тела быстро формируется туника.

Филогения оболочников еще во многом неясна. Основываясь на классических работах А. О. Ковалевского (1840 — 1901) о развитии асцидий и на филогенетических исследованиях А. Н. Северцова (1866 — 1936), полагают, что оболочники и другие хордовые имели общих предков. Видимо, предки оболочников были свободноплавающими животными, передвигающимися в воде при помощи длинного хвостового плавника. Они имели развитую нервную трубку с расширенным мозговым пузырем на переднем конце, органы чувств в виде слухового пузырька и пигментированного глазка, хорошо развитую хорду. Позднее они перешли к сидячему образу жизни, и строение всех систем (нервной и органов чувств, хорды, мускулатуры) значительно упростилось. Прогрессивно развились приспособления, связанные с сидячим образом жизни: толстая туника — надежная защита для внутренних органов, сложный жаберный аппарат, эндостиль, размножение не только половым путем, но и (у большинства) почкованием.

Таким образом, с изменением условий и образа жизни изменилась и общая организация оболочников. Онтогенез асцидий наглядно указывает на взаимосвязь условий жизни и их строения на разных стадиях развития.

## **ПОДТИП III. ПОЗВОНОЧНЫЕ (VERTEBRATA), ИЛИ ЧЕРЕПНЫЕ (CRANIATA)**

### **Общая характеристика**

Позвоночные — высший подтип Хордовые. По сравнению с бесчерепными и оболочниками они характеризуются более высоким уровнем морфофизиологической организации. Среди позвоночных нет видов, ведущих сидячий (прикрепленный) образ жизни. Они широко перемещаются в пространстве, активно разыскивая и захватывая пищу, находя для размножения особей другого пола, спасаясь от преследования врагов.

Активные перемещения обеспечивают позвоночным животным возможность смены мест обитания в зависимости от изменений условий существования и потребностей на разных этапах их жизненного цикла, например при развитии, половом созревании, размножении, зимовках и т. д. Указанные общебиологические черты позвоночных

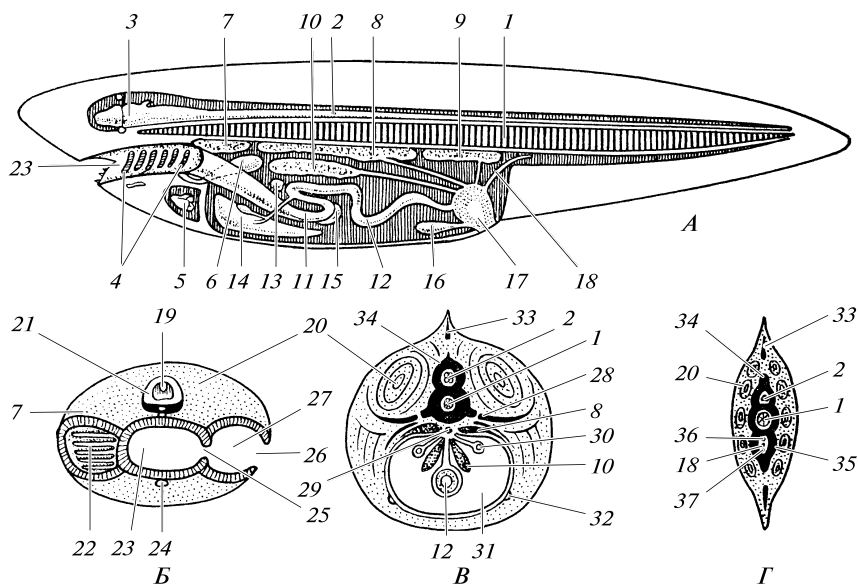


Рис. 8. Схема строения позвоночного:

*А* — продольный разрез; поперечные разрезы головы (*Б*), туловища (*В*) и хвостового отдела (*Г*); 1 — хорда; 2 — спинной мозг; 3 — головной мозг; 4 — жаберные щели; 5 — сердце; 6 — легкое; 7 — головная почка, или пронефрос; 8 — туловищная почка, или мезонефрос; 9 — тазовая почка, или метанефрос; 10 — половая железа; 11 — желудок; 12 — кишка; 13 — поджелудочная железа; 14 — печень; 15 — селезенка; 16 — мочевой пузырь; 17 — клоака; 18 — постанальная кишка; 19 — головной мозг; 20 — мышцы; 21 — черепная коробка; 22 — жаберные лепестки; 23 — ротоглотка; 24 — брюшная аорта; 25 — внутреннее жаберное отверстие; 26 — наружное жаберное отверстие; 27 — жаберный мешок; 28 — правая задняя кардинальная вена; 29 — спинная аорта; 30 — проток головной почки; 31 — вторичная полость тела, или целом; 32 — правая боковая вена; 33 — плавниковый луч; 34 — верхняя дуга позвонка; 35 — нижняя дуга позвонка; 36 — хвостовая артерия; 37 — хвостовая вена

прямо связаны с особенностями их морфофизиологической организации.

Нервная система позвоночных значительно более дифференцирована, чем у низших хордовых. У всех животных этого подтипа развит *головной мозг*, функционирование которого обуславливает высшую нервную деятельность — основу приспособительного поведения. Для позвоночных характерно наличие разнообразных и сложно устроенных органов чувств, обеспечивающих связь между организмом и внешней средой.

С развитием головного мозга и органов чувств связано возникновение *череп*, служащего надежным защитным футляром для этих крайне нежных и важных органов. В качестве осевого скелета взамен

хорды у подавляющего большинства животных формируется более совершенное и прочное образование — *позвоночный столб*, который выполняет роль не только опорного стержня тела, но и футляра, заключающего в себе спинной мозг.

В области переднего отдела кишечной трубки возникают подвижные части скелета, из которых формируется *ротовой*, а у огромного большинства — *челюстной аппарат*, обеспечивающий схватывание, удержание пищи, а у высших позвоночных и измельчение ее.

Общий обмен веществ у позвоночных несравненно более высокий, чем у низших хордовых. В этой связи надо указать на характерные черты организации: наличие *сердца* обуславливает быстрый кровоток; в выделительной системе *почки* надежно обеспечивают выведение из организма возросшего количества продуктов обмена. Схема строения позвоночного представлена на рис. 8.

Указанные черты высокой жизненной организации обусловили широкое распространение позвоночных и проникновение их во все жизненные среды. Это обстоятельство, а также обилие и разнообразие видов позвоночных делают их важнейшим элементом природных биоценозов.

Позвоночные появились на рубеже ордовика — силура, а в юре существовали уже представители всех известных в настоящее время их классов. Общее число современных видов свыше 40 тыс. В обобщенном виде их классификация изложена ниже.

## Классификация позвоночных животных

Подтип Позвоночные, или Черепные (Vertebrata, или Craniata), условно подразделяется на две группы: *Анамния* (Anamnia) — первичноводные и *Амниота* (Amniota) — наземные животные.

**Группа первичноводных позвоночных — Анамния (Anamnia).** В качестве органов дыхания в течение всей жизни или в личиночном состоянии у них функционируют жабры; при развитии зародыша не образуются *зародышевые оболочки*. Общая схема их классификации следующая:

Раздел А. Бесчелюстные (Agnatha).

Надкласс I. Бесчелюстные (Agnatha).

Класс Круглоротые (Cyclostomata).

Раздел Б. Челюстноротые (Gnathostomata).

Надкласс II. Рыбы (Pisces).

Класс Хрящевые рыбы (Chondrichthyes).

Класс Костные рыбы (Osteichthyes).

Надкласс III. Наземные, или Четвероногие, позвоночные (Tetrapoda).

Класс Земноводные, или Амфибии (Amphibia).