

Министерство образования Республики Беларусь  
Учреждение образования «Витебский государственный  
университет имени П.М. Машерова»  
Кафедра зоологии

**ЗООЛОГИЯ  
ПОЗВОНОЧНЫХ  
(низшие хордовые и анамнии)**

*Учебно-методический комплекс*

*Витебск  
УО «ВГУ им. П.М. Машерова»  
2010*

УДК 599(075.8)  
ББК 28.693.3я73  
3-85

Печатается по решению научно-методического совета учреждения образования «Витебский государственный университет им. П.М. Машерова». Протокол №     от     г.

Автор-составитель: доцент кафедры зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова», кандидат биологических наук, доцент **С.А. Дорофеев**

Рецензенты:

профессор кафедры медицинской биологии и общей генетики учреждения образования «Витебский государственный Орден Дружбы народов медицинский университет», доктор биологических наук, член-корреспондент НАН Беларуси *Я.Л. Бекиш*; доцент кафедры географии УО «ВГУ им. П.М. Машерова», кандидат биологических наук, доцент *З.С. Гаврильчик*

**Зоология позвоночных (низшие хордовые и анамнии)** : учебно-методический комплекс / авт.-сост. С.А. Дорофеев. – Витебск : УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2009. – 134 с. ISBN 978-985-375-152-3.

Учебно-методический комплекс составлен в соответствии с программой общебиологической дисциплины «Зоология позвоночных». Включает примерный план лекций и лабораторных занятий, курс лекций, вопросы для обсуждения, тестовые задания для самоконтроля, список рекомендуемой литературы.

Для студентов биологических специальностей университета, магистрантов и аспирантов, учителей биологии.

УДК 599(075.8)  
ББК 28.693.3я73

ISBN 978-985-375-152-3

© Дорофеев С.А., 2010  
© УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2010

## ВВЕДЕНИЕ

*Зоология позвоночных* – заключительный раздел систематической зоологии – комплексной науки о разнообразии животного мира. Основной его целью является вооружение студентов современными научными знаниями о позвоночных животных и развитие у них биологического и экологического мышления.

Курс «Зоология позвоночных» призван сформировать у студентов стройную систему научных знаний о морфофункциональной организации хордовых, путях эволюции, закономерностях индивидуального и исторического развития, их разнообразии и классификации, приспособлениях к среде обитания, роли в природных экосистемах и значении в экономике современного общества.

Теоретические знания по зоологии позвоночных позволяют выработать цельное представление о зоологии как единой науке, изучающей животных на всех уровнях их организации, ознакомить с основными методами изучения животных, заложить научные основы применения зоологических знаний в разных отраслях хозяйства. Студенты получают конкретные представления о роли позвоночных в динамике ландшафтов, закономерностях их географического распространения, о принципах управления популяциями промысловых видов, составления кадастров ресурсов животного мира, охраны редких и исчезающих видов.

Зоология разделяется на ряд более узких наук, различающихся объектами, методами и задачами исследования. Так, систематика описывает виды животных, выявляет многообразие современного животного мира, выясняет их родственные связи и на этой основе строит в систему. Филогенетика изучает пути эволюции животного мира и факторы, ее определяющие. Зоогеография исследует распределение животных по поверхности Земли и выясняет исторические закономерности формирования фауны различных регионов. Палеонтология изучает вымерших животных и исчезнувшие фауны и т.д. В зоологии позвоночных выделяют различные разделы, посвященные изучению отдельных групп животных: ихтиология изучает рыб и круглоротых, герпетология – амфибий и рептилий, орнитология – птиц, териология – млекопитающих.

Современная зоология тесно связана с другими общебиологическими науками (анатомией, морфологией, физиологией, гистологией, эмбриологией, генетикой, биохимией, экологией, биогеографией, эволюционной теорией и др.) и использует их данные.

Дальнейшее развитие зоологии позвоночных в нашей стране требует решения задач, связанных с сохранением и устойчивым использованием биоразнообразия Беларуси.

Систематический обзор хордовых приводится в соответствии с пособием Л.Д. Бурко и др. «Систематика хордовых животных» в 2 частях (2003).

Учебно-методический комплекс состоит из 2 частей. Часть 1 посвящена рассмотрению низших хордовых животных (подтипы Бесчерепные и Оболочники), а также из подтипа Позвоночные – раздела Бесчелюстные и первичноводных челюстноротых – анамний (рыбы и земноводные).

Учебными планами подготовки специалистов научно-педагогических и научных биологических специальностей 1-31 01 01 Биология, 1-33 01 01 Биоэкология изучение курса «Зоология позвоночных» предполагается на протяжении III–IV семестров в объеме 226 часов, из которых 98 аудиторных (48 час. лекций, 50 час. лабораторных занятий).

### Примерный тематический план изучения курса

Разделы	Количество учебных часов	
	лекции	лабораторных занятий
Введение.	1	-
Тип Хордовые. Общая характеристика. Классификация.	1	-
Подтип I. Бесчерепные	2	1
Подтип II. Личиночдохордовые	1	1
Подтип III. Позвоночные. Общий очерк организации.	1	-
Раздел Бесчелюстные. Класс Круглоротые	2	2
Раздел Челюстноротые. Надкласс Рыбы.		
Класс Хрящевые рыбы	3	4
Класс Костные рыбы	8	8
Надкласс Наземные позвоночные		
Класс Амфибии	6	5
Класс Рептилии	6	5
Класс Птицы	8	12
Класс Млекопитающие	7	12
Особенности географического распространения хордовых	1	-
Фауна позвоночных Беларуси	1	-
Всего:	48	50

## КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ХОРДОВЫХ ЖИВОТНЫХ

Первая сводка сведений о животных содержится в трудах известного философа и естествоиспытателя древней Греции Аристотеля (384–332 гг. до н.э.). Его сочинения «История животных», «Возникновение животных», «О частях животных» являются настоящей энциклопедией зоологических сведений того времени, в которой описываются многие виды животных Средиземноморья, приводятся сведения об их распространении и повадках. Аристотелю принадлежит и первая система (классификация) животных, за что 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 ничего не прибавили к познанию животного мира; а многие ранее известные сведения были даже забыты.

В эпоху Возрождения в связи с развитием торговли и мореплавания значительно возрос интерес к изучению природы, в том числе и животного мира. Начинается интенсивное изучение фауны Европы, а заморские экспедиции привозят не известных ранее животных. Возникает необходимость систематизации сведений о разнообразии животного мира и его отличиях в различных районах Земли. В этот период закладываются основы сравнительной анатомии, физиологии, палеонтологии и других наук. Из ученых, труды которых внесли весомый вклад в развитие зоологии того времени, следует отметить англичанина Дж. Рея (1628–1705) и шведа Карла Линнея (1707–1778), положившим начало современным представлениям о виде и единой системе животного и растительного мира. Сравнительный анатом и палеонтолог француз Ж. Кювье (1769–1832) разработал учение о взаимосвязях (корреляции) органов и сформулировал понятие об «основных планах строения». Другой французский ученый Ж.Б. 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. Последнего Ч. Дарвин считал одним из своих предшественников, так как он был убежденным эволюционистом.

Животный мир России 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. Корелин (1801–1872), Э. Эверсман (1794–1860) и многие другие русские ученые.

Профессор Московского университета К.Ф. Рулье (1814–1858) в своих работах и лекциях развивал экологическое направление и представления 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 России.

Огромным стимулом для развития зоологии послужила теория эволюции Чарльза 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. Значительный вклад в пропаганду и развитие эволюционных представлений, их внедрение в разные разделы зоологии внесли немецкие ученые-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 до настоящего времени. После событий 1917 года на территории нынешних стран СНГ развитие зоологии значительно ускорилось. Возросла сеть научных учреждений, расширился круг научных проблем, совершенствовались методики исследований. Разработка теоретических проблем теснее связывается с решением практических задач сельского, лесного, охотничьего хозяйства и здравоохранения.

Морфологические закономерности эволюции позвоночных животных успешно разрабатывали А.Н. Северцов (1866–1936), И.И. Шмальгаузен (1884–1963), Б.С. Матвеев (1889–1973) 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 ученых; в развитии экологии – Б.М. Житкова, Д.Н. Кашкарова, А.Н. Формозова и их многочисленных учеников и последователей. Академик Е.Н. Павловский (1884–1965), разработав теорию природной очаговости инфекционных заболеваний, заложил научные основы борьбы с природно-очаговыми болезнями человека и домашних животных (чумой, туляремией, энцефалитом и др.).

На территории современной Республики Беларусь изучение фауны позвоночных началось с конца XIX ст. Первая монография В.Н. Шнитникова «Птицы Минской губернии» датируется 1913 годом. И.Н. Сержаниным собраны и опубликованы в 1955 г. материалы по фауне млекопитающих Беларуси. В 1967 г. А.В. Федюшиным и М.С. Долбиком подготовлена и издана монография «Птицы Белоруссии». Амфибии и рептилии Беларуси изучаются М.М. Пикуликом и его учениками. Состав и структура ихтиофауны водоемов Беларуси продолжительный период изучались П.И. Жуковым. Основные результаты изучения рукокрылых Беларуси опубликованы А.Н. Курсковым в 1981 г. Результаты исследования фауны кунных представлены В.Е. Сидоровичем в монографии (1998) и многочисленных публикациях.

Начало XXI столетия ознаменовалось изданием в Беларуси ряда значимых научных трудов по позвоночным животным: Л.Д. Бурко, В.В. Гричик «Позвоночные животные Беларуси» (2005); В.В. Гричик «Географическая изменчивость птиц Беларуси» (2005); Б.П. Савицкий, С.В. Кучмель, Л.Д. Бурко «Млекопитающие Беларуси» (2005); С.В. Кучмель, Л.Д. Бурко, Б.П. Савицкий «Определитель млекопитающих Беларуси» (2007); М.Е. Никифоров «Формирование и структура орнитофауны Беларуси» (2008).

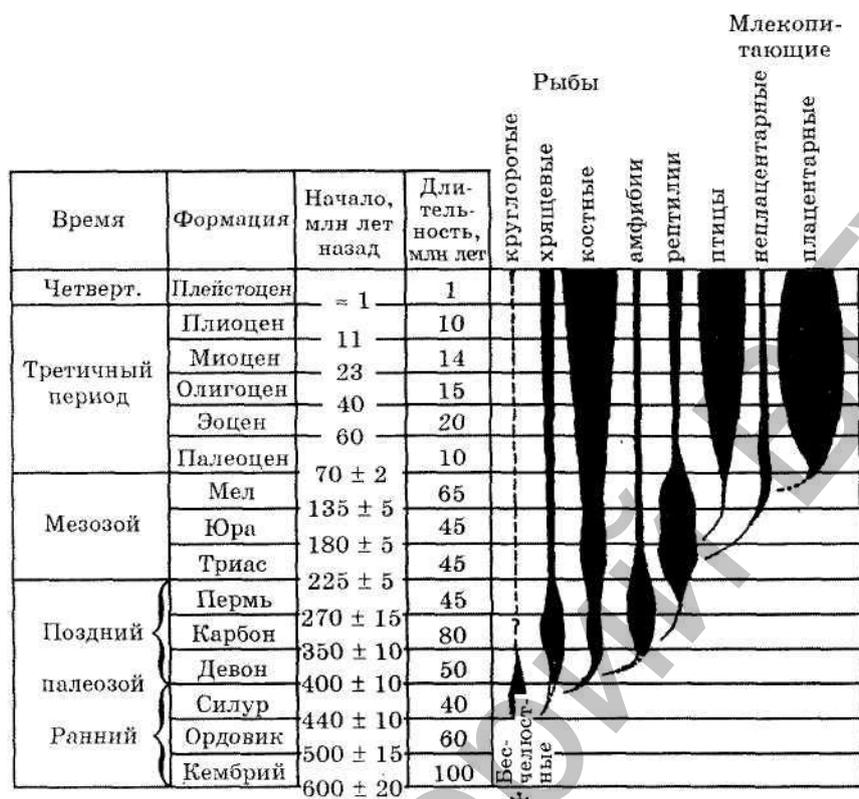
## ПРОИСХОЖДЕНИЕ ХОРДОВЫХ

Палеонтологические материалы о предках современных хордовых отсутствуют, поэтому судить о происхождении этой группы животных приходится по сравнительно-анатомическим и эмбриологическим данным.

Обособление типа хордовых произошло в кембрийское время (около 550 млн лет назад), а его последующая эволюция связана с увеличением активности, сопровождавшейся общей интенсификацией жизнедеятельности и, прежде всего, совершенствованием способов добычи и утилизации широкого спектра биогенных компонентов биосферы. На рис. 1 показаны геологические формации, время существования, филогенетические связи и разнообразие основных групп хордовых животных в истории Земли.

Согласно теориям А.Н. Северцова (1912, 1939) и Н.А. Ливанова (1958), предки низших хордовых были свободноплавающими, двухсторонне-симметричными животными. Хорда у них не доходила до головного конца тела и отсутствовала атриальная полость. Жаберных щелей было меньше, чем у современных представителей (17–20), и располагались они симметрично. Впоследствии эта группа дала начало двум ветвям. Одна ветвь сохранила свободноплавающий образ жизни и привела к позвоночным. Другая приспособилась к малопод-

вижному, придонному или роющему образу жизни.



**Рис. 1. Геологические формации, время существования, разнообразие основных групп позвоночных животных в истории Земли (по Romer, Simpson, Schindewolf).** Под неплацентарными понимаются однопроходные и сумчатые. Цифры, полученные с помощью радиоизотопного анализа (по Holmes, 1960), отражают примерное время начала формаций и их примерную длительность. Четверт. – четвертичный период

Согласно теории Гарстанга (1928), предки хордовых, близкие к кишечной дышащим, перешли к сидячему образу жизни и усовершенствовали механизм фильтрации воды через пронизанную жаберными отверстиями глотку, ставшую местом сбора пищи, а подвижные личинки обеспечили расселение и занятие пригодных биотопов. Такая форетическая (расселяющаяся) личинка при благоприятных условиях либо при увеличении вероятности гибели взрослой стадии могла выработать способность к неотении – размножению на личиночной стадии. При этом взрослая стадия могла полностью исчезнуть.

Обе эти гипотезы исключают друг друга, но признают, что у предков хордовых питание было пассивным и обеспечивалось путем фильтрации воды, а такой тип питания всегда связан с малоподвижным или сидячим образом жизни. Из двух возможных способов перехода к подвижному существованию и активному питанию – путем неотении либо увеличения подвижности ползающего или роющего организма – более вероятным кажется второй. Организация бесчерепных

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 поиску кормных мест.

## **ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТИПА ХОРДОВЫЕ (CHORDATA)**

Тип Хордовые включает животных очень разнообразных по внешнему виду, образу жизни и условиям обитания, объединяя более 40 тыс. современных видов. Географически они распространены по всему земному шару и встречаются во всех основных средах жизни. К типу Хордовые относятся бесчерепные (ланцетники), круглоротые (миноги и миксины), рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие. К рассматриваемому типу, благодаря исследованиям А.О. Ковалевского, относят и своеобразную морскую группу низших хордовых – оболочников, существенно уклонившихся в строении от типичных хордовых и обнаруживающих сходство с другими типами, главным образом с иглокожими.

### **Система типа Хордовые<sup>1</sup>**

Тип Хордовые, Chordata  
Подтип Бесчерепные, Acrania Класс Головохордовые, Cephalochordata  
Подтип Личиночордовые, или Оболочники, Urochordata seu Tunicata  
Класс Асцидии, Ascidiæ  
Класс Сальпы, Salpæ  
Класс Аппендикулярии, Appendiculariæ  
Подтип Позвоночные, или Черепные, Vertebrata (Craniata) Раздел Бесчелюстные, Agnatha Класс Круглоротые, Cyclostomata Подкласс Миноги, Petromyzones Подкласс Миксины, Muxini Раздел Челюстноротые, Gnathostomata Надкласс Рыбы, Pisces  
Класс Хрящевые рыбы, Chondrichthyes Подкласс Пластиножаберные, Elasmobranchii Подкласс Цельноголовые (Химеры), Holocephali Класс Костные рыбы, Osteichthyes Подкласс Лопастеперые, Sarcopterygii (Надотряды Кистеперые, Crossopterygimorpha, или Crossopterygii, и Двоякодышащие, Dipneustomorpha, или Dipnoi)  
Подкласс Лучеперые, Actinopterygii Надотряд Ганоидные, Ganoidomorpha (осетрообразные, многоперообразные, амиеобразные, панцирничкообразные)<sup>2</sup> Группа надотрядов Костистые рыбы, Teleostei (сельдеобразные, лососеобразные, угреобразные, карпообразные,

<sup>1</sup> Полностью вымершие группы не включены.

<sup>2</sup> В скобках перечислены более крупные отряды.

сомообразные, карпозубообразные, сарганообразные, трескообразные, колюшкообразные, кефалеобразные, окунеобразные, камбалообразные, сротночелюстные и др.)

Надкласс Четвероногие, или Наземные позвоночные, Tetrapoda

Класс Земноводные, или Амфибии, Amphibia Подкласс Дугопозвонковые, Apseudospondyli (отряд Бесхвостые, Anura, seu Ecaudata)

Подкласс Тонкопозвонковые, Lepospondyli (отряды Хвостатые, Urodela, и Безногие, Apoda)

Класс Пресмыкающиеся, или Рептилии, Reptilia Подкласс Анапсида, Anapsida (отряд Черепахи, Chelonia, seu Testudines)

Подкласс Лепидозавры, Lepidosauria (отряды Клювоголовые, Rhynchoccephalia, и Чешуйчатые, Squamata) Подкласс Архозавры, Archosauria (отряд Крокодилы, Crocodilia)

Класс Птицы, Aves Подкласс Веерохвостые, Neornithes Инфракласс Древние птицы (страусы и тинаму), Palaeornithes

Инфракласс Обновленные птицы (курообразные, гусеобразные и некоторые другие), Paraneornithes Инфракласс Новые птицы (большинство групп), Neornithes

Класс Млекопитающие, Mammalia Подкласс Первозвери, Prototheria

Инфракласс Атерии, Atheria (отряд Однопроходные, или Клоачные, Monotremata) Подкласс Звери, Theria

Инфракласс Низшие звери, или Сумчатые, Metatheria

Инфракласс Высшие звери, или Плацентарные, Eutheria (Placentalia)

Несмотря на большое разнообразие хордовых, их тело устроено по единому плану, четко отличимому от животных других типов. Кроме того, они имеют специфические черты и признаки организации, наиболее значимые из которых сводятся к следующим:

1. Роль осевого скелета в течение онтогенеза или его определенных стадий выполняет хорда, представляющая собой упругий стержень, покрытый соединительнотканной оболочкой. Она имеет энтодермальное происхождение и образуется путем выпячивания спинной стороны кишечной трубки. Хорда сохраняется на протяжении всей жизни лишь у низших хордовых, а у высших в процессе индивидуального развития замещается позвонками.

2. Наличие центральной нервной системы эктодермального происхождения, расположенной в виде трубки над хордой. У высших хордовых (позвоночных) происходит ее дифференцировка на головной и спинной мозг.

3. Присутствие жаберных щелей, пронизывающих стенку переднего отдела кишечной трубки (глотки) и сообщающих ее полость с внешней средой. У водных животных они сохраняются на протяжении всей жизни, и на них развиваются специализированные органы

дыхания – жабры. Наземные позвоночные имеют жаберные щели в глотке лишь на эмбриональной стадии развития; а у взрослых особей органами воздушного дыхания служат легкие.

Для представителей типа Хордовых характерен и ряд черт строения, отмечающихся у животных других типов.

А. Наличие вторичного рта, образующегося путем прорыва стенки гастролы, а на месте первичного рта (гастропора) образуется заднепроходное отверстие. По этому признаку хордовые сходны с Иглокожими и Погонофорами.

Б. В процессе онтогенеза образуется вторичная полость тела (целом), что характерно также для Иглокожих, Членистоногих, Кольчатых червей.

В. Сегментированное или метамерное расположение главных систем органов: мускулатура, позвонки, спинномозговые нервы, кровеносные сосуды и др. Метамерия наиболее ярко выражена у низших хордовых и на стадии эмбрионального развития у высших. Этот признак отмечается у Червей и Членистоногих.

Г. Двухсторонняя (билатеральная) симметрия тела, когда через него можно провести только одну вертикальную плоскость, которая разделила бы его на симметричные половины. Билатеральность присуща всем многоклеточным животным, кроме Губок и Кишечнополостных.

Тип Хордовые (Chordata) делится на три подтипа: Бесчерепные (Acrania), Оболочники или Личиночдохордовые (Tunicata, или Urochordata), и Позвоночные, или Черепные (Craniata, или Vertebrata).

Представителей подтипов Бесчерепные и Оболочники относят к низшим хордовым, а подтипа Позвоночные – к высшим хордовым животным.

### **ПОДТИП БЕСЧЕРЕПНЫЕ – ACRANIA**

Немногочисленная группа примитивных морских хордовых животных, у которых все признаки типа сохраняются пожизненно. Подтип включает один класс Головохордовые (Cephalochordata). Обитают в умеренных и теплых морях Атлантического, Индийского и Тихого океанов, реже встречаются в Черном и Японском морях при температуре воды от 17°C до 30°C и солености 20–30‰. Питаются все представители диатомовыми водорослями, детритом и фитопланктоном. Размножаются в теплое время года – с конца мая до начала августа. Оплодотворение наружное: самцы и самки одновременно выделяют в воду половые продукты.

## Класс Головохордовые (Cephalochordata)

Включает одно семейство ланцетниковые и три подсемейства: обыкновенные ланцетники (Branchiostomida), эпигонихты (Epigonichthys) и амфиоксиды (Amphioxidae). Относится 30–35 видов. Мелкие морские животные с полупрозрачным телом. Вдоль всей спины тянется продольная кожная складка – спинной плавник. Хвост на конце обрамлен хвостовым плавником, имеющим форму ланцета. Длина от нескольких миллиметров до 8 см. Живут на дне в слое рыхлого песка. Питаются микроскопическими организмами, которых втягивают через ротовое отверстие. Раздельнополы; оплодотворение наружное. Развитие происходит с метаморфозом. Личиночная стадия существует около 3 месяцев. Ряд видов является объектами промысла. Наиболее известный представитель – обитающий в Черном море – европейский ланцетник (*Branchiostoma lanceolatum*).

### Организация бесчерепных (на примере ланцетника)

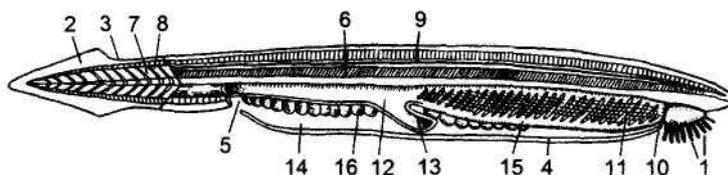
Ланцетник – небольшое полупрозрачное животное длиной 5-8 см, имеющее удлиненное, сжатое с боков и заостренное с обоих концов тело. Характеризуется отсутствием парных конечностей, не обособленным головным отделом, четко выраженной метамерией тела. Это типично водное животное обитающее на морских мелководьях с песчаным дном. Как правило он живет зарывшись в песок, выставив наружу только конец головного отдела.

Внешнее строение. Вдоль спины ланцетника тянется спинной плавник; хвост обрамлен хвостовым плавником в виде ланцета. В задней части на брюшной стороне имеется подхвостовой плавник. С нижней стороны головного отдела располагается предротовая воронка, снабженная щупальцами. От нее по бокам нижней части тела тянутся 2 метаплеуральные складки сливающиеся в заднем конце тела. В месте их слияния образуется атриопор – выводное отверстие окожаберной или атриальной полости.

Кожные покровы. Представлены, как и у всех хордовых, двумя слоями: наружным – эпидермисом и внутренним – кутисом. Кутис более развит и состоит из рыхлой студенистой ткани. Эпидермис однослойный и снаружи покрыт тонким слоем кутикулы, образованной выделениями эпидермальных желез.

Скелет. Основу скелета составляет хорда, которая тянется вдоль всего тела животного. Снаружи она покрыта оболочкой из соединительной ткани от которой вверх отходят выросты, образующие спинномозговой канал. Скелет жаберного аппарата имеет вид тонкой ре-

щетки с горизонтальными и вертикальными перекладинами (рис. 2).



**Рис. 2. Продольный разрез 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

Мышечная система. Представлена тянущимися вдоль всего тела многочисленными мышечными сегментами миомерами, состоящими из поперечнополосатых мышц, с расположенными между ними прослойками соединительной ткани – миосептами. Располагаются миомеры правой и левой сторон ассиметрично. Согласованное сокращение миомеров способствует изгибанию тела в горизонтальной плоскости.

Нервная система. Центральная нервная система представлена трубкой, расположенной над хордой. В головном отделе полость нервной трубки – невроцель образует расширение в виде лопаточки с утолщением (желудочек мозга). Желудочек сообщается при помощи отверстия – невропора с обонятельной ямкой.

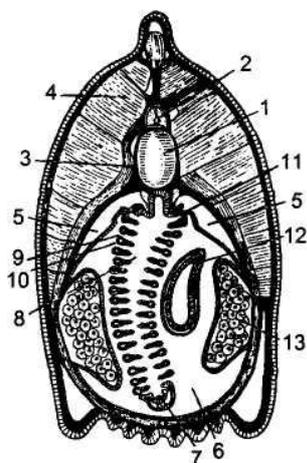
Периферическая нервная система представлена нервами, отходящими от мозговой трубки. От ее переднего конца отходят 2 пары головных нервов, а от других частей ряд парных спинномозговых нервов, иннервирующих каждый мышечных сегмент 1 брюшной и 1 спинной парой.

Органы чувств. По всей нервной трубке разбросаны светочувствительные органы – глазки Гессе, представляющие собой комбинацию светочувствительной и пигментной клеток. Механические раздражения воспринимаются нервными окончаниями, расположенными в поверхностном слое кожи и ротовыми щупальцами. Органом обоняния служит находящаяся на переднем конце тела ямка Келлинка.

Пищеварительная и дыхательная системы. Оба этих процесса осуществляются пассивно. Ротовое отверстие окружено щупальцами создающими ток воды. Затем следует рот, открывающийся в глотку. На дне ротового отверстия находится парус имеющий собственную мускулатуру и выполняющий роль сфинктера. Глотка прободена многочисленными (около 100 пар) жаберными щелями. Они открываются не наружу, а в атриальную полость, сообщающуюся с наружной сре-

дой посредством отверстия – атриопора. Жаберные щели разделены между собой узкими перегородками, по которым проходят кровеносные сосуды. Током воды жаберные перегородки омываются, и в них происходит газообмен (рис. 3).

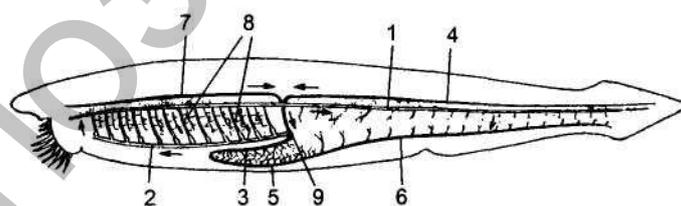
По нижней стороне глотки тянется эндостиль – железистый желобок с бороздкой, снабженный мерцательным эпителием с ресничками. Пищевые частицы оседают на эндостиле, обволакиваются слизью и увлекаются вместе с ней в кишку, которая заканчивается анальным отверстием. Из пищеварительных желез имеется печеночный вырост. Переваривание происходит по всей длине кишки и в полости печеночного выроста.



**Рис. 3. Поперечный разрез ланцетника в области глотки:**

1 – хорда; 2 – нервная трубка; 3 – спинномозговой нерв; 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.

Кровеносная система ланцетника замкнутая, сердца нет. Один круг кровообращения. Система представлена рядом сосудов несущих бесцветную кровь (рис. 4).



**Рис. 4. Схема кровообращения ланцетника:**

1 – спинная аорта; 2 – брюшная аорта; 3 – печеночная вена; 4 – задняя кардинальная вена; 5 – воротная вена печени; 6 – подкишечная вена; 7 – передняя кардинальная вена; 8 – жаберные артерии; 9 – венозный синус.

По брюшной стороне глотки тянется брюшная аорта, от которой к каждой межжаберной перегородке отходят парные приносящие жаберные сосуды, несущие венозную кровь. Ток крови создается благодаря пульсации расширенных участков этих сосудов и самой брюшной аорты. Окисленная в жаберных перегородках артериальная кровь

по выносящим жаберным артериям попадает в проходящие над глоткой парные корни аорты, которые позади глотки сливаются в непарную спинную аорту. Последняя распадается на сосуды, идущие к внутренним органам. Вперед от корней аорты отходят сонные артерии, снабжающие кровью головной отдел тела.

Венозная кровь от переднего конца тела собирается в парные яремные (передние кардинальные) вены. От заднего конца тела кровь собирается по задним кардинальным венам. Передняя и задняя кардинальные вены каждой стороны, сливаясь, образуют правый и левый кювьеровы протоки, впадающие в венозный синус. От внутренних органов венозная кровь собирается в подкишечную вену, которая, войдя в печеночный вырост, распадается в нем на сеть капилляров, образуя воротную систему печени. Капилляры, вновь сливаясь, образуют короткую печеночную вену, несущую кровь в венозный синус.

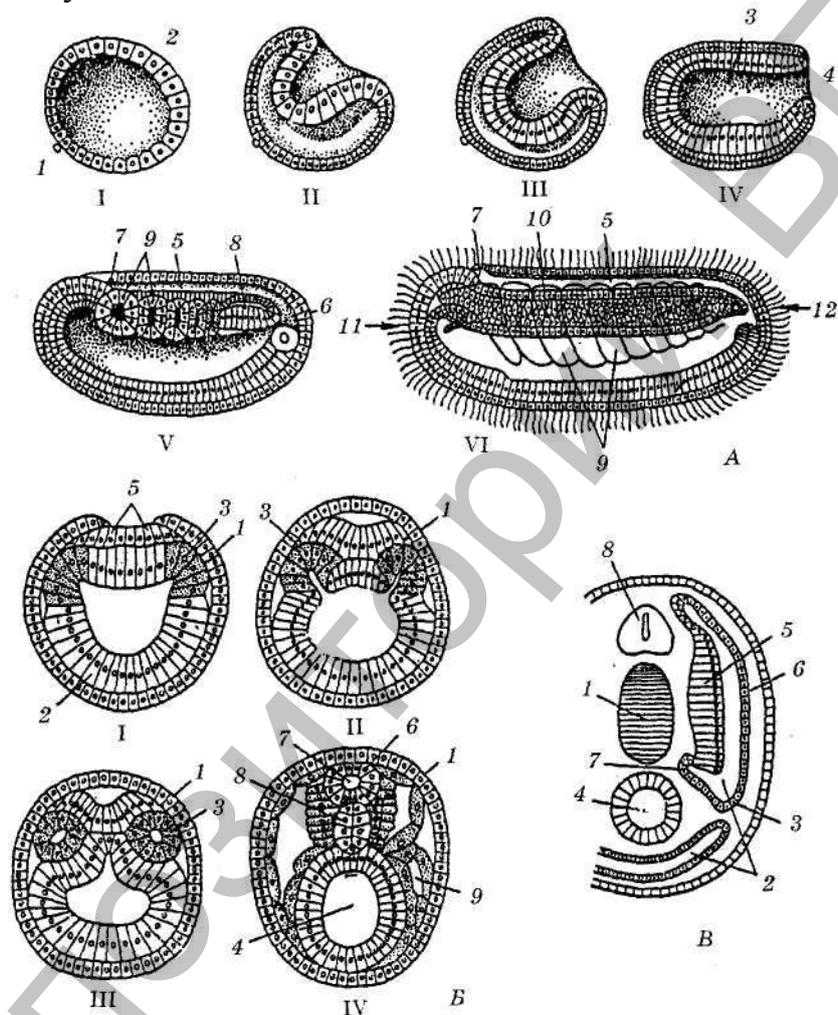
Выделительная система. Представлена нефридиями, расположенными над глоткой (около 100 пар). Одним концом нефридии рядом отверстий сообщаются с целомом, откуда поступают продукты распада, а другим открываются в атриальную полость. Отверстия направленные в целом нефростомы усажены булавовидными клетками – соленоцитами. Соленоцит представляет собой клетку на длинной ножке, внутри которой проходит узкий канал с мерцательным волоском. Продукты метаболизма через клубочки соленоцитов из целома выделяются по нефридиальной трубке в атриальную полость, а оттуда через атриопор с током воды выводятся наружу.

Половая система. Половые органы представлены многочисленными (около 26 пар) железами в виде толстостенных пузырьков, прилегающих к атриальной полости. Раздельнополы. Оплодотворение наружное, нет специальных выводных протоков. Созревшие половые продукты через разрыв стенки гонады выпадают в атриальную полость, а оттуда с током воды выносятся наружу через атриопор.

Развитие. Размножение и развитие ланцетника было впервые изучено А.О. Ковалевским, показавшим принципиальное сходство организации бесчерепных с позвоночными. Развитие ланцетника представляет упрощенную схематическую картину эмбрионального развития других хордовых. Икрометание и развитие яиц происходит у ланцетника в морях на глубине до 100 метров. Созревание половых продуктов у самцов и самок синхронизировано. Яйца мелкие, диаметром 0,1 мм., бедные желтком, в связи с чем дробление полное и почти равномерное. Дробление яйца протекает быстро, уже через 3–4 часа развивается шаровидная бластула, а через 6–8 часов после оплодотворения начинается инвагинация, в результате чего образуется двухслойная гастрюла. Через 12–24 часа происходит образование мезодермы, формируются нервная трубка, хорда и целомические мешки. В воз-

расте суток зародыш разрывает оболочку яйца и выходит в воду в виде личинки длиной около 3 мм (рис. 5).

Личинка существует в воде около 3 мес., перемещаясь при помощи колебаний ресничек эпидермиса, а позже движений хвоста. Она активно питается, а затем опускается на дно. В результате метаморфоза вокруг рта формируется предротовая воронка с венчиком щупалец и все дефинитивные органы. Половая зрелость у ланцетника наступает на 2–3 году жизни.



**Рис. 5. Эмбриональное развитие хордовых животных (на примере ланцетника):**

А – 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 – нейрокишечный канал, 7 – невропор, 8 – складка мезодермы, 9 – целомические мешки, 10 – хорда, 11 – будущий рот, 12 – будущий задний проход; Б – поперечные разрезы: I – эктодерма, 2 – энтодерма, 3 – мезодерма, 4 – полость кишечника, 5 – нервная пластинка, 6 – нервная трубка, 7 – невроцель, 8 – хорда, 9 – целом (вторичная полость тела); В – поперечный разрез через личинку: 1 – хорда, 2 – целом, 3 – гонотом, 4 – кишка, 5 – миотом, 6 – кожный листок, 7 – склеротом, 8 – нервная трубка.

### **Вопросы для обсуждения:**

1. Признаки типа хордовых у бесчерепных.
2. Морфофизиологические особенности организации бесчерепных.
3. Примитивность, относительная простота и специализация бесчерепных.
4. Онтогенез ланцетника и его значение для исследования раннего филогенеза хордовых.

### **ПОДТИП ОБОЛОЧНИКИ – TUNICATA**

Оболочники являются тупой боковой ветвью типа хордовых, сильно уклонившуюся по особенностям организации и образа жизни от типичных представителей. Это морские, одиночные или колониальные животные, ведущие сидячий или малоподвижный образ жизни. Признаки хордовых несут только свободноплавающие личинки, у взрослых же наблюдается упрощение организации (регрессивный метаморфоз). Большинство представителей имеет мешковидную или бочонковидную форму тела. Питаются пассивно, путем фильтрации воды. Размножаются как половым, так и бесполом путем.

Подтип представлен 3 классами: Асцидии (Ascidiae), Сальпы (Salpae) и аппендикулярии (Appendiculariae).

#### **Класс Асцидии (Ascidiae)**

Включает около 1 тыс. видов одиночных или колониальных морских животных.

Личинка свободноживущая, взрослая асцидия ведет сидячий образ жизни, прикрепляясь основанием к субстрату и похожа на двугорлую банку. Верхнее отверстие называется ротовым сифоном, боковое – клоакальным. Внутри толстостенного мешка – туники, пропитанной неорганическими солями располагается тонкостенный кожно-мускульный мешок – мантия. Они срастаются между собой по краям ротового и клоакального сифонов. Сифоны снабжены особыми кольцевыми пучками мышц, открывающими и закрывающими их. Твердых скелетных образований у асцидий нет.

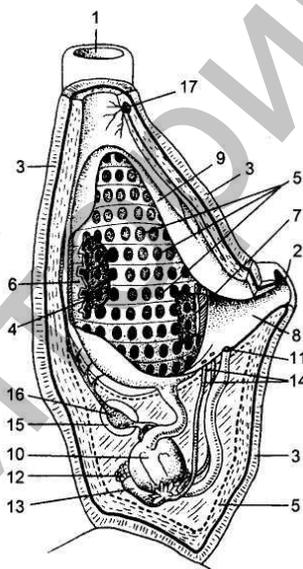
Пищеварительная и дыхательная системы. Ротовой сифон ведет в рот, снабженный щупальцами, который переходит в широкую глотку. Стенки глотки пронизаны множеством мелких жаберных щелей – стигм, открывающихся в атриальную полость, а затем наружу. Газообмен происходит в сосудах оплетающих глотку. От нижней части глотки отходит короткий пищевод переходящий в желудок, а затем в кишечник, заканчивающийся анальным отверстием, которое открывается в клоакальный сифон. Вдоль брюшной стороны глотки до самого

пищевода тянется эндостиль, слизь которого улавливает пищевые частицы. Питание пассивное, путем фильтрации (рис. 6).

**Кровеносная система.** Имеется в виде мускульного мешка сердце, от которого с противоположных концов отходит по крупному кровеносному сосуду. Передний – жаберный идет по брюшной стороне глотки и дает многочисленные ответвления к стигмам. Задний – кишечный дает ответвления к внутренним органам. Система незамкнутая. Сердце способно попеременно проталкивать кровь то в одном, то в другом направлении, поэтому каждый сосуд попеременно служит то артерией, то веной.

**Нервная система.** Представлена нервным ганглием, лежащим между ротовым и клоакальным сифонами. От него отходят нервы образующие окологотовое кольцо, снабжающие своими ветвями щупальца и продолжающиеся нервным стволом по спинной стороне тела.

Органов чувств, кроме щупалец, выполняющих осязательную функцию, нет.



**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 – окологоречная сумка; 16 – сердце; 17 – нервный узел.

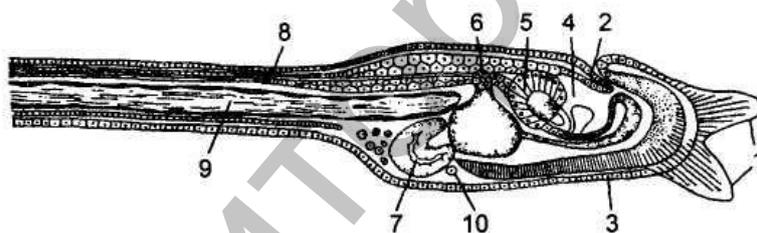
**Выделительная система** представлена почечными пузырьками, наполненными жидким секретом. Они разбросаны по стенкам мантии и свисают в окологлоточную полость.

**Половая система.** Гермафродиты. В связи с разным сроком созревания половых желез одна особь функционирует то как самец, то как самка. Яичники в виде крупных овальных тел с яйцеклетками бывают окрашены в разные цвета. Семенники представляют собой доль-

чатые органы белого цвета, разбросанные группами в атриальной полости. Половые железы расположены около желудка, а их протоки впадают в околожаберную полость. Могут размножаться как половым, так и бесполом (почкованием) путем.

**Развитие.** В процессе развития оплодотворенного яйца образуется хвостатая личинка, внешне похожая на головастика, которая ведет свободноплавающий образ жизни и существенно отличается по строению от взрослой особи. Личинка имеет овальное тело и длинный хвост. У нее присутствует хорда, по бокам которой лежат мускульные клетки. Нервная система представлена трубкой, расположенной над хордой с расширением невроцеля в головном отделе – мозговым пузырьком, в котором находятся пигментный глазок истатоцист (рис. 7).

Личиночная стадия не питается, поэтому существует всего несколько часов, а затем прикрепляется передним концом тела к субстрату и происходит регрессивный метаморфоз. Хорда, нервная трубка и мускульные клетки редуцируются и постепенно исчезают. Разрастается глотка и в ней увеличивается число жаберных отверстий. Формируются кровеносная и половая системы. Нервные клетки мозгового пузырька группируются в нервный узел.



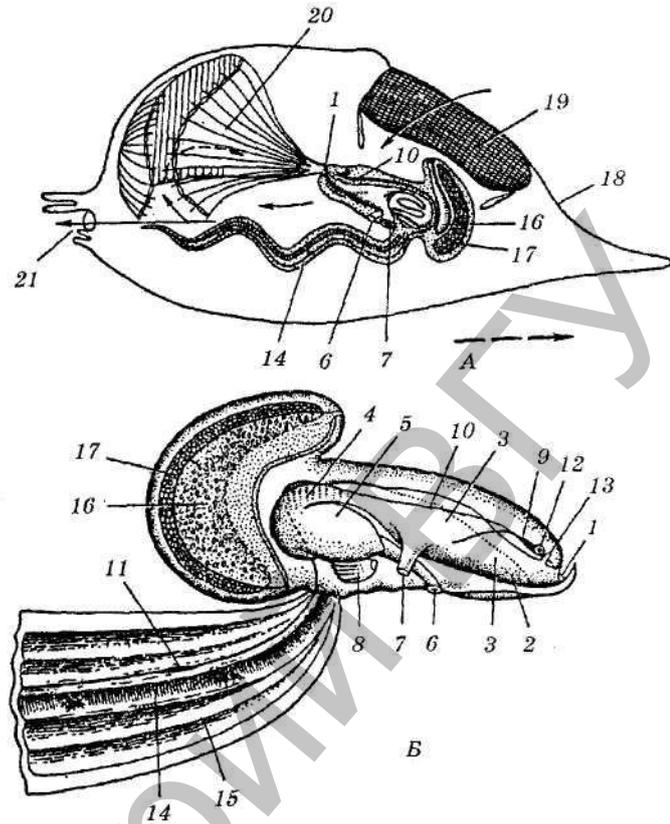
**Рис. 7. Строение личинки асцидии:**

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

### **Класс Аппендикулярии (Aplousicularia)**

Относится около 60 видов мелких оболочников с длиной тела то нескольких миллиметров до 1 – 2 см. Среди всех оболочников наиболее близки к типичным хордовым. Внешним видом и строением напоминают личинок асцидий. Хорда имеется не только в личиночном, но и во взрослом состоянии. Пожизненно сохраняется нервный тяж. Жаберных отверстий только две. Туника развита слабо и представлена студенистой оболочкой, из которой по несколько раз в день выходит наружу. Ведут свободноплавающий образ жизни. Размножаются только половым путем (рис. 8).

**Рис. 8. Аппендикулярия (Oiscopleura).** 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 домика

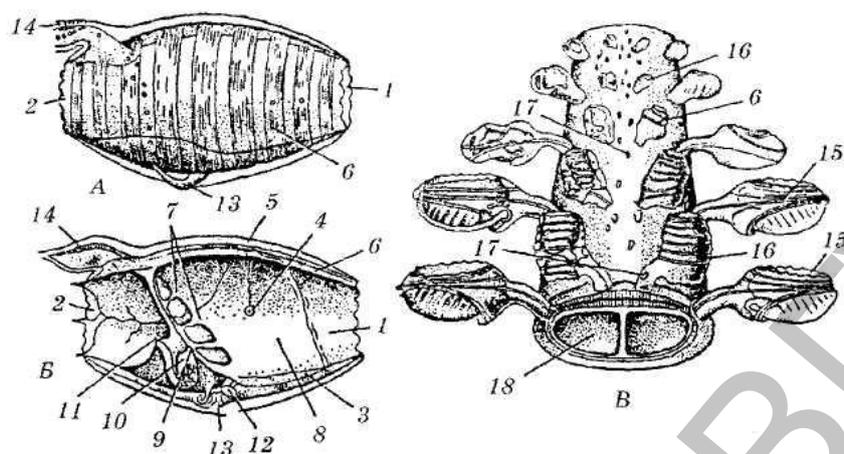


### Класс Сальпы (Salpae)

Включает 25 видов свободноплавающих животных. Бывают одиночные и колониальные. Тело имеет вытянутую, бочкообразную форму. Отличаются от асцидий способностью и реактивному движению. Во взрослом состоянии хорды и хвоста нет. Ротовой и клоакальный сифон располагаются на противоположных концах тела. Туника прозрачная, через которую хорошо видны внутренние органы. Размножаются как половым путем, так и почкованием. Характерно чередование полового и бесполого поколений (метегенез). Стадии свободной личинки нет. Из оплодотворенных яиц выходят бесполое особи, размножающиеся почкованием. Отпочковавшиеся животные формируют гонады и размножаются половым путем (рис. 9).

#### Вопросы для обсуждения:

1. Особенности организации и онтогенеза оболочников.
2. Регрессивный метаморфоз. Личинка и ее роль в расселении.
3. Специфические особенности питания и размножения оболочников.
4. Основные гипотезы происхождения и эволюции, филогенетические связи оболочников.



**Рис. 9. Боченочник *Dolioletum*.**

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 – спинной столон, 15 – гастрозооиды, 16 – форозооиды, 17 – гонозооиды (формирующиеся половые особи), 18 – лакуна спинного столона.

## ПОДТИП ПОЗВОНОЧНЫЕ – VERTEBRATA

Это животные, для которых характерен более высокий уровень организации по сравнению с бесчерепными и оболочниками, сопровождающийся существенным увеличением подвижности. Они не питаются пассивно, а активно двигаясь, разыскивают пищу, которую захватывают ротовыми органами. Их более высокая организация выражается, в первую очередь, в совершенных органах чувств и органах передвижения, а также высокоразвитом головном мозге, воспринимающем раздражения от органов чувств и регулирующем сложные реакции всего тела. Происходит развитие черепа, состоящего из двух отделов: мозговой коробки, защищающей головной мозг и органы чувств и висцерального отдела, в котором формируются челюсти, являющиеся органами захвата и расчленения пищи. Впервые появляются парные конечности и их пояса. Хорда уже замещается позвонками, верхние дуги которых образуют спинномозговой канал (защита для спинного мозга), а к нижним дугам крепятся ребра, защищающие внутренние органы.

Позвоночные появились на рубеже ордовика – силура, а в юре уже существовали представители всех известных классов. Они заселили почти все биотопы суши и Мировой океан. Общее число современных видов около 42 тыс.

Подтип Позвоночные включает в себя два раздела: Бесчелюстные с одним ныне живущим классом Круглоротые; и Челюстноротые, объединяющий два надкласса: Рыбы (классы: Хрящевые и Костные рыбы) и Четвероногие (классы: Земноводные, Пресмыкающиеся, Птицы и Млекопитающие).

Челюстноротых позвоночных подразделяют на две группы, не имеющие систематического ранга: первичноводные – анамнии (рыбы и земноводные) и первичноназемные – амниоты (пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие).

Среди современных позвоночных выделяют пойкилотермных (холоднокровных) позвоночных – круглоротых, рыб, амфибий и рептилий и гомойотермных (теплокровных) позвоночных – птиц и млекопитающих.

### **Раздел Бесчелюстные (Agnatha)**

Самые примитивные из известных позвоночных, к которым относятся как ископаемые, так и современные виды. Наибольший расцвет и многообразие этой группы были отмечены дважды: в силуре-девоне, а затем в антропогене, в том числе и в настоящее время. В прошлом бесчелюстные были морскими обитателями, современные представители встречаются и в пресных водоемах. У всех представителей отсутствуют настоящие челюсти и парные конечности. Роль осевого скелета на протяжении всей жизни выполняет хорда, у ряда видов появляются зачатки позвонков. Мозговой череп хрящевой, прикрывает головной мозг только снизу и с боков. Висцеральный череп представлен жаберными дугами, срастающимися в жаберную решетку.

Рот сосущего типа и расположен на дне предротовой воронки.

Непарная обонятельная капсула открывается наружу одной ноздрей. В полости внутреннего уха имеются два (реже один) полукружных канала. Жаберных щелей бывает от 7 до 20. Происходит развитие жаберных мешков энтодермального происхождения.

К надклассу Бесчелюстные относятся два класса Щитковые (*Ostracodermii*), вымершие во второй половине девона, и Круглоротые (*Cyclostomata*).

### **Класс Круглоротые (Cyclostomata)**

Самый древний класс из ныне живущих позвоночных, представители которого известны с силура и обитали около 440 млн. лет назад. Это наиболее примитивная группа современных позвоночных, большинство видов которой является специализированными полупаразитами и паразитами. Считаются низшими рыбообразными живот-

ными со змеевидной формой тела длиной от 10 до 100 см. У них нет настоящих челюстей. Рот открывается не прямо наружу, а помещается в глубине присасывательной воронки, которая имеет форму кольца и поддерживается своеобразным хрящом. Кожа голая. Вместо настоящих зубов на ротовой воронке и языке имеются роговые зубцы. Парных конечностей нет. Органы дыхания представлены жаберными мешками. Выделяют 2 подкласса: миноги и миксины, включающие около 40 видов. В водоемах Беларуси встречается 3 вида миног: ручьевая, украинская и речная.

### **Особенности организации круглоротых (на примере ручьевой миноги)**

Внешнее строение: змеевидное удлинённое тело, разделённое на голову, туловище и хвост. По бокам головы расположены слабо развитые глаза. Между глазами находится непарное носовое отверстие. Позади него теменной орган. За глазами открываются 5-7 круглых жаберных отверстий. На спине имеются передний и задний спинные плавники, соединяющиеся с хвостовыми.

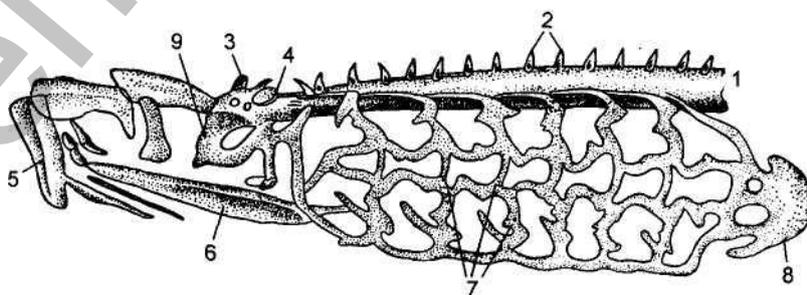
Кожные покровы. Кожа мягкая и богата одноклеточными железами, выделяющими обильную слизь. От головы к хвосту тянется ряд еле заметных отверстий – органов боковой линии.

Скелет. Образован преимущественно соединительной тканью и хрящом.

Осевой скелет представлен хордой, окруженной соединительной тканью. Имеются зачатки верхних дуг позвонков.

Череп состоит из 2 отделов: мозгового и висцерального (рис. 10).

Мозговой череп примитивен и представлен хрящевой пластиной, окружающей головной мозг снизу, с боков и лишь отчасти сверху. Оставшаяся часть крыши просто зарастает кожистой перепонкой. Имеется обонятельная и слуховая капсула.



**Рис. 10. Череп и скелет жаберного аппарата миноги:**

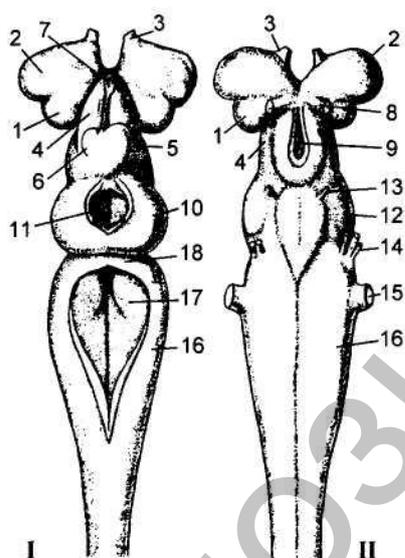
1 – хорда; 2 – зачатки верхних дуг позвонков; 3 – обонятельная капсула; 4 – слуховая капсула; 5 – скелет присасывательной воронки; 6 – подъязычный хрящ; 7 – жаберные дужки; 8 – околосердечный хрящ; 9 – подъязычный хрящ.

Висцеральный отдел черепа включает скелет присасывательной воронки и скелет жаберного аппарата.

Скелет присасывательной воронки присущ только круглоротым и состоит из хрящей, поддерживающих стенки воронки и язык. Наиболее крупными из них являются кольцевой и подъязычный хрящи.

Жаберный аппарат образован жаберной коробкой в виде решетки и включает 9 вертикальных и 4 горизонтальных хряща, срастающихся в точках пересечения. Спереди к ней прирастает стилевидный хрящ и подглазничная дужка, а сзади – околосоудный хрящ.

Нервная система и органы чувств. Имеет примитивное для позвоночных строение. В головном мозге уже выделяется 5 отделов: передний, промежуточный, средний, мозжечок и продолговатый мозг. Однако мозжечок еще четко не обособлен от продолговатого мозга. Все отделы мозга расположены в одной горизонтальной плоскости и не имеют изгибов, типичных для более высокоорганизованных позвоночных. Имеется 10 пар головных нервов (рис. 11).



**Рис. 11. Мозг миноги**

(I – вид сверху; II – вид снизу):

- 1 – полушария переднего мозга; 2 – обонятельные доли; 3 – обонятельный нерв;
- 4 – промежуточный мозг; 5 и 6 – правый и левый габенулярные ганглии; 7 – теменной орган, прикрывающий эпифиз; 8 – зрительный нерв;
- 9 – мозговая воронка; 10 – зрительные доли; 11 – отверстие в крыше среднего мозга; 12 – дно среднего мозга; 13 – глазодвигательный нерв;
- 14 – тройничный нерв; 15 – слуховой нерв; 16 – продолговатый мозг; 17 – ромбовидная ямка.

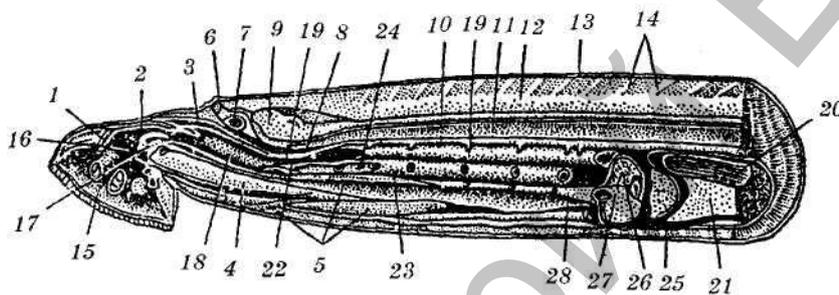
Орган обоняния представлен непарной ноздрей, ведущей в обонятельный мешок, заключенный в перепончатую капсулу. Он позволяет находить пищу и различать струи воды с различным химическим составом.

Орган слуха представлен внутренним ухом, в котором имеется перепончатый лабиринт с двумя полукружными каналами.

Орган зрения. Глаза недоразвиты и находятся под кожей. Способны различать лишь контуры подводных предметов на близком расстоянии.

Пищеварительная система. Имеет особенности в связи с паразитическим образом жизни. Начинается предротовой воронкой, на дне

которой находится рот, ведущий в ротоглоточную полость. В глубине ее лежит язык, снабженный роговыми зубами. От заднего конца глотки отходят две трубки: широкая нижняя – дыхательная и узкая верхняя – пищевод. В месте их разделения имеется складка в виде завесы – парус, выполняющий роль сфинктера и не позволяющий пище попадать в жаберные мешки. Пищевод тянется назад, огибает сердце и переходит в кишку, заканчивающуюся анальным отверстием. Имеется спиральный клапан, который замедляет прохождение пищи и увеличивает всасывательную поверхность кишки. Из пищеварительных желез развита печень и в зачатке поджелудочная железа, рассеянная по стенкам кишки (рис. 12).



**Рис. 12. Сагиттальный разрез головной части миноги:**

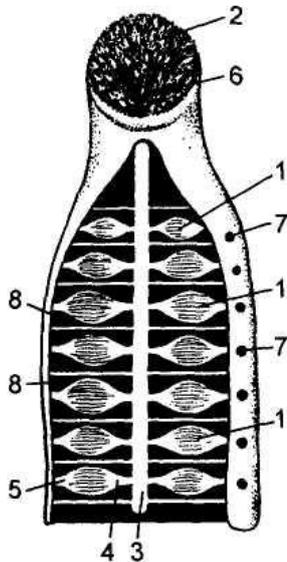
1 – кольцевой хрящ, 2 – передний верхний хрящ, 3 – задний верхний хрящ, 4 – подъязычный хрящ, 5 – мускулатура языка, 6 – непарная ноздря, 7 – обонятельная капсула, 8 – питуитарный вырост, 9 – головной мозг, 10 – спинной мозг, 11 – хорда, 12 – оболочка хорды, 13 – миомер, 14 – миосепта, 15 – предротовая 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.

У своей добычи минога предварительно вершиной языка пробуравливает кожу, а миксина вгрызается зубом языка, проникая в тело жертвы. Имеются парные слюнные железы, которые выделяют в рану вещества – антикоагулянты, препятствующие свертыванию крови, а также протеолитические ферменты, расщепляющие белки. Это позволяет круглоротым растворить, а затем всосать мягкие ткани жертвы. Личинка миноги (пескоройка) имеет в глотке эндостиль и по способу питания схожа с ланцетником.

Питаются преимущественно рыбой, хотя миног встречали и на китах, а миксин – на головоногих моллюсках.

Органы дыхания. В дыхательную трубку, оканчивающуюся слепо, открываются с каждой стороны 5–7 внутренних жаберных отверстий. Они ведут в жаберные мешки, сообщающиеся с наружными жаберными отверстиями (рис. 13).

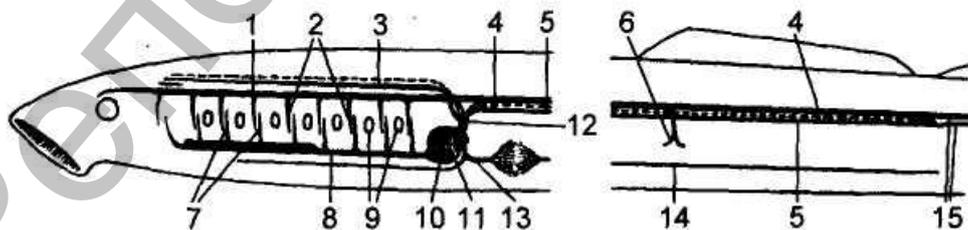
На внутренних стенках жаберных мешков располагаются многочисленные жаберные пластинки, в которых происходит газообмен. Жаберные мешки имеют энтодермальное происхождение, тогда как у других позвоночных жабры развиваются из эктодермальных зачатков.



**Рис. 13. Рот и дыхательные органы морской миноги:**

1 – жаберные мешки; 2 – роговые зубы; 3 – дыхательная трубка; 4 – внутренние и 5 – внешние жаберные проходы (в жаберные мешки и наружу); 6 – рот; 7 – наружные жаберные отверстия; 8 – кожистые перегородки между отдельными жаберными мешками.

Кровеносная система. Появляется сердце, в котором только венозная кровь. Оно состоит из 2 отделов: предсердия и желудочка, а также придатка – венозной пазухи. От желудочка отходит брюшная аорта, имеющая расширение – луковицу. С каждой стороны от нее в область жабр отходят приносящие жаберные сосуды. Окисленная кровь собирается с каждой стороны в выносящие жаберные артерии, сливающиеся в корни спинной аорты. Вперед от них отходят сонные артерии, а назад – спинная аорта, дающая ответвления на ряд сосудов, отходящих к пищеварительной трубке, миомерам и другим органам (рис. 14).



**Рис. 14. Схема кровеносной системы миноги:**

1 – корень спинной аорты; 2 – выносящие жаберные артерии; 3 – передняя кардинальная (яремная) вена; 4 – спинная аорта; 5 – задняя кардинальная вена; 6 – кишечная артерия; 7 – приносящие жаберные артерии; 8 – брюшная аорта; 9 – жаберные щели; 10 – желудочек; 11 – предсердие; 12 – венозный синус; 13 – печеночная вена; 14 – подкишечная вена; 15 – хвостовая вена и артерия

Венозная кровь из задней части тела собирается в хвостовую вену, которая затем распадается на две задние кардинальные, впадающие в венозную пазуху. Сюда же впадают и передние кардинальные вены, идущие из головы. Кювьеровых протоков нет. Венозная кровь от кишечника по подкишечной вене собирается в воротную вену печени. Подойдя к печени, она распадается в ней на сеть капилляров, которые вновь собираются в печеночную вену. Образуется воротная система печени.

Кровотворение происходит в стенках пищевода, кишечника, а также в печени и почках. Общее количество крови составляет 4-5% от массы тела животного.

Выделительная система представлена парными мезонефрическими (туловищными) почками, от которых отходят мочеточники (вольфовы каналы), впадающие в мочеполовой синус, открывающийся наружу отверстием на мочеполовом сосочке. Почка обладает способностью с помощью фильтрационного аппарата удалять из организма избыток воды и продукты метаболизма, участвуют в водном и солевом обмене.

Половая система. Раздельнополы. Половые органы непарные. Специальных выводных протоков нет. Созревшие яйца и сперматозоиды выпадают через разрыв стенки гонады в полость тела, а оттуда через мочеполовой синус выводятся в воду, где и происходит оплодотворение. Развитие у миног – с метоморфозом, у миксин – прямое. Личинка миног – пескоройка, имеет большую глотку с жаберными отверстиями и эндостилем. Предротовая воронка и роговые зубчики образуются у нее лишь в процессе метаморфоза. Личиночная стадия, напоминающая по образу жизни и питания ланцетника, длится 4–5 лет. К ее окончанию глотка уже подразделяется на пищевод и дыхательную трубку, развивается мускулатура языка, увеличиваются размеры глаз.

Образ жизни круглоротых довольно примитивен. Подстерегают добычу и обнаруживают ее при помощи органов чувств, а затем стремятся приблизиться к ней и прикрепиться. Часто совершают миграции к местам нереста. Морские миноги входят для нереста в устья рек, поднимаясь вверх по течению. Речные миноги совершают менее значительные перемещения. У большинства видов миног жизненный цикл завершается нерестом (моноцикличность).

Миксины держатся в прибрежных участках морей, а для зимовки и размножения уходят в более глубокие места. В отличие от миног нерестятся многократно в течение жизни (полицикличность).

# СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР КРУГЛОРОТЫХ

## КЛАСС КРУГЛОРОТЫЕ (CYCLOSTOMATA)

2 подкласса, около 40 видов

### ПОДКЛАСС МИКСИНЫ (МУХИНИ)

Отряд **Миксинообразные** (*Muxiniformes*),

1 семейство, около 20 видов

Тело червеобразное, голое, длиной до 1 м. Жаберных отверстий от 1 до 15. Вдоль нижней поверхности тела расположены два ряда пор – отверстий хорошо развитых подкожных слизиотделительных желез. Рот лишен губ и обрамлен двумя парами усиков. Глаза недоразвиты. Распространены в умеренных и субтропических морях обоих полушарий, как на мелководьях, так и на глубинах более 1000 м. Ведут ночной образ жизни. Хищники. Питаются полихетами и другими донными беспозвоночными, нападают также на ослабленных, малоподвижных рыб, поедают мертвых морских животных, местами наносят существенный вред рыболовству, повреждая попавших в сети рыб. Многие месяцы могут оставаться без пищи. Развитие прямое. Обыкновенная миксина (*Muxine glutinosa*) длиной от 36 до 79 см.

### ПОДКЛАСС МИНОГИ (PETROMYZONES)

Отряд **Миногообразные** (*Petromyzoniformes*),

3 семейства, более 20 видов

Тело угреобразное или червеобразное, голое, длиной от 15 см до 1 м. Спинных плавника один или два. Предротовая воронка окаймлена по внешнему краю кожной бахромой. С каждой стороны тела по 7 жаберных отверстий. Глаза развиты, но прикрыты кожистой пленкой.

Распространены в пресных и морских водах умеренных широт обоих полушарий. Все миноги размножаются в пресной воде. Раздельнополые. Оплодотворение наружное. Развитие с метаморфозом, личинка – пескоройка. Некоторым свойственна неотения. Многие миноги во взрослом состоянии ведут паразитический образ жизни, питаясь тканями рыб, мелкие виды питаются только в течение личиночного периода жизни, не паразитируя на рыбах.

Морская минога (*Petromyzon marinus*) длиной 90–100 см и массой до 3 кг; **европейская ручьевая минога**<sup>3</sup> (*Lampetra planeri*); украинская минога (*Eudontomyzon tariae*).

<sup>3</sup> Виды фауны Беларуси выделены жирным шрифтом

### **Вопросы для обсуждения:**

1. Прогрессивные черты строения круглоротых по сравнению с низшими хордовыми.
2. Примитивные черты организации и признаки специализации к паразитическому образу жизни у круглоротых.
3. Особенности строения органов дыхания круглоротых.
4. Распространение, экология и значение круглоротых.
5. Происхождение бесчелюстных. Ископаемые формы, их строение и возможный образ жизни.

### **Раздел Челюстноротые (Gnathostomata)**

Характерным признаком челюстноротых является наличие в висцеральном черепе челюстей, которые служат для захвата и измельчения пищи. Лишь на зародышевой стадии функцию осевого скелета выполняет хорда, которая во взрослом состоянии замещается позвонками. Только у некоторых групп рыб тела позвонков слабо развиты или отсутствуют, а опорой служит хорда, имеющая плотную соединительнотканную оболочку.

Рот имеет вид щели, а предротовая воронка отсутствует. Ноздри и обонятельные мешки всегда парные. В капсуле внутреннего уха всегда три полукружных канала, которые лежат во взаимно перпендикулярных плоскостях. Мозговой череп хрящевой или костный и окружает головной мозг со всех сторон. У водных представителей (рыбы) имеются парные плавники (грудные и брюшные), которые у наземных позвоночных преобразуются в парные конечности пятипалого наземного типа. Органами дыхания у водных челюстноротых служат жабры эктодермального происхождения, у наземных – легкие.

### **ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ НАДКЛАССА РЫБЫ**

Судить о происхождении ряда групп челюстноротых крайне сложно, так как их ископаемые формы до сих пор не обнаружены. По одной из наиболее вероятных гипотез они могли отделиться от примитивных бесчелюстных, которые еще не имели жаберных мешков. Вероятнее всего, это были вымершие разнощитковые (Heterostraci) из класса птероспидоморф (Pteraspidomorphi). Это обособление завершилось в ордовике-силуре (около 400–440 млн лет назад) и привело к образованию двух ископаемых классов: панцирные рыбы (Placodermi) и челюстножаберные (Acanthodii). Их представители были рыбами мелких и средних размеров с веретеновидным телом, обладавшие высокой подвижностью. Они населяли реки с быстрым течением. Все тело, включая голову, было покрыто костными пластинами и чешуями, по

форме напоминавшими ганоидную чешую. Имелись хорошо развитые парные и непарные плавники, которые поддерживались мощными костными шипами. Хрящевые рыбы, вероятно, обособились от примитивных челюстножаберных в нижнем девоне (около 380 млн лет назад), другая же группа в верхнем силуре (около 400 млн лет назад) дала начало Костным рыбам (рис. 15, рис. 16). Обитание в реках с быстрым течением привело к формированию костного скелета, обеспечивавшего возможность совершения разнообразных движений в толще воды.

В археологических находках среднего девона (370-380 млн лет назад) были обнаружены отпечатки тел, зубы и шипы акулоподобных хрящевых рыб *Cladoselachii*, вымерших к концу каменноугольного периода (около 280 млн лет назад). Настоящие акуловые рыбы – пластинчатожаберные – известны с середины девона (около 375 млн лет назад) и обособились от примитивных морских кладоселяхий. Они обитали в морях, питались беспозвоночными и мелкой рыбой. Разделение пластинчатожаберных рыб на две группы – акул и скатов – началось в юрском периоде (около 180 млн лет назад). Ряд семейств пластинчатожаберных, возникших в юрский период, дожили до наших дней. Однако большинство современных семейств окончательно сформировалось лишь к концу мезозойской эры (более 70 млн лет назад).

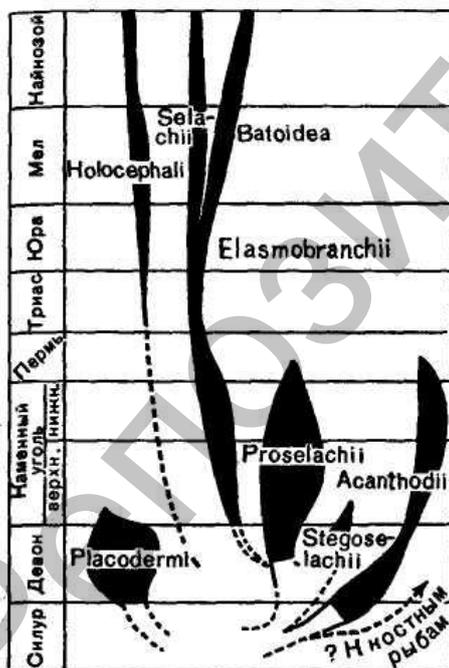


Рис. 15. Филогенетическое древо панцирных и хрящевых рыб.

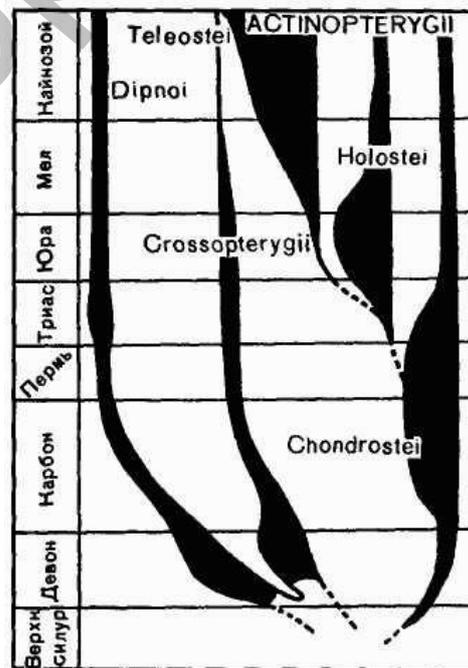


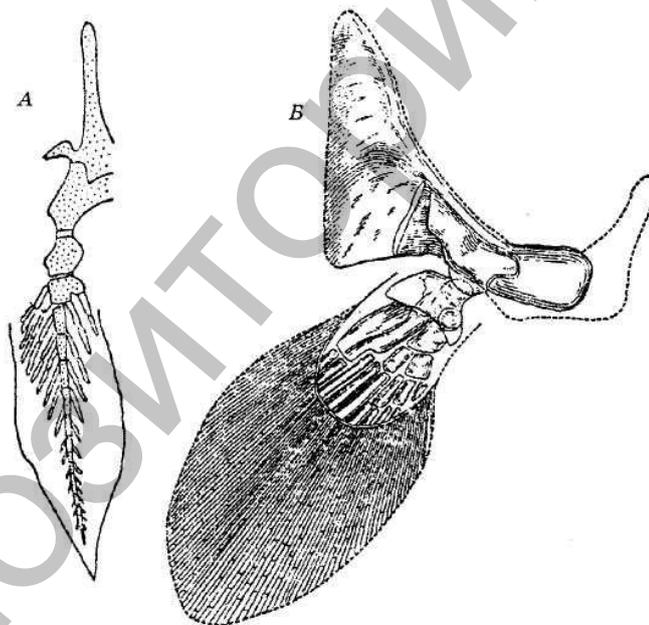
Рис. 16. Филогенетическое древо костистых рыб.

С конца триаса (около 180 млн лет назад) известны останки цельноголовых или химер, имевших уплощенное тело и зубы в виде костных пластинок, которые служили для разрушения раковин моллюсков.

О ранней эволюции костных рыб сложно судить при отсутствии палеонтологического материала, но, предположительно, они обособились в силуре от одной из примитивных групп челюстножаберных рыб. Из девонских отложений известны представители двух обособленных подклассов костных рыб: лопастеперые – Sarcopterygii (нижний девон – около 380 млн лет назад) и лучеперые – Actinopterygii (средний девон – около 360 млн лет назад).

У лопастеперых рыб уже присутствовали парные бисериальные плавники, имевшие внутренний скелет с центральной осью из крупных скелетных элементов, к которой с боков причленялись радиалии (рис. 17). Их мясистые основания были покрыты чешуей.

Они имели гетероцеркальный хвостовой плавник и хрящевой череп с окостенениями различной степени и покровными костями. Пожизненно сохранялась хорда. Тело покрывали округлые или ромбические чешуи космоидного типа. Лопастеперые в начале и середине девона разделились на две группы, эволюция которых пошла в разных направлениях.



**Рис. 17. Плавники лопастеперых рыб:**

А – плечевой пояс и бисериальный плавник неоцератода – *Neoceratodus* (двоякодышщие); Б – плечевой пояс и унисериальный плавник ископаемой кистеперой рыбы *Sauripterus*.

Представители надотряда кистеперые (Crossopterygimorpha) были хищными девонскими рыбами. Они обитали в пресных водоемах и относились к отряду Rhipidistiformes. Дальнейшая эволюция этого отряда привела к образованию различных групп, сильно отличавшихся по особенностям морфологии. От одной группы в середине девона (375 млн лет назад) обособились примитивные земноводные. Вымерли рипидистии в начале перми (около 270 млн лет назад).

Другие кистеперые – целиканты (*Coelacanthiformes*) были морскими животными, которых ученые долгое время считали вымершими, пока в 1938 году в Индийском океане у Коморских островов не была поймана латимерия.

Представители второго надотряда лопастеперых – двоякодышащие (*Dipneustomorpha*), представляющие боковую специализированную ветвь древних кистеперых, известны со среднего девона. Они имели удлинённое тело, а хвостовой плавник сливался со спинным и анальным. Череп был аутостилический, а зубы имели вид костных пластинок. У них уже образовывались хоаны, что свидетельствует о наличии у палеозойских форм легких. Обитали во внутренних водоемах почти всего земного шара, но к концу палеозоя (230 млн лет назад) почти повсеместно вымерли. До наших дней дожили представители только трех родов.

Эволюция и становление подкласса лучеперые (*Actinopterygii*) проходила в реках с быстрым течением, где они приобретали способность к активному маневренному плаванию. Их парные плавники уже не имели мясистого основания, а скелет – центральной оси (унисериальный плавник). Для более древних форм был характерен гетероцеркальный хвостовой плавник, а для современных – гомоцеркальный. Череп гиостилический. Нет хоан. У древних представителей сохранялась хорда, а у более молодых она редуцировалась и сохранялась лишь между телами амфицельных позвонков. Лучеперые рыбы проникли в водоемы различных типов и широко расселились в морях, успешно конкурируя с другими рыбами. Ископаемые остатки лучеперых рыб были найдены в разных районах Евразии и известны из среднего девона (375 млн лет назад).

Большое разнообразие современных и ископаемых видов и групп рыб, их длительная и сложная эволюция, недостаток палеонтологического материала и слабая изученность отдельных таксонов приводят к тому, что их классификация сложна, часто неоднозначна и окончательно не разработана. Большинство специалистов придерживаются системы, предложенной Т.С. Рассом и Г.У. Лидбергом (1971), согласно которой надкласс рыбы объединяет 4 класса (включая ископаемые).

### **Надкласс Рыбы – Pisces**

Рыба – это первичноводные животные, вся организация которых приспособлена к активному подвижному образу жизни в воде и питанию путем схватывания добычи челюстями. Основным способом передвижения служат волнообразные боковые движения тела или только хвостового отдела. Имеются парные конечности – грудные и брюшные плавники, регулирующие движение. Хорошо развиты нерв-

ная система и органы чувств. Тело покрыто чешуей. В коже большое количество желез выделяющих слизь. Органы дыхания жабры. Скелет хрящевой или костный. Размножение и развитие протекает в воде. Надкласс включает 2 класса: Хрящевые (Chondrichthyes) и Костные (Osteichthyes) рыбы, к которым относятся до 22 тыс. современных видов, обитающих почти во всех водоемах земного шара.

### **Класс Хрящевые рыбы (Chondrichthyes)**

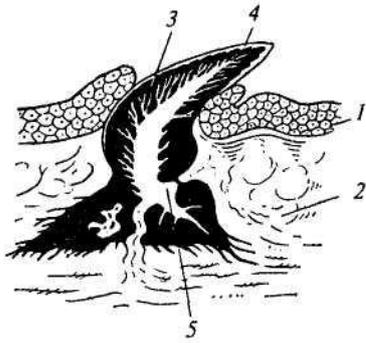
Немногочисленная группа преимущественно морских рыб, включающая 650 современных видов, которые сочетают черты примитивной организации с чертами прогрессивности. Обитают в тропических широтах всех морей и океанов, кроме Каспийского. Размеры сильно варьируют от 15 см до 20 м и массой тела до 14 т. Скелет пожизненно остается хрящевым. Впервые появляется примитивная чешуя – плакоидная.

Имеются жаберные щели (5–7), каждая из которых открывается наружу самостоятельным щелевидным отверстием. К чертам прогрессивной организации относятся наличие нервного вещества в крыше переднего мозга, внутреннее оплодотворение, а у ряда видов и живорождение.

### **Организация хрящевых рыб (на примере колючей акулы)**

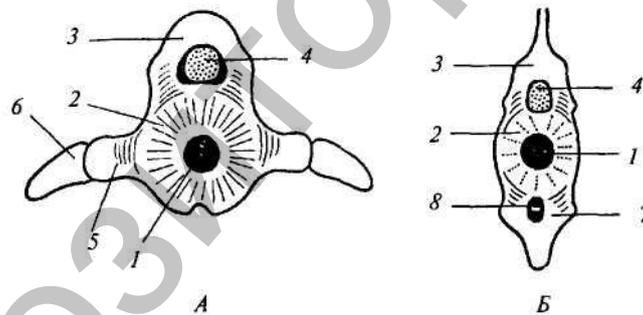
Внешнее строение. Катран достигает длины 1м и имеет веретеновидную форму тела. Голова заканчивается удлинённым рострумом, а туловище постепенно суживается в хвост. Ось позвоночника заходит в верхнюю лопасть хвостового плавника, в связи с чем он гетероцеркальный (неравнолопастной). Ротовое отверстие имеет форму поперечной щели на брюшной стороне головы. По бокам головы открываются щелевидные жаберные отверстия. Позади глаз располагаются брызгальца, ведущие в глотку. Хорошо развиты парные грудные и брюшные плавники.

Кожные покровы. Многослойный эпидермис с большим количеством однослойных желез, вырабатывающих слизь, и плотный кутикул из соединительной ткани, производным которого является плакоидная чешуя. Она имеет вид округлой пластинки с зубцом, направленным вершиной назад. Чешуя состоит из дентина и снаружи покрыта эмалью. Внутри чешуи находится полость с мякотью, насыщенной кровеносными сосудами (рис. 18).



**Рис. 18. Схематический разрез через кожу и плакоидную чешую акульей рыбы:**  
1 – эпидермис; 2 – кориум; 3 – дентин; 4 – эмаль; 5 – внутренняя полость плакоидной чешуи

**Скелет.** Полностью хрящевой. Позвоночник образован многочисленными подвижно сочлененными позвонками и состоит из туловищного и хвостового отделов. Позвонки амфицельные (двояковогнутые). Каждый позвонок состоит из тела и отростков. Тело позвонка имеет отверстие, через которое проходит хорда. Сверху от тел позвонков отходят верхние дуги, при срастании которых образуется спинномозговой канал. К верхним дугам причленяются верхние остистые отростки. Снизу от тел позвонков отходят парные нижние дуги. В туловищном отделе к ним причленяются зачаточные ребра, ограничивающие полость тела сверху и лишь отчасти с боков, а в хвостовом отделе они срастаются, образуя гемальный канал (рис. 19).



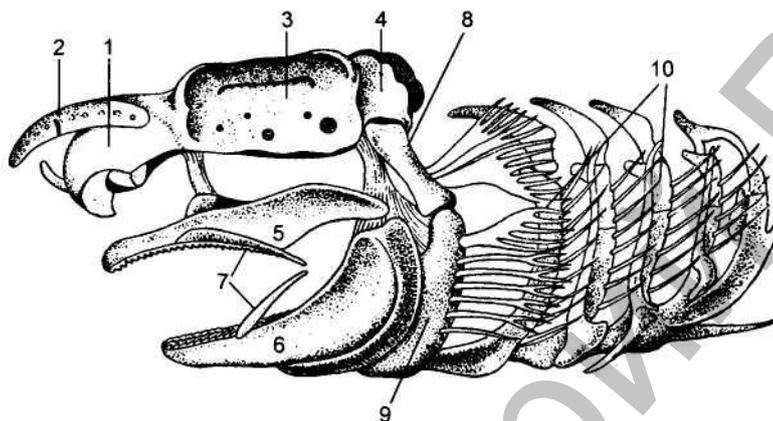
**Рис. 19. Поперечный разрез позвонков акулы:**

А – туловищный позвонок; Б – хвостовой позвонок: 1 – хорда; 2 – тело позвонка; 3 – верхняя дуга; 4 – спинной мозг; 5 – боковой отросток; 6 – ребро; 7 – нижняя дуга; 8 – гемальный канал

Череп подразделяется на мозговой и висцеральный. В состав мозгового черепа входят хрящевая коробка с капсулами органов чувств (слуха, обоняния, зрения) и рострум, состоящий из 3 палочковидных хрящей. Черепная коробка полностью охватывает головной мозг, ее крыша сплошь хрящевая, лишь в передней части находится незарастающее отверстие фонтанель. Имеется затылочная капсула с отверстием, посредством которого происходит соединение головного мозга со спинным. Головной мозг лежит между глазницами – плати-базальный тип черепа.

Висцеральный череп представлен челюстной дугой, подъязычной дугой и жаберными дугами. Жаберных дуг 5 пар, каждая из которых образована 8 парными хрящами и 1 непарным. От задних краев жаберных дуг отходят многочисленные хрящевые лучи, поддерживающие межжаберные перегородки.

Челюстная дуга образована двумя парными хрящами, срастающимися спереди друг с другом. Верхняя челюсть представлена небо-квадратным хрящем, а нижняя – меккелевым хрящем. У акул впереди челюстной дуги сохраняются 1–2 пары мелких губных хрящей (рис. 20).



**Рис. 20. Череп акулы:**

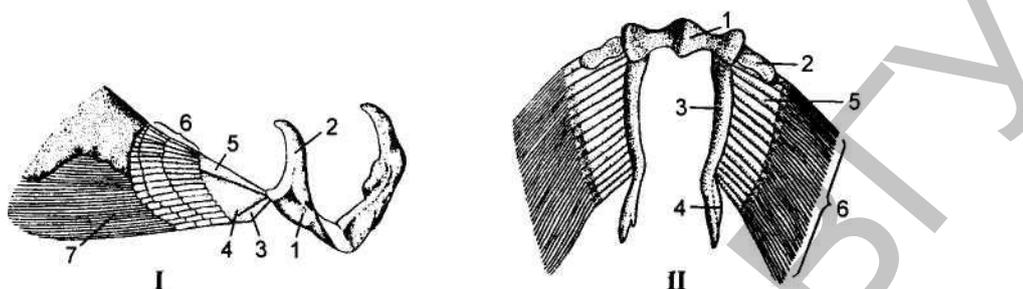
1 – носовая капсула; 2 – носовой вырост (рострум); 3 – орбита; 4 – затылочная капсула; 5 – небо-квадратный хрящ; 6 – меккелев хрящ (нижняя челюсть); 7 – губные хрящи; 8 – подвесок (гиомандибуляре); 9 – гиоид; 10 – жаберные дуги.

Подъязычная дуга состоит из двух парных хрящей и одного непарного. Верхний хрящ гиомандибуляре (подвесок) и нижний гиод. Имеется непарная копула, соединяющая гиоиды правой и левой сторон. Функция подъязычной дуги – подвижное соединение челюстной дуги с мозговым черепом посредством гиомандибуляре (гиостилия). Для других представителей (цельноголовые) характерно срастание небо-квадратного хряща с основанием мозгового черепа (аутостилия).

Скелет конечностей. Скелет непарных плавников (спинного, хвостового) состоит из внутреннего и наружного скелета. Внутренний представлен рядом палочковидных хрящей радиалий, лежащих в мускулатуре, наружный – многочисленными эластоидиновыми нитями кожного происхождения.

Скелет парных конечностей состоит из пояса конечности и скелета свободной конечности. Плечевой пояс представлен дугой, охватывающей тело снизу и с боков. Посредине каждой полудуги находится сочленовная поверхность, сверху от которой располагается лопатка, а снизу – коракоид. Пояс задних конечностей (тазовый) представлен непарным палочковидным хрящем, расположенным поперек тела (рис. 21).

Скелет свободной конечности прикрепляется к сочленовной ямке и представлен палочковидными базалиями, к которым причленяются утолщенные радиалии, а от них отходят мягкие эластоидиновые нити. Если радиалии отходят от базалий только с одной стороны – такой тип плавников называется унисериальный, если с двух – бисериальный.



**Рис. 21. Скелет поясов и парных конечностей самца акулы:**

I – плечевой пояс и грудные плавники: 1 – коракоидный отдел; 2 – лопаточный отдел; 3, 4, 5 – базалии; 6 – радиалии; 7 – эластоидиновые нити; II – пояс задних конечностей и брюшные плавники: 1 – пояс; 2, 3, 4 – базалии; 5 – радиалии; 6 – эластоидиновые нити

Нервная система и органы чувств. Характеризуется высокой дифференциацией отделов. Полушария переднего мозга увеличиваются в размерах, на дне, по бокам и отчасти в его крыше появляется нервное вещество. Сильное развитие получают обонятельные доли. В области среднего мозга появляется изгиб, свойственный высшим позвоночным и имеются хорошо выраженные зрительные доли. Очень крупный и хорошо развитый мозжечок служит центром координации движений и поддерживает мышечный тонус. Появляются в зачатке эпифиз и гипофиз. Имеется 11 пар головных нервов.

Органы чувств значительно сложнее и совершеннее, чем у круглоротых.

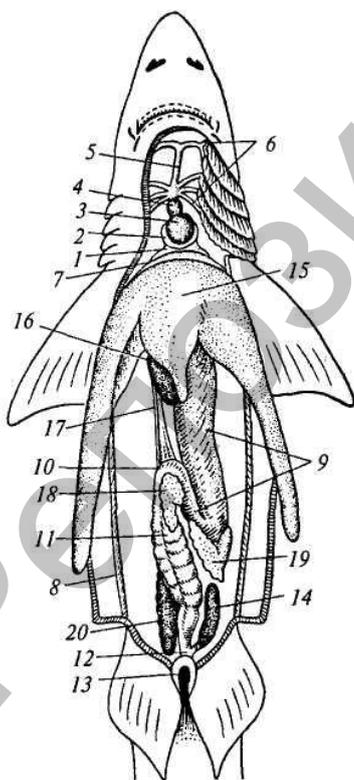
Орган обоняния представлен парными ноздрями, которые открываются в обонятельные мешки, имеющие сложную систему складок, и окружены снаружи округлыми хрящевыми капсулами, прирастающими к черепу.

Орган боковой линии представляет собой цепочку каналов, расположенных в коже на боковой поверхности тела. Сообщается с внешней стороной при помощи многочисленных отверстий. По стенкам каналов располагаются скопления чувствительных клеток с ресничками, воспринимающие силу тока воды.

Орган зрения – крупные парные глаза с уплощенной роговицей и круглым хрусталиком. Они используются как рецепторы ближней ориентации, так как контуры предметов различаются на расстоянии 10-15 м. Зрение черно-белое, цвета не различают. Хорошо развита система глазных мышц, обеспечивающих высокую подвижность глаза.

Орган слуха включает только внутреннее ухо, заключенное в хрящевую капсулу. Оно состоит из перепончатого лабиринта, круглого и овального мешочков и трех полукружных каналов, расположенных во взаимно перпендикулярных плоскостях.

**Пищеварительная система.** Ротовое отверстие имеет вид поперечной щели на брюшной стороне головы и ведет в ротоглоточную полость. В ней находится несколько рядов острых конических зубов представляющих собой видоизмененные кожные плакоидные чешуи, служащие для захвата и частичной механической обработки пищи. Здесь же находится язык. Ротовая полость переходит в глотку, которая прободена жаберными щелями, в нее же открываются брызгальца. Далее следует короткий пищевод, впадающий в дугообразно изогнутый желудок. Передняя часть желудка называется кардиальной, задняя – пилорической. От пилорической части желудка отходит короткая тонкая кишка, за которой следуют толстая и прямая кишка, открывающаяся в клоаку. В тонкую кишку впадают протоки поджелудочной железы и желчного пузыря. Широкая толстая кишка снабжена спиральным клапаном. Имеется крупная трехлопастная печень, в которой накапливаются запасы жира, а также гликоген и витамин А, в связи с чем она выполняет функцию как энергетического резерва, так и гидростатического органа (рис. 22).



**Рис. 14. Общее расположение внутренних органов колючей акулы:**

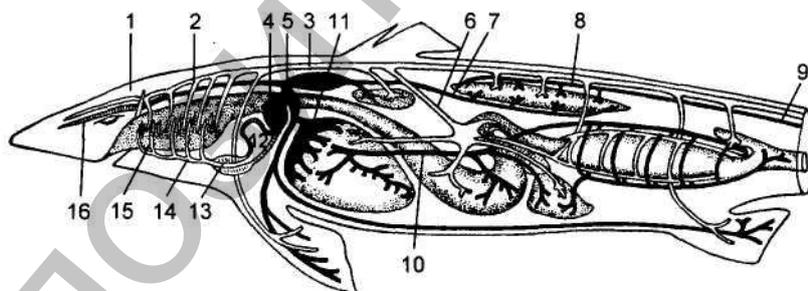
- 1 – венозный синус; 2 – предсердие;
- 3 – желудочек; 4 – артериальный конус;
- 5 – брюшная аорта; 6 – приносящие жаберные артерии; 7 – кювьеров проток;
- 8 – боковая вена; 9 – желудок; 10 – тонкая кишка;
- 11 – толстая кишка (просвечивает спиральный клапан); 12 – прямая кишка;
- 13 – клоака; 14 – ректальная железа;
- 15 – печень; 16 – желчный пузырь;
- 17 – желчный проток; 18 – поджелудочная железа; 19 – селезенка; 20 – правая почка.

**Дыхательная система.** Глотка акулы пронизана пятью парами жаберных щелей, которые открываются наружу. Между ними в стен-

ках глотки располагаются хрящевые жаберные дуги, к которым крепятся межжаберные перегородки. Жаберные лепестки сидят по передней и задней сторонам жаберных перегородок четырех передних жаберных дуг и по задней стороне подъязычной дуги. Каждый ряд жаберных лепестков составляет полужабру, а две полужабры одной жаберной дуги – целую жабру. Между жабрами располагаются жаберные щели, открывающиеся одной стороной в глотку, а другой – непосредственно наружу. У большинства акул имеется 4,5 жабры: одна полужабра, расположенная на подъязычной дуге, и четыре целые жабры – на I–IV жаберных дугах. V жаберная дуга жабры не несет.

**Кровеносная система.** Сердце состоит из двух камер – предсердия и желудочка. Оно содержит только венозную кровь. К предсердию примыкает тонкостенный венозный синус, а к желудочку – артериальный конус, который имеет ряд клапанов и снабжен поперечно-полосатой мускулатурой, в связи с чем способен к самостоятельной пульсации.

**Артериальная система.** От артериального конуса отходит брюшная аорта, дающая ответвления на 5 приносящих жаберных сосудов. От каждой полужабры отходит по выносящей жаберной артерии, которые, сливаясь, образуют общий ствол спинной аорты. От первых выносящих жаберных артерий к голове отходят сонные артерии, а остальные образуют при слиянии спинную аорту, которая тянется назад, отсылая крупные сосуды к внутренним органам (рис. 23).



**Рис. 23. Схема кровеносной системы акулы:**

1 – сонная артерия; 2 – наджаберная артерия; 3 – спинная аорта; 4 – венозный синус; 5 – кювьеров проток; 6 – внутренностно-мезентериальная артерия; 7 – кардинальная вена; 8 – воротная вена почки; 9 – хвостовая вена; 10 – воротная вена печени; 11 – печеночный синус; 12 – предсердие; 13 – желудочек с конусом аорты; 14 – брюшная аорта; 15 – жаберная артерия; 16 – яремная вена

**Венозная система.** Непарная хвостовая вена входит в полость тела и разделяется на правую и левую воротные вены почек, которые, распадаясь в почках на капилляры, образуют воротную систему почек. Из почек кровь собирается парными задними кардинальными венами.

От головы венозная кровь собирается в парные передние кардинальные и нижние яремные вены. Передние и задние кардинальные, а

также нижние яремные вены каждой стороны сливаются в кювьеров проток, откуда кровь поступает в венозный синус.

От брюшных плавников и стенок тела кровь идет по боковым венам, которые, сливаясь с подключичными венами, несущими кровь от грудных плавников, впадают в кювьеровы протоки.

От желудка, кишечника и селезенки кровь собирается в ряд вен, сливающихся в воротную вену печени. Заходя в печень, она распадается на капилляры, образуя воротную систему печени, из которой кровь собирается в печеночную вену, впадающую в венозный синус.

Основным кроветворным органом является селезенка, в которой, как и в почках, идет формирование форменных элементов крови: эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов.

Количество крови у акул составляет 3,7-6,8% от массы тела.

Выделительная система. Почки акул парные, расположены по бокам позвоночника и относятся к мезонефрическому типу.

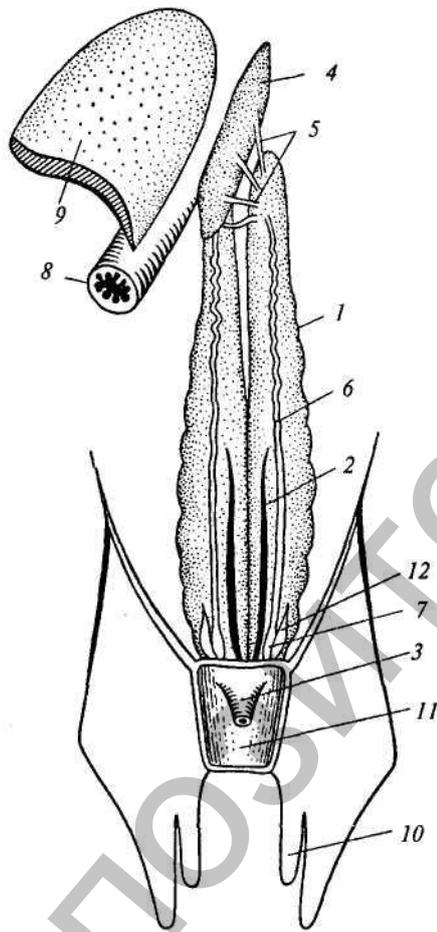
От заднего конца брюшной поверхности почек отходят тонкие трубки – мочеточники, которые открываются в полость вдающегося в клоаку мочевого (у самок) или мочеполового (у самцов) сосочка с отверстием на вершине. Структурной единицей почки является нефрон, который включает клубочек капиллярных сосудов, заключенных в боуменову капсулу и почечный каналец. Первичная моча перемещается по почечному канальцу, а его стенки адсорбируют сахара, аминокислоты, часть солей и мочевины. Из организма выводятся только излишки мочевины, солей и воды.

Половая система. Раздельнополы. У самцов имеются парные семенники, лежащие по бокам пищевода в виде удлинённых тел. От них отходят тонкие семявыносящие канальцы, которые впадают в переднюю редуцированную часть почки, а затем сливаются в семяпровод (вольфов канал). В задней части семяпровода образуется расширение – семенной пузырек. Семяпроводы обеих сторон открываются в клоаку мочеполовым сосочком совместно с мочеточниками (рис. 24). Созревшие сперматозоиды выбрасываются в клоаку, после чего при помощи копулятивных органов (птеригоподий) вводятся в клоаку самки. Оплодотворение внутреннее.

Парные яичники самок также располагаются по бокам пищевода над печенью. Яйцеводы (мюллеровы каналы) расположены на брюшной поверхности почек, а их передние концы сливаются в общую воронку. Передние части яйцеводов образуют расширения – скорлуповые железы, секрет которых формирует оболочку яйца. Задняя расширенная часть яйцевода образует маточный отдел, открывающийся в клоаку самостоятельным отверстием (рис. 25).

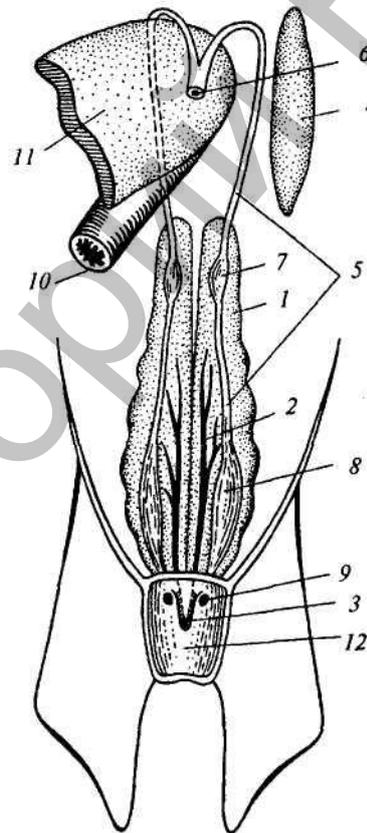
Созревшее яйцо через разрыв в стенке яичника выпадает в полость тела, а затем в воронку яйцевода. Путем сокращения стенок яй-

цевода яйцеклетка перемещается по нему, оплодотворяется и покрывается оболочками. Слияние яйцеклетки со сперматозоидом происходит в верхнем отделе яйцевода. Эмбриональное развитие протекает медленно и длится от 4 до 12 месяцев. У яйцекладущих видов одетые плотной оболочкой яйца выделяются наружу. Многим хрящевым рыбам присуще яйцеживорождение, когда происходит задержка оплодотворенной яйцеклетки в маточных отделах яйцеводов. Для отдельных представителей акул и скатов характерно живорождение, когда между зародышем и материнским организмом устанавливается тесная связь.



**Рис. 24. Схема мочеполовой системы самца акулы:**

1 – почка; 2 – мочеточник; 3 – мочеполовой сосочек; 4 – левый семенник (правый семенник не изображен); 5 – семявыносящие каналы; 6 – семяпровод; 7 – семенной пузырек; 8 – пищевод; 9 – печень; 10 – копулятивный отросток брюшного плавника; 11 – полость клоаки; 12 – семенной мешок.



**Рис. 25. Схема мочеполовой системы самки акулы:**

1 – почка; 2 – мочеточник; 3 – мочевого сосочек; 4 – левый яичник (правый яичник не изображен); 5 – яйцевод; 6 – общая воронка обоих яйцеводов; 7 – скорлуповая железа; 8 – «матка»; 9 – отверстие яйцевода; 10 – пищевод; 11 – печень; 12 – полость клоаки.

## СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ХРЯЩЕВЫХ РЫБ

### КЛАСС ХРЯЩЕВЫЕ РЫБЫ (*CHONDRICHTYES*),

2 подкласса, около 650 видов

### ПОДКЛАСС ПЛАСТИНОЖАБЕРНЫЕ (*ELASMOBRANCHII*),

2 надотряда, около 600 видов

Форма тела очень разнообразна: одни имеют торпедовидное тело, другие уплощены в спинно-брюшном направлении. Кожа обычно покрыта плакоидной чешуей. Жаберной крышки никогда не бывает. С каждой стороны тела наружу открываются 5–7 жаберных щелей. У многих имеются также брызгальца – рудимент еще одной жаберной щели. Оплодотворение внутреннее, копулятивные органы – птеригоподии. Размножение происходит путем откладки яиц, яйцеживорождения или живорождения.

### НАДОТРЯД АКУЛЫ (*SELACHOMORPHA*),

8 отрядов, 21 семейство, около 250 видов

Тело удлиненное, веретеновидное, длиной от 15–40 см до 20 м. Обитают во всех морях и океанах, особенно разнообразны в тропиках, встречаются даже в пресной воде. Подавляющее большинство акул – хищники, охотящиеся за крупной добычей. Только 3 вида (китовая, гигантская и глубоководная) – планктофаги, некоторые – бентофаги. Многие акулы – объект промысла. Некоторые виды опасны для человека.

### Отряд Разнозубообразные акулы (*Heterodontiformes*)

#### Семейство Разнозубые, или бычьи, акулы (*Heterodontidae*),

7–10 видов

Тело короткое и неуклюжее, сильно уплощено спереди и имеет близкую к трехгранной форму длиной до 1,5 м. Голова толстая, высокая, с сильно выступающими надглазничными гребнями. Спинных плавника два, каждый из которых несет колючий шип. Зубы в передней части мелкие и острые, а в задней – в виде коренных. Встречаются в умеренно теплых и субтропических водах Индийского и Тихого океанов. Питаются крабами, моллюсками, морскими ежами.

Яйцекладущие. Самка откладывает 1 яйцо длиной около 10 см, шириной 5 см.

Японская бычья акула (*Heterodontus japonicus*).

Отряд **Многожаберникообразные акулы** (*Hexanchiformes*),  
2 семейства, 6 видов

Крупные акулы длиной 4–8 м. Жаберных щелей 7 или 6. Имеют один спинной плавник. Мигательной перепонки нет. Населяют тропические и субтропические воды океанов. Питаются главным образом рыбой. Яйцеживородящие.

Семейство **Плащеносные акулы** (*Chlamydoselachiformes*),  
1 вид

Плащеносная акула (*Chlamydoselachus anguineus*) длиной 1,2–2 м. Тело угреобразно вытянуто, спинной и брюшные плавники расположены в задней части тела. Хвостовой плавник фактически состоит из нижней лопасти. Жаберные щели (по 6 с каждой стороны) прикрыты кожными складками. Рот почти конечный. Обитают в восточной части Атлантического и западной части Тихого океанов на глубинах 420–1200 м. Питается рыбой и головоногими моллюсками. Яйцеживородящая (3–12 детенышей).

Семейство **Гребнезубые, или многожаберные,**  
акулы (*Hexanchidae*), 5 видов

Туловище толстое, тяжелое. Голова широкая, хвост длинный. Жаберных щелей 7 или 6. Питаются рыбой и крупными ракообразными. Яйцеживородящие (от 50 до 100 детенышей). Крупные экземпляры опасны для человека. Некоторые виды - объекты местного промысла.

Шестижаберная акула (*Hexanchus griseus*) длиной до 4,8 м, массой до 800 кг; плоскоголовая семижаберная акула (*Notorhynchus cepedianus*) длиной до 2 м, массой до 250 кг.

Отряд **Воббегонгообразные** (*Orectolobiformes*),  
2 семейства

Спинных плавника два, колючих шипов нет. У многих есть усики на рыле. Рот, как правило, маленький. Мигательной перепонки обычно нет. Характерны для тропических вод.

Семейство **Ковровые, или усатые, акулы** (*Orectolobidae*),  
несколько десятков видов

Акулы длиной 3–4 м. Передний спинной плавник расположен над брюшными плавниками или позади них. На рыле имеют 2 усика. По

бокам тела расположены гребни. Зубы маленькие, с несколькими вершинами. Распространены в тропических и субтропических водах океанов. Обитатели прибрежных мелководий, ведут пассивный образ жизни. Многие ярко окрашены. Питаются донными беспозвоночными и рыбой. Яйцеживородящие или яйцекладущие. Некоторые имеют промысловое значение.

Акула-нянька (*Ginglymostoma cirratum*) длиной до 4,2 м; зебровая акула (*Stegostoma fasciatum*) длиной до 3,3 м.

#### Семейство **Китовые акулы** (*Rhincodontidae*),

1 вид

Китовая акула (*Rhincodon typus*) до 20 м длиной и массой 15 т и более – самая крупная из ныне живущих рыб. Тело мощное, тяжелое, голова сравнительно маленькая, рот конечный. Вдоль боков туловища проходят продольные гребни. Хвостовой плавник имеет полулунную форму. Зубы очень маленькие. Обитает в пелагиали тропических вод океанов. Питается мелкими планктонными животными. Яйцекладущая.

#### Отряд **Ламнообразные акулы** (*Lamniformes*),

6 семейств, около 20 видов

Крупные акулы длиной от 2,5 до 6-7 м. Спинных плавника два. Рот большой, зубы, как правило, очень мощные. Мигательной перепонки нет. Широко распространены в теплых и умеренных водах океанов. Питаются в основном рыбой. Яйцеживородящие. Некоторые виды опасны для человека.

#### Семейство **Лисьи акулы**, или **Морские лисицы** (*Alopiidae*), 4 вида

Характерен очень длинный хвостовой плавник, длина которого составляет около половины общей длины тела. Зубы небольшие. Яйцеживородящие. Самка приносит 2–4 акулят длиной до 1,5 м. Имеют промысловое значение.

Обыкновенная морская лисица (*Alopias vulpes*) до 6 м длиной, массой до 450 кг.

#### Семейство **Ламновые**, или **сельдевые**, акулы (*Lamnidae*),

6 видов

Тело торпедообразное. Хвостовой плавник имеет серповидную форму, на хвостовом стебле хорошо выраженный киль. Зубы крупные, высотой до 5 см. Питаются в основном рыбой и другими видами акул.

Обыкновенная, или атлантическая, сельдевая акула (*Lamna nasus*) длиной до 3,6 м; атлантическая серо-голубая акула, или акула-мако (*Isurus glaucos*) длиной до 3,5—4 м; кархарадон, или акула-людоед (*Carcharodon carcharias*) длиной 6-7 м – самая крупная хищных акул и наиболее опасна для человека.

Семейство **Гигантские акулы** (*Cetorhinidae*),

1 вид

Гигантская акула (*Cetorhinus maximus*) длиной до 12–15 м. Тело сигарообразное. Рыло короткое, коническое, сжато с боков. Грудные плавники большие. Зубы мелкие. Обитает в умеренно теплых водах обоих полушарий. Питается планктонными животными, моллюсками и мелкими стайными рыбами. Вероятно, яйцеживородящая.

Отряд **Кархаринообразные акулы** (*Carcharhiniformes*),

8 семейств, около 185 видов

Мелкие, средние и очень крупные акулы. Спинных плавника два. Носоротовой борозды и усов нет. Мигательная перепонка хорошо развита. Рот обычно большой. Зубы разной формы. Распространены в тропических, субтропических, редко умеренных широтах океанов, некоторые виды проникают в пресные воды. Пелагические и прибрежные виды. Некоторые виды опасны для человека. Многие относятся к объектам промысла. Яйцекладущие, яйцеживородящие и живородящие.

Семейство **Кошачьи акулы** (*Scyliorhinidae*),

около 86 видов

Мелкие акулы длиной 50–150 см. Населяют в основном прохладные воды в умеренном поясе. Откладывают на дно яйца (от 2 до 20), но есть и яйцеживородящие виды. Питаются бентосными беспозвоночными и рыбой.

Обыкновенная кошачья акула (*Scyliorhinus canicula*) длиной до 1 м.

Семейство **Куньи акулы** (*Triakidae*),

более 30 видов

Длина акул немногим более 1,5 м. Мигательная перепонка обычно отсутствует. Населяют прибрежные воды всех океанов. Размножаются путем яйцеживорождения или живорождения. Некоторые имеют местное промысловое значение.

Американская кунья акула (*Mustelus canis*) длиной до 1,5 м; рифовая акула (*Trianodon obesus*) длиной до 2,1 м.

Семейство **Серые, или пилозубые, акулы** (*Carcharhinidae*),  
более 60 видов

Наиболее высокоорганизованная и процветающая группа акул. Характерна «акулообразная» форма тела, наличие двух спинных плавников. Мигательная перепонка хорошо развита. Зубы обычно имеют вид треугольных пластинок с пильчатой зазубренностью по краям или без нее. Прибрежные и пелагические рыбы. Яйцеживородящие и живородящие. Хищники. Многие опасны для человека.

Тигровая акула (*Galecerdo cuvieri*) длиной более 5 м; тупорылая акула (*Carcharhinus leucas*) длиной до 3,6 м; длиннокрылая акула (*C. longimanus*) длиной 3,5–4 м; синяя, или голубая, акула (*Prionace glauca*) длиной 3,8–6 м.

Семейство **Молотоголовые акулы, или Акулы-молоты** (*Sphyrnidae*), 7 видов

Голова сильно уплощена сверху вниз и имеет по бокам 2 больших выроста, на которых расположены глаза и ноздри. Питаются донными беспозвоночными, кальмарами и рыбами. Размножаются путем яйцеживорождения (от 6–9 до 30–40 акул длиной 45–50 см). Крупные экземпляры опасны для человека.

Гигантская акула-молот (*Sphyrnamokarran*) длиной до 6 м.

Отряд **Катранообразные акулы** (*Squaliformes*),  
3 семейства, около 30 видов

Мелкие, до 1 м, редко до 2 м в длину рыбы, имеющие перед каждым спинным плавником (их два) острый роговой шип. Населяют все океаны от тропических до умеренных широт. Питаются рыбами, ракообразными и различными донными беспозвоночными. Акулы семейства *Squalidae* – объект промысла. Яйцекладущие, яйцеживородящие и живородящие.

Катран, или обыкновенная колючая акула (*Squalus acanthias*) 1,2 м длиной; полярная акула (*Somniosus microcephalus*) до 6,5 м в длину; карликовая акулка (*Euprotomicrus bipinatus*) 20–25 см в длину – глубоководная, ночью поднимающаяся к поверхности, имеющая светящиеся органы – фотофоры; акула-аллигатор, или звездчатошипая акула (*Echinorhinus brucus*) до 3 м в длину.

Отряд **Пилоносообразные** (*Pristiophoriformes*),  
1 семейство, 4 вида

Небольшие, до 1,5 м длиной, рыбы. Рыло в виде длинного и

плоского мечевидного отростка, несущего по бокам крупные зубы; примерно посередине отростка расположена пара длинных осязательных усиков. Населяют прибрежные области Индийского и Тихого океанов. Живут у дна. Питаются различными беспозвоночными, мелкой рыбой. Живородящие (10–12 акулят).

Японская акула-пилонос (*Pristiophorus japonicus*).

**Отряд Скватинообразные (*Squatiniiformes*),**  
1 семейство, 11 видов

Донные акулы длиной до 2,5 м. Тело уплощено в спинно-брюшном направлении, рыло тупое, округлое. Грудные плавники сильно увеличены. Населяют прибрежные воды Атлантического и Тихого океанов. Живут на дне. Питаются мелкими рыбами и беспозвоночными. Яйцеживородящие.

Европейский морской ангел (*Squatina squatina*) длиной до 2,4 м, массой до 72 кг.

**НАДОТРЯД СКАТЫ (ВАТОМОРФА),**  
5 отрядов, 16 семейств, около 350 видов

Тело уплощенное, широкое, обычно дисковидное или ромбовидное, длиной от нескольких сантиметров до 6-7 м при массе до 2,5 т. Края грудных плавников срастаются с боками тела и головы. Мигательная перепонка отсутствует. Анального плавника нет. Преимущественно - морские рыбы, обитающие во всех океанах от мелководий до глубины 2700 м, некоторые живут в тропических реках. Бентофаги и хищники. Размножаются, откладывая на дно яйца, заключенные в роговые капсулы, есть живородящие виды.

**Отряд Пилорылообразные скаты, или**  
**Пилы-рыбы (*Pristiformes*), 1 семейство, 7 видов**

Тело слабо уплощено, длиной до 6 м. Удлиненное мечеобразное рыло по краям усажено крупными зубами, но, в отличие от пилоносых акул, не несет осязательных усиков. Хвостовая часть тела почти не обособлена от туловища, у некоторых видов имеется хвостовой плавник. Питаются мелкими стайными рыбами и различными донными беспозвоночными. Яйцеживородящие.

Обыкновенный пилорыл, или пила-рыба (*Pristis pectinatus*) длиной до 4,8 м и более.

Отряд **Рохлеобразные** (*Rhinobatiformes*),  
2 семейства, около 50 видов

Тело уплощено, но мощный хвостовой стебель заметно не обособлен от туловища. Длина от 70 см до 3 м. Тропические и субтропические широты Атлантического, Индийского и Тихого океанов. Питаются донными беспозвоночными, мелкими рыбами. Яйцеживородящие.

Акулохвостый скат (*Rhynchobatus djiddensis*) длиной до 3 м, массой до 225 кг, пятнистый гитарный скат (*Rhinobatos lengitinosus*) длиной до 75 см.

Отряд **Скатообразные**, или **Ромботелые скаты** (*Rajiformes*),  
3 семейства, более 100 видов

Тело сильно уплощено, ромбовидной формы, покрыто крупными шипами и шипиками. Рыло заостренное, грудные плавники доходят до рыла и сливаются впереди него. Хвостовой стебель четко отграничен от туловища и заканчивается маленьким хвостовым плавником. Длина от 30 см до 2,5 м, самки крупнее самцов. Населяют все моря и океаны. Держатся у дна. Питаются донными ракообразными, моллюсками, иглокожими, мелкой рыбой. Яйцекладущие (от 4–5 до 50 и более яиц).

Морская лисица (*Raja clavata*), длина самок до 125 см, самцов – 70–85 см; гладкий скат (*R. batis*) длиной до 2,5 м, шириной более 1,5 м, массой 60–70 кг; звездчатый скат (*R. radiata*) длиной до 1 м.

Отряд **Хвостоклообразные** (*Myliobatiformes*),  
8 семейств, около 100 видов

Тело ромбовидное, округлое или овальное. Хвостовой стебель резко отграничен от тела и имеет вид постепенно утончающегося упругого стержня, не несущего плавников, но у многих представителей имеется 1 (реже 2) острый зазубренный шип длиной до 40 см. Длина тела от 50 см до 7 м, ширина от 30 см до 7 м; масса самых крупных видов до 2 т. Населяют тропические, субтропические, реже умеренные широты всех океанов, изредка и пресные воды низовьев рек; придонные участки побережий и пелагиаль. Питаются донными и пелагическими животными. Яйцеживородящие и живородящие.

Морской кот (*Dasyatis pastinaca*) длиной до 2,5 м, массой до 20 кг; пятнистый орляк (*Aetobatus narinari*) длиной до 2,3 м, толщиной до 50 см при массе тела до 225 кг; гигантская манта, или морской дьявол (*Manta bisostris*) размах плавников до 7 м, масса до 2 т.

**Отряд Гнусообразные, или Электрические  
скаты (*Torpediniformes*), 3 семейства, около 40 видов**

Тело уплощенное, но более толстое и округлое, чем у ромботелых скатов, резко отграничено от хвостовой части. Имеют хвостовой плавник. Электрические органы расположены по бокам тела. Длина от 12–15 см до 2 м, масса до 100 кг. Населяют тропические и субтропические широты Атлантического, Индийского и Тихого океанов, Средиземное море. Прибрежные, малоподвижные донные рыбы. Питаются донными беспозвоночными и рыбой. Яйцеживородящие. Могут быть опасны для человека.

Обыкновенный электрический скат (*Torpedo marmorata*) длиной до 1,8 м.

**ПОДКЛАСС СЛИТНОЧЕРЕПНЫЕ, или ЦЕЛЬНОГОЛОВЫЕ  
(*HOLOCERPHALI*)**

**Отряд Химерообразные (*Chimaeriformes*),  
3 семейства, около 30 видов**

Тело голое, обильно покрыто слизью, вальковатое, утончающееся к хвосту, длиной от 60 см до 2 м. Населяют шельф и склон материковой отмели на глубинах до 2500 м всех океанов, кроме Северного Ледовитого. Преимущественно глубоководные придонные, малоподвижные рыбы. Питаются иглокожими, моллюсками, ракообразными и рыбой. Оплодотворение внутреннее. Яйцекладущие. Объект промысла.

Европейская химера (*Chimaera monstrosa*) длиной до 1,5 м.

**Образ жизни хрящевых рыб, их распространение, хозяйственное  
значение**

Для донных акул, большинства скатов и химер характерен малоподвижный, более или менее оседлый образ жизни.

Скаты большую часть времени проводят полужарывшись в грунт, по-видимому, имеют индивидуальные участки, площадь которых зависит от ряда факторов: размеров рыбы, ее пищевой специализации и других.

Миграции хрящевых рыб связаны с сезонными изменениями температуры воды и перераспределением кормовых объектов. Некоторые виды совершают миграции, связанные с размножением, так, например, катран весной подходит к берегам и на мелководья, где происходит спаривание и деторождение. Скаты и химеры зимой держатся на больших глубинах, чем летом.

Большинство видов хрящевых рыб приурочено к теплым экваториальным водам Мирового океана. Немногие виды обитают в умеренных и холодных водах, например полярная акула. Ведение специального промысла хрящевых рыб затруднено тем, что абсолютное большинство их видов не образует скоплений. Объектами промысла является небольшое количество видов и в ограниченных районах, большей частью хрящевые рыбы добываются попутно. Суммарная весовая доля хрящевых рыб в мировой добыче рыбы составляет около 1,5–2 % . Местное население Юго-Восточной Азии и Австралии охотно использует в пищу мясо многих видов хрящевых рыб. Печень акул служит сырьем для получения жира, который содержит большое количество витамина А и используется в пищевой и медицинской промышленности. Из кожи многих видов акул и скатов, после ее специальной обработки, шьют качественные обувные и галантерейные изделия (туфли, портфели, сумки и др.). Крупные акулы из отр. Ламнообразные, особенно акула-людоед, или «белая смерть» (*Carcharodon carcharias*), представляют определенную опасность для человека. Акула (длина тела достигает 6–7 м и масса тела 2–3 т) очень агрессивна, питается крупной рыбой, в том числе и акулами других видов. Рыб длиной тела до 2 м заглатывает целиком, а более крупных разрывает на куски мощными зубами длиной 5–7 см. Известны случаи нападения этого вида на людей.

#### ***Вопросы для обсуждения:***

1. Прогрессивные черты строения челюстноротых (на примере хрящевых рыб) по сравнению с бесчелюстными.
2. Различия в строении мочеполовой системы у самцов и самок акул.
3. Отличия в строении черепа и его висцерального скелета у акул от бесчелюстных.
4. Современные пластинчатожаберные – акулы и скаты. Морфофизиологические особенности организации в связи с их образом жизни.
5. Происхождение челюстноротых. Ископаемые формы и их экология.

#### **Класс Костные рыбы (Osteichthyes)**

Наиболее многочисленный класс позвоночных животных, включающий более 20 000 видов, заселивших почти все водоемы земного шара. В связи с освоением самых разнообразных местообитаний, возникло большое число видов костных рыб, существенно отличающихся друг от друга по внешнему виду, особенностям морфологии, экологии и поведения.

У представителей класса скелет в значительной мере костный, хотя еще сохраняются хондральные (хрящевые) кости. Происходит

редукция межжаберных перегородок в дыхательном аппарате, а жаберные лепестки сидят на жаберных дужках, прикрытых снаружи костной жаберной крышкой. У большинства видов есть плавательный пузырь, эмбрионально возникающий как вырост спинной стенки кишечника. Он является важным гидростатическим органом, способствующим перемещению рыб из одного горизонта воды в другой.

Оплодотворение, как правило, наружное, икра мелкая и не имеет роговых оболочек. Живорождение, как исключение, присуще лишь нескольким видам.

Выделяют два подкласса: Лопастеперые (Sarcopterygii) – включает около 10 современных видов – и Лучеперые (Actinopterygii) – объединяющий абсолютное большинство ныне живущих рыб.

### **Особенности организации костных рыб (на примере окуня)**

Внешнее строение. Тело веретеновидное, сжатое с боков. Имеются парные грудные и брюшные плавники, непарные – спинной, хвостовой и анальный. Все плавники поддерживаются костными лучами. Хвостовой плавник равнолопастной (гомоцеркальный), так как ось позвоночника не заходит ни в одну из лопастей. Рот расположен на конце головы и окаймлен костными чешуями. Глаза лишены век. Впереди глаз лежат парные ноздри. Сзади по бокам головы находятся широкие плоские жаберные крышки, прикрывающие жабры.

Кожные покровы. Состоят из многослойного эпидермиса и соединительнотканного кутиса. В коже много одноклеточных желез, выделяющих на поверхность кожи слизь, которая уменьшает трение при плавании и обладает бактерицидными свойствами. Также имеются железы, выделяющие особые вещества – феромоны, стимулирующие брачное поведение. В коже содержатся пигменты, определяющие окраску животного либо способность изменять ее в зависимости от цвета субстрата.

Все тело рыб, кроме головы, покрыто костными чешуями (производные кутиса), которые черепицеобразно налегают друг на друга. Чешуя представляет собой округлую пластинку на  $\frac{2}{3}$  погруженную в кожу. Различают несколько типов чешуи:

– космоидная – костная пластинка, покрытая слоем плотного вещества – космоина. Характерна для латимерии и ископаемых кистеперых и двоякодышащих рыб.

– ганоидная – имеет вид панциря из костных пластинок ромбической формы, покрытого дентиноподобным веществом – ганоином. Присуща современным многоперообразным.

– костная – является видоизмененной ганоидной чешуей, в которой отсутствует слой ганоина. Покрывает тело большинства совре-

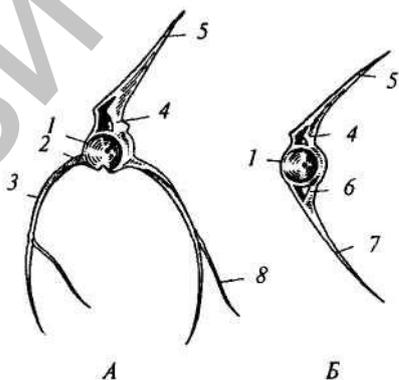
менных костных рыб. Подразделяется на циклоидную (наружный край гладкий) и кленоидную (наружный край имеет зубчики).

Чешуя растет на протяжении всей жизни рыбы, а при утере происходит ее регенерация в течение 20–50 дней. В чешуе содержится серебристый пигмент – гуанин и кристаллы извести, усиливающие ее блестящую окраску. В течение жизни на чешуе образуются концентрические кольца различной ширины, по которым возможно определить возраст рыбы.

**Скелет.** Впервые появляется костная ткань. По происхождению выделяют 2 типа костей – хондральные (хрящевые) и покровные (кожные) кости.

Хондральные кости образуются путем постепенной замены хрящевой ткани костной. Покровные кости не имеют хрящевых предшественников и формируются в кутисе. Оба типа костей сходны по своему гистологическому строению.

Позвоночник образован амфицельными позвонками и делится на туловищный и хвостовой отделы. Позвонки имеют верхние и нижние дуги. К верхним дугам причленяются верхние остистые отростки, а к сросшимся нижним дугам хвостового отдела – нижние остистые отростки. Длинные ребра, отходящие от нижних дуг туловищного отдела, отграничивают полость тела не только сверху, но и с боков. Хорда сильно редуцируется, она расширена в пространстве между телами позвонков и сильно сужена внутри канала в центре тела позвонка. Позвоночник способен изгибаться лишь в горизонтальной плоскости (рис. 26).



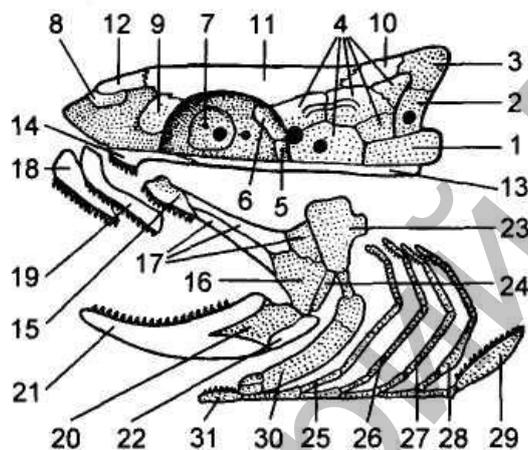
**Рис. 26. Позвонки окуня:**

А – туловищный позвонок; Б – хвостовой позвонок: 1 – тело позвонка; 2 – поперечный отросток; 3 – ребро; 4 – верхняя дуга; 5 – верхний остистый отросток; 6 – нижняя дуга; 7 – нижний остистый отросток; 8 – мышечная косточка.

Череп, как и у всех позвоночных, подразделяется на мозговой и висцеральный отделы.

Мозговой череп включает те же отделы, что и у хрящевых рыб, и выполняет функцию защиты головного мозга и органов чувств. Затылочный отдел черепа составляют четыре затылочные кости: основ-

ная затылочная, две боковые затылочные и верхняя затылочная. Они окружают крупное затылочное отверстие, через которое головной мозг соединяется со спинным. В слуховом отделе черепа с каждой стороны располагается по пять мелких ушных костей. Область глазницы формируют три клиновидные кости: парные глазоклиновидные и крылоклиновидные и непарная основная клиновидная. Обонятельный отдел образован парными боковыми обонятельными и непарной срединной обонятельной костью. Все перечисленные кости хондрального происхождения (рис. 27).



**Рис 27. Схема строения черепа костистой рыбы.**

Жаберная крышка и окологлазное кольцо удалены. Хрящевые кости обозначены пунктиром: 1 – нижнезатылочная кость; 2 – боковая затылочная; 3 – верхнезатылочная; 4 – ушные; 5 – основная клиновидная; 6 – крылоклиновидная; 7 – глазоклиновидная; 8 – межобонятельная; 9 – боковая обонятельная; 10 – теменная; 11 – лобная; 12 – носовая; 13 – парасфеноид; 14 – сошник; 15 – небная; 16 – квадратная; 17 – крыловидные; 18 – межчелюстная; 19 – верхнечелюстная; 20 – сочленовная; 21 – зубная; 22 – угловая; 23 – гиомандибуляре; 24 – симплектикум; 25–29 – жаберные дуги; 30 – гиоид; 31 – копула.

Крышу и дно мозгового черепа формируют покровные кости. Крышу формируют парные теменные, лобные и носовые кости, а дно складывается непарным парасфеноидом, спереди от которого находится сошник, несущий зубы.

Висцеральный череп представлен хондральными и покровными костями и включает челюстную, подъязычную и пять жаберных дуг, а также четыре покровные кости, формирующие жаберную крышку.

В результате окостенения первичной верхней челюсти (небно-квадратного хряща) она утрачивает функцию верхней челюсти и замещается в передней части небной костью (смешанного происхождения), в задней части – квадратной, а в средней – тремя крыловидными костями. Функцию верхней челюсти выполняют вторичные покровные кости – парные верхнечелюстные и межчелюстные.

Нижняя челюсть представлена крупной покровной зубной костью, замещающий меккелев хрящ, угловой и единственный хондрального происхождения сочленовной костью.

Характерна гиостилия, так как челюстная дуга соединяется с мозговым черепом подвижно, посредством гиомандибуляре.

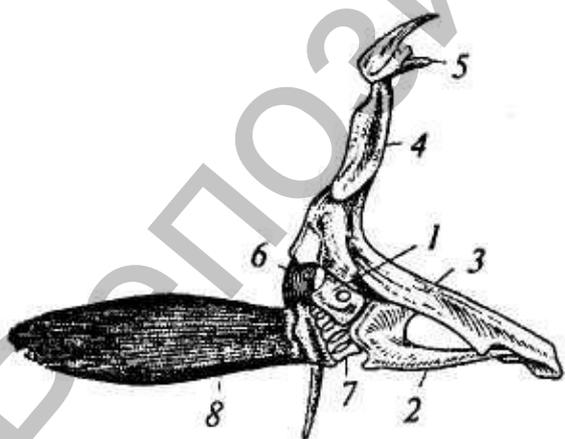
Подъязычная дуга устроена как и у хрящевых рыб, и представлена парными гиомандибуляре, гиоидами и непарной копулой, имеющими хондральное происхождение.

Жаберные дуги по строению аналогичны хрящевым рыбам, но последняя (5 дуга) сильно редуцируется и имеет только два парных элемента, на которых у карпообразных могут располагаться глоточные зубы.

К заднему краю подъязычной дуги прилегает жаберная крышка, образованная четырьмя плоскими накладными костями.

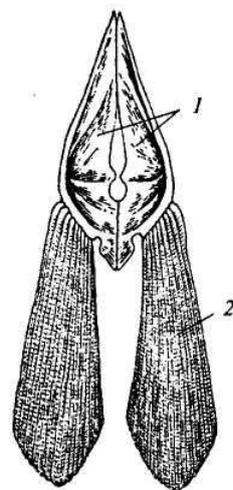
Парные конечности представлены грудными и брюшными плавниками. Грудные плавники не имеют базалий, а состоят из костных радиалий, соединяющихся с поясом, и кожных лучей. Опорой грудных плавников в теле рыбы служит плечевой пояс. К первичному плечевому поясу относятся небольшие по размерам хондрального происхождения лопатки и коракоиды. Они неподвижно сочленяются с крупной покровной костью клейтрумом и другими костями вторичного пояса, причленяющимися к затылочному отделу черепа (рис. 28).

Тазовый пояс лежит в толще мускулатуры и не связан с осевым скелетом. Он представлен непарной вытянутой пластинкой. В скелете брюшного плавника отсутствуют как базалии, так и радиалии, а представлен он только кожными костными лучами (рис. 29).



**Рис. 28. Плечевой пояс и грудной плавник окуня:**

1 – лопатка; 2 – коракоид; 3 – клейтрум; 4 – надклейтрум; 5 – задневисочная кость; 6 – заднеключичная кость; 7 – радиалии; 8 – костные кожные лучи.

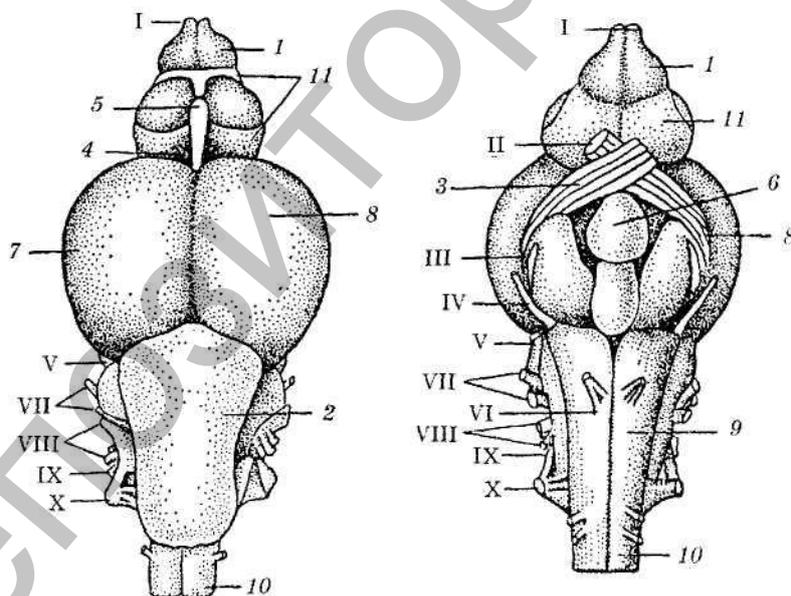


**Рис. 29. Тазовый пояс и брюшной плавник окуня:**

1 – тазовые кости; 2 – кожные костные лучи

Скелет непарных плавников образован палочковидными хрящевыми или костными лучами – птеригиофорами, погруженными в толщу мускулатуры и соединенными связками с остистыми отростками. К их расширенным верхним концам крепятся лепидотрихии, которые поддерживают лопасть плавника.

Нервная система и органы чувств. Показатели относительного развития головного мозга у костных рыб в среднем несколько выше, чем у хрящевых. Передний мозг по сравнению с акулами мал и не содержит в крыше нервного вещества, а представлен в основном брюшными утолщениями – полосатыми телами. Он не имеет продольной перегородки, отделяющей полушария. От переднего мозга отходят слабо развитые обонятельные доли. Промежуточный мозг сверху прикрыт нависающими зрительными долями среднего мозга, а от его крыши отходят эпифиз и воронка гипофиза. Средний мозг крупных размеров, так как зрение является основным рецептором в поисках пищи. Сверху он подразделяется на две зрительные доли, в которых оканчиваются волокна зрительного нерва. Мозжечок также крупных размеров и хорошо развит. От головного мозга отходит 10 пар головных нервов. Спинной мозг сходен с таковым у хрящевых рыб и расположен в канале, образованном верхними дугами позвонков (рис. 30).



**Рис. 30. 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.

Орган зрения представлен глазами, состоящими из уплощенной роговицы и шаровидного хрусталика. В полость глазного яблока вдается серповидный отросток. Одним концом он крепится к хрусталику,

а другим – к сосудистой оболочке. Путем сокращения серповидного отростка происходит изменение расстояния от хрусталика до сетчатки и осуществление аккомодации. Многие рыбы имеют цветное зрение, позволяющие использовать особенности окраски для распознавания особей своего вида.

Орган слуха – внутреннее ухо, заключенное в костную слуховую капсулу. В перепончатом лабиринте, имеющем три полукружных канала, находится узкое пространство, заполненное жидкостью – эндолимфой, в которой во взвешенном состоянии находятся известковые камушки – отолиты. Три из них отличаются наиболее крупными размерами и по их спилам можно определить возраст рыбы. Полукружные каналы выполняют функцию органа равновесия или вестибулярного аппарата.

Органы обоняния представлены парными мешочками с двумя отверстиями – передней и задней ноздрями. Они разделены кожистым клапаном, поэтому вода заходит в обонятельный мешок через переднее, а выходит через заднее носовое отверстие.

Органом вкуса являются вкусовые почки в ротовой полости, которые разбросаны также и по всей наружной поверхности кожи. Они представляют собой скопление чувствительных клеток с заканчивающимися в них ответвлениями головных нервов.

Органы боковой линии располагаются в канале, погруженном в кожу, который сообщается с внешней средой при помощи многочисленных отверстий. Он обеспечивает рыбе совершенную ориентацию в воде при плавании (рис. 31).

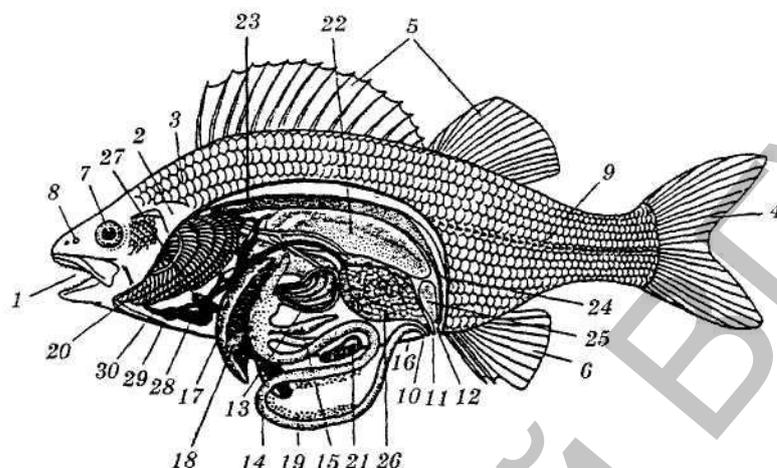


**Рис. 31. Продольный разрез через канал боковой линии костистой рыбы:**  
1 – боковой нерв; 2 – органы боковой линии; 3 – канал; 4 – наружное отверстие канала.

Этот орган позволяет избегать столкновения с препятствиями, воспринимать приближение и удаление добычи. Кроме того, в коже имеются механорецепторы и терморецепторы, а на голове располагаются рецепторы электромагнитного чувства.

Пищеварительная система. Во рту у окуня расположены многочисленные мелкие зубы сидящие на верхнечелюстных, межчелюстных, небных костях и сошнике. В течение жизни осуществляется их периодическая смена. Зубы – это конические образования с обращенными назад вершинами, служащие только для удерживания добычи, а не для ее измельчения. У многих карповых на последней жаберной дуге находятся глочные зубы, служащие для измельчения твердой пищи (панцири ракообразных, раковины моллюсков, хитиновые по-

кровы насекомых). Настоящего языка нет. Глотка прободена с каждой стороны 5 жаберными щелями и переходит в короткий пищевод, а затем в крупный и сильно растяжимый желудок (рис. 32).



**Рис. 32. Внешнее и внутреннее строение окуня:**

1 – рот с зубами, 2 – жаберная крышка, 3 – костная чешуя, 4 – гомоцеркальный хвостовой плавник, 5 – спинные плавники, 6 – анальный плавник, 7 – глаза, 8 – ноздря, 9 – боковая линия, 10 – анальное отверстие, 11 – половое отверстие, 12 – выделительное отверстие, 13 – вскрытый желудок с продольными складками, 14 – кишка, 15 – пилорические выросты, 16 – прямая кишка, 17 – печень, 18 – желчный пузырь, 19 – поджелудочная железа, 20 – жабры, 21 – селезенка, 22 – плавательный пузырь, 23 – почки, 24 – мочеточник, 25 – мочевого пузыря, 26 – яичники, 27 – предсердие, 28 – желудочек, 29 – луковица аорты, 30 – брюшная аорта.

От желудка отходит кишечник, дифференциация которого выражена слабее, чем у хрящевых рыб, заканчивающийся анальным отверстием. Спирального клапана нет, а его функцию выполняют расположенные сразу за желудком пилорические отростки. Их число может варьировать в связи с пищевой специализацией от 3 до 200. Имеется крупная печень с желчным пузырем, поджелудочная железа и селезенка.

**Плавательный пузырь.** Своеобразный орган, имеющийся только у костных рыб и заполняющий почти всю спинную часть брюшной полости. Это тонкостенный мешок, наполненный смесью газов (содержит азот, кислород и углекислоту). Основная его функция – гидростатическая. При расширении пузыря удельный вес рыбы уменьшается, а при сжатии – увеличивается. Стенки пузыря пронизаны многочисленными капиллярами, образующими скопления, в которых кровь поглощает или выделяет газ. У некоторых рыб плавательный пузырь связан системой косточек с перепончатым лабиринтом внутреннего уха (аппарат Вебера). При его участии изменения объема пузыря передаются полукружным каналам, выполняющим функцию органа

равновесия. Он также передает звуки, которые воспринимаются поверхностью тела, резонируются плавательным пузырем и передаются в орган слуха. Плавательный пузырь может сохранять связь с пищеводом у открытопузырных рыб (сельдеобразные), тогда как у закрытопузырных (окунеобразные) эта связь утрачивается вскоре после вылупления личинки. У лопастеперых роль плавательного пузыря выполняют легкие, развивающиеся как выросты брюшной стенки пищевода.

Дыхательная система и газообмен. Основным органом дыхания являются жабры. Имеется 4 пары настоящих жабр и 1 зачаточная ложножабра на внутренней стороне жаберной крышки. Межаберных перегородок нет, а жаберные лепестки сидят на жаберных дужках, прикрытых снаружи жаберной крышкой.

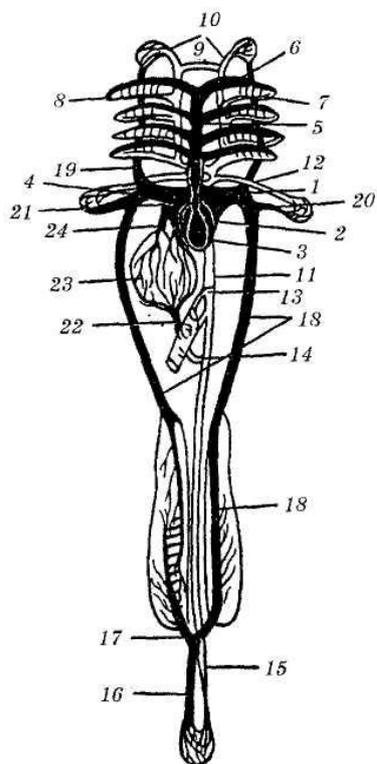
Акт дыхания осуществляется при движении жаберных крышек. При их прижимании вода под давлением засасывается в ротоглоточную полость и омывает жаберные лепестки, в которых и происходит газообмен. При открывании крышек вода из боковой жаберной полости выталкивается наружу через наружное жаберное отверстие.

Газообмен происходит в капиллярах жаберных лепестков, когда растворенный в воде кислород путем диффузии и осмоса проникает в них, а затем связывается с дыхательным пигментом крови – гемоглобином. Удаляется через жабры не только углекислый газ, но и мочевины и аммиак. В роли добавочных органов дыхания выступает кожа, через которую у разных видов поступает от 10% до 85% потребляемого кислорода.

Кровеносная система. Схожа с таковой у хрящевых рыб. Сердце состоит из предсердия, желудочка и венозной пазухи, а вместо артериального конуса появляется луковица, представляющая собой вздутие начальной части аорты, стенки которой имеют гладкую мускулатуру. Сохраняется артериальный конус лишь у кистеперых, двоякодышащих и осетрообразных. От брюшной аорты отходит к жабрам 4 пары приносящих жаберных сосудов, а затем по выносящим жаберным артериям кровь поступает в корни аорты, соединяющиеся позади жаберного отдела в спинную аорту. Впереди корни спинной аорты, отделив сонные артерии, сливаются, образуя присущий костным рыбам головной круг. От спинной аорты отходит ряд крупных артерий к мускулатуре и внутренним органам, а в хвостовом отделе она в виде непарной хвостовой артерии уходит в гемальный канал (рис. 33).

Венозная кровь по непарной хвостовой вене входит в полость тела, где делится на правую и левую воротные вены почек. Заходя в почки, они распадаются на капилляры, образуя воротную систему почек. В отличие от хрящевых у костных рыб воротная система правой почки частично редуцируется.

От головы и передних конечностей венозная кровь собирается в передние кардинальные и подключичные вены, которые, как и задние кардинальные вены, сливаются с каждой стороны в правый и левый кювьеровы протоки, впадающие в венозную пазуху.



**Рис. 33. 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 жабберные артерии, 7 – выносящие жабберные 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

Воротная вена печени собирает кровь от желудка, селезенки и кишечника и, заходя в печень, образует ее воротную систему. Выходящая из печени печеночная вена впадает в венозную пазуху. У двоякодышащих наблюдаются существенные отклонения от данной схемы в связи с появлением легочного дыхания и малого круга кровообращения.

Общее количество крови варьирует в пределах 1,1–7,3% от массы тела. Форменные элементы крови образуются в селезенке и почках.

**Выделительная система.** Парные мезонефрические (туловищные) почки располагаются над плавательным пузырем по бокам позвоночника. От внутреннего края почек отходят мочеточники (вольфовы каналы), которые сливаются в непарный проток, впадающий в мочевой пузырь. Последний открывается самостоятельным отверстием наружу. Почками выводится растворенная в воде мочевины, являющаяся продуктом азотистого обмена. Другой продукт азотистого обмена – аммиак, обладающий высокой токсичностью, выделяется через жабры и кожу.

**Половая система.** Половые железы у большинства представителей парные. Семенники самцов не связаны с вольфовыми каналами и имеют общий выводной проток, который открывается наружу самостоятельным отверстием.

У самок парные яичники (у окуня непарный), не имеющие выводящих протоков, а открывающиеся сразу половым отверстием, либо отверстием на мочеполовом сосочке. Большинство рыб раздельнополюсы. Известны лишь единичные случаи гермафродитизма (морской карась, каменный окунь).

Оплодотворение у костных рыб наружное. Самка мечет икру, которую самец затем поливает семенной жидкостью (молоками). Плодовитость рыб очень высока: от нескольких сотен до миллионов икринок и напрямую зависит от степени развития заботы о потомстве. Она также зависит от возраста, размеров и упитанности самок. Икра обычно мелкая и имеет тонкую студенистую оболочку.

У ряда видов могут встречаться яйцеживорождение, когда икра задерживается в полости яичника или яйцевода, а личинка вылупляется в момент икрометания.

## СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР КОСТНЫХ РЫБ

### КЛАСС КОСТНЫЕ РЫБЫ (OSTEICHTHYES)

2 подкласса, около 20 тыс. видов

#### ПОДКЛАСС ЛОПАСТЕПЕРЫЕ РЫБЫ (*SARCOPTERYGII*) НАДОТРЯД

##### КИСТЕПЕРЫЕ РЫБЫ (*Crossopterygimorpha*)

Отряд Целакантообразные (*Coelacanthiformes*), 1 вид

Латимерия (*Latimeria chalumne*) длиной до 1,8 м, массой тела до 95 кг. Крупная малоподвижная рыба. Тело покрыто массивной чешуей. Обитает среди подводных скал у Коморских островов. Ведет придонный образ жизни на глубине 150–400 м. Питается рыбой. Яйцеживорождающая. Поимка первого экземпляра латимерии в 1938 г. у берегов Южной Африки – одно из крупнейших зоологических открытий XX в., т.к. кистеперые рыбы считались вымершими свыше 100 млн лет назад.

#### НАДОТРЯД ДВОЯКОДЫШАЩИЕ РЫБЫ (*DIPNEUSTOMORPHA*),

2 отряда, 6 видов

##### Отряд Рогозубообразные (*Ceratodiformes*),

Семейство Рогозубовые, или Однолегочные (*Ceratodidae*), 1 вид

Рогозуб (*Neoceratodus forsteri*) – крупная рыба длиной до 1,8 м и массой более 10 кг. Тело массивное, сжато с боков, покрыто очень крупной чешуей. Населяет реки Северо-Восточной Австралии (Квинсленд). Питается беспозвоночными. Объект охраны.

Отряд **Двулегочнообразные** (*Lepidosireniformes*),  
2 семейства, 5 видов

Тело удлинненное, угребразное, округлое в поперечном сечении. Ведут сумеречный и ночной образ жизни. Питаются беспозвоночными, земноводными и рыбой. Реки и болота тропических районов Южной Америки и Африки. Объекты местного промысла.

Большой протоптер (*Protopterus aethiopicus*) длиной 2 м и более; чешуйчатник, или лепидосирен (*Lepidosiren paradoxa*), длиной до 1,2 м.

ПОДКЛАСС **ЛУЧЕПЕРЫЕ РЫБЫ** (*ACTINOPTERYGII*),  
10–11 надотрядов, более 37 отрядов, около 430 семейств

Чешуя ганоидная или костная – циклоидная или ктеноидная. Морские и пресные воды. Многие лучеперые рыбы – объект промысла.

НАДОТРЯД **ГАНОИДНЫЕ** (*GANOIDOMORPHA*),  
4 отряда, 43 вида

Длина тела от 3 см до 9 м, чешуя ганоидная или костная циклоидная; иногда слившиеся чешуйки образуют костные пластинки. Хвостовой плавник гетероцеркальный.

Отряд **Осетрообразные** (*Acipenseriformes*),  
2 семейства, 25 видов

Тело удлинненное, от 25 см (малый лжелопатонос) до 9 м при массе до 2 т (белуга). Рыло вытянутое, на его нижней поверхности – усики. Рот выдвижной, нижний, челюсти без зубов. Хвостовой плавник гетероцеркальный. На теле расположены 5 продольных рядов костных пластинок, реже тело голое (у веслоносов). Распространены только в Северном полушарии.

Семейство **Осетровые** (*Acipenseridae*),  
23 вида

Проходные, полупроходные и пресноводные рыбы, населяющие водоемы Европы, Северной Азии и Северной Америки. Нерест весной и летом. Икра донная. Бентофаги и хищники. Ценные промысловые рыбы.

Белуга (*Huso huso*); калуга (*H. dauricus*); шип (*Acipenser nudiventris*); севрюга (*A. stellatus*); атлантический осетр (*A. sturio*); стерлядь (*A. ruthenus*) длиной до 1,2 м (обычно 40–60 см), массой от 0,5 до 2 кг (как исключение до 16 кг) – в Красной книге РБ; обыкновенный лопатонос (*Scaphirhynchus platorhynchus*); большой лжелопатонос (*Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*).

Семейство **Веслоносы** (*Polydontidae*),

2 вида

Тело голое. Рыло веслообразное, с двумя усиками. Объекты местного промысла.

Американский веслонос (*Polyodon spathula*) длиной до 2 м, массой до 75 кг (распространен в бассейне р. Миссисипи) – в Красной книге МСОП; псефур (*Psephurus gladius*) длиной до 7 м (встречается в равнинном течении р. Янцзы).

Отряд **Многоперообразные** (*Polypteriformes*),

1 семейство, около 10 видов

Тело удлиненное вальковатое, как панцирем, покрыто ромбическими трехслойными космо-ганоидными чешуями. Рот конечный, челюсти с зубами. Длина до 90 см. Питаются беспозвоночными и рыбой. Населяют реки и озера тропической Африки. Объекты местного промысла.

Нильский многопер (*Polypterus bichir*) длиной до 70 см.

Отряд **Амиеобразные** (*Amiiformes*),

1 семейство, 1 вид

Ильная рыба (*Amia calva*) длиной до 75 см. Тело вальковатое, рыло короткое, чешуя циклоидная. Рот конечный. Челюсти с зубами. Способна дышать атмосферным воздухом. Хищник. Питается беспозвоночными и рыбой. Населяет реки и озера Северной Америки. Интересна как «живое ископаемое».

Отряд **Панцирнικοобразные** (*Lepisosteiformes*),

1 семейство, 6–7 видов

Длина тела от 75 см до 4 м (как исключение до 6 м), масса 150 кг и более. Тело удлиненное, покрыто панцирем из ромбовидных ганоидных чешуй, рыло вытянутое, челюсти с мощными зубами. Пресные воды восточной части Северной и Центральной Америки и Кубы. Малоподвижны. Хищники. Питаются крупной рыбой. Объекты спортивного лова.

Длиннорылый панцирник (*Lepisosteus osseus*) длиной до 1,5 м; кубинский панцирник (*Atractosteus tristoechus*) длиной 3 м, массой более 150 кг.

## ГРУППА КОСТИСТЫЕ РЫБЫ (*TELEOSTEI*)

Длина от 1 см до 5 м. Чешуя костная – циклоидная или ктеноидная, иногда ее нет. Морские и пресноводные рыбы. Обитают почти во всех водоемах Земли. Раздельнополы, некоторые гермафродиты. Оплодотворение обычно наружное. Некоторые живородящие.

### НАДОТРЯД КЛЮПЕОИДНЫЕ (*Clupeomorpha*), 6 отрядов, около 1200 видов

Чешуя, как правило, циклоидная. Костные лучи плавников расчлененные, мягкие. Спинной плавник один, у некоторых групп есть маленький жировой плавник.

#### Отряд **Сельдеобразные** (*Clupeiformes*), около 190 видов

Тело серебристое, сжатое с боков, длиной от 5 до 75 см (исключение – дораб (*Chirocentrus dorab*) – до 3,7 м), массой от нескольких граммов до 4 кг. Чешуя циклоидная, легко опадающая. Спинной плавник один, боковая линия отсутствует. Тропические, умеренные и – редко – холодные морские воды, некоторые живут в пресных водах или заходят в реки на нерест. Стайные и пелагические рыбы. Планктофаги. Многие – важный объект промысла.

#### Семейство **Сельдевые** (*Clupeidae*), около 190 видов

Тело сжатое с боков или вальковатое, длиной обычно 35–45 см (у проходных форм до 75 см). Стайные пелагические рыбы. Обитают от умеренных до тропических широт в морских, солоноватых и пресных водах. Питаются планктоном. Одно из трех важнейших семейств в мировом морском промысле (около 20 % мирового улова рыбы).

Атлантическая, или многопозвонковая, сельдь (*Clupea harengus*); восточная, или малопозвонковая, сельдь (*C. pallasii*); европейский шпрот (*Sprattus sprattus*); европейская сардина (*Sardina pilchardus*); сардинелла алаша (*Sardinella aurita*); черноморско-каспийский пузанок (*Alosa caspia*).

#### Семейство **Анчоусовые** (*Engraulidae*), около 100 видов

Тело сигарообразное, длиной до 15–20 см. Тропические, субтропические, часто умеренные широты морей и океанов. Питаются планктоном. По численности и биомассе занимают одно из первых мест в мире среди рыб. Ценный корм многих хищных рыб, морских млекопитающих и птиц. Одно из трех важнейших семейств в мировом морском промысле

Европейский анчоус (хамса) (*Engraulis encrasicolus*); японский анчоус (*E. japonicus*).

Отряд **Лососеобразные** (*Salmoniformes*),  
8–9 подотрядов, 27 семейств, около 400 видов

Длина тела от 2,5 см до 1,5 м. Плавники без колючек, спинной плавник один, у большинства имеется жировой плавник. Чешуя циклоидная. Боковая линия хорошо развита. Пресноводные, проходные, морские прибрежные и глубоководные рыбы. Живут в холодных, умеренных и тропических водах в Северном и Южном полушариях. Многие – важный объект промысла, искусственного воспроизводства и охраны, акклиматизации, разведения и спортивного лова.

Подотряд **Лососевидные** (*Salmonoidei*)

Семейство **Лососевые** (*Salmonidae*),  
6 родов, 35–40 видов

Проходные и пресноводные рыбы северного полушария. Размножаются только в пресных водах. В нерестовый период приобретают брачный наряд, более выраженный у самцов (видовой признак). Ряд проходных видов образует жилые и карликовые пресноводные формы. Важный объект промысла, акклиматизации и разведения.

Тихоокеанские лососи (род *Oncorhynchus*) – чавыча (*O. tshawytscha*) длиной до 90 см, массой более 50 кг; кета (*O. keta*); горбуша (*O. gorbuscha*); кижуч (*O. kisutsch*); нерка (*O. легка*); сима (*O. masu*); настоящие, или благородные, лососи (род *Salmo*) – **семга**, или **атлантический лосось** (*S. salar*) длиной до 1,5 м, массой до 40 кг; **кумжа** (*S. trutta*), ручьевая форма кумжи – **ручьевая форель** (*Salmo trutta morphafario*) длиной 25–30 см, массой 200–500 г (редко до 2 кг) – в Красной книге РБ; **радужная форель** (*S. irideus*) – жилая форма стальноголового лосося (*Salmo gairdneri*), обитающего в водах Тихого океана, – объект прудового разведения; арктический голец (*Salvelinus alpinus*) длиной до 88 см, массой до 15 кг; обыкновенный таймень (*Hucho taimeri*) длиной до 1,5 м, массой более 60 кг.

Семейство **Сиговые** (*Coregonidae*), около 30 видов

Длина тела от 8 см до 1,5 м, масса от 4 г до 40 кг (нельма). Чешуя крупная. Рот небольшой, челюсти без зубов. Проходные, озерные и речные рыбы. Бассейн Северного Ледовитого и северных частей Атлантического и Тихого океанов. Икра мелкая. Питаются планктоном, бентосом и мелкой рыбой. Важный объект промысла, акклиматизации и разведения.

Белорыбицы, или нельмы (род *Stenodus*) длиной до 1,3 м, массой 30–35 кг; сига (род *Coregonus*): **обыкновенный**, или **чудской**, **сиг** (*C. lavaretus*), акклиматизирован в Беларуси; омуль (*C. autumnalis*); пелядь (*C. peled*); муксун (*C. muksun*); чир (*C. nasus*); **европейская ряпушка** (*C. albula*) длиной не более 30–40 см.

#### Семейство **Хариусовые** (*Thymallidae*), 6 видов

Длина 25–30 см, масса около 500 г. Тело покрыто плотной чешуей. Спинай плавник длинный, часто ярко окрашен. Зубы на челюстях есть. Реки с быстрым течением и каменистым дном, холодные озера Европы, Северной Америки и Северной Азии. Питаются личинками и имаго насекомых, ракообразными, моллюсками, мелкой рыбой. Плодовитость – 3–36 тыс. икринок, икра донная. Объекты местного промысла и спортивного лова.

**Европейский хариус** (*Thymallus thymallus*) длиной до 50 см; **сибирский хариус** (*Thymallus arcticus*).

#### Подотряд **Корюшковидные** (*Osmeroidei*), 5 семейств

##### Семейство **Корюшковые** (*Osmeridae*), около 10 видов

Длина тела до 35 см, масса до 350 г. Спинной плавник короткий. Боковая линия неполная. Прибрежные морские, реже пресные воды северных частей Атлантического и Тихого океанов. Стайные рыбы. Морские, проходные и пресноводные. Питаются ракообразными, мелкой рыбой. Плодовитость – от 2 до 100 тыс. икринок. Объект промысла, разведения и акклиматизации.

Европейская корюшка (*Osmerus eperlanus*) длиной до 30 см – прибрежная проходная рыба; **снеток** (*Osmerus eperlanus morpha spirinchus*) – жилая пресноводная форма европейской корюшки – до 10 см длиной; мойва (*Mallotus villosus*); речная малоротая корюшка (*Hypomesus olidus*).

#### Подотряд **Щуковидные** (*Esocoidei*), 2 семейства

##### Семейство **Щуковые** (*Esocidae*), 5 видов

Рыбы длиной до 1,5 м, массой до 35 кг. Рыло удлинненное, сплющено сверху вниз. Нижнечелюстные зубы – кинжаловидные. Населяют пресные воды Европы, Западной и Северо-восточной Азии, Северной Америки. Обитают в слабопроточных водоемах с богатой растительностью, держатся в зарослях. Хищники-засадчики. Плодовитость – 17,5–215 тыс. икринок. Объект промысла, разведения и спортивного лова.

**Обыкновенная щука** (*Esox lucius*) длиной до 1,5 м, массой более 35 кг.

### Семейство **Умбровые** (*Umbridae*), 5 видов

Даллия, или черная рыба (*Dallia pectoralis*) длиной до 20 см. Обитает в водоемах Чукотки и Аляски. Питается беспозвоночными. Переносит вмерзание в лед. Способна к длительному (до 10 месяцев) голоданию.

### Отряд **Миктофообразные** (*Myctophiformes*), 15 семейств, около 380 видов

Длина тела от 2,5 см до 2 м, масса от нескольких граммов до 5 кг. Спинной плавник один, есть жировой плавник. Чешуя циклоидная, редко ктеноидная. У многих есть органы свечения. Во всех океанах, преимущественно на глубине (до 2500 м) или у дна (до 6000 м), некоторые обитают в прибрежной зоне. Питаются рыбой и беспозвоночными. Некоторые виды гермафродиты. Часть видов имеет промысловое значение (светящиеся анчоусы, ящероголовые, некоторые алепизавровые).

### НАДОТРЯД **АРАВАНОВИДНЫЕ** (*OSTEOGLOSSOMORPHA*)

#### Отряд **Араванообразные** (*Osteoglossiformes*), 3 семейства, около 15 видов

Длина тела от 10-12 см до 5 м. Чешуя циклоидная, крупная. Населяет пресные воды Южной и Северной Америки, Африки, Юго-Восточной Азии и Северной Австралии. Хищники. Объект местного промысла, некоторых разводят в аквариумах.

Бразильская арапаима (*Arapaima gigas*) длиной до 4–5 м, массой до 200 кг; рыба-бабочка (*Pantodon buchholtzi*) длиной 10–12 см.

#### Отряд **Клюворылообразные** (*Mormyriiforme*), 2 семейства, около 10 видов

Длина тела от 8 см до 1,5 м. Тело удлинённое. Имеются слабо-развитые электрические органы. Поразительна большая величина мозга: у видов рода *Mormyrus* масса мозга может достигать 1/80 массы тела, что сопоставимо только с птицами и млекопитающими. Часть видов имеет местное промысловое значение.

Гимнарх (*Gymnarchus niloticus*) длиной до 1,5 м.

### НАДОТРЯД **АНГВИЛЛОИДНЫЕ** (*ANGUILLOMORPHA*)

#### Отряд **Угреобразные** (*Anguiliformes*), 22 семейства, около 350 видов

Тело змеевидное, длиной от 10 см до 3 м, массой от 15 г до 65 кг. Брюшных, а иногда и грудных плавников нет. Чешуя циклоидная или

отсутствует. Личинка листовидная, прозрачная (лептоцефал). Населяют тропические воды всех океанов; в пресных водоемах встречаются, но не размножаются. Большинство угреобразных обитают на мелководьях, ведут скрытный придонный образ жизни, иногда селятся колониями в норах, некоторые – глубоководные (до 4000 м). В основном хищники. Плодовитость – до нескольких миллионов икринок. Многие – ценный объект промысла.

#### Семейство **Угревые** (*Anguillidae*), 6 видов

**Речной**, или **обыкновенный, угорь** (*Anguilla anguilla*) длиной 50–150 см, массой до 4–6 кг. Питается беспозвоночными и рыбой. Нерест в Саргассовом море – самом соленом и теплом районе Атлантического океана.

#### Семейство **Муреновые** (*Muraenidae*), более 200 видов

Тело змеевидное длиной до 3 м. Кожа голая. Грудные плавники отсутствуют. Челюсти вооружены длинными острыми зубами. Распространены в тропических и субтропических водах Мирового океана, обитают у берегов в расщелинах камней, в подводных гротах и пещерах. Хищники. Питаются рыбой и головоногими моллюсками. Объекты спортивного лова. Мясо некоторых мурен ядовито.

Средиземноморская мурена (*Muraena helena*).

#### Отряд **Мешкоротообразные** (*Saccopharyngiformes*), 3 семейства, 6-8 видов

Тело угреобразное, сужающееся в нить к заднему концу, длиной до 1,8 м. Рот огромный (до 1/5 длины тела), верхняя челюсть иногда отсутствует. Глаза зачаточные. У некоторых имеются светящиеся органы. Личинка типа лептоцефала (как у угреобразных). Глубоководные океанические рыбы. Питаются беспозвоночными и рыбой. Биология не изучена.

Мешкорот (*Saccopharynx ampullaceus*) длиной до 1,8 м.

#### Отряд **Спиношипообразные** (*Notacanthiformes*), 3 семейства, около 25 видов

Тело угревидное длиной 30–60 см. Лучи спинного плавника превращены в колючки. Чешуя циклоидная. У некоторых есть светящиеся органы. Личинка типа лептоцефала (как у угреобразных). Придонные рыбы, обитают на глубине 300–2500 м.

Средиземноморский спиношип (*Notacanthus bonapartei*) длиной до 28 см.

НАДОТРЯД **ЦИПРИНОИДНЫЕ** (*CYPRINOMORPHA*),  
2 отряда, 55–60 семейств, более 4500 видов

Внешний облик разнообразен. Тело покрыто циклоидной чешуей или голое. Лучи плавников мягкие, но у некоторых видов перед передним краем плавника слившиеся лучи могут образовывать толстый зубчатый шип. Составляют примерно половину всех видов пресноводных рыб. В морях почти не встречаются. Более разнообразны в тропиках и субтропиках.

Отряд **Карпообразные** (*Cypriniformes*),  
3 подотряда, 25–29 семейств, более 3200 видов

Длина тела от 6 см до 1,7 м. Есть Веберов аппарат, образованный 4 передними позвонками. Тело покрыто циклоидной чешуей или голое. Доминирующая группа пресноводных рыб, немногие проходные. Разнообразны по внешнему облику, размерам, образу жизни, питанию, поведению, размножению. Важный объект промысла, спортивного лова, прудового и аквариумного разведения и акклиматизации.

Подотряд **Харациновидные** (*Characoidei*),  
6 семейств, более 1300 видов

От карповых отличаются наличием жирового плавника. Длина тела от 2 см до 1,5 м. Многие ярко окрашены. Икру откладывают на растения, камни, пену на поверхности воды. Некоторые охраняют свою кладку. Пресные водоемы тропической Америки и Африки, обычно в толще воды. Растительоядные, планктоноядные, бентосоядные и активные хищники (пираньи). Часть видов имеет промысловое значение. Многие, небольшого размера рыбы, содержатся в аквариумах (неоны, тетры и др.).

Семейство **Пираньевые** (*Serrasalminidae*), около 15 видов

Тело высокое, сжатое с боков, длиной 25–60 см. Мощные челюсти с острыми зубами. Стайные рыбы. Некоторые питаются животной и растительной (водной растительностью и падающими в воду плодами) пищей, другие – хищники: нападают на рыб и других позвоночных животных, попавших в воду, опасны для человека. Бассейн р. Амазонки, р. Ориноко и в реках северо-восточной части Южной Америки. Мелкие виды содержат в аквариумах.

Обыкновенная пиранья (*Rooseveltiella nattereri*).

Подотряд **Гимнотовидные** (*Gymnotoidei*),  
4 семейства, около 40 видов

Тело удлинненное, угреобразное, длиной от 50–60 см (ножетелки) до 3 м (электрический угорь). Чешуя либо отсутствует, либо очень мала. Хвостовой плавник очень маленький, либо отсутствует. Многие виды обладают более или менее развитыми электрическими органами. Населяют пресные воды Центральной и Южной Америки. Обитают преимущественно в слабо проточных или стоячих водоемах, мелких озерах или заливах, густо заросших растительностью.

Семейство **Электрические угри** (*Electrophoridae*), 1 вид

Электрический угорь (*Electrophorus electricus*) длиной обычно 1–1,5 м, массой до 40 кг. Тело удлинненное, голое. Спинного и брюшных плавников нет. Анальное отверстие на горле. Вдоль боков расположены электрические органы. Питается мелкой рыбой. Может заглатывать атмосферный воздух и способен длительное время находиться вне воды. Населяет реки северо-восточной части Южной Америки и притоки среднего и нижнего течения р. Амазонки. Объект местного промысла.

Подотряд **Карповидные** (*Cyprinoidei*),  
5–6 семейств, около 1800 видов

Длина тела от 5 см до 80 см. Челюсти без зубов, на последней жаберной дуге расположены глоточные зубы. Рот выдвижной, у некоторых видов окружен усиками. Пресные воды Европы, Азии, Африки и Северной Америки. Населяют пресные и солоноватые водоемы разных типов. Разнообразны по питанию. Икра разных типов. Многие виды составляют основу промысла в пресных водоемах.

Семейство **Карповые** (*Cyprinidae*), более 1500 видов

Самое многочисленное по количеству видов семейство как пресноводных, так и морских рыб. Длина тела от 6 см до 1,5 м и более. Пресноводные и проходные рыбы. Икру откладывают преимущественно на растения, некоторые на камни, песок или в толще воды. Распространены повсеместно, кроме Южной Америки и о. Мадагаскар; в конце XIX в. завезены в Австралию. Многие карповые – объект промысла (лещ, сазан, линь, рыбец, красноперка и др.), а также разведения и акклиматизации (карп, караси, белый амур, толстолобики), спортивного и любительского лова.

**Лещ** (*Abramis brama*); **уклейка** (*Alburnus alburnus*); **жерех обыкновенный** (*Aspius aspius*); **карась золотой, или обыкновенный** (*Carassius carassius*); **пескарь обыкновенный** (*Gobio gobio*); **язь** (*Leu-*

*ciscus idus*); **плотва** (*Rutilus rutilus*); **линь** (*Tinea tinea*); в Красной книге РБ - **обыкновенный усач (мирон)** (*Barbus barbus*) длиной до 47 см, массой до 1,7 кг и **рыбец (сырть)** (*Vimba vimba*) длиной до 50 см.

Семейство **Балиторовые** (*Balitoridae*), около 130 видов

Тело брусковатое, голова обычно приплюснута. Имеются две пары усиков на рыле и одна на верхней губе, нет лопастинок на подбородке и подглазничного шипа. Населяют пресные водоемы Европы, Азии (большинство видов) и Африки (1 вид).

**Усатый голец** (*Barbatula barbatula*) длиной 12–18 см.

Семейство **Вьюновые** (*Cobitidae*), около 50 видов

Тело удлиненное, сжатое с боков, длиной до 15 см (редко до 30 см). Три пары усиков (одна – на конце рыла, две – на верхней губе), на подбородке имеются лопастинок и короткий подглазничный шип. Чешуя мелкая или ее нет. Малоподвижны. Переносят недостаток кислорода в воде. Бентофаги и детритофаги. Икру откладывают на растения и другие субстраты. Населяют пресные воды Европы и Азии, Северной и Восточной Африки. Некоторые виды – объект любительского лова. Ряд видов содержат в аквариумах.

**Щиповка обыкновенная** (*Cobitis taenia*) длиной немногим более 10 см; **вьюн** (*Misgurnus fossilis*) длиной до 30 см.

Отряд **Сомообразные** (*Siluriformes*),  
27–31 семейств, более 1200 видов

Длина тела от нескольких сантиметров до 5 м. Тело голое или покрыто костными пластинками. На челюстях имеются зубы. На рыле обычно несколько пар усиков. Населяют тропические и субтропические, реже умеренные пресные водоемы Америки, Африки, Азии и Европы. Хищники и эврифаги. Многие – объекты промысла, некоторых разводят в аквариумах.

Семейство **Сомовые** (*Siluridae*), около 10 видов

Тело голое. Длинной до 5 м, массой до 300 кг (обыкновенный сом). На верхней челюсти 2 усика, на нижней – 2 или 4. Плодовитость – 11–480 тыс. икринок. Самец охраняет гнездо с икрой. Пресные водоемы Евразии. Хищники. Питаются рыбами, могут нападать на водоплавающую птицу. Объекты местного промысла.

**Обыкновенный, или европейский, сом** (*Silurus glanis*).

### Семейство **Икталуровые (кошки-сомы)** (*Ictaluridae*)

**Американский сомик** (*Ictalurus nebulus*) – североамериканский вид, разводится в Европе с конца XIX в. – объект рыборазведения в теплых водах ГРЭС; **канальный сомик** (*Ictalurus punctatus*) – северо-американский вид, интродуцирован в Европе.

### Семейство **Электрические сомы** (*Malapteruidae*), 1 вид

Электрический сом (*Malapterurus electricus*) длиной до 65 см. На рыле три пары усиков, спинного плавника нет, хорошо развит жировой плавник. На туловище под кожей расположены парные электрические органы, масса которых составляет около 25 % от массы тела. Населяет пресные водоемы Западной Африки. Малоподвижен. Всеяден. Объект местного промысла.

### НАДОТРЯД **АТЕРИНОИДНЫЕ** (*ATHERINOMORPHA*),

3 отряда, 17 семейств, около 650–700 видов

Тело, как правило, вальковатое (у некоторых удлиненное), с одним или двумя спинными плавниками. В некоторых группах резко выражен половой диморфизм и имеются замечательные приспособления (гоноподии) для внутреннего оплодотворения (гамбузия). Большинство видов откладывают икру, некоторые группы живородящие. Широко распространены в морских, солоноватых и пресных водах тропического и умеренного поясов.

### Отряд **Карпозубообразные** (*Cyprinodontiformes*),

8 семейств, около 600 видов

Длина тела от 2 до 30 см. Плавники без колючих лучей. Спинной плавник один. Чешуя циклоидная. Боковой линии нет или она слабо выражена. Обитают в пресных и солоноватых водах тропических и субтропических зон всех материков, кроме Австралии, некоторые слепоглазковые – в водах карстовых пещер Северной Америки, отдельные виды живут в горячих источниках при температуре воды до 50°C. Питаются водными беспозвоночными. Исключительно разнообразны по способу размножения. Многие виды откладывают икру, в 4 семействах наблюдается яйцеживорождение. Широко используются человеком: для борьбы с малярийными комарами, в различных опытах, связанных с вопросами экологии, поведения, генетики, медицины. Многие карпозубообразные – аквариумные рыбы (гуппи, меченосцы, молинезии и др.). Представители семейства четырехглазковые (2 вида) имеют уникальное строение глаз, позволяющее рыбам одновременно видеть в воздухе над водой и в воде.

**Отряд Атериноподобные (*Atheriniformes*),**  
2 подотряда, 5 семейств, около 180 видов

Длина тела от 4 до 50 см. Спинных плавника обычно два. Чешуя крупная, циклоидная, редко ктеноидная. Боковая линия развита слабо. Населяют пресные, солоноватые и морские, преимущественно тропические и субтропические воды. Откладывают крупную икру на дно и водоросли. Питаются зоопланктоном. Некоторые – объект промысла и аквариумного разведения. Интересны представители двух семейств: фаллостетовые и неостетовые, у самок которых анальное и половое отверстия расположены на горле, а самцы имеют уникальное строение совокупительного органа, расположенного под головой, -приапия, скелет которого образован элементами плечевого и тазового поясов.

Черноморская атерина (*Atherina boyeri*).

**Отряд Сарганоподобные (*Beloniformes*),**  
4 семейства, около 150 видов

Длина тела от 4 см до 1,8 м. Чешуя циклоидная. Имеются глоточные зубы. Плавники без колючек. Спинной плавник один. Боковая линия идет по нижнему краю тела. У некоторых кости окрашены в зеленый цвет. Населяют тропические и субтропические, реже умеренные, воды. Обитают как в открытом океане, так и в мелководных прибрежных районах моря и даже в пресных водоемах. Многие, спасаясь от хищников (летучие рыбы) или преследуя добычу – длиннорыл (*Euleptorhamphus viridis*) и летучий полурыл (*Oxyporhamphus micropterus*) – способны планировать над поверхностью воды на расстояние до 400 м. Питаются планктоном, крупные виды (сарганы) – рыбой. Обладают положительной реакцией на свет. Некоторые виды объекты промысла.

Обыкновенный сарган (*Belone belone*) длиной до 90 см; сайра (*Cololabis saira*) длиной 36–40 см; скумбриешука (*Scomberesox saurus*) длиной 45–50 см.

**НАДОТЯД ПАРАПЕРКОИДНЫЕ (*PARAPERCOMORPHA*),**  
2 отряда, около 700 видов

Рыбы, по морфологическим особенностям занимающие промежуточное положение между клюпеоидными и перкоидными. Спинных плавника 1–3. Чешуя у части видов глубоко погружена в кожу или исчезает.

**Отряд Трескообразные (*Gadiformes*),**

4 подотряда, 10–11 семейств, около 700 видов

Длина тела от 15 см до 1,8 м. Для многих характерен непарный усик на подбородке. Плавники обычно без колючек. Чешуя циклоидная. Во всех морях, преимущественно в умеренных и холодных водах обоих полушарий, немногие виды - пелагические, большинство ведет придонный, стайный образ жизни, некоторые виды обитают в пресных водах. Важный объект промысла (10–15 % мирового вылова рыбы).

Подотряд **Тресковидные** (*Gadidei*), 5 семейств

Семейство **Тресковые** (*Gadidae*), 53 вида

Спинных плавника 1–3, анальных – 1–2. На подбородке обычно непарный усик. Мелкие, средние и крупные, главным образом морские рыбы длиной от 10 см до 1,8 м. Большинство – стайные, придонные, относительно мелководные виды. Плодовитость – от 500 тыс. до 60 млн. икринок. Икра обычно пелагическая, у некоторых придонная. Все крупные тресковые - хищники. 48 видов обитают в умеренных водах Атлантического, Тихого и Северного Ледовитого океанов, 4 вида – в Южном полушарии, в пресных водах Евразии и Северной Америки 1 вид. Одно из трех важнейших семейств в мировом морском промысле.

**Обыкновенный налим** (*Lota lota*) длиной до 1,2 м, массой до 24 кг; сайка, или полярная тресочка (*Boreogadus saida*) длиной до 32 см; северная навага (*Eleginus navaga*) длиной 30–42 см; пикша (*Melanogrammus aeglefinus*) длиной до 1,1 м; южная путассу (*Micromesistius australis*); северная путассу (*M. poutassou*); минтай (*Theragra chalcogramma*) длиной до 75 см; тихоокеанская треска (*Gadus macrocephalus*) длиной до 1,2 м; атлантическая треска (*G. morhua*) длиной до 1,8 м, массой более 40 кг.

НАДОТРЯД **ПЕРКОИДНЫЕ** (*PERCOMORPHA*),

11 отрядов, 190–200 семейств, около 9 тыс. видов

Характеризуются наличием колючих нечленистых лучей в плавниках, положением брюшных плавников на груди или на горле, ктеноидной чешуей (у некоторых – циклоидная или ее вовсе нет), на костях головы у многих шипы.

Отряд **Бериксообразные** (*Bericiformes*),

3 подотряда, 13 семейств, около 140 видов

Длина тела от 3 до 60 см. Масса от нескольких граммов до 2 кг. Плавники с колючками, спинных один или два. Чешуя ктеноидная. У некоторых есть органы свечения. Разнообразны по внешнему виду и

образу жизни. Населяют тропические моря. Некоторые живут у берегов, другие – на глубинах до 2000 м у дна или в толще воды. Второстепенный объект промысла.

Обыкновенный берикс (*Beryx splendens*) длиной до 45 см.

Отряд **Солнечникообразные** (*Zeiformes*),  
5–6 семейств, около 50 видов

Длина тела 10–80 см, масса до 8 кг. Плавники с колючками, спинных плавника два. Чешуя ктеноидная. Тропические и умеренные воды всех океанов. Придонные рыбы, некоторые живут на глубине до 1000 м. Питаются планктоном и мелкой рыбой. Объект местного промысла.

Обыкновенный солнечник (*Zeusfaber*) длиной до 50 см.

Отряд **Опахообразные** (*Lampridiformes*),  
6 семейств, около 25 видов

Тело длиной от 30 см до 5,5 м и более (до 9 м), уплощенное с боков, иногда ремнеобразное, массой до 300 кг. Плавники обычно без колючек, спинной плавник один, обычно длинный, иногда плавников нет. Чешуя циклоидная или отсутствует. Обитают в пелагиали открытого океана на глубине до 700 м.

Обыкновенный опух (*Lampris guttatus*) и низкотелый опух (*L. immaculatus*) длиной около 1,5 м, массой 50–60 кг; сельдяной король (*Regalecus glesne*) длиной до 9 м, массой до 250 кг и более.

Отряд **Колюшкообразные** (*Gasterosteiformes*),  
3 подотряда, 9 семейств, около 200 видов

Длина тела от 3 см до 1,8 м, масса от нескольких граммов до 3 кг. Колючки в плавниках есть или отсутствуют. Спинных плавника один или два, первый – в виде отдельных колючек. Чешуя ктеноидная, у многих тело покрыто костными пластинками, редко тело голое. Рыло обычно трубкообразное. Прибрежные морские рыбы тропической зоны, некоторые живут и в пресных водах. Обитают обычно среди подводных растений, планктофаги. Многие проявляют заботу о потомстве.

Подотряд **Колюшковидные** (*Gasterosteidei*),  
3 семейства, 15 видов

Впереди спинного плавника имеются две или больше отдельных колючек. В брюшных плавниках всегда есть колючий луч. Распространены в Северном полушарии.

Семейство **Колюшковые** (*Gasterosteidae*), более 10 видов

Тело удлинённое, сжатое с боков, длиной от 3,5 до 20 см, покрыто костными пластинками, иногда голое. Морские прибрежные и пресноводные рыбы. Плодовитость – от 60 до 400 икринок. Свойственна забота о потомстве (самец строит из обрывков растений гнездо и охраняет кладку, а затем и молодь).

**Трехиглая колюшка** (*Gasterosteus aculeatus*); **девятиглая колюшка** (*Pungitius pungitius*).

Подотряд **Флейторылоподобные** (*Aulostomoidei*),  
4 семейства, около 25 видов

Тело удлинённое, покрытое мелкой ктеноидной чешуей, длиной от 30 см до 1,8 м. Рыло в виде тонкостенной трубки с маленьким ртом на конце, используемое наподобие пипетки для захвата пищи. Распространены в теплых морях.

Флейторылы, или рыбы-трубы, (род *Aulostomus*, 4 вида) длиной до 75 см; шершавая свистулька (*Fistularia villosa*) длиной до 1,8 м, массой до 3,5 кг; морской бекас (*Macrorhamphosus scolopax*) длиной до 16 см.

Подотряд **Иглоподобные** (*Syngnathoidei*),  
2 семейства, около 180 видов

Тело удлинённое, иглоподобное, или напоминающее шахматного коня со сворачивающимся цепким хвостом, длиной от 2,5 до 60 см (иглы) и от 4 до 20 см (коньки). Рыло длинное, трубковидное, с маленьким беззубым ртом на конце. Тело покрыто костными пластинками. Обитают на мелководье теплых и умеренных морей, имеются и пелагические виды. Скрываются в зарослях водорослей или среди кораллов; у некоторых видов совершенная мимикрия; некоторые способны изменять окраску в зависимости от фона. Питаются в основном мелкими планктонными рачками, более крупные виды - молодь других рыб. Крупная икра откладывается в выводковую сумку на брюхе самца. Служат кормом хищным рыбам.

Длиннорылая морская игла (*Syngnathus typhle*); толсторылая морская игла (*S. variegatus*); черноморский морской конек (*Hippocampus ramulosus*).

Отряд **Кефалеобразные** (*Mugiliformes*),  
3 семейства, более 150 видов

Длина тела от 30 см до 3 м, масса до 140 кг. Плавники с колючками. Спинных плавника два. Чешуя циклоидная или ктеноидная. Населяют тропические и умеренные моря, некоторые заходят в пресные

воды. Питаются детритом, бентосом или рыбой. Большинство видов - ценные промысловые рыбы.

#### Семейство **Кефалевые** (*Mugilidae*), около 100 видов

Тело торпедовидное длиной от 40 до 90 см, массой до 7 кг. Боковой линии нет или она неполная. Зубы мелкие или их нет. У некоторых есть жировое веко. Чешуя крупная, покрывает тело и голову. Населяют тропические и субтропические моря и пресные воды. Стайные рыбы. Плодовитость – 0,5–7 млн икринок. Икра пелагическая, мелкая. Питаются детритом, обрастаниями, мелкими беспозвоночными. Объекты промысла и разведения.

Лобан (*Mugil cephalus*) длиной до 90 см, массой до 6,7 кг; сингиль (*M. auratus*); остронос (*M. saliens*); пиленгас (*M. soiny*).

#### Семейство **Барракудовые** (*Sphyraenidae*), около 20 видов

Форма тела щуковидная, длиной до 3 м (обычно около 1 м). Рот большой, зубы мощные, передние - клыковидные. Населяют тропические и субтропические воды Атлантического, Тихого и Индийского океанов. Хищники. Образуют небольшие стаи. Крупные барракуды опасны для человека. Объект промысла.

Большая барракуда (*Sphyraena barracuda*) длиной 2–3 м; серебристая барракуда (*S. argentea*) длиной 1–1,2 м, массой до 5,5 кг; мелкочешуйная сфирена (*S. sphyraena*) длиной до 1 м.

#### Семейство **Пальцеперовые** (*Polinemidae*), около 30 видов

Тело продолговатое, длиной до 1,8 м, массой до 140 кг. Чешуя легко опадающая. Рот нижний. Нижние лучи грудных плавников свободные и иногда значительно длиннее тела (служат органами осязания). Населяют тропические воды Индийского, Атлантического и Тихого океанов, некоторые входят для нереста в реки. Бентофаги. Некоторые виды - объекты местного промысла.

Четырехпалый пальцепер (*Eleutheronema tetrasactylum*) длиной до 1,8 м, массой до 140 кг; пальцепер-дара (*Polydactylus indicus*) длиной до 1,2 м, массой до 9 кг.

#### Отряд **Слитножаберникообразные** (*Synbranchiformes*),

1 семейство, около 15 видов

Тело угреобразное длиной от 10 до 100 см. Плавники без колючек. Грудные, а также спинной и анальный плавники отсутствуют. Чешуя циклоидная или ее нет. Жабры обычно редуцированы, в глотке и кишечнике имеются приспособления для воздушного дыхания. На-

селяют пресные и солоноватые воды Восточной и Южной Азии, Западной Африки, Австралии и тропической Америки. Обитают в мелких водоемах, болотах, могут зарываться в ил и ползать по суше. Ряд видов – объект местного промысла.

Белая флюта, или рисовый угорь (*Monopterus albus*) длиной до 1 м; мраморный слитножаберник (*Synbranchus marmoratus*) длиной 1–1,5 м.

#### Отряд **Окунеобразные** (*Perciformes*),

20–21 подотряд, около 150 семейств, более 6 тыс. видов

Длина тела от 1 см до 5 м, масса от долей грамма до 900 кг. Плавники с колючками. Спинных плавника обычно два. Как правило, есть шипы на голове. Чешуя ктеноидная, реже циклоидная или ее нет. Распространены во всех морях и океанах, многие – в пресных водах. Наиболее многочисленный отряд не только рыб (около 40 % от общего числа их видов), но и вообще позвоночных животных. Прибрежные морские воды, обитают в пелагиали открытого океана, реже на глубинах; пресные воды Евразии и Северной Америки (окуневые), в Африке и в Южной Америке – цихловые, в Северной Америке – центрарховые, в Южной Азии и Африке – лабиринтовые. Разнообразны по внешнему виду, образу жизни и поведению. Многие – важный объект промысла и аквакультуры.

#### Подотряд **Окуневидные** (*Percoidei*), около 50 семейств

Характеризуются наличием одного хорошо развитого колючего луча в брюшных плавниках, хорошо развитых колючих лучей в спинном и анальном плавниках, расположением брюшных плавников под основаниями грудных, редко впереди или немного сзади.

#### Семейство **Серрановые**, или **Каменные окуни** (*Serranidae*), более 400 видов

Длина тела от 20 см до 2,3 м, масса от 100 г до 300 кг. Спинной плавник один, с хорошо развитой колючей частью, иногда обособленной в отдельный плавник. Челюсти с мелкими острыми щетинковидными зубами, расположенными в несколько рядов, у некоторых видов челюсти имеют клыковидные зубы. Населяют субтропические и тропические области Атлантического, Тихого и Индийского океанов. Обитают в прибрежных районах на скалистых и коралловых грунтах. Хищники.

Гигантский мероу (*Epinephelus gigas*) длиной до 1,2 м, массой до 160 кг; промикропс (*Promicrops lanceolatus*) длиной до 3,6 м, массой до 350 кг.

#### Семейство **Окуневые** (*Percidae*), более 160 видов

Два первых луча в анальном плавнике в виде колючек. Спинной плавник состоит из двух частей – колючей и мягкой. На челюстях щетинковидные зубы, у некоторых имеются клыки. Чешуя ктеноидная. Населяют пресные и солоноватые воды Северного полушария. Многие – объекты промысла и спортивного рыболовства.

**Окунь обыкновенный** (*Perca fluviatilis*) длиной до 40 см, массой до 2 кг; **ерш обыкновенный** (*Gymnocephalus cernua*) длиной 8–12 см (до 20 см), массой 15–25 г; **ерш-носарь**, или **бирючок** (*G. acerina*) длиной 8–20 см; **ерш Балона**, или **дунайский ерш** (*G. baloni*), встречается только в бассейне р. Дунай, интродуцирован в водоемы Беларуси; **судак обыкновенный** (*Lucioperca lucioperca*) длиной до 1,3 м, массой до 20 кг – самый крупный представитель окуневых рыб – ценная промысловая рыба.

#### Семейство **Ставридовые** (*Carangidae*), около 200 видов

Тело веретеновидное длиной до 1,8 м, массой до 50 кг, с тонким хвостовым стеблем. Спинных плавника два, первый из них с колючками, у некоторых видов позади второго спинного и анального плавников есть еще один или несколько дополнительных плавников. Боковая линия у некоторых видов вооружена костными щитками.

Обитают в тропических, субтропических или умеренных водах Атлантического, Индийского и Тихого океанов и прилегающих морях. Стайные пелагические шельфовые рыбы. Планктофаги и хищники. Многие имеют большое промысловое значение.

Обыкновенная ставрида (*Trachurus trachurus*) длиной до 50 см; обыкновенная лихия (*Lichia amida*) длиной до 1 м; большая сериола (*Seriola lalandi*) длиной до 1,8 м, массой до 50 кг.

#### Семейство **Цихловые** (*Cichlidae*), более 1 тыс. видов.

Тело более или менее высокое, сжатое с боков, длиной от 6 до 70 см. Спинной плавник один. С каждой стороны рыла по одному носовому отверстию. У большинства видов две боковые линии. Населяют водоемы Африки, Южной и Центральной Америки. Крупные виды – объекты местного промысла, многие – объекты аквакультуры (скалярии).

Тилапия мозамбикская (*Tilapia mossambica*) длиной до 45 см.

#### Подотряд **Прилипаловидные** (*Echeneoidei*), 1 семейство

#### Семейство **Прилипаловые** (*Echeneidae*), 7 видов

Длина тела от 30 до 90 см. Первый спинной плавник смещен на голову и преобразован в специальную присоску, что позволяет рыбам прикрепляться к различным «хозяевам» (крупные рыбы, черепахи, ки-

ты), увеличивая возможности передвижения, хотя рыбы способны и к самостоятельному плаванию. Населяют тропические и субтропические воды всех океанов. Питаются планктоном и частично эктопаразитами «хозяев».

Обыкновенный прилипало (*Echenensis naucrates*); акуля ремора (*Remora remora*).

Подотряд **Нототениевидные** (*Notothenioidei*),  
5 семейств, около 120 видов

Семейство **Нототеневые** (*Nototheniidae*), более 50 видов

Длина тела от 50 см до 2 м (клыкачи). Боковых линий 1–3, но чаще две. Тело покрыто мелкой чешуей. Населяют антарктические и субантарктические воды. Преимущественно придонные рыбы. Питаются бентосом, рыбой. Многие – объект промысла.

Мраморная нототения (*Notothenia rossi*) длиной до 90 см, массой до 9 кг; патагонский клыкач (*Dissostichus eleginoides*) длиной 1,5–2 м, массой несколько десятков килограммов.

Подотряд **Бычководные** (*Gobioidei*), около 10 семейств

В брюшных плавниках, расположенных на груди, лучи, обращенные наружу, короче лучей, обращенных внутрь, как правило, сильно сближены и даже сливаются между собой, образуя воронку.

Семейство **Головешковые** (*Eleotridae*)

Характеризуются сближенными брюшными плавниками, а иногда даже слиянием их оснований; грудные плавники не расширены, как у других бычководных; голова слабо уплощена. Обитают в основном в тропических и субтропических широтах. Большинство видов – морские прибрежные рыбы, некоторые – исключительно морские, многие заходят в пресные воды, есть и пресноводные виды. Способны менять окраску от темно-коричневой до бледно-серой.

**Головешка**, или **ротан** (*Percottus glehni*) длиной до 24 см (обычно до 8–14 см) – интродуцирован в водоемы Беларуси из аквакультуры.

Семейство **Бычковые** (*Gobiidae*), около 600 видов

Длина тела от 1 до 35 см. Брюшные плавники сращены и образуют присасывательную воронку, позволяющую рыбам удерживаться на месте при сильных движениях воды. Населяют тропические и субтропические воды всех океанов. Донные, прибрежные морские, солоноватоводные и пресноводные рыбы. Бентофаги, планктофаги или

хищники. Икру откладывают в гнезда, кладку охраняет самец. Некоторые виды - объекты промысла.

**Бычок-кругляк** (*Neogobius melanostomus*) длиной до 16 см у самцов и до 20 см у самок; **бычок-песочник** (*N. fluviatilis*); **бычок-гонец** (*N. gymnotrachelus*).

Подотряд **Скумбриевидные** (*Scombroidei*), 1 семейство

Семейство **Скумбриевые** (*Scombridae*), около 40 видов

Тело удлинённое веретенообразное, длиной от 40–60 см до 3 м, массой от 1,5–8 до 380 кг. Хвостовой стебель тонкий, снабжен двумя небольшими кожистыми киями с каждой стороны, сверху и снизу на нем 4–9 дополнительные плавничка. Чешуя мелкая, у некоторых тело сзади голое. Населяют тропические, субтропические и умеренные воды Мирового океана. Стайные эпипелагические прибрежные рыбы. Плодовитость – 200–500 тыс. икринок. Икра пелагическая. Скумбриевые – важный объект промысла.

Обыкновенная скумбрия (*Scomber scomber*) длиной 50–60 см, массой до 1,6 кг; атлантическая пелагида (*Sarda sarda*) длиной до 85 см, массой до 7 кг; полосатая макрель (*Scomberomorus commersoni*) длиной до 1,8 м, массой до 50 кг; синий, или обыкновенный, тунец (*Thunnus thynnus*) длиной до 3 м, массой до 380 кг.

Подотряд **Мечерыловидные** (*Xiphioidae*), 3 семейства

Семейство **Меч-рыбы**, или **Мечерылы** (*Xiphiidae*), 1 вид

Меч-рыба (*Xiphias gladius*) длиной до 4,5 м, массой до 500 кг. Тело голое. Верхняя челюсть вытянута в мечевидный отросток. Спинной плавник один, короткий, брюшных плавников нет. Населяет пелагиаль тропических и субтропических вод всех океанов. Плавает быстро, развивая скорость до 130 км/ч. Питается рыбой и головоногими моллюсками. Плодовитость – около 16 млн. икринок. Икра пелагическая. Объект промысла и спортивного лова.

Семейство **Парусниковые**, или **Копьерылы** (*Istiophoridae*), 9 видов

Длина тела до 5 м, масса до 900 кг. Рыло удлинённое. Первый спинной плавник длинный и высокий напоминает парус. Населяют тропические и субтропические воды всех океанов. Пелагические рыбы. Активные, быстро плавающие хищники, развивающие в воде скорость до 130 км/ч. Плодовитость – до 14 млн икринок. Объект промысла и спортивного лова.

Парусники (род *Istiophorus*) длиной до 3,3 м, около 100 кг; поло-

сатый копьеносец (*Tetrapterus audax*) массой до 220 кг; синий марлин (*Makaira nigricans*) длиной более 5 м, массой около 900 кг.

Отряд **Скорпенообразные** (*Scorpaeniformes*),  
7 подотрядов, 21 семейство, более 1000 видов

Длина тела от 5 до 100 см. Плавники с колючками, спинных плавника обычно два. Чешуя ктеноидная, редко циклоидная, у некоторых тело голое или покрыто костными пластинками. Обычно есть шипы на голове. Распространены во всех океанах от Арктики до Антарктики, в Евразии и Северной Америке, есть пресноводные виды. Преимущественно морские, донные и придонные рыбы. Питаются беспозвоночными и рыбой. Некоторые (морские окуни, голомянки) живородящие, другие откладывают икру. У многих у основания шипов есть ядовитые железы, выделяющие токсины, опасные для человека. Многие виды - важный объект промысла.

Подотряд **Скорпеновидные** (*Scorpaenoidei*), 5–6 семейств

Семейство **Скорпеновые** (*Scorpaenidae*), более 370 видов

Длина тела от 20 см до 1 м и более. Голова большая, с колючками и кожистыми придатками. В передней части спинного плавника от 8 до 18 колючих лучей, имеющих у основания ядовитые железы. Населяют тропические, субтропические и умеренные моря. Преимущественно придонные рыбы. Некоторые виды живородящие. Питаются ракообразными и рыбой. Многие – объект промысла и спортивного лова.

Морские окуни (род *Sebastes*): черный (*S. melanops*); клювач (*S. mentella*); скорпена, или морской ерш (*Scorpaena porcus*); полосатая крылатка, или рыба – зебра (*Pterois volitans*).

Семейство **Тригловые**, или **Морские петухи** (*Triglidae*),  
более 40 видов

Тело удлиненное длиной 50–60 см (до 90 см), массой до 5,5 кг, покрыто чешуей, иногда с 1–2 рядами костных пластинок. Голова с костными, иногда шиповатыми пластинками. Три нижних луча грудных плавников обособлены в виде длинных пальцевидных отростков, служащих для ползания по грунту и поиска пищи. Прибрежные тропические и умеренные воды. Плодовитость – 200–300 икринок. Икра пелагическая с жировой каплей. Донные хищники. Объект промысла.

Желтая тригла (*Trigla lucerna*) длиной до 75 см, массой до 5,2 кг; морской петух, или серая тригла (*T. gurnardus*) длиной до 45 см, массой до 1,2 кг.

Подотряд **Терпуговидные** (*Hexagrammoidei*), 2 семейства

### Семейство **Терпуговые** (*Hexagramnidae*), 13 видов

Длина тела до 1,1 м, масса до 18 кг (иногда до 1,5 м и массой 32 кг). Голова не имеет костных гребней и шипов. Колючие лучи в плавниках слабо развиты. Спинной плавник длинный, сплошной или разделен выемкой на две части. У многих хорошо выражен половой диморфизм. Окраска обычно яркая. Населяют Северную часть Тихого океана. Плодовитость от 1,6 до 580 тыс. икринок. Икру откладывают на камни и растения. Питаются беспозвоночными и рыбой. Объект промысла и спортивного лова.

Однолинейный терпуг (*Hexagrammos atakii*); зубастый терпуг (*Ophiodon elongatus*) длиной до 1,5 м, массой более 32 кг.

### Семейство **Аноплововые** (*Anoplomatidae*), 2 вида

Угольная рыба (*Anoplopoma fimbria*) длиной 40–60 см (до 1 м), массой 1–3 кг. Тело торпедовидное с тонким хвостовым стеблем. Населяет Северную часть Тихого океана. Обитает на глубине 100–900 м. Икра пелагическая. Питается рыбой и беспозвоночными. Объект промысла. Жир печени богат витаминами А и D.

### Подотряд **Рогатковидные** (*Cottoidei*), 11 семейств

Тело короткое толстое, с большой головой, достигающей 1/3 длины тела рыбы, и быстро суживающимся к хвосту туловищем, голое или частично покрыто костными пластинками, бляшками или шипиками. Два спинных плавника, реже слитых в один; колючие лучи только в брюшных плавниках. На голове часто есть гребни, бугры или шипы; у многих на голове и туловище имеются различные кожные выросты. Рот очень большой. Питаются донными беспозвоночными, крупные особи – рыбой. Многие виды ярко окрашены. Населяют умеренные и холодные воды Северного и отчасти Южного полушария.

### Семейство **Керчаковые**, или **Рогатковые** (*Cottidae*), около 600 видов

Длина тела от 5 до 75 см, масса до нескольких килограммов. Два спинных плавника. Кожа плотная, голая, на теле могут присутствовать различные костные пластинки или спрятанные в коже шипики. Населяют прибрежные воды северной части Тихого океана, Арктики и Северной Атлантики, пресные водоемы Евразии и Северной Америки, 1 вид – в Южном полушарии.

**Обыкновенный бычок – подкаменщик** (*Cottus gobio*) длиной до 12 см.

### Семейство **Пинагоровые**, или **Круглоперые** (*Cyclopteridae*),

около 30 видов

Тело шаровидное, покрыто костными коническими бугорками, расположенными правильными рядами, шипиками или костными пластинками. У большинства брюшные плавники видоизменены в присоску. Спинных плавника два, один из которых у многих зарастает кожей. Голова короткая и толстая. Населяют моря Северного Ледовитого, северной части Тихого и Атлантического океанов. Придонные рыбы как прибрежных вод, так и более глубоких мест.

Пинагор, или воробей-рыба (*Cyclopterus lumpus*) длиной до 50 см, массой до 5 кг.

Отряд **Камбалообразные** (*Pleuronectiformes*),  
3 подотряда, 6 семейств, около 500 видов

Тело у взрослых плоское, ассиметрично сжатое, длиной от 6 см до 5 м, массой от нескольких граммов до 130 кг, окаймлено спинным и анальным плавниками. Колпачок в плавниках обычно нет. Чешуя циклоидная или ктеноидная. Оба глаза на одной стороне тела. Населяют все океаны от Арктики до Субантарктики. Обитают на мелководьях, некоторые заходят в реки. Донные рыбы, ко дну обращена непигментированная «слепая» сторона тела. Питаются зообентосом, крупные виды – рыбой. Плодовитость – до 13 млн. икринок. Многие – важный объект промысла.

Подотряд **Камбаловидные** (*Pleuronectoidei*), 5 семейств

Спинной плавник заходит на голову, в непарных плавниках нет колючих лучей. Рот конечный или нижняя челюсть выступает.

Семейство **Камбаловые** (*Pleuronectidae*), около 100 видов

Длина тела от 10 см до 5 м, масса до 330 кг. Тело сильно сжато с боков, высокое, оба глаза обычно на правой стороне. Распространены широко, наиболее разнообразны в бассейне Тихого океана. Прибрежные морские рыбы. Некоторые заходят в реки. Взрослые ведут придонный образ жизни. Способны изменять окраску и рисунок глазной стороны в зависимости от цвета и рисунка дна. Питаются рыбой и беспозвоночными. Плодовитость от нескольких сотен до 13 млн икринок. Икра пелагическая. Личинки прозрачные, двухстороннесимметричные. Важный объект промысла.

Звездчатая камбала (*Platichthys stellatus*) длиной до 54 см, массой до 4 кг; речная камбала (*P. flesus*) длиной до 40 см; белокорый, или обыкновенный палтус (*Hippoglossus hippoglossus*) длиной до 4,7 м, массой до 300 кг.

Отряд **Иглобрюхообразные**, или

Скалозубообразные (*Tetradontiformes*),  
4 подотряда, 11 семейств, около 320 видов

Тело обычно покрыто костными пластинками, срастающимися в панцирь, или шипами, реже голое, длиной от 8 до 60 см, некоторые (луны-рыбы) до 3 м и более. Челюстной аппарат обычно мощный, зубы у многих слиты в режущие пластинки. Рот маленький. Населяют прибрежные тропические, субтропические воды Мирового океана, реже обитают в пресных водах. Держатся у дна или в пелагиали. Питаются моллюсками, иглокожими и кораллами, дробя их мощными зубами, некоторые планктофаги. У некоторых видов развивается воздушный мешок (вырост кишечника), служащий для раздувания тела при наполнении его водой или воздухом. У многих икра, мясо, печень, кровь ядовиты.

Подотряд **Спинороговидные** (*Balistoidei*), 4 семейства

Семейство **Спинороговые** (*Balistidae*), около 30 видов

Тело высокое, уплощенное с боков, длиной до 60 см, покрыто плотной костной чешуей, иногда с бугорками или шипиками. Зубы мощные, конические и пластинчатые. Одна колючка в спинном плавнике – мощная, может жестко фиксироваться в вертикальном положении. Населяют тропические и субтропические моря. Обитают на мелководьях и среди коралловых рифов. Окраска яркая. Питаются крабами, моллюсками, морскими ежами, есть растительноядные виды. Мясо ядовито.

Серый спинорог (*Balistea capriscus*).

Подотряд **Кузовковидные** (*Ostraciontoidei*), 2 семейства

Семейство **Кузовковые** (*Ostraciontidae*), около 20 видов

Длина тела до 50 см. Голова и тело покрыты панцирем из многоугольных неподвижно соединенных костных пластин. Зубы конические, мощные. Многие ярко окрашены, у некоторых хорошо выражен половой диморфизм. Обитатели прибрежной зоны всех тропических морей. Держатся на небольших глубинах. Питаются моллюсками, иглокожими, крабами, иногда водорослями. Ткани тела содержат токсины, но после обработки - съедобны. Объект местного промысла.

Четырехрогий кузовок (*Acanthostracion quadricornis*); горбатый кузовок (*Tetrosomus gibbosus*).

Подотряд **Иглобрюховидные** (*Tetraodontoidei*), 4 семейства

Семейство **Иглобрюхие**, или **Скалозубовые** (*Tetraodontidae*),  
около 90 видов

Тело укороченное, длиной до 75 см, покрытое короткими шипами, реже голое. Зубы слиты в две режущие пластины. Населяют тропические и субтропические океанические воды, изредка тропические воды Африки, Юго-Восточной Азии и Южной Америки. При опасности тело раздувается в шар. Некоторые охраняют икру. Бентофаги. Многие виды ядовиты: кожа, брюшина, печень, гонады содержат сильный яд – тетродотоксин. После специальной обработки мясо употребляют в пищу. Морские виды – объект местного промысла, некоторые пресноводные виды разводят в аквариумах.

Бурый скалозуб (*Tugu rubripes*) длиной до 70 см.

Семейство **Ежи-рыбы** (*Diodontidae*), около 15 видов

Тело укороченное, покрыто шипами, длиной до 60 см, может раздуваться в шар при заполнении водой или воздухом «воздушного мешка» – выроста желудка, шипы при этом поднимаются. Населяют тропические воды океанов. Обитают преимущественно у каменистых побережий и коралловых рифов. Питаются различными беспозвоночными. Молодь пелагическая. Кожа и внутренности ядовиты (содержат тетродотоксины). Объекты местного промысла.

Обыкновенная еж-рыба (*Diodon hystrix*).

Подотряд **Луновидные**, или **Луны - рыбы** (*Moloidei*),  
1 семейство

Семейство **Луны-рыбы** (*Molidae*), 4 вида

Тело сжатое с боков, без хвостовой части и хвостового плавника, функцию которого выполняют задние части спинного и анального плавников. Длина от 80 см до 3 м, масса до 1,5 т. Зубы слиты в единые пластины. Населяют пелагиаль субтропических и тропических вод Мирового океана. Малоподвижны. Питаются макропланктоном – ракообразными, кальмарами, сальпами и др. Плодовиты (луна-рыба выметывает до 300 млн икринок). Мясо несъедобно.

Луна-рыба (*Mola mola*) длиной более 3м (до 5,5 м), массой до 1,5 т.

НАДОТРЯД **БАТРАХОИДНЫЕ** (*BATRACHOIDOMORPHA*),  
4 отряда

Тело короткое и широкое с большой широколобой головой. Брюшные плавники широко раздвинуты и расположены на горле, у некоторых слиты в присоску или редуцированы.

Отряд **Пегасообразные** (*Pegasiformes*),

### 1 семейство, 5 видов

Тело длиной до 20 см заключено в панцирь из костных щитов и колец. Небольшой беззубый рот расположен под ростром, образованным носовыми костями. Грудные плавники большие, широкие. Населяют тропическую зону Тихого и Индийского океанов. Обитают на мелководьях, среди водорослей. Способны ползать по дну и, возможно, скользить по поверхности воды. Биология не изучена.

Короткохвостый пегас (*Pegasus volitans*); длиннохвостый пегас (*P. natant*).

### Отряд **Батрахообразные** (*Batrachoidiformes*), 1 семейство, около 50 видов

Малоподвижные донные рыбы, длиной 20–35 см, с толстой приплюснутой головой и сжатым с боков хвостом. Рот широкий, большой с многочисленными острыми зубами. Два спинных плавника: один из 2–4 толстых шипов, другой - длинный. Кожа слизистая, голая или с мелкими чешуйками. Населяют умеренные и тропические моря, от прибрежной зоны до глубины нескольких сотен метров; некоторые встречаются в солоноватой воде и в устьях рек. Питаются беспозвоночными и мелкой рыбой. Самцы охраняют кладку. С помощью плавательного пузыря способны издавать звуки (свыше 100 децибелл). У некоторых жаб-рыб имеются шипы, у основания которых расположены ядовитые железы. Рыбы-мичманы (род *Porichthys*) имеют на теле от 600-840 мелких светящихся органов, расположенных продольными рядами вдоль брюха и боков.

Обыкновенная жаба-рыба (*Opsanus tau*).

### Отряд **Присоскообразные** (*Gobiesociformes*), 1 семейство, около 100 видов

Тело короткое, длиной 7–30 см, голое, покрыто слизью. Ребер нет. На груди присасывательный диск (видоизмененные сросшиеся грудные плавники). Колючего спинного плавника нет. Обитатели прибрежной зоны тропических и умеренных вод всех океанов. Очень хорошо переносят обсыхание: могут несколько дней находиться без воды. Питаются мелкими донными беспозвоночными.

Одноцветная рыба-присоска (*Lepadogaster lepadogaster*) длиной до 8 см; гигантская уточка (*Chorisochismus dentax*) длиной до 30 см.

### Отряд **Удильщикообразные** (*Lophiiformes*),

3 подотряда, 16 семейств, более 220 видов

Тело короткое, голое либо покрыто костными бугорками или шипиками. Длина тела варьирует в широких пределах. Рот большой с мощными челюстями. Ребра отсутствуют. Передний луч спинного плавника смещен на голову и превращен в «удочку» (иллиций), которая несет на конце светящуюся «приманку» (эску) для привлечения добычи. Грудные плавники поддерживаются 2–3 скелетными элементами и используются для ползания по грунту. Брюшные плавники на горле или их нет. Населяют тропические и умеренные океанические воды, держатся преимущественно у дна или в глубинных слоях пелагиали. Хищники. Питаются рыбой, крабами, головоногими моллюсками. У многих (глубоководные удильщики) выражен половой диморфизм – самки намного, иногда в 5–15 раз, крупнее самцов. У некоторых видов самцы не могут самостоятельно питаться и живут как паразиты на теле самок. У них редуцируются челюсти, зубы, глаза и кишечник. Некоторые – съедобны.

Европейский удильщик, или морской черт (*Lophius piscatorius*) длиной до 1,5 м, массой более 20 кг имеет промысловое значение; цератия (*Ceratias holboelli*) – самка длиной до 1,2 м, массой до 7 кг, самец, паразитирующий на самке, – от 1,6 до 16 см.

### Экология рыб

Условия жизни рыб. Вся жизнь рыб протекает только в водной среде. Извлеченная из воды рыба становится совершенно беспомощной и быстро погибает от удушья, являющегося следствием подсыхания жабр. Лишь немногие виды рыб благодаря особым приспособлениям могут оставаться жизнедеятельными вне воды в течение нескольких часов. Рыбы принадлежат к животным с непостоянной температурой тела, зависящей от температуры окружающей воды. Но благодаря активному движению и другим причинам (свет, химическое раздражение) температура тела рыбы может кратковременно несколько повышаться (до 10°C выше температуры воды). Поэтому температура окружающей среды оказывает сильное влияние на ход всех жизненных процессов рыбы. При повышении температуры окружающей воды повышается количество потребляемой рыбой пищи, усиливается газообмен, ускоряется темп роста, созревание половых продуктов и т.д.

Для рыб каждого вида существуют определенные температурные пределы, выше и ниже которых они жить не могут, а также оптимальные температуры, при которых все жизненные процессы в организме протекают наилучшим образом. Эти крайние пределы и оптимумы температур довольно сильно колеблются для разных видов рыб.

Многие тропические рыбы свободно переносят нагревание воды до 31°C, а некоторые вообще живут в горячих источниках, температура воды которых достигает 45°C (ципринодон). При отрицательных температурах воды встречаются многие виды полярных рыб (полярная камбала, четырехрогий бычок). Среди пресноводных рыб золотой карась может перезимовать вмерзшим в ил при условии, если не замерзают его полостные жидкости, а температура воды не опускается ниже – 0,3°C. Рыбы отличаются также способностью переносить различные пределы колебания температуры. Переносящие значительные колебания являются эвритермными (большинство рыб умеренных широт: окунь, щука, ерш, налим). Стенотермные рыбы гибнут при небольших отклонениях температуры воды в ту или иную сторону (большинство тропических и многие глубоководные виды). Как показали исследования, рыбы способны улавливать очень слабые изменения температуры воды, реагируя на колебания в пределах десятых и даже сотых долей градуса. Это свойство рыб имеет большое значение при ориентировке в пространстве, особенно во время миграций (у лососей при ходе по рекам). Многие наши теплолюбивые рыбы приспособились к зимнему охлаждению воды, впадая на это время в спячку на зимовальных ямах (лещ, судак, сом).

Большое значение в жизни рыб имеет и количество кислорода в воде. Морская вода обычно хорошо насыщена кислородом или даже пересыщена. В пресных водоемах различного типа количество кислорода в воде сильно различается. Одни рыбы нуждаются в большом количестве кислорода (7–11 см<sup>3</sup>/л), другие же выдерживают очень слабое насыщение воды кислородом (ниже 4 см<sup>3</sup>/л). К первым относятся рыбы холодных быстрых рек (форель), ко вторым – рыбы стоячих водоемов (сазан, карась, линь). Иногда количество кислорода в материковых водах понижается до такой степени, что рыба в массе гибнет от удушья. Это явление распространено в стоячих и слабопроточных водоемах и называется замор. Обычно он происходит зимой, когда лед препятствует проникновению кислорода с атмосферы, а имевшийся в воде кислород истрачен на окисление разлагающихся органических веществ. Бывают и летние заморы. Их причины – жизнедеятельность и потребление кислорода обильной водной растительностью.

Существенную роль в жизни рыб играет и соленость воды. Степень ее, в которой могут жить рыбы, весьма различна, от совершенно пресной до солености в 70 частей на 1000 частей воды. Одни рыбы выдерживают сильные колебания солености, а другие – лишь очень слабые. К первым относятся многие бычки, ко вторым – колючеперые рыбы коралловых рифов. Значение солености для рыб выражается в том, что она влияет на плотность воды и осмотическое давление. Раз-

ница в осмотическом давлении воды различной солености составляет основную причину, препятствующую переходу рыб из моря в пресную воду и обратно. Лишь немногие, преимущественно проходные рыбы, обладают способностью в отдельные периоды жизни приспосабливаться к различной солености воды.

Экологические группы рыб. В основу экологической классификации рыб могут быть положены два исходных момента: 1) их отношение к солености воды 2) их зависимость от места обитания в бассейнах.

По отношению к солености различают следующие основные группы: морские, проходные, полупроходные и пресноводные рыбы.

Морские характеризуются тем, что всю жизнь проводят в морской воде и, будучи перемещенными в пресную, очень быстро погибают. Сюда относится большинство видов.

Проходные – большую часть жизни проводят в море, где только питаются, а размножаются в пресных водоемах, т.к. соленая вода губительно влияет на их икру. Это рыбы умеренных и холодных областей северного полушария. К ним относится большинство лососевых и осетровых, некоторые сельди. К этой же группе относится и речной угорь – единственная рыба, живущая в пресных водоемах, а для размножения идущая в море.

Полупроходные – живут в опресненных, прилегающих к устьям рек участках морей, но для зимовки и размножения заходят в низовья рек. Это характерно для обитающего в низовьях Волги леща, сома, сазана, судака. Но эти же рыбы в других бассейнах всю жизнь проводят в пресных водоемах. Поэтому выделение данной группы довольно условно.

Пресноводные – постоянно живут в пресной воде и в соленой не встречаются.

Исходя из места обитания в бассейне, рыб разделяют на пелагических, литорально-придонных и абиссальных.

Пелагические – обитают в толще воды от ее поверхности до глубины в несколько сотен метров. Они питаются активно или пассивно плавающими организмами и размножаются в толще воды или у прибрежных отмелей. Характерна высокая скорость передвижения. Большинство представителей имеет удлиненное веретенообразное тело с заостренным рылом, что облегчает быстроту движений в толще воды. Сюда относится большинство акул, сельди, треска, лосося, тунца. Для них характерна темная с синевой окраска спины и серебристые бока, благодаря чему рыбы малозаметны в толще воды.

Литорально-придонные – рыбы в значительной степени связанные с побережьем или дном водоема, где находят себе пищу и укрытие. Строение их очень разнообразно. Плавают довольно плохо. Обитающие в прибрежной зоне часто имеют присоски, представляющие

собой видоизмененные брюшные плавники (бычки, морская уточка). Для рыб, проводящих большую часть жизни на дне, характерно уплощенное тело (морской черт, звездочет). Имеют хорошо развитые грудные плавники, которыми опираются о грунт. У многих донных рыб наблюдается редукция плавательного пузыря (бычки-подкаменщики). Для рыб, обитающих на дне, но добывающих пищу у его поверхности, характерны усики, служащие для осязания (барбулька, сом, пескарь). Рыбы, роющиеся в илистом грунте, имеют удлиненно-змеевидное тело (угорь, вьюн, лепидосирен). У обитателей коралловых рифов тело очень сильно сжато с боков, благодаря чему эти рыбки легко скрываются в узких щелях. Для донных рыб характерна покровительственная окраска под цвет грунта на дне. Ряд литоральных рыб способны изменять окраску в зависимости от цвета грунта (камбала, бычки), что происходит рефлекторно через органы зрения, т.е. окраска всего тела соответствует фону, на котором лежит голова, независимо от фона, окружающего туловище. Многие рыбы даже формой тела и различного рода выростами напоминают предметы, среди которых держатся (морской конек, морская игла).

Абиссальные – обитают как в водной толще, так и в придонных слоях. Все они имеют ряд общих свойств, обусловленных приспособлением к обитанию на больших глубинах, которые характеризуются низкой и постоянной температурой воды, ее неподвижностью, огромным давлением и полным отсутствием солнечного света. Как приспособление к огромному давлению все глубоководные рыбы имеют особое строение тканей и отличаются слабым развитием скелета и мускулатуры. Благодаря проницаемости тканей, давление внутри тела рыбы устанавливается столь же высокое, как и в наружной среде. Поэтому при извлечении этих рыб на поверхность все тело их уродливо раздувается, а глаза выходят из орбит. В связи с отсутствием солнечного света глубоководные рыбы либо слепы, либо имеют огромные телескопические глаза. Все представители этой группы хищники или падальщики.

Пресные водоемы бывают различного типа, но основные из них озера и реки. В озерах хорошо развита пелагиаль, которую населяют рыбы-планктофаги (уклея, снеток, ряпушка), хищники (судак) и другие. Большинство видов держатся в литорально-прибрежной зоне, где хорошо развиты растительные сообщества, богата и разнообразна фауна беспозвоночных – основного корма молодежи и взрослых рыб. В этой зоне обитают плотва, окунь, щука, язь, линь, карась, густера. Типично донными рыбами являются ерш и налим. Фауна рек по сравнению с озерами более разнообразна. Здесь особенно многочисленны по числу видов рыбы зарослей и придонные (стерлядь, подуст, пескарь, елец, усач, сом). Типичные пелагические рыбы отсутствуют. В толще воды обычны голавль, жерех.

Питание. Отличительной чертой рыб является хорошо выраженная возрастная изменчивость качественного состава пищи. Личинки и мальки всех видов рыб питаются главным образом планктоном, т.е. мелкими преимущественно микроскопическими растительными и животными организмами, в огромном количестве плавающими в толще воды. По мере роста рыбы переходят с одной пищи на другую, а кормовая база вида в целом расширяется, что способствует увеличению его численности.

Взрослые рыбы могут питаться либо крупными объектами – рыбами и другими водными животными (лягушками и даже водоплавающей птицей), либо смешанной пищей, преимущественно мелкими беспозвоночными (ракообразными, червями, моллюсками), детритом и фитопланктоном. Первая группа объединяет хищных рыб, вторая – мирных.

Хищными рыбами в пресных водоемах умеренной зоны являются щука, сом, судак, налим. В морях умеренного пояса хищное питание свойственно колючей акуле, морскому окуню, треске, горбуше, в тропических морях – тунцу, меч-рыбе.

Мирные рыбы – очень разнообразная по характеру питания группа:

- планктофаги (в морях – сельди, сардины, анчоусы; в пресных водах – снеток, ряпушка);
- бентофаги (в морях – бычки, навага; в пресных водах – лещ, сазан);
- детритофаги (в морях кефаль, в пресных водах – подуст);
- фитофаги (белый амур, толстолобик);
- инсектофаги (рыба-брызгун).

Многие рыбы имеют смешанное питание: наряду с животными кормами поедают и растительные (плотва), при этом животная пища может быть представлена мелкими беспозвоночными и рыбой (окунь).

В питании широко распространенных видов наблюдается значительная изменчивость в зависимости от водоема. Так, в питании плотвы в озерах большое значение имеет растительность, а в некоторых водохранилищах – двустворчатый моллюск дрейссена. Питание каждого вида отличается и сезонной изменчивостью, и рыбы часто совершают пищевые миграции тесно связанные с перемещением или образованием концентраций кормовых организмов.

Размножение. Рыбы большинства видов раздельнополы. Гермафродитизм наблюдается только у отдельных представителей (морской карась, морской окунь), но разновременность созревания мужских и женских половых продуктов устраняет возможность самооплодотворения. Половой диморфизм выражен в разной степени у разных видов. Чаще он проявляется в том, что самцы и самки одного возраста отличаются по размерам. У большинства сельдевых и карповых самки

крупнее самцов. Половой диморфизм более заметен у тех видов рыб, для которых характерно внутреннее оплодотворение (акулы, скаты). У самцов линия сильно уплощены наружные лучи брюшного плавника, что имеет важное значение при внешнем оплодотворении икры. Интересен половой диморфизм у глубоководных удильщиков. Карликовые самцы на стадии свободной личинки захватывают своими огромными челюстями участок кожи на теле самки, прирастают к нему и в дальнейшем существуют за счет соков тела самки. Это является необходимым приспособлением, обеспечивающим жизнь вида при значительном рассредоточении популяции на глубинах в связи с недостаточностью кормовых ресурсов.

Перед икрометанием у многих видов рыб появляется своеобразный брачный наряд, исчезающий после нереста. Брачные изменения присущи преимущественно самцам. К ним относят ороговевшие бугорки эпидермиса на голове и теле многих карповых, брачную окраску у рыбца и мойвы; покраснение брюха у гольца и гольяна. Особенно резко проявляется брачный наряд у дальневосточных лососевых. У самцов этих рыб ко времени нереста окраска становится значительно ярче, челюсти удлиняются и загибаются крючком, зубы увеличиваются, на спине вырастает горб. Причины этих изменений лежат в действии гормонов половых желез, достигающих наибольшего развития ко времени нереста.

Рыбы разных видов достигают половой зрелости в различном возрасте: мелкие карпозубые – через 2–3 месяца, а крупная белуга – в 15–18 лет. Обычно рыбы, которые живут долго и достигают крупных размеров, созревают в более старшем возрасте, чем мелкие. Рыбы средних широт после наступления половой зрелости размножаются ежегодно, большинство осетровых – через год и реже. Многие тропические рыбы нерестятся по нескольку раз в год. Некоторые рыбы (угорь, дальневосточные лососевые) размножаются лишь раз в жизни, погибая после первого нереста.

Число сперматозоидов у рыб очень велико, поэтому один самец может оплодотворить тысячи икринок. Количество откладываемой икры у разных рыб существенно различается. Так, самка трески откладывает 8–10 млн икринок. Чем больше вероятность гибели икры, тем в большем количестве она откладывается и наоборот. Трехиглая колюшка, самец которой охраняет яйца и молодь в гнезде, откладывает всего 80–100 икринок. Различают икру пелагическую и демерсальную.

Пелагическая не прилипает к подводным предметам и свободно плавает в толще воды. Она обычно мелкая и содержит большую жировую каплю, уменьшающую ее удельный вес и играющую роль поплавка. Характерна преимущественно для морских рыб: сельдевых, тресковых, камбаловых. В пресных водах пелагическую икру выме-

тывают некоторые проходные рыбы – сельдь-черноспинка, аральский усач, пескари.

Демерсальная икра имеет клейкую оболочку и прилипает к камням, водорослям и другим подводным предметам. Она сравнительно крупная и тяжелая (что зависит от большого количества желтка) и идет ко дну или же опускается на такую глубину, где ее удельный вес равен удельному весу воды. Демерсальная икра свойственна главным образом пресноводным рыбам, а из морских – преимущественно формам, обитающим в прибрежной зоне (бычки).

Пресноводные рыбы чаще откладывают икру на различный субстрат и развитие ее происходит при разном содержании кислорода и различной температуре. Среди пресноводных рыб различают несколько экологических групп по характеру размножения и развития икры:

- литофилы – откладывают икру на камни, большей частью речные и проходные рыбы (гольян, подуст, осетровые, лососевые);
- фитофилы – откладывают икру на растения, преимущественно озерные рыбы (плотва, линь, карась);
- псаммофилы – откладывают икру на песок (пескари);
- остракофилы – откладывают икру в мантийную полость двухстворчатых моллюсков (горчак);
- индифферентные к субстрату – развешивают икру в виде лент на стеблях тростника, затонувших корягах и других подводных предметах (окунь).

Нерест у разных рыб протекает в различное время года: осенью и зимой (лососи, сиги, налим), весной (окунь, щука), летом (большинство карповых).

Сезонность нереста хорошо выражена в умеренных зонах в связи с ходом фенологических явлений в водоемах. В более низких широтах сезонность размножения выражена очень слабо.

Забота о потомстве. Большинство рыб не проявляет заботы об отложенной икре, но некоторые виды представляют исключение. Самка лососевых рыб очищает в месте нереста дно реки от ила, а затем устраивает яму, в которую и мечет икру. Оплодотворенную икру самка при помощи движений тела и хвоста забрасывает песком и гравием, воздвигая бугор. Поэтому икра и мальки на ранних стадиях развиваются защищенные песком от врагов. У трехиглой колюшки самец строит из водорослей гнездо, скрепляя их клейким выделением желез. Оно имеет вид шара с двумя выходами. Самец загоняет в гнездо самок и оплодотворяет выметанную ими икру. После этого он располагается над гнездом и, усиленно двигая грудными плавниками, вызывает циркуляцию воды, что способствует развитию икры. После вылупления молоди самец оберегает ее, бросаясь на врагов, даже значительно превышающих его по размерам.

У самцов морских игл и морских коньков на нижней стороне вдоль брюха образуются две продольные кожистые складки, в которые несколько самок мечут икру. Когда пространство между складками заполняется икрой, края их срастаются, образуя замкнутую камеру. В стенках ее развивается богатый кровеносными сосудами слой, доставляющий икре, а позже малькам, питательные вещества. После того, как у мальков всосется желточный пузырь, камера раскрывается, и молодые рыбы покидают ее.

Самец пинагора не только охраняет отложенную самкой икру, но и в случае ее подсыхания во время отлива плещет на нее хвостом и поливает водой изо рта, а при выходе мальков охраняет их. Мальки при опасности облепляют его со всех сторон, пользуясь при этом брюшными плавниками, видоизмененными в присоски.

У самки сомика аспредо ко времени нереста кожа на брюхе становится губчатой, и рыба, нажимая брюхом на оплодотворенную икру, вдавливая ее себе в кожу. Впоследствии в каждой икринке вырастает особый, богатый кровеносными сосудами стебелек, который питает икринку. При выходе мальков эти стебельки отмирают, и кожа на брюхе рыбы приобретает нормальное строение.

У самки горчака из отряда карпообразных перед нерестом вырастает тонкий длинный яйцеклад, при помощи которого рыба откладывает икру в мантийную полость двухстворчатых моллюсков – перловиц и беззубок. Самец горчака, находящийся поблизости, выдавливает молоки около моллюска, в которого самка отложила икру, и моллюск с водой втягивает их в мантийную полость. Оплодотворенная икра претерпевает дальнейшее развитие в жабрах моллюска, из которых выходит вполне сформировавшаяся молодь.

Самцы ряда видов тропических рыб вынашивают икру во рту, а некоторые там же держат и молодь.

Рост и возраст. По мере роста рыбы, как и все организмы, претерпевают изменения двух видов: происходит развитие формы и рост массы. Обычно эти два явления идут параллельно друг другу, но бывают исключения. Так, при переходе личинок в молодых угрей, происходит развитие формы, но не рост массы, которая сильно уменьшается. Рост массы рыбы протекает неравномерно и зависит во многом от ее питания: летом, когда рыба усиленно питается, она быстро растет, зимой же рост замедляется. Неравномерность линейного роста сказывается на скорости роста чешуи и костей. Зоны ускоренного роста сменяются зонами замедленного, в результате чего образуются годовые кольца. По их числу и ширине можно определить не только возраст рыбы, но и судить хорошо или плохо росла данная рыба за ряд предшествующих лет. Наличие прямой зависимости между длиной рыбы и размером ее чешуи позволяет по ширине годовых колец рассчитать

скорость роста за предыдущие годы. Рыбы растут в течение всей жизни, но ближе к старости скорость роста замедляется. Для рыб каждого вида существуют свои пределы роста и продолжительности жизни. Вообще рыбы могут жить очень долго: белуга до 120 лет, камбала – до 60, треска – до 15, но многие мелкие рыбы живут только один год.

Миграции. Лишь отдельные виды рыб ведут оседлую жизнь, а подавляющее большинство предпринимает миграции различной протяженности. Миграции бывают пассивными и активными. Даже один и тот же вид в разном возрасте может мигрировать то пассивно то активно. В первом случае рыбы переносятся течением, во втором – передвигаются активно, часто против течения.

Пассивные миграции особенно распространены у молоди рыб. Так, личинки норвежской сельди, вышедшие из икры у западных берегов Норвегии, подхватываются Атлантическим течением и уносятся вдоль северных берегов Скандинавии на 800–1000 км. Значительно более долгий и длинный путь совершает в молодости речной угорь, который в стадии личинки переносится течением Гольфстрим с места нереста – от Саргассова моря – через весь Атлантический океан к берегам Европы, причем этот путь длится целых три года. К пассивным миграциям можно отнести скат молоди проходных рыб, а также взрослых рыб, выметавших икру по рекам в море.

Активные миграции имеют большее распространение, чем пассивные и обусловлены тремя основными причинами: питанием, размножением и зимовкой. В связи с этим различают кормовые, нерестовые и зимовальные миграции. Однако они неразрывно связаны друг с другом, представляя собой лишь звенья одного жизненного цикла.

Кормовые, или миграции в поисках пищи, широко распространены среди рыб. Примером могут служить миграции трески, когда истощенные после икрометания рыбы движутся от западных берегов Норвегии на восток вдоль Мурманска, усиленно питаясь по пути мойвой, сельдью, крабами и креветками. Значительные кормовые миграции предпринимают кефаль, сельди, сардины, шпроты и ряд других стайных рыб.

Зимовальные миграции, или миграции рыб к местам зимовки, осуществляются многими рыбами. Так, сазан, лещ, судак, сом переключаются в дельты Волги, Урала и других крупных рек, где поздней осенью собираются в громадных количествах в глубоких местах – так называемых зимовальных ямах. Здесь они проводят зиму в малоподвижном или неподвижном состоянии.

Нерестовые миграции осуществляются многими видами рыб. Примерами могут служить дальневосточные лососевые – кета и горбуша. В определенное время летом и осенью эти рыбы огромными стаями в десятки и сотни тысяч особей входят из Тихого океана в устья дальневосточных рек и движутся по ним вверх на сотни и даже

тысячи километров (иногда до 2000 км). При этом рыбы идут сплошной массой, преодолевая на своем пути силу течения и различные препятствия в виде порогов, водопадов, через которые они делают прыжки до четырех метров высоты. Войдя в реку, рыба перестает питаться и живет исключительно за счет запасов собственного тела. Подходит же она к реке очень упитанной, но по мере поднятия постоянно худеет и к моменту нереста полностью истощается и покрывается ранами и язвами. Выметав половые продукты, рыбы теряют последние силы, уже не могут сопротивляться течению, которое несет их вниз, ударяя о камни и выбрасывая трупы на берег. Таким образом, лососевые размножаются лишь один раз в жизни.

Вертикальные миграции рыбы совершают, передвигаясь из поверхностных слоев воды в глубину и обратно. Они связаны с перемещениями кормовых организмов или с периодом размножения и зимовки. В период зимовки многие рыбы (сельдь, треска, килька и др.) погружаются в более глубокие слои воды. Атлантические сельди в период размножения опускаются в придонные слои, а в период нагула держатся в поверхностных слоях.

Роль рыб в водных биоценозах. Площадь зеркала воды занимает около 72 % поверхности земного шара. Практически все водоемы заселены костными рыбами. Рыбы завершают многие трофические цепи, поэтому велика их роль в круговороте веществ и регуляции потоков энергии в водных биоценозах. Развивающийся в воде фито- и зоопланктон служит кормом для планктоноядных рыб и молоди почти всех других рыб. Многие виды рыб питаются донными беспозвоночными: моллюсками, червями, ракообразными, личинками насекомых, иглокожими и др. В свою очередь рыбы или их молодь служат кормом для таких беспозвоночных, как головоногие моллюски, крупные ракообразные, медузы, водные насекомые и их личинки и др. Крупные виды рыб поедают более мелких. Во время нереста большое количество икры поедается как взрослыми рыбами своего вида, так и рыбами других видов. Мертвые рыбы разлагаются бактериями, которые завершают круговорот веществ.

Рыбами питаются представители всех классов позвоночных животных. Икру и особенно молодь рыб поедают земноводные и пресмыкающиеся. Среди птиц много специализированных ихтиофагов, в Беларуси это скопа, орлан-белохвост, чомга, большой баклан, цапля серая, крупных и средних размеров чайки, зимородок и др. Среди млекопитающих также много потребителей рыбы: зубатые и усатые киты, ластоногие. Пресноводных рыб поедают выдра, норки американская и европейская и др. Во время массового нерестового хода на питание рыбой переходят многие наземные хищники, такие как медведи, волки.

Экономическое значение рыб. По данным ФАО (Организация по вопросам продовольствия и сельского хозяйства при ООН) за счет вылова рыб человечество ежегодно получает до 40 % белков животного происхождения. Морской промысел дает свыше 80 % добываемой рыбы, а промысел в пресных водоемах – не более 14 %; промысел проходных рыб дает еще около 5 % мирового улова. Несмотря на значительное пространство Мирового океана, лишь 5 % его площади занимает наиболее продуктивная зона шельфа с глубинами до 200 м. Рыбопродуктивность различных зон Мирового океана зависит от целого ряда факторов, поэтому в разных географических районах ее показатели резко отличаются. Так, максимальным показателем рыбопродуктивности отличаются районы Тихого океана вблизи берегов Перу – 50–60 т/км<sup>2</sup>. Рыбопродуктивность районов Северной Атлантики – от 1 до 6–8 т/км<sup>2</sup>, северных районов Тихого океана и Балтийского моря – 1–3 т/км<sup>2</sup>. В некоторых центральных районах Атлантического и Тихого океанов продуктивность равна всего 3–10 кг/км<sup>2</sup>. Структура рыбного промысла Мирового океана определяется продуктивностью его районов. На долю Тихого океана приходится 56 % мировых уловов, Атлантического – 39 %. В водах Индийского океана добывается около 5 % мирового улова. Промысел морских рыб регулируется соглашениями в рамках широкого сотрудничества на основе научных рекомендаций международных и национальных природоохранных организаций и ведомств.

Основной лов рыбы в водоемах Беларуси ведется на озерах – 74,2 % от общего улова; из рек вылавливается 17,2 %, из водохранилищ – 8,6 %. Суммарный среднегодовой вылов рыбы из озер, водохранилищ и рек составляет 1,5–2,0 тыс. т. Средняя рыбопродуктивность озер составляет около 10 кг/га, товарных озер – около 30 кг/га, водохранилищ – 10–15 кг/га, рек – 100–120 кг/км<sup>2</sup>. По данным промысловой статистики, максимальный вылов из естественных водоемов был достигнут рыбохозяйственными предприятиями в 1950-е гг. и составлял более 3 тыс. т. В структуре промысла основная доля (около 70 %) приходится на такие виды, как плотва, окунь, густера. Доля леща в уловах составляет 13 %, щуки – 11 %. Остальные виды в уловах не превышают 7 %. Промысел рыбы ведут 13 специализированных рыбных хозяйств. Интенсивная эксплуатация рыбных ресурсов естественных водоемов Беларуси предполагает, прежде всего, их зарыбление молодью ценных промысловых видов аборигенной ихтиофауны (судак, щука, угорь и др.).

Рыболовами-любителями (около 80 тыс. зарегистрированных БООР) и местным населением для собственного потребления ежегодно вылавливается из естественных водоемов 9 тыс. т рыбы.

Рыбоводство на территории Беларуси осуществляется в 27 прудовых рыбных хозяйствах общей площадью 19,7 тыс. га. Объектами разведения в них являются карп (90 %) и карась серебряный (10 %).

Прудовыми рыбными хозяйствами республики ежегодно поставляется населению 15–16 тыс. т товарной рыбы. Рыбопродуктивность прудовых хозяйств – 150 т/км<sup>2</sup>.

Полноциклическое прудовое рыбное хозяйство включает нерестовые, выростные, зимовальные и нагульные пруды, в которых осуществляется разведение в основном различных пород карпа. В течение двух лет в таких хозяйствах карпа доращивают до товарной массы – 300–500 г. В небольших, глубиной до 0,5 м, прудах весной осуществляется нерест производителей, через 2–3 недели мальков пересаживают в выростные пруды, где они за лето подрастают до 30–50 г. Для зимнего содержания производителей и подросшей за лето молодежи оборудуют глубокие (до 3 м), проточные зимовальные пруды. После зимовки годовиков карпа переводят в большие нагульные пруды, в которых их помимо естественных кормов подкармливают специальными комбикормами. В сентябре – октябре производится вылов и реализация товарной рыбы. Полученных в рыбных хозяйствах годовиков или двухлеток карпа можно доращивать в товарных озерах, водоемах-охладителях электростанций и садках на термальных водах.

#### ***Вопросы для обсуждения:***

1. Ведущие морфологические особенности, определившие прогрессивное развитие надкласса Рыбы.
2. Главнейшие отличия систем внутренних органов костных рыб по сравнению с хрящевыми.
3. Механизм действия плавательного пузыря.
4. Строение жаберной крышки и механизм ее действия.
5. Биологическое значение костной ткани. Первичные и вторичные окостенения.
6. Главнейшие морфофизиологические отличия лучеперых и лопастеперых рыб.

#### **Надкласс Четвероногие – Tetrapoda**

Данный надкласс включает позвоночных, которые перешли к жизни на суше, но в течение жизни либо отдельных ее периодов сохраняют связь с водной средой. Только немногие группы вторично перешли к водному образу жизни, сохранив при этом дыхание атмосферным кислородом (морские змеи, черепахи, китообразные).

Обитание на суше привело к возникновению у четвероногих ряда приспособлений к обитанию в данной среде. К ним относится передвижение по суше при помощи парных пятипалых конечностей наземного типа с мощной мускулатурой, представляющих собой систему рычагов с шарнирными соединениями. Органами дыхания взрос-

лых особей служат легкие, а жабры имеются лишь у личинок земноводных. Впервые появляется два круга кровообращения, но полное их обособление происходит лишь у птиц и млекопитающих.

Наблюдается последовательное увеличение относительных размеров головного мозга и дифференцировка его на отделы. Особое развитие получает кора переднего мозга.

Происходит функциональная перестройка органов чувств к обитанию в воздушно-наземной среде. Появляется среднее, а затем и наружное ухо; изменяется форма хрусталика, и образуются подвижные веки; в органе дыхания обособляются респираторный и обонятельный отделы; исчезают органы боковой линии, сохраняющиеся лишь у личинок и немногочисленных представителей взрослых земноводных.

В результате экологического и морфофизиологического разнообразия четвероногие заселили почти всю поверхность суши, почву, нижние слои атмосферы и вторично, водные биоценозы.

Надкласс Четвероногие объединяет четыре класса: Земноводные, или Амфибии (*Amphibia*), Пресмыкающиеся, или Рептилии (*Reptilia*), Птицы (*Aves*) и Млекопитающие, или Звери (*Mammalia*). Представители трех последних классов объединены в группу *Amniota* – первичноназемных позвоночных животных, зародыш которых благодаря специальным оболочкам и зародышевым органам способен развиваться на суше. Земноводные по особенностям развития зародыша очень схожи с рыбами, в связи с чем их относят к группе *Anamnia* или первичноводных позвоночных, яйца которых могут развиваться только в водной среде. Процесс развития у анамний завершается выходом из яичевой оболочки водной личинки, которая затем путем метаморфоза превращается во взрослую особь, ведущую наземный образ жизни. Представителей классов птиц и млекопитающих, обладающих высокой и постоянной температурой тела, называют теплокровными (гомойотермными), тогда как прочих позвоночных с непостоянной температурой тела – холоднокровными (пойкилотермными).

## **ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ**

В конце силура–начале девона (около 400 млн лет назад) рыбы пресных водоемов были многочисленной и разнообразной группой. Однако происходивший в этот период каледонский горообразовательный цикл существенно изменил облик земной поверхности. В результате образования горных хребтов усилился процесс эрозии и происходил снос мелких фракций породного материала в низины. Это привело к обмелению многих водоемов, их интенсивному зарастанию, в результате чего вода лишалась кислорода. Сложившаяся ситуация спо-

способствовала появлению приспособлений для использования атмосферного кислорода и стимулировала специализацию в питании для сбора пищи в прибрежной части водоемов. Приспособления для использования атмосферного кислорода возникали самостоятельно у различных групп рыб. Наибольшего прогресса в этом плане достигли девонские кистеперые и двоякодышащие рыбы, у которых впервые образовались легкие и появились зачатки малого круга кровообращения. Их специализация в питании осуществлялась в направлении утилизации растительной пищи и малоподвижных придонных животных. Пресноводные кистеперые (Rhipidistia) были крупными (50-150 см длиной) и сильными хищниками, охотившимися на рыб из засады. У них образовалась специальная мускулатура, которая позволяла при дыхании шумно всасывать воду через ротовую щель или брызгальце, а на голове развивались каналы боковой линии. Мощная мускулатура и специфический внутренний скелет парных плавников обеспечивали кистеперым рыбам возможность при обмелении или пересыхании переползать из одного водоема в другой.

Дальнейшие адаптации к жизни в наземно-воздушной среде выражались в дыхании атмосферным кислородом, преодолении силы гравитации при движении по суше, поиске и захвате активной добычи. Эти приспособления привели к обособлению от пресноводных кистеперых рыб древнейших земноводных – ихтиостегид (Ichthyostegalia) (И.И.Шмальгаузен, 1964), остатки которых были обнаружены в отложениях верхнего девона в Гренландии (рис. 34).

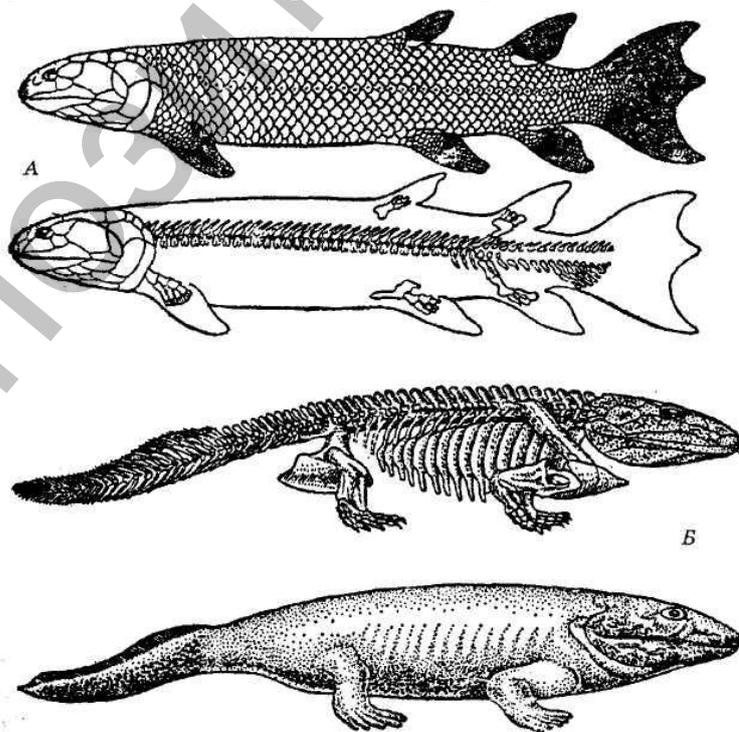


Рис. 34. Девонская кистеперая рыба *Eusthenopteron* (А); девонское земноводное *Ichthyostegia* (Б) (по Шмальгаузену).

Их считают переходными формами между рыбами и типичными земноводными. Они имели парные передние и задние конечности наземного пятипалого типа и по внешнему виду напоминали современных хвостатых земноводных с длиной тела 0,5–1,0 м. В конце девона (около 350 млн лет назад) они начали вытеснять кистеперых рыб из пресных водоемов и осваивать влажные прибрежные биотопы. Чуть позднее от ихтиостегид обособились три ветви примитивных земноводных, ранее известных под общим названием стегоцефалы. Первая ветвь – тонкопозвонковые (*Lepospondyli*) дала начало современным хвостатым и безногим земноводным; вторая – дугопозвонковые (*Apsidospondyli*), привела к становлению современных бесхвостых земноводных; а третья ветвь – антракозавры (*Anthracosauria*), пройдя долгий эволюционный путь, дала начало примитивным пресмыкающимся.

Вымерли древние земноводные в перми-начале триаса (около 225 млн лет назад). Это произошло под влиянием изменения климата из влажного в более сухой континентальный, а также конкуренции со стороны появившихся к тому времени пресмыкающихся, более приспособленных к жизни в наземных условиях.

В мезозойскую эру (225–70 млн лет назад) пресмыкающиеся уже господствовали на суше, в воде и воздухе, за что она получила название эры рептилий. Их широкая адаптивная радиация позволила занять все пригодные места обитания и образовать большое разнообразие жизненных форм.

В триасе (около 200 млн лет назад) от примитивных зверозубых рептилий обособились млекопитающие, а в начале-середине юры (около 180 млн лет назад) от орнитозухий из подкласса архозавров – птицы. На протяжении всей мезозойской эры млекопитающие и птицы были малочисленны, но борьба за существование постоянно совершенствовала их морфофизиологические особенности. Происходило развитие способности к терморегуляции, возрастала подвижность, повышался уровень нервной деятельности и усложнялись формы проявления заботы о потомстве. Параллельно расширялся спектр используемых кормов в направлении развития способностей к утилизации растительных компонентов биосферы. К концу мезозойской эры, в связи с альпийским циклом горообразования, климат изменился на более континентальный, стали четко прослеживаться смены времен года, а растительность приобрела современный облик. Это способствовало бурной эволюции и широкой адаптивной радиации птиц и млекопитающих, что и обусловило многообразие этих классов на современном этапе. Многие группы пресмыкающихся в этот период, напротив, вымирали, а до наших дней дожили преимущественно мелкие представители лишь трех из семи подклассов.

## **Класс Земноводные, или Амфибии (Amphibia)**

Это первые позвоночные, вышедшие на сушу, но еще сохраняющие связь с водной средой. Их яйца способны развиваться только в воде, так как не имеют плотных оболочек. Личинки ведут водный образ жизни, после чего путем метаморфоза приобретают черты взрослых, ведущих наземный образ жизни.

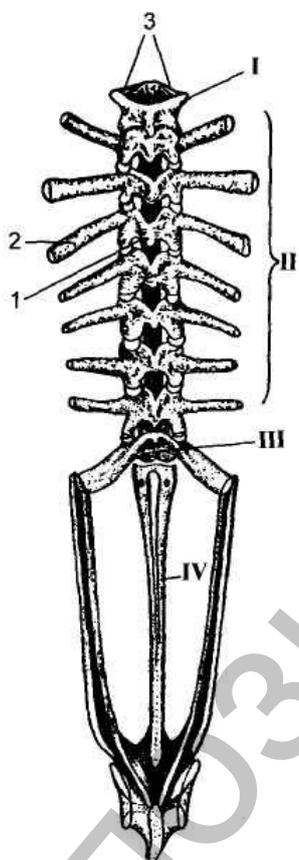
Для взрослых особей характерны две пары конечностей с шарнирными суставами. Череп сочленяется подвижно с первым шейным позвонком при помощи двух затылочных мышечков. Верхняя челюсть срастается с мозговой коробкой (аутостилия), а один из элементов подъязычной дуги (подвесок) преобразуется в косточку среднего уха – стремечко. Тазовый пояс крепится к поперечным отросткам крестцового позвонка. Имеются два круга кровообращения, хотя кровь еще в значительной степени смешанная. Глаза снабжены подвижными веками. Во взрослом состоянии исчезает боковая линия. Значительно увеличивается передний мозг, и происходит разделение его на полушария. По сравнению с рыбами заметно повышается уровень метаболизма. Но наряду с прогрессивными преобразованиями земноводные сохраняют и ряд признаков водных позвоночных, таких как голая, проницаемая для воды и газов кожа с большим количеством желез; органы выделения – мезонефрические (туловищные) почки и кожа. Температура тела у них не постоянная и незначительно превышает температуру окружающей среды (пойкилотермия).

### **Особенности организации земноводных (на примере травяной лягушки)**

Кожные покровы. У лягушки кожа является важным органом дыхания и вводно-солевого обмена. На коже отсутствуют роговые образования, но она очень богата многоклеточными слизеотделительными железами. Сама кожа прикрепляется к телу не на всем протяжении, а лишь в определенных участках, между которыми располагаются обширные пространства, заполненные лимфой – лимфатические мешки. Эпидермис многослойный, а кутикс – тонкий, но обильно насыщенный капиллярами. Выделяемая на кожу слизь увлажняет ее и предохраняет от высыхания, что обеспечивает участие кожи в газообмене. Иногда выделяемый кожными покровами секрет может содержать раздражающие или ядовитые вещества (жабы, жерлянки, саламандры) либо вещества, влияющие на поведение других особей. В кутиксе содержатся и пигментные клетки, обуславливающие окраску, которая выполняет три основные функции: маскировки, предупреждения или отпугивания и полового различия. Ряд видов способен изме-

нять окраску в зависимости от цвета субстрата, на котором находится животное.

**Скелет.** Позвоночник у лягушки состоит из 9 позвонков и делится на 4 отдела: шейный, туловищный, крестцовый и хвостовой. В шейном отделе только один позвонок, несущий две сочленовные ямки для соединения с черепом. В туловищном отделе 7 позвонков (у хвостатых их 13–62, а у безногих до 300). В крестцовом отделе один позвонок, имеющий длинные поперечные отростки, к которым причленяются подвздошные кости таза. Хвостовой отдел представлен видоизмененной костью – уростилем, которая образована 12 сросшимися позвонками (рис. 35).



**Рис. 35. Позвоночный столб лягушки вместе с тазовым поясом (со спинной стороны):**

I – шейный отдел (из одного позвонка); II – туловищный отдел; III – крестец; IV – уростиль; 1 – остистый отросток 3-го туловищного позвонка; 2 – поперечный отросток того же позвонка; 3 – сочленовные поверхности на первом шейном позвонке.

По форме тела позвонки земноводных могут быть трех типов: амфицельные, или двояковогнутые, когда в теле позвонка пожизненно сохраняется хорда (безногие и часть хвостатых); процельные – спереди вогнутые, а сзади выпуклые (бесхвостые); опистоцельные – спереди выпуклые, а сзади вогнутые (высшие хвостатые, из бесхвостых – пиповые).

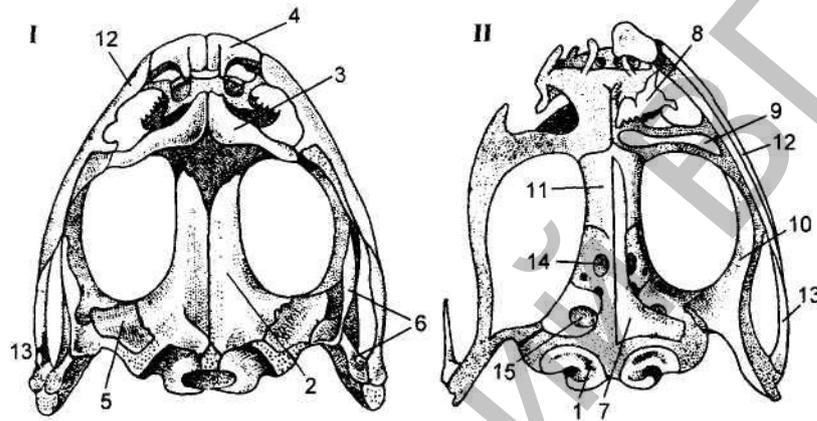
Позвонки имеют верхние дуги, образующие спинномозговой канал, у основания которых развиваются сочленовные отростки, соединяющиеся с аналогичными отростками соседних позвонков.

Череп представлен преимущественно хрящом, число окостенений невелико. В первичной мозговой коробке развиваются хондральные кости.

В затылочной области имеется только две боковые затылочные кости, каждая из которых несет по сочленовному бугорку – затылочному мышцелку. При помощи мышцелков череп подвижно сочленяется с шейным позвонком. В области слуховой капсулы развивается только одна переднеушная кость, в передней части глазницы – клинообонятельная. Снаружи область слуховой капсулы прикрыта парной чешуйчатой ко-

ружи область слуховой капсулы прикрыта парной чешуйчатой ко-

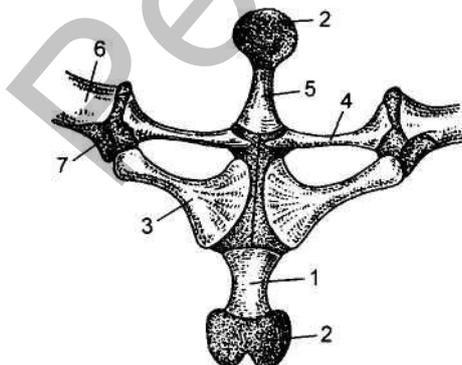
стью. Крышу черепа образуют накладные кости – парные лобно-теменные и носовые кости, а дно представлено парасфеноидом и сошником. Череп аутостилический, так как верхняя челюсть прирастает к мозговой коробке. У основания верхней челюсти лежит небная кость, а к ее нижней поверхности прирастает крыловидная кость. Верхняя челюсть представлена парными верхнечелюстными и межчелюстными костями, на которых находятся мелкие зубы. Нижняя челюсть состоит из зубной, угловой и венечной кости (рис. 36).



**Рис. 36. Череп лягушки:**

I – вид сверху; II – вид снизу (накладные кости с одной стороны удалены). Обозначение костей: 1 – боковая затылочная; 2 – лобно-теменная; 3 – носовая; 4 – межчелюстная; 5 – переднеушная; 6 – чешуйчатая; 7 – парасфеноид (левая его половина); 8 – сошник; 9 – небная; 10 – крыловидная; 11 – клинообонятельная; 12 – верхнечелюстная; 13 – квадратночелюстная; 14 – отверстие для выхода зрительного нерва; 15 – отверстие для тройничного нерва

Плечевой пояс состоит из трех типичных для наземных позвоночных элементов: лопатки, коракоида и прокоракоида. Эти три отдела сходятся в месте прикрепления свободной конечности. На прокоракоиде лежит слабо развитая ключица, а к дистальному концу лопатки прикрепляется широкий надлопаточный хрящ. Имеются предгрудина и грудина, также заканчивающиеся хрящами. Грудная клетка отсутствует (рис. 37).



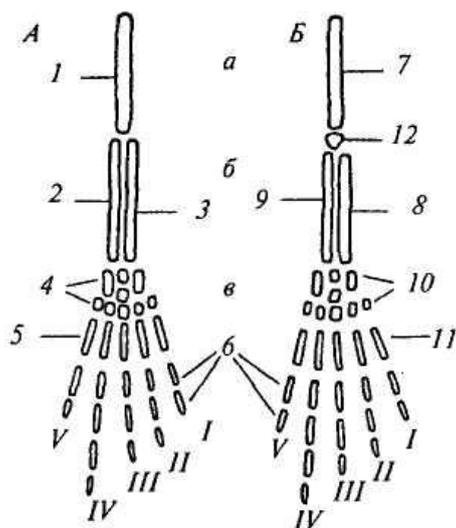
**Рис. 37. Плечевой пояс лягушки спереди:**

1 – грудина; 2 – хрящевые передняя и задняя части грудины; 3 – коракоид; 4 – ключица лежит на прокоракоиде; 5 – предгрудина; 6 – лопатка; 7 – сочленовная впадина на лопатке для плеча (хрящ покрыт точками)

Тазовый пояс представлен тремя элементами: парными под-

вздошными и седалищными костями, а также лобковым хрящем. Подвздошные кости очень длинные, и причленяются своими проксимальными концами к отросткам крестцового позвонка, а дистальные их концы, соединяясь, принимают участие в образовании вертлужной впадины – сочленовной ямки.

Скелет свободных конечностей имеет типичное для наземных позвоночных строение и существенные отличия от такового у рыб. Все конечности построены по типу системы рычагов, соединенных шарнирными суставами и имеют только внутренний скелет (рис. 38).



**Рис. 38. Схема строения парных конечностей наземных позвоночных:**  
 А – передняя конечность; Б – задняя конечность; а – плечо-бедро; б – предплечье-голень; в – кисть-стопа; 1 – плечевая кость; 2 – локтевая кость; 3 – лучевая кость; 4 – запястье; 5 – пясть; 6 – фаланги пальцев; 7 – бедренная кость; 8 – большая берцовая кость; 9 – малая берцовая кость; 10 – предплюсна; 11 – плюсна; 12 – коленная чашечка; I-V – пальцы.

Типичная пятипалая конечность наземного типа состоит из трех отделов:

I плечо – в передней конечности, бедро – в задней; всегда состоит из одной кости, причленяющейся проксимальным концом к поясу конечностей;

II предплечье – в передней конечности; голень – в задней; состоит из двух расположенных параллельно костей: предплечье – из локтевой и лучевой; голень – из большой и малой берцовой;

III кисть – в передней конечности, стопа – в задней; каждый отдел состоит из трех подотделов:

1) в передней конечности – запястье, в задней – предплюсна; обычно представлены 9-10 мелкими косточками, расположенными в три ряда;

2) в передней конечности – пясть, в задней – плюсна; состоит из 5 удлиненных костей, отходящих веером от запястья или предплюсны;

3) фаланги пальцев являются продолжением пясти или плюсны и состоят из нескольких косточек.

У лягушки парные элементы предплечья и голени срастаются в одну кость, срастаются между собой и большая часть запястья и предплюсны.

Число пальцев на передних и задних конечностях существенно

варьирует в пределах класса. У протеев на передней конечности 3, а на задней – 2 пальца; у бесхвостых и большинства хвостатых на передних конечностях 4, а на задних – 5 пальцев.

Мышечная система характеризуется большим по сравнению с рыбами развитием мускулатуры конечностей и дифференцированной туловищной мускулатуры, что связано с передвижением амфибий по твердому субстрату при помощи пятипалых конечностей наземного типа. Происходит усложнение и специализация мускулатуры ротовой полости (языка, дна ротовой полости, жевательной), которая не только участвует в захвате и проглатывании пищи, но и обеспечивает дыхательные движения.

Пищеварительная система. Как и у рыб имеется общая ротоглоточная полость, короткий пищевод, переходящий в слабо обособленный желудок. Желудок без четко выраженной границы переходит в кишечник, в котором тонкая кишка слабо отграничена от толстой, а прямая широкая, хорошо обособлена и заканчивается клоакой. В начальной части кишечника, сразу за желудком, появляется двенадцатиперстная кишка. Кишечник превышает длину тела в 2-4 раза (рис.39). В ротоглоточную полость открываются хоаны (внутренние ноздри), евстахиевы трубы (сообщаются с полостью среднего уха), гортанная щель и впервые появляющиеся слюнные железы, которые служат лишь для смачивания пищевого комка и не воздействуют на пищу химически. В образовании крыши ротовой полости принимают участие глазные яблоки, отделенные от полости рта слизистой оболочкой. Они участвуют в акте глотания. Зубы имеют вид простых конусов с вершиной, направленной назад, которые располагаются на межчелюстных, верхнечелюстных, зубных костях и на сошнике. Они служат лишь для удержания добычи, которая заглатывается целиком. По мере снашивания зубы выпадают и сменяются новыми.

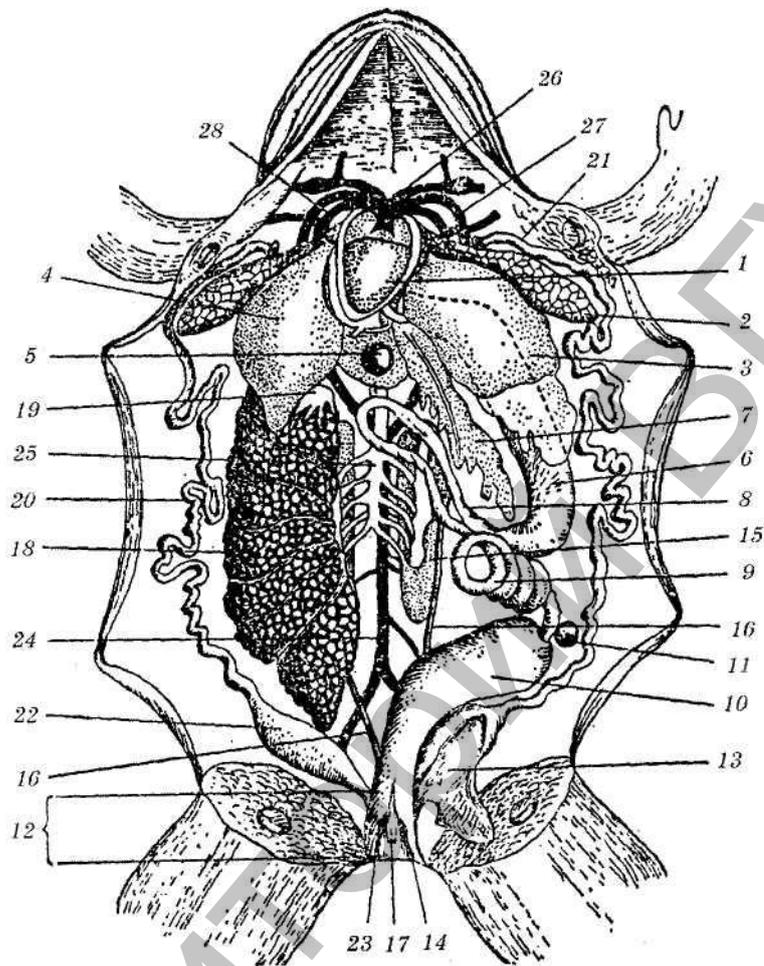
На дне ротовой полости помещается язык, снабженный особой мускулатурой, за счет чего может выбрасываться далеко вперед. Прикрепляется он ко дну ротоглоточной полости своим передним концом, а вершина его направлена назад. Язык покрыт клейким веществом, к которому прилипают мелкие беспозвоночные.

Имеется крупная печень, снабженная желчным пузырем и поджелудочная железа, расположенная в петле двенадцатиперстной кишки и желудка.

У нижнего конца желудка находится селезенка – орган кроветворения и депо крови.

Железистые клетки стенок желудка выделяют пищеварительный фермент – пепсин, действующий в кислой среде при помощи выделяемой здесь же соляной кислоты. Продолжается переваривание пищи в кишечнике под воздействием ферментов, продуцируемых

поджелудочной железой (трипсин, липаза, амилаза) и желчи. Всасывание питательных веществ происходит в тонком отделе кишечника.



**Рис. 39. 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 – мочевого пузыря, 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.

Взрослые особи современных земноводных все плотоядны и питаются мелкими беспозвоночными, насекомыми и их личинками, многоножками, пауками, ракообразными, червями.

Личинки земноводных могут иметь различную пищевую специализацию. У бесхвостых они сразу после вылупления питаются растительной пищей – детритом и перифитоном, лишь к концу личиночной стадии переходят на питание мелкими водными беспозвоночными. У хвостатых водные беспозвоночные служат пищей как личин-

кам, так и взрослым особям.

Дыхательная система. Органами дыхания служат легкие и кожа, к которой подходят крупные кровеносные сосуды. У ряда видов кожное дыхание может частично дополняться ротоглоточным, когда газообмен осуществляется через слизистую оболочку ротовой и глоточной полостей, снабженных густой сетью капилляров.

Легкие имеют вид парных тонких ячеистых мешков. Дыхательная поверхность их мала и относится к поверхности кожи как 2:3. У видов влажных местообитаний в газообмене доминирует кожное дыхание, а у обитателей сухих мест – легочное. Дыхательные пути развиты слабо и представлены короткой гортанно-трахейной камерой, переходящей в полость легких. Саму гортанную щель окружают парные черпаловидные хрящи, на которые натянуты голосовые связки.

В связи с отсутствием грудной клетки вентиляция легких происходит за счет движений дна ротоглоточной полости. При его опускании воздух через открытые ноздри засасывается внутрь. Затем ноздри закрываются, открывается гортанно-трахейная щель, а содержащийся в легких воздух под давлением со стороны мускулатуры стенок тела и внутренних органов выталкивается в ротоглоточную полость, где смешивается с находящимся там атмосферным кислородом. Лягушка в минуту совершает 70–180 колебательных движений дна ротовой полости.

У разных видов земноводных через кожу поступает 15–55%, через легкие – 35–75%, а через слизистую ротоглоточной полости – 10–15% потребляемого кислорода. Легкие и ротоглоточная полость выделяют 35–55% углекислого газа, а кожа – 45–65%.

При нахождении под водой легкие наполняются воздухом и выполняют гидростатическую функцию.

Кровеносная система. Имеет существенные отличия у личинок и взрослых особей.

На личиночной стадии она сходна с таковой у рыб, так как имеется только один круг кровообращения, а сердце состоит из одного предсердия и одного желудочка.

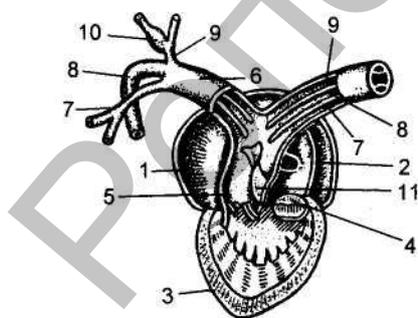
У взрослых земноводных сердце трехкамерное, состоящее из двух предсердий и одного желудочка. Оба предсердия открываются в желудочек общим отверстием, закрываемым атриовентрикулярными клапанами. К правому предсердию примыкает тонкостенная венозная пазуха, а от правой стороны желудочка отходит артериальный конус. Стенки желудочка образуют ряд камер, препятствующих перемешиванию крови. От артериального конуса самостоятельными отверстиями выходят три пары артериальных дуг.

Первыми отходят правая и левая кожно-легочные артерии, распадающиеся на кожную и легочную. Следующими отходят системные дуги аорты, отделяющие от себя затылочно-позвоночные и подклю-

чичные артерии, которые снабжают кровью мускулатуру туловища и передние конечности. При слиянии системные дуги образуют спинную аорту, которая отделяет к пищеварительной системе кишечнорабочеечную артерию, а также ряд крупных артерий к внутренним органам и задним конечностям. Последними отходят общие сонные артерии, каждая из которых распадается на наружную и внутреннюю.

В венозной системе характерно отсутствие задних кардинальных вен. От заднего конца тела и конечностей кровь собирается в парные воротные вены почек и непарную брюшную вену. Кровеносные сосуды в почках распадаются на капилляры и вновь сливаются в непарную заднюю полую вену, которая, приняв в себя печеночную вену, впадает в венозную пазуху. От головы, передних конечностей и кожи кровь собирается с каждой стороны в яремные и подключичные вены, которые сливаются в правую и левую передние полые вены. В них же впадают крупные кожные вены, несущие уже окисленную кровь. Парные легочные вены, несущие артериальную кровь из легких, сливаются в общую легочную вену, впадающую в левое предсердие.

У лягушки при легочном дыхании в правом предсердии собирается смешанная кровь: артериальная собирается из легочных вен, а венозная из органов по полым венам. В результате одновременного сокращения предсердий, кровь поступает в желудочек, где благодаря выростам его стенок в правой части находится более венозная кровь, а в левой – артериальная. При сокращении желудочка из него в артериальный конус сначала поступает венозная кровь, заполняющая кожно-легочные артерии. При последующем сокращении желудочка, клапан сдвигается и открывает отверстия дуг аорты, в которые поступает смешанная кровь из центральной части желудочка. Из левой части желудочка партия артериальной крови уходит в сонные артерии. В результате только головной отдел снабжается артериальной кровью, а все внутренние органы – смешанной (рис. 40).



**Рис. 40. Схема строения вскрытого сердца лягушки:**

1 – правое предсердие; 2 – левое предсердие; 3 – желудочек; 4 – клапан, закрывающий общее отверстие, ведущее из обоих предсердий в желудочек; 5 – артериальный конус; 6 – общий артериальный ствол; 7 – кожно-легочная артерия; 8 – дуга аорты; 9 – общая сонная артерия; 10 – сонная «железа»; 11 – спиральный клапан артериального конуса.

Несмотря на присутствие у земноводных двух кругов кровообращения, большой и малый круги полностью не разобщены за счет наличия в сердце только одного желудочка. Это связано с двойствен-

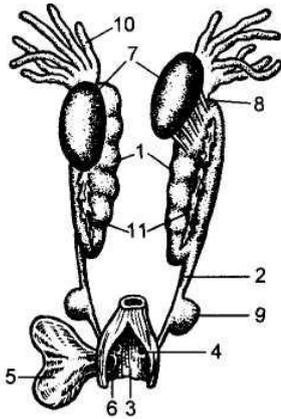
ностью органов дыхания и соответствует образу жизни представителей класса, которые могут находиться как на суше, так и в воде.

Впервые появляется в качестве кроветворного органа красный костный мозг, который локализуется в трубчатых костях конечностей. Количество крови от массы тела составляет 1,2–7,2%. Эритроциты земноводных крупных размеров, но их число невелико – 20–730 тыс. в 1 мм<sup>3</sup> крови.

Выделительная система. Для личинок земноводных характерны пронефрические почки, а конечным продуктом белкового обмена является аммиак. У взрослых особей органами выделения служат парные мезонефрические почки, расположенные по бокам позвоночника. От них отходят мочеточники гомологичные вольфовым каналам, открывающиеся в клоаку. Туда же открывается крупный мочевой пузырь, в который моча поступает из клоаки, а при его заполнении снова через клоаку выводится наружу. Конечным продуктом белкового обмена является мочеви́на. Структурная единица почки – нефрон, число которых может достигать 2000. В боуменовых капсулах хорошо развиты сосудистые клубочки, поэтому амфибии выделяют много мочи. На брюшной поверхности почек располагаются надпочечники, выполняющие роль желез внутренней секреции.

Из организма земноводных часть продуктов обмена выводятся через кожу. Роль кожи особенно велика в водном обмене, так как при высокой влажности она всасывает воду, находящуюся в подкожных лимфатических полостях. При этом вес животного часто возрастает на 20–50%. Значительную роль в водном обмене земноводных играет приспособительное поведение. Виды умеренной зоны активны в сумеречные и ночные часы, когда повышенная влажность воздуха снижает потерю влаги. В солнечные и сухие дни они прячутся в убежищах с повышенной влажностью, позволяющих восстанавливать запасы воды: норах грызунов, углублениях под корнями и т.д. При влажной и пасмурной погоде эти амфибии могут быть активны круглые сутки.

Половая система. Земноводные являются раздельнополыми. У самцов половые органы представлены парными округлыми семенниками, прилегающими к брюшной поверхности почек. Над семенниками находятся жировые тела, служащие для питания развивающихся сперматозоидов. От семенников отходят многочисленные семявыносящие каналы, которые, пройдя через почку, впадают в вольфов канал. Перед впадением в клоаку он образует расширение – семенной пузырек, служащий резервуаром семени. Копулятивных органов нет (рис. 41). У самцов ко времени размножения возникают вторичные половые признаки в виде бугров на лапах и резонаторов по бокам головы.



**Рис. 41. Мочеполовая система самца лягушки:**

1 – почка; 2 – мочеточник; 3 – полость клоаки; 4 – мочеполовое отверстие; 5 – мочевого пузыря; 6 – отверстие мочевого пузыря; 7 – семенник; 8 – семявыносящие каналы; 9 – семенной пузырек; 10 – жировое тело; 11 – надпочечник.

Половые органы самок представлены парными яичниками зернистого строения. Над ними также имеются жировые тела. Яичники изменяются в размерах по сезонам года и максимальной величины достигают весной. Созревшие яйца попадают в полость тела, а оттуда – во внутреннее отверстие яйцеводов. Яйцеводы (мюллеровы каналы) представляют собой парные сильно извитые трубки, которые открываются в клоаку.

Для отдельных видов характерно яйцеживорождение (огненная саламандра, европейский протей).

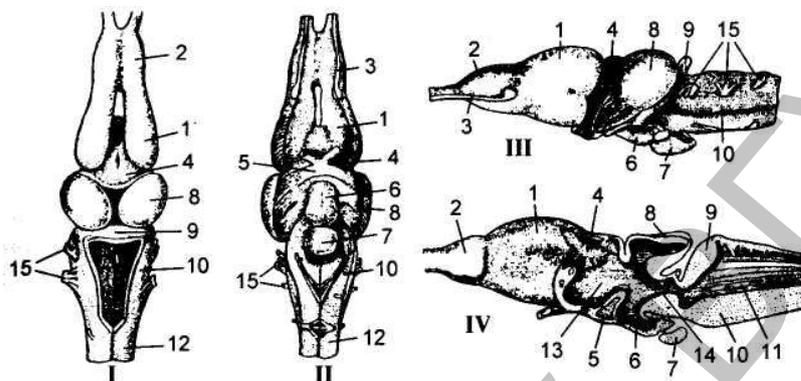
У ряда видов хвостатых земноводных встречается неотения – способность к половому размножению на личиночной стадии (тигровая амбистома).

Нервная система и органы чувств. Центральная нервная система земноводных претерпевает существенные изменения в связи с переходом к наземному образу жизни, но существенного увеличения относительных размеров мозга не происходит. Головной мозг характеризуется увеличением относительных размеров переднего мозга, полным разделением его на полушария и недоразвитым мозжечком. У земноводных уже появляется первичный мозговой свод – архипаллиум, так как нервное вещество содержится не только на дне и по бокам, но и в крыше мозга. Средний мозг мал по размерам и меньше, чем у костных рыб. В промежуточном мозге имеется теменной орган, сверху на нем расположен эпифиз, а от его дна отходит воронка, к которой прикрепляется гипофиз. Недоразвитие мозжечка связано с простыми и однообразными движениями. От головного мозга отходят десять пар головных нервов: XI пара (добавочный нерв) не развивается, а XII пара (подъязычный нерв) отходит за пределами мозга (рис. 42).

Органы чувств обеспечивают ориентацию амфибий на суше и в воде.

Орган зрения имеет строение, характерное для всех наземных позвоночных, и состоит из выпуклой роговицы и линзовидного хрусталика. Имеются подвижные веки, защищающие глаза от высыхания.

Хорошо развито третье веко или мигательная перепонка. Аккомодация осуществляется путем изменения расстояния от хрусталика до сетчатки. У ряда видов развито цветное зрение, а в сетчатке имеются палочки и колбочки.



**Рис. 42. Головной мозг лягушки:**

I – сверху; II – снизу; III – сбоку; IV – в продольном разрезе; 1 – полушария переднего мозга; 2 – обонятельная доля; 3 – обонятельный нерв; 4 – промежуточный мозг; 5 – зрительная хиазма; 6 – воронка; 7 – гипофиз; 8 – средний мозг; 9 – мозжечок; 10 – продолговатый мозг; 11 – четвертый желудочек; 12 – спинной мозг; 13 – третий желудочек; 14 – сильвиев водопровод; 15 – головные нервы.

Орган слуха претерпевает существенные изменения по сравнению с рыбами. Кроме внутреннего появляется среднее ухо, имеющее барабанную перепонку и слуховую косточку – стремя (рудимент гиомандибуляре). Одним концом стремя упирается в барабанную перепонку, а другим – в овальное окно, разделяющее полости среднего и внутреннего уха. Оно служит для передачи колебаний барабанной перепонки внутреннему уху. Роль евстахиевых труб заключается в проведении наружного воздуха, благодаря чему внутреннее и внешнее давление на барабанную перепонку уравнивается.

Органы обоняния представлены парными обонятельными мешками, заключенными в обонятельные капсулы. Они снабжены наружными и внутренними ноздрями – хоанами, открывающимися в передней части ротовой крыши. Наружные ноздри имеют клапаны и играют важную роль в акте дыхания.

Органы боковой линии (сейсмочувствительная система) характерны для личинок всех земноводных и взрослых особей, ведущих водный образ жизни (водные хвостатые и некоторые водные бесхвостые). Они бессистемно разбросаны по всей поверхности тела, но максимально сконцентрированы на голове. В отличие от рыб органы боковой линии не располагаются в канале, а лежат на поверхности, где разбросаны также осязательные тельца и окончания чувствительных нервов, при помощи которых амфибии воспринимают температурные, тактильные и химические раздражения.

## СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ЗЕМНОВОДНЫХ

### КЛАСС ЗЕМНОВОДНЫЕ, или АМФИБИИ (*AMPHIBIA*),

2 подкласса, 3 отряда, около 3400 видов

#### ПОДКЛАСС ТОНКОПОЗВОНКОВЫЕ (*LEPOSPONDYLI*)

Отряд **Безногие земноводные** (*Apoda*),

4 семейства, 165 видов

Тело червеобразное, удлиненное с многочисленными кольцевидными перехватами (до 400); кожа голая, богатая железками, обильно смачивающими поверхность едкой слизью, в коже есть мелкие костные чешуйки. Конечностей и их поясов нет, нет хвоста, а клоака открывается почти на самом конце тела; позвонки амфицельные (двояковогнутые), их общее число – 200–300. Голова слабо отграничена от туловища, рот сдвинут вниз, глаза недоразвиты, обычно скрыты под кожей, иногда перекрыты костями. Населяют влажные тропические районы Африки, Азии, Центральной и Южной Америки. Большинство обитает во влажной почве по берегам рек и озер, некоторые – в воде. Питаются почвенными и другими беспозвоночными. Оплодотворение внутреннее, большинство откладывает от 5 до 30 богатых желтком яиц, водные виды – живородящие.

#### Семейство **Настоящие червяги** (*Caecilidae*), 96 видов

Длина тела от 30 до 120 см (*Caecilia thompsoni* до 1,2 м). Окраска тела черная с белесыми бороздками между кольцами или оливково-коричневая. Населяют влажные тропические районы Африки, Азии, Центральной и Южной Америки. Обитают во влажной почве, некоторые – в муравейниках или термитниках. Питаются червями и другими беспозвоночными. Большинство откладывает яйца в слизистых шнурах в подземные норы. Многие охраняют кладку, а иногда и личинки, обвиваясь вокруг них.

Кольчатая червяга (*Siphonops annulatus*) длиной до 40 см.

#### Семейство **Рыбозмеи** (*Ichthyophiidae*), 44 вида

Длина тела до 50 см. Характерны мелкие костные чешуйки внутри многочисленных кожных складок (до 400). Глаза просвечиваются через кожу. Окраска тела темно-бурая или ярко-голубая, с желтыми продольными полосами по бокам. Распространены в Южной и Юго-Восточной Азии, Южной Америке. Обитают под землей на глубине около 30 см под дерном, по берегам рек и

озер, попав в воду погибают. Самка откладывает 15-25 яиц в норку у воды и охраняет кладку до выхода личинок, развивающихся в воде.

Цейлонский рыбозмей (*Ichthyophis glutinosus*) длиной до 40 см.

Отряд **Хвостатые земноводные** (*Urodela, seu Caudata*),

5 подотрядов, 8 семейств, 340 видов

Длина тела обычно 10–30 см, редко до 1,6 м (исполинские саламандры). Туловище удлиненное, переходящее в хорошо развитый хвост. Конечности короткие, у некоторых очень слабые или частично редуцированные. Позвонки амфицельные или опистоцельные (задневогнутые), их число колеблется от 36 до 98. Передвигаются с помощью ног и волнообразных изгибаний туловища и хвоста. Большинство видов распространены в Северном полушарии, несколько видов – в Южной Америке. Тесно связаны с водой, многие – пожизненно. Оплодотворение наружное и внутреннее (у большинства), в том числе и без непосредственного участия самца (самка клоакой захватывает отложенный самцом сперматофор). У большинства выражена забота о потомстве. Многие приобрели способность к неотении.

Подотряд **Скрытожаберники** (*Cryptobranchioidea*)

Семейство **Скрытожаберники** (*Cryptobranchidae*), 3 вида

Самые крупные современные земноводные, длиной до 1,6 м, массой до 65 кг. Примитивные вторичноводные животные. Тело сплющенное, голова большая, уплощенная с широким ртом. Глаза маленькие, без век. На передних ногах по 4 пальца, на задних – по 5. Хвост длинный веслообразный, сжат с боков. Распространены в Восточном Китае, Японии и юго-восточной части Северной Америки. Постоянно живут в реках, горных ручьях, держатся у берегов в укрытиях и под камнями, на берег выходят очень редко. Питаются рыбой, земноводными и водными беспозвоночными. Оплодотворение наружное. Самка откладывает до 450 яиц в подводные норы, самец охраняет кладку. Мясо употребляют в пищу и как лекарственное средство.

Исполинские саламандры: китайская (*Andrias davidianus*) и японская (*A. japonicus*) в Красной книге МСОП; аллеганский скрытожаберник (*Cryptobranchus alleghaniensis*) длиной до 68 см.

Семейство **Углозубы** (*Hynobiidae*), около 30 видов

Тело вальковатое длиной до 1,1 м. Небные (сошниковые) зубы изогнуты или расположены под углом. Веки подвижны. Распространены в Азии и северо-восточной Европе, проникают за полярный круг (некоторые обладают большой стойкостью к низким температурам).

Ряд видов почти всю жизнь проводят в воде (лягушкозубы), другие заходят в воду только в период размножения. Оплодотворение наружное. Самка откладывает в воде от 7 до 100 яиц. Питаются мелкими беспозвоночными.

Сибирский углозуб, или четырехпалый тритон (*Hinobius keyserlingi*), длиной 12–13 см; семиреченский лягушкозуб (*Ranodon sibiricus*) длиной до 20 см; когтистый тритон (*Onychodactylus fischeri*) длиной до 20 см.

Подотряд **Амбистомовые** (*Ambystomatoidea*), 1 семейство

Семейство **Амбистомовые** (*Ambystomatidae*), 35 видов

Длина тела от 8 до 30 см. Похожи на саламандр. Позвонки амфицельные. Распространены в Северной и Центральной Америке. Обитают по берегам водоемов, во влажных местах прибрежных лесов, некоторые лазают по деревьям или роются в почве. Питаются беспозвоночными. Оплодотворение внутреннее. Самка откладывает 50–500 яиц, чаще в воду. Личинки большинства видов способны к неотении, их называют – аксолотль («играющий в воде»).

Тигровая амбистома (*Ambistoma tigrinum*) длиной до 28 см; мраморная амбистома (*A. opacum*) длиной 10–12 см постоянно живет на суше.

Подотряд **Сиреновые** (*Sirenoidea*), 1 семейство

Семейство **Сиреновые** (*Sirenidae*), 3 вида

Тело длинное, от 15 до 90 см, вальковатое, с веслообразным хвостом. Есть только передние недоразвитые конечности с 4 или 3 пальцами. Дышат жабрами (в течение всей жизни сохраняются три или одна пара перистых наружных жабр) и хорошо развитыми легкими. Глаза без век. Населяют юго-восточную часть Северной Америки. Постоянно живут в озерах, болотах, заросших водоемах. Движение угревидное, могут вбуравливаться в ил или во влажный грунт. Питаются мелкими рыбами, земноводными и беспозвоночными. Свойственна неотения.

Большой сирен (*Siren lacertina*) длиной до 90 см.

Подотряд **Протеевые** (*Proteidea*), 1 семейство

Семейство **Протеи** (*Proteidae*), 6 видов

Тело вытянутое, длиной от 16 до 40 см, хвост длинный, веслообразный с плавниковой складкой. Конечности слабые (на передних по 3, на задних по 2 пальца). В течение всей жизни сохраняет

ся три пары наружных жабр. Характерна неотения и полная утрата способности к метаморфозу. Распространены в Западной Европе и Северной Америке.

Европейский протей (*Proteus anguinus*) длиной 25–30 см обитает в пещерных водоемах западной части бывшей Югославии: глаза редуцированы, покровы депигментированы, имеют бледно-розовый цвет, в естественных условиях живородящий (самка приносит 2 личинки), занесен в Красную книгу МСОП; американские протей (род *Necturus*), длиной от 16 до 43 см обитают в чистых озерах с песчаным дном и богатой растительностью, глаза хорошо заметны, окраска изменчива, оплодотворение внутреннее (самка откладывает несколько десятков яиц).

Подотряд **Саламандровые** (*Salamandroidea*),

3 семейства, около 260 видов

Семейство **Настоящие саламандры** (*Salamandridae*),

45 видов

Длина тела от 10 до 28 см. Позвонки опистоцельные, зубы на верхних и нижних челюстях, веки хорошо развиты, жабр нет. Распространены в Евразии, Северной Африке и Северной Америке. Наземные (собственно саламандры) и водные (тритоны) виды. Населяют сырые тенистые леса, берега горных рек и ручьев (на высоте до 3000 м). Активны в сумерках и ночью. Питаются мелкими беспозвоночными. Оплодотворение внутреннее (у водных самец откладывает сперматофор, который самка захватывает клоакой). Личинки развиваются в воде. Для тритонов характерна *частичная неотения* (в стадии личинки они зимуют, превращаясь во взрослых тритонов только на следующее лето). Многие виды яйцеживородящие и живородящие.

Пятнистая, или огненная, саламандра (*Salamandra salamandra*) длиной до 28 см; альпийская, или черная, саламандра (*S. atra*) длиной до 18 см; **тритон обыкновенный** (*Triturus vulgaris*) длиной до 11 см; **тритон гребенчатый** (*T. cristatus*) длиной до 18 см; альпийский тритон (*T. alpestris*) длиной до 9 см.

Семейство **Безлегочные саламандры** (*Plethodontidae*),

около 215 видов

Длина тела от 5 до 15 см. Позвонки опистоцельные или амфицельные. Легкие редуцированы, сердце двухкамерное, газообмен осуществляется через кожу и слизистую оболочку ротовой полости. Распространены в Северной, Центральной и Южной Америке и Южной Европе. Большинство видов – постоянноводные (обитают в горных ручьях, лесных и пещерных водоемах, колодцах), есть и назем-

ные (среди которых – роющие и лазающие по деревьям). Питаются мелкими беспозвоночными. У многих видов длинный выбрасывающийся язык. Яйца и личинки развиваются в воде или на суше (под камнями, во влажной почве, в дуплах, норах грызунов). В наземных условиях самка обычно оберегает кладку яиц, обвивая ее своим телом. Развитие с метаморфозом или из яиц сразу появляются вполне развитые особи. Некоторые живородящие.

Пещерная саламандра (*Hydromantes genei*) длиной до 10 см.  
Семейство **Амфиумы** (*Amphiumidae*), 3 вида

Тело угревидное, длиной 80–100 см с двумя парами рудиментарных конечностей, имеющих 2–3 недоразвитых пальца. Глаза скрыты под кожей. Личинки дышат наружными жабрами, взрослые животные – легкими (могут долго находиться вне воды). Населяют заболоченные водоемы, озера, рисовые поля юго-восточной части Северной Америки. Питаются водными беспозвоночными, реже – мелкими рыбами и земноводными. Самка откладывает на суше во влажных местах около 50 яиц и охраняет их, обвивая своим телом.

Амфиума (*Amphiuma teanus*).

ПОДКЛАСС ДУГОПОЗВОНКОВЫЕ (*APSIDOSPONDYLI*) НАДОТРЯД  
**ПРЫГАЮЩИЕ** (*Salientia*)

Отряд **Бесхвостые** (*Anura*),  
19 семейств, около 2,9 тыс. видов

Туловище короткое с неподвижной головой, шея не выражена. Хвост, имеющийся у личинок (головастиков), у взрослых особей редуцирован, оставшиеся хвостовые позвонки слились в палочковидную кость – уростиль. Задние ноги (прыгательные) в 2–3 раза длиннее передних. Ребер обычно нет. Распространены широко. Приспособлены к жизни преимущественно в пресной воде, есть постоянноводные формы и сухопутные, в том числе обитающие на поверхности земли, частично в земле (роющие), а также на деревьях.

Семейство **Гладконогие** (*Leiopelmidae*), 4 вида

Длина тела от 3 до 5 см. Позвонки амфицельные; имеются ребра, сохраняются рудименты хвостовых мышц. Населяют горные ручьи Северной Америки (гладконог, или хвостатая лягушка (*Ascaphus truei*) и Новой Зеландии (3 вида рода *Liopelma*). Оплодотворение внутреннее.

Семейство **Круглоязычные** (*Discoglossidae*), 11 видов.

Длина тела до 7,5 см. Позвонки опистоцельные. Имеются короткие ребра. Грудной пояс подвижный. На верхней челюсти имеются зубы. Характерен толстый дисковидный язык, прикрепленный основанием и не выбрасывающийся из ротовой полости. Распространены в Евразии и Северной Африке. Преимущественно водные животные, есть наземные формы. В слизи жерлянок (род *Bombina*), выделяемой кожными железами, содержится ядовитый секрет – фринолецин, вызывающий при попадании на слизистую рта хищников острое жжение. Питаются водными и наземными беспозвоночными.

**Краснобрюхая жерлянка** (*Bombina bombina*) длина от 4 до 6 см; желтобрюхая жерлянка (*B. variegata*), обыкновенная жаба-повитуха (*Alytes obstetricans*) длиной около 5 см.

#### Семейство **Пиповые** (*Pipidae*), 16 видов

Длина тела от 2,8 до 20 см. Позвонки опистоцельные. Языка нет. Распространены в Африке и Южной Америке. Постоянноводные животные.

Гладкая шпорцевая лягушка (*Xenopus laevis*) длиной до 8 см имеет маленькую приплюснутую голову, короткую круглую морду с маленькими глазами, имеющими круглый зрачок, пальцы передних ног тонкие, сравнительно длинные, не соединены плавательной перепонкой, между длинными пальцами задних конечностей (3 из которых с острыми черными «когтями») широкая плавательная перепонка, на теле имеются органы боковой линии. Суринамская пипа (*Pipa pipa*) длиной до 20 см имеет четырехугольное сплющенное тело, заостренную спереди голову, передние конечности с 4 пальцами без плавательной перепонки, но с кожистыми звездообразными придатками на концах, задние конечности с 5 пальцами, соединенными плавательной перепонкой. Развитие яиц, включая метаморфоз, происходит в яйцах, расположенных на спине самки.

#### Семейство **Чесночницы** (*Pelobatidae*), более 50 видов

Тело плотное длиной до 10 см, кожа гладкая или слегка бугорчатая. Позвонки процельные (передневогнутые). Грудной пояс подвижный. Ребер нет. Зрачок вертикальный. У некоторых на задних конечностях хорошо развиты большие заступообразные пяточные бугры (для рытья). Распространены преимущественно в Западной и Юго-Восточной Азии, а также в Европе, Северо-Западной Африке, Северной и Центральной Америке. Обитают в степях, на лугах, полях, огородах, в смешанных и широколиственных лесах. Ведут сумеречный, роющий образ жизни. Питаются беспозвоночными. На зиму зарываются в землю или прячутся в норах. В водоемах живут только в период размножения. Самка откладывает от 160 до 2600 яиц в двух шнурах.

**Обыкновенная чесночница** (*Pelobates fuscus*) длиной до 8 см; сирийская чесночница (*P. syriacus*); кавказская крестовка (*Pelodytes punctatus*).

#### Семейство **Свистуны** (*Leptodactylidae*), 627 видов

Длина тела от 1,5 до 20 см. Плавательные перепонки между пальцами почти редуцированы. Голосовые реакции многих видов напоминают свист. Распространены в Австралии, на юге Северной Америки и в Южной Америке. Многие обитают в лесах на деревьях, некоторые – около воды или ведут полуводный образ жизни. Питаются беспозвоночными. Активны ночью. Размножаются на деревьях (некоторые откладывают яйца в пазухи листьев) и на земле.

Пустынная австралийская жаба (*Chiroleptes platicephalus*); рогатка изменчивая (*Ceratophrys u arid*) длиной 15–20 см; глазчатый свистун (*Leptodactylus ocellatus*) длиной 9–11 см.

#### Семейство **Настоящие жабы** (*Bufo*), 304 вида

Длина тела от 2 до 25 см. Туловище обычно широкое, грузное, конечности короткие. Конечные фаланги пальцев без дисков. Зубы у большинства частично или полностью редуцированы. Зрачок вертикальный. Распространены на всех материках, кроме Антарктиды. Преимущественно наземные животные. Прыгают и плавают обычно плохо, передвигаются медленно, часто зарываются в землю. Ведут сумеречный образ жизни. Питаются главным образом беспозвоночными. Зимуют на суше. Большинство размножается в водоемах, некоторые на суше. Самка откладывает от 1,2 до 7 тыс. яиц. За глазами расположены крупные околоушные железы, а по всей спине – много мелких железок.

**Обыкновенная, или серая, жаба** (*Bufo bufo*) длиной до 20 см; **зеленая жаба** (*B. viridis*) длиной до 14 см; **камышовая жаба** (*B. calamita*) занесена в Красную книгу РБ (отличается от других жаб светло-зеленой полосой на спине); жаба-ага (*B. marinus*) длиной до 25 см и более.

#### Семейство **Квакши** (*Hylidae*), 579 видов

Длина тела от 2 до 13,5 см. Позвонки процельные. Концы пальцев расширены в диски – своеобразные присоски, облегчающие передвижение по ветвям и листьям деревьев. Окраска покровительственная и меняется в зависимости от фона; у большинства яркие покровы, часто зеленых тонов. Распространены во всех частях света, но преимущественно в тропической Америке и Австралии. Большинство ве-

дет древесный образ жизни. Активны ночью и в сумерках. Питаются насекомыми и другими беспозвоночными, некоторые мелкими рыбами и ящерицами. Зимуют в лесной подстилке, норах, под камнями, некоторые - на дне водоемов, закапываясь в ил. Размножаются как на деревьях, так и в водоемах, откладывая от 4 до 100 яиц. Многим свойственна забота о потомстве.

**Обыкновенная квакша** (*Hyla arborea*) длиной 3,4–4,5 см; квакша-кузнец (*H. faber*) длиной до 9 см; обыкновенная сумчатая квакша (*Castrotheca marsupiata*).

Семейство **Древолазы** (*Dendrobatidae*), около 130 видов

Длина тела от 1,8 до 4 см. Зубов нет. Задние ноги тонкие, относительно короткие, без плавательных перепонок. Концы пальцев расширены в диски. Ярко окрашены. Распространены в Центральной и Южной Америке. Обитают преимущественно в лесах, обычно по берегам водоемов. Активны днем. Питаются мелкими насекомыми. Размножаются на суше, самка откладывает яйца во влажную почву. Кладку охраняет самец. Выделения кожных желез ядовиты.

Красящий древолаз (*Phyllobates auratus*); двухцветный листолаз (*Ph. bicolor*).

Семейство **Настоящие лягушки** (*Ranidae*),  
более 550 видов

Тело обычно стройное длиной от 3 до 20 см, и даже 32 см, с длинными (прыгательными) задними конечностями. Конечные фаланги пальцев без дисков. У многих хорошо развита плавательная перепонка между пальцами задних конечностей. На верхней челюсти имеются зубы. Есть вырезка на заднем (свободном) конце языка, способном выбрасываться при ловле добычи. Зрачок горизонтальный. Распространены повсеместно, за исключением Южной Америки, юга Австралии и Новой Зеландии. Наземные формы окрашены в коричневые или бурые тона, водные – в зеленые. Обитают во влажных местах поблизости от водоемов, в воду идут только для размножения, некоторые ведут преимущественно водный образ жизни. Отличаются высокой подвижностью и активностью. Питаются главным образом летающими насекомыми, а крупные особи – мелкими позвоночными. Зимуют в водоемах или на суше. Размножаются преимущественно в водоемах, самка откладывает от 500 до 11 тыс. яиц. Некоторые виды во многих странах употребляют в пищу. Являются объектами лабораторных исследований.

**Озерная лягушка** (*Rana ridibunda*) длиной до 17 см; **прудовая лягушка** (*R. esculenta*) длиной до 10 см; **остромордая лягушка**

(*R. terrestris*) длиной до 7,8 см; **травяная лягушка** (*R. temporaria*) длиной до 10 см; лягушка-голиаф (*R. goliaph*) длиной до 25 см и более; лягушка-бык (*R. catesbeiana*) длиной до 20 см; волосатая лягушка (*Astylosternus robustus*).

Семейство **Веслоногие лягушки** (*Rhacophoridae*),  
около 230 видов

Длина тела от 7,5 до 11 см. Распространены в тропиках Азии и Африки. Большинство видов ведет древесный образ жизни. У некоторых между пальцами передних и задних конечностей хорошо развиты перепонки, что позволяет животным совершать планирующие прыжки, иногда на расстояние до 10–12 м.

Костноголовая веслоногая лягушка (*Rhacophorus ottilophus*); яванская веслоногая лягушка (*Rh. reinwardti*).

### Экология земноводных

**Цикличность.** Для земноводных характерны как суточная, так и сезонная цикличность, т.е. чередование периодов покоя и активности. В условиях резко меняющейся температуры и влажности они не в состоянии добывать пищу в любое время года и суток. Животные избирают периоды с наиболее оптимальными условиями, проводя остальное время в укрытии. Суточная и сезонная цикличность возникают как биологическое приспособление, позволяющее обитать в условиях, где влажность и температура благоприятны для существования лишь часть года или суток.

Суточная цикличность имеет различный характер у сухопутных и водных видов. Сухопутные виды (жабы, бурые лягушки) активны в основном ночью, так как они сильно зависят от влажности. У водных видов, находящихся в условиях постоянно высокой влажности, отчетливо видна зависимость суточной цикличности от температуры.

Сезонная цикличность в разных условиях температуры и влажности имеет различный характер. В тропическом лесу с постоянно высокой температурой и влажностью нет правильной как сезонной, так и суточной цикличности. В зоне тропических пустынь и саванн с их постоянно высокой температурой, но резко сменяющимися друг друга периодами дождей и засух, годовая цикличность выражена резко. На засушливый период наземные виды впадают в спячку. Перед началом засухи они наполняют водой лимфатические полости, глубоко зарываются в почву, где и впадают в летнюю спячку. При движении к полюсам, где значительной величины достигают сезонные колебания температуры, она оказывается основным фактором, определяющим характер сезонной цикличности; здесь появляется зимняя спячка. Ее

продолжительность меняется в зависимости от климата местности и биологических особенностей вида. Так, период зимнего покоя у травяной лягушки на месяц короче такового у озерной лягушки. Характер убежища, где зимует вид, весьма различен. Наши травяные лягушки зимуют на дне водоемов; жабы, чесночницы, жерлянки, тритоны – на суше. Они чаще всего закапываются в норы грызунов, прячутся в пустотах на месте сгнивших корней, в ямах и т.д. В зимний период у земноводных резко понижается обмен веществ, возбудимость и проводимость нервных путей, падает выделение воды почками. Еще осенью, накануне спячки, начинается отложение гликогена в печени и возрастает число функционирующих капилляров в коже.

Колебания численности земноводных по годам довольно велики. За один-два года численность их может измениться в десятки раз. Основная причина снижения численности – засуха. В результате засух при пересыхании водоемов, в первую очередь, гибнут головастики. Большую роль играют также весенние заморозки, губящие икру, а у наземных видов вызывающие промерзание мест зимовки.

Питание. Пища земноводных довольно однообразна. Отличия в кормах наших видов невелики: все они во взрослом состоянии питаются различными беспозвоночными: насекомыми, червями, ракообразными, моллюсками. Только озерная лягушка может истреблять икру и мальков рыб, а иногда и головастиков.

Список беспозвоночных, поедаемых земноводными умеренных широт, очень велик. Различия в составе кормов определяются главным образом тем, где корм добывается. У тритонов в период пребывания в воде все корма представлены водными животными: личинками двукрылых, ракообразными, моллюсками. У жерлянки, проводящей в водоемах весь активный период, водные животные составляют почти половину рациона. У зеленых лягушек, часто выходящих на берег, водные животные составляют 5-10% питания. В питании же бурых лягушек они играют ничтожную роль, а у жаб и чесночниц вообще отсутствуют. Жабы вообще берут корм главным образом с земли. Длинный язык прыгающих лягушек позволяет им брать корм с травы и на лету. При этом у бурых лягушек, активных ночью, число летающих форм в кормовых рационах меньше, чем у зеленых, активных днем. Тритоны и жерлянки, не обладающие выбрасывающимся языком, берут корм челюстями. Большая зависимость от температуры и влажности делают невозможной специализацию в питании. Лишь в тропиках известны узкоспециализированные виды на питании муравьями, термитами, ракообразными. Известны и африканские лягушки, ловящие других земноводных.

Размножение. Большинству земноводных присуща смена среды при развитии, поскольку они размножаются путем откладки икры в

воду, которая затем оплодотворяется. Яйца их, как и у рыб, имеют слизистые оболочки, предохраняющие некоторое время от высыхания. Наружное оплодотворение имеет ряд особенностей. Самец всегда каким-либо способом обхватывает самку, для чего у них в брачный период развиваются шипы и мозоли, исчезающие после размножения. Он сдавливает самку с боков, что обеспечивает одновременное выделение яиц и спермы, увеличивая процент оплодотворенных яиц.

Среди земноводных в связи с особенностями организации и образом жизни, существует значительное разнообразие в биологии размножения. Ряд особенностей отличает в этом отношении хвостатых и бесхвостых. Безногим и многим хвостатым земноводным свойственно особое внутреннее оплодотворение, существование которого возможно только при размножении в водной среде. Так, у тритонов самец не оплодотворяет непосредственно самку, а лишь откладывает в воду пакет сперматозоидов, так называемый «сперматофор», который самка отыскивает и схватывает клоакой.

Небольшое количество яиц и их крупные размеры у хвостатых и безногих амфибий связаны с внутренним оплодотворением и заботой о потомстве. Забота проявляется в откладке одиночных яиц, которые самки приклеивают к растениям или подводным предметам (гребенчатый тритон). Некоторое усложнение отмечено у обыкновенного тритона, самка которого заворачивает каждое яйцо в лист водного растения. У некоторых хвостатых с наружным оплодотворением самцы охраняют икру (дальневосточный когтистый и семереченский тритоны). У ряда хвостатых и многих безводных земноводных самцы обвивают своим телом отложенные на сушу яйца, защищая их от высыхания и паразитов выделениями кожных желез. Среди водных форм безногих встречаются такие, все развитие которых происходит в яйцеводах самки.

Метаморфоз в значительной мере унаследован земноводными от рыб. Но в отличие от рыб органы дыхания, передвижения и пищеварения у личинок земноводных не такие, как у взрослых. Это связано с тем, что у рыб взрослый организм и малек обитают в одной среде, а у земноводных – в разных. Поэтому у личинок земноводных уже на ранних стадиях развития начинают появляться признаки, характерные для наземного организма. За месяц до конца метаморфоза у лягушек возникают зачатки передних и задних конечностей, имеются внутренние ноздри и парные тонкостенные сосудистые мешки – легкие. Вскоре появляется перегородка в предсердии и формируется малый круг кровообращения. Таким образом, у вполне водной личинки уже заложены черты взрослого наземного организма.

Географическое распространение и положение в биоценозах.  
Зависимость уровня метаболизма от температуры окружающей среды

(пойкилотермия) и большая доля кожного дыхания, которое возможно при постоянно влажной коже, ограничивают распространение земноводных. Большинство современных амфибий — более 60 % видов — приурочено к берегам пресных водоемов и влажным местообитаниям в тропиках и субтропиках. Немногие виды смогли заселить солоноватые водоемы с соленостью менее 10 %, поскольку вода с показателями солености более 10% губительна для головастика и взрослых. Во влажных тропических лесах многие виды перешли к древесному образу жизни (квакши и др.). Безногие земноводные заселили лесную подстилку и рыхлые почвы тропиков. Немногие виды (протеи, сирены, амфиумы, шпорцевые лягушки) ведут водный образ жизни. По мере продвижения от тропиков на север и юг число видов амфибий снижается. За полярный круг проникли сибирский углозуб, травяная и сибирская лягушки. Всего на территории СНГ встречается 33 вида земноводных, а в Республике Беларусь — 12 видов (2 вида из отр. Хвостатые и 10 видов из отр. Бесхвостые). Некоторые специалисты в самостоятельный вид выделяют гибридную форму зеленых лягушек (озерной и прудовой) — *Rana esculenta* compl.

Три вида земноводных имеют на территории Беларуси ограниченное распространение: жерлянка краснобрюхая (*Bombina bombina*), квакша обыкновенная (*Hyla arborea*) и жаба камышовая (*Bufo calamita*), которая занесена в Красную книгу Республики Беларусь.

Результаты последних количественных оценок показали, что в структуре герпетокомплексов Беларуси доминирует лягушка остромордая (*Rana arvalis*) при средней плотности популяции 340,8 особей/га. Несколько уступают ей по численности травяная и зеленая лягушки. Наиболее редкими оказались все три вида, имеющие ограниченное распространение, и тритон гребенчатый (*Triturus cristatus*), который на этом основании занесен в Красную книгу Республики Беларусь.

Потенциальное практическое значение в Беларуси имеют серая (*Bufo bufo*) и зеленая (*Bufo viridis*) жабы, зоотоксины которых нашли применение в экспериментальном производстве кардиотоников, иммуномодуляторов и биостимуляторов. Общие запасы и допустимые масштабы использования популяций этих ценных видов пока не установлены.

В средней полосе Европы земноводные малочисленны и соответственно их роль в естественных биоценозах невелика. Земноводные в период активности поедают моллюсков, насекомых и их личинок, червей и других беспозвоночных. Икра, личинки и взрослые особи земноводных поедаются многими видами рыб; утиными, голенастыми и другими птицами; взрослые особи составляют существенную часть рациона некоторых хищных млекопитающих в летнее время

(европейская и американская норки, хорь и др.), а выдра поедает лягушек и в зимнее время.

В ряде стран крупные саламандры и лягушки используются в пищу местным населением (Франция, страны Юго-Восточной Азии, Америки и др.). Крупных лягушек (лягушка-бык – вырастает до 2 кг) в США разводят на фермах для последующего использования в пищу.

Очень велико значение земноводных как лабораторных животных, которых используют в разнообразных биологических и медицинских исследованиях.

### ***Вопросы для обсуждения:***

1. Прогрессивные черты строения земноводных как первых наземных позвоночных.
2. Особенности организации земноводных в связи с наземно-водным образом жизни.
3. Строение и функционирование органов дыхания и кровообращения амфибий.
4. Прогрессивные особенности строения позвоночника, черепа и скелета конечностей земноводных по сравнению с рыбами.
5. Особенности скелета хвостатых, бесхвостых и безногих амфибий.

## ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

1. К какому подтипу относится ланцетник:
  - а) позвоночные;
  - б) личиночнохордовые;
  - в) бесчерепные;
  - г) черепные.
2. Какой из перечисленных классов не относится к подтипу личиночнохордовых:
  - а) головохордовые;
  - б) асцидии;
  - в) сальпы;
  - г) аппендикулярии.
3. Жаберные щели у ланцетника сообщаются:
  - а) с глоткой;
  - б) с кишечником;
  - в) с ротовой воронкой;
  - г) со шупальцами.
4. Желобок у ланцетника, улавливающий и транспортирующий пищевые частицы в кишечник, называется:
  - а) туника;
  - б) атриопор;
  - в) эндостиль;
  - г) глотка.
5. Ток крови у ланцетника обеспечивается:
  - а) пульсацией брюшной аорты;
  - б) пульсацией спинной аорты;
  - в) сокращением сердца;
  - г) сокращением сонных артерий.
6. У какого из перечисленных животных редуцируется в процессе развития хорда:
  - а) стерлядь;
  - б) минога;
  - в) окунь;
  - г) ланцетник.
7. Какая из пресноводных рыб откладывает икру в раковины моллюсков:
  - а) сырть;
  - б) рыбец;
  - в) горчак;
  - г) плотва.
8. Головной мозг круглоротых имеет:
  - а) три отдела;
  - б) два отдела;
  - в) четыре отдела;
  - г) пять отделов.

9. Какого из перечисленных плавников не существует:
- а) гипоцеркального;
  - б) унисериального;
  - в) гемального;
  - г) жирового.
10. Гомоцеркальный хвостовой плавник у:
- а) акул и осетровых;
  - б) костистых рыб;
  - в) панцирных рыб;
  - г) миног и миксан.
11. К парным плавникам рыб относятся:
- а) брюшные;
  - б) спинные;
  - в) анальные;
  - г) подхвостовые.
12. На более позднее возникновение определенной группы рыб указывает:
- а) отсутствие плавательного пузыря;
  - б) возникновение плавательного пузыря;
  - в) потеря связи плавательного пузыря с пищеводом;
  - г) наличие связи плавательного пузыря с пищеводом.
13. Что из перечисленного не имеют в своем строении жабры рыб:
- а) жаберные лепестки;
  - б) жаберные чашечки;
  - в) жаберные дуги;
  - г) жаберные тычинки;
14. У костистых рыб в отличие от хрящевых:
- а) обтекаемая форма тела;
  - б) отсутствует плавательный пузырь;
  - в) не развиты брюшные плавники;
  - г) имеются жаберные крышки.
15. К карпообразным рыбам, занесенным в Красную книгу Республики Беларусь относятся:
- а) усач;
  - б) лещ;
  - в) линь;
  - г) язь.
16. Ктеноидная чешуя костистых рыб имеет:
- а) ровный наружный край;
  - б) эмалевидную выстилку;
  - в) тонкую хрящевую оболочку;
  - г) зазубренный наружный край.
17. Ось позвоночника у акул заходит в:
- а) среднюю лопасть хвостового плавника;
  - б) нижнюю лопасть хвостового плавника;
  - в) верхнюю лопасть хвостового плавника;
  - г) заканчивается перед хвостовым плавником.

18. Спинномозговой канал у костистых рыб образован:
- а) смыканием верхних дуг позвонков;
  - б) смыканием нижних дуг позвонков;
  - в) боковыми отростками;
  - г) нижним остистым отростком.
19. Зубная кость у рыб входит в состав:
- а) верхней челюсти;
  - б) нижней челюсти;
  - в) мозгового черепа;
  - г) не характерна для рыб.
20. У акул брызгальца это:
- а) рудименты жаберных дуг;
  - б) приспособления для охоты;
  - в) орган равновесия;
  - г) рудиментарные ноздри.
21. Гемальный канал у рыб расположен:
- а) между телом позвонка и верхним остистым отростком;
  - б) между костями черепа;
  - в) в сомкнутых нижних дугах;
  - г) у рыб гемальный канал отсутствует.
22. Пояс передних конечностей у акул:
- а) отсутствует;
  - б) представлен парными лопатками и грудиной;
  - в) представлен хрящевой дугой;
  - г) представлен сухожилиями.
23. Непарное ноздревое отверстие характерно для класса:
- а) круглоротые;
  - б) костные рыбы;
  - в) асцидии;
  - г) хрящевые рыбы.
24. Сердце у круглоротых:
- а) отсутствует;
  - б) трубчатое;
  - в) однокамерное;
  - г) двухкамерное.
25. Кровь к голове у акул поступает по:
- а) парным аортам;
  - б) приносящим жаберным артериям;
  - в) артериальному конусу;
  - г) сонным артериям.
26. Из икринки рыб появляется:
- а) личинка;
  - б) головастик;
  - в) малек;
  - г) червеобразный зародыш.
27. Какого этапа нет в жизненном цикле рыб:
- а) зимовки;
  - б) размножения;
  - в) нагула;

- г) ухаживания.
28. Возраст рыб невозможно определить по:
- а) объему тела;
  - б) чешуе;
  - в) отолитам;
  - г) жаберной крышке.
29. Каких миграций не существует у рыб:
- а) нерестовых;
  - б) производительных;
  - в) анадромных;
  - г) катадромных.
30. Личинка миног называется:
- а) трохофора;
  - б) пескоройка;
  - в) велигер;
  - г) аксолотль.
31. Орган зрения у рыб имеет:
- а) плоские хрусталик и роговицу;
  - б) плоскую роговицу и круглый хрусталик;
  - в) круглые роговицу и хрусталик;
  - г) круглую роговицу и плоский хрусталик.
32. Центральная нервная система ланцетника представлена:
- а) нервной трубкой;
  - б) брюшной нервной цепочкой;
  - в) спинными нервами;
  - г) скоплениями ганглий.
33. Орган слуха у рыб представлен:
- а) внутренним ухом;
  - б) двумя слуховыми косточками;
  - в) полукружными каналами;
  - г) средним ухом.
34. Волновые колебания воды воспринимаются у рыб:
- а) плавательным пузырем;
  - б) метамерной мускулатурой;
  - в) боковой линией;
  - г) зрительными анализаторами.
35. Спиральный клапан у рыб относится к:
- а) пищеварительной системе;
  - б) кровеносной системе;
  - в) выделительной системе;
  - г) половой системе.
36. Пищеварительная система у акул заканчивается:
- а) анальным отверстием;
  - б) кишечным выростом;
  - в) изгибами пищеварительной трубки;
  - г) клоакой.
37. Плавательный пузырь не связан с пищеводом у:
- а) открытопузырных рыб;
  - б) обыкновенной щуки;

- в) закрытопузырных рыб;
  - г) сельдеобразных.
38. Выделительная система ланцетника представлена:
- а) нефридиями;
  - б) целоллюдуктами;
  - в) накопительными клетками;
  - г) нефростомами.
39. Органами выделения миног и миксин являются:
- а) головные почки;
  - б) тазовые почки;
  - в) мезонефрические почки;
  - г) метанефрические почки.
40. Выберите правильное утверждение, относящееся к органам размножения костистых рыб:
- а) яичники парные, семенники непарные;
  - б) яичники непарные, семенники парные;
  - в) у большинства непарные;
  - г) у большинства парные.
41. В переднем мозге амфибий появилось новообразование:
- а) архипаллиум;
  - б) неопаллиум;
  - в) мозолистое тело.
42. Через кожу земноводные получают:
- а) менее трети потребляемого кислорода;
  - б) более трети потребляемого кислорода;
  - в) более половины потребляемого кислорода.
43. Органы боковой линии свойственны:
- а) всем земноводным;
  - б) только личинкам;
  - в) личинкам и взрослым, ведущим водный образ жизни.
44. Позвоночник земноводных имеет:
- а) четыре отдела;
  - б) три отдела;
  - в) пять отделов;
  - г) два отдела.
45. Препятствием для полностью сухопутного образа жизни у амфибий являются:
- а) строение скелета;
  - б) строение яйца;
  - в) строение кровеносной системы.
46. Дыхание у взрослых бесхвостых земноводных:
- а) только кожное;
  - б) только легочное;
  - в) легочное и кожное;
  - г) жаберное.
47. Орган слуха у земноводных представлен:
- а) только внутренним ухом;
  - б) внутренним и средним ухом;

- в) внутренним, средним и наружным ухом.
48. В отличие от костных рыб у лягушки нет:
- а) хвостового отдела позвоночника;
  - б) ребер;
  - в) черепа;
  - г) поясов конечностей.
49. Сердце взрослых земноводных:
- а) трехкамерное;
  - б) двухкамерное;
  - в) четырехкамерное.
50. У земноводных из желудочка в сосуды поступает кровь:
- а) артериальная и венозная;
  - б) артериальная и смешанная;
  - в) артериальная, смешанная и венозная.
51. Сколько кругов кровообращения у взрослых земноводных;
- а) два круга кровообращения;
  - б) три круга кровообращения;
  - в) один круг кровообращения.
52. Секрет слюнных желез у амфибий:
- а) смачивает пищу, облегчая ее заглатывание;
  - б) содержит некоторые ферменты;
  - в) содержит ядовитые вещества;
  - г) способствует умерщвлению жертвы.
53. Почему для земноводных характерна непостоянная температура:
- а) слабо развиты легкие;
  - б) почти все органы снабжаются смешанной кровью;
  - в) они часто находятся в холодной воде;
  - г) у них существуют ограничения в подвижности.
54. Какой из перечисленных отрядов земноводных включает в себя семейство настоящие саламандры:
- а) бесхвостые;
  - б) безногие;
  - в) хвостатые.
55. Кто из перечисленных земноводных занесен в Красную книгу Республики Беларусь:
- а) прудовая лягушка;
  - б) камышовая жаба;
  - в) обыкновенный тритон.

## ЛИТЕРАТУРА

### Основная

1. Константинов, В.М. Зоология позвоночных: учебник для студ. биол. фак. пед.вузов / В.М. Константинов, С.П. Наумов, С.П. Шаталова. – М.: Издательский центр «Академия», 2000. – 496 с.
2. Наумов, Н.П. Зоология позвоночных / Н.П. Наумов, Н.Н. Карташов. – М.: Высш. школа, 1979. Ч. 1. 332 с; Ч. 2. – 272 с.
3. Курс зоологии / под ред. Б.С. Матвеева. – М.: Высш. школа, 1966. Т. 2. – 473 с.
4. Ромер, А. Анатомия позвоночных / А. Ромер, Т. Парсонс. – М.: Мир, 1992. Т. 1. 358 с; Т. 2. – 406 с.
5. Систематика хордовых животных : в 2 ч. : учеб. пособие для студентов биол. спец. G 31 01 01 «Биология» и H 33 01 01 «Биоэкология» / авт.-сост.: Л.Д. Бурко, А.В. Балаш, Н.Е. Бурко. – Мн.: БГУ, 2003. Ч. 1. 53 с; Ч. 2. – 124 с.

### Дополнительная

1. Барабаш-Никифоров, И.И. Териология / И. И. Барабаш-Никифоров, А.Н. Формозов. – М.: Высш. шк., 1963. – 396 с.
2. Бурко Л.Д. Зоология позвоночных: курс лекций / Л.Д. Бурко. – Минск: БГУ, 2006. – 236 с.
3. Бурко, Л. Д. Позвоночные животные Беларуси / Л. Д. Бурко, В. В. Гричик. – Мн.: БГУ, 2005. – 391 с.
4. Жизнь животных. – М.: Просвещение, 1988. Т. 4. 575 с; Т. 5. 399 с; Т. 6. 527 с; Т. 7. – 558 с.
5. Жуков, П. И. Рыбы Белоруссии / П. И. Жуков. – Мн.: Наука и техника, 1965. – 416 с.
6. Ильичев, В. Д. Общая орнитология / В. Д. Ильичев, Н. Н. Карташев, И. А. Шилов. – М.: Высш. шк., 1982. – 464 с.
7. Карташев, Н. Н. Систематика птиц / Карташев Н. Н. – М.: Высш. шк., 1974. – 367 с.
8. Красная книга Республики Беларусь: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды диких животных / гл. редакция: Г. П. Пашков (гл. ред.) и др.; гл. редколлегия: Л. И. Хоружик (предс.) и др. – Мн.: БелЭн, 2004. – 320 с.
9. Кучмель, С. В. Определитель млекопитающих Беларуси / С. В. Кучмель, Л. Д. Бурко, Б. П. Савицкий. – Минск: БГУ, 2007. – 168 с.
10. Лопатин, И. К. Зоогеография / И. К. Лопатин. – Мн.: Вышэйш. шк., 1989. – 318 с.
11. Национальная стратегия и план действий по сохранению и устойчивому использованию биологического разнообразия Республики Беларусь. – Мн.: Центр «Конкордия», 1997. – 43 с.

12. Никифоров, М.Е. Птицы Беларуси на рубеже XXI века / М.Е. Никифоров, А.В. Козулин, В.В. Гричик, А.К. Тишечкин. – Мн.: Изд. Королев, 1997. – 188 с.
13. Никифоров, М.Е. Птицы Белоруссии / М.Е. Никифоров, Б.В. Яминский, Л.П. Шкляр. – Мн.: Вышэйш. шк., 1989. – 479 с.
14. Никольский, Г.В. Экология рыб / Г.В. Никольский. – М.: Высш. шк., 1961. – 331 с.
15. Пикулик, М.М. Земноводные Белоруссии / М.М. Пикулик. – Мн.: Наука и техника, 1985. – 191 с.
16. Пикулик, М.М. Пресмыкающиеся Белоруссии / М.М. Пикулик, В.А. Бахарев, С.В. Косов. – Мн.: Наука и техника, 1988. – 166 с.
17. Савицкий, Б.П. Млекопитающие Беларуси / Б.П. Савицкий, С.В. Кучмель, Л.Д. Бурко; под общ.ред. Б.П. Савицкого. – Мн.: Изд. центр БГУ, 2005. – 319 с.
18. Сержанин, И.Н. Млекопитающие Белоруссии / И.Н. Сержанин. – Мн.: АН БССР, 1961. – 318 с.
19. Соколов, В.Е. Систематика млекопитающих: в 3 т. / В.Е. Соколов. – М.: Высш. шк., Т. 1. 1973. 430 с; Т. 2. 1977. – 499 с; Т. 3. 1979. – 528 с.
20. Соколов, В.Е. Фауна мира. Млекопитающие / В.Е. Соколов. – М.: Агропромиздат, 1990. – 54 с.
21. Терентьев, П.В. Герпетология / П.В. Терентьев. – М.: Высш. шк., 1961. – 336 с.
22. Фауна мира. Птицы / под ред. В.Д. Ильичева. – М.: Агропромиздат, 1991. – 312 с.
23. Федюшин, А.В. Птицы Белоруссии / А.В. Федюшин, М.С. Долбик. – Мн.: Наука и техника, 1967. – 508 с.

## СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ .....	
КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ХОРДОВЫХ ЖИВОТНЫХ .....	
ПРОИСХОЖДЕНИЕ ХОРДОВЫХ .....	
ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ХОРДОВЫХ ЖИВОТНЫХ .....	
ПОДТИП БЕСЧЕРЕПНЫЕ – ACRANIA .....	
Класс Головохордовые – Cephalochordata .....	
Организация бесчерепных (на примере ланцетника) .....	
ПОДТИП ОБОЛОЧНИКИ — TUNICATA .....	
Класс Асцидий – Ascidae .....	
Класс Аппендикулярии — Appendiculariae .....	
Класс Сальпы — Salpae .....	
ПОДТИП ПОЗВОНОЧНЫЕ – VERTEBRATA .....	
Раздел Бесчелюстные – Agnatha .....	
Класс Круглоротые – Cyclostomata .....	
Особенности организации круглоротых (на примере ручьевой миноги) .....	
Раздел Челюстноротые – Gnathostomata .....	
Происхождение, эволюция и система надкласса Pisces .....	
Надкласс рыбы – Pisces .....	
Класс Хрящевые рыбы – Chondrichthyes .....	
Организация хрящевых рыб (на примере колючей акулы) .....	
Систематический обзор хрящевых рыб .....	
Класс Костные рыбы – Osteichthyes .....	
Особенности организации костных рыб (на примере окуня) ..	
Систематический обзор костных рыб .....	
Экология рыб .....	
Надкласс четвероногие – Tetrapoda .....	
ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ .....	
Класс Земноводные, или Амфибии – Amphibia .....	
Особенности организации земноводных (на примере травяной лягушки) .....	
Систематический обзор земноводных .....	
Экология земноводных .....	
ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ .....	
ЛИТЕРАТУРА .....	

Учебное издание

**ЗООЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ  
(НИЗШИЕ ХОРДОВЫЕ И АНАМНИИ)**

Учебно-методический комплекс

Технический редактор *А.И. Матеюн*

Корректор

Компьютерный дизайн *Т.Е. Сафранкова*

Подписано в печать . Формат 60x84<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага офсетная. Гарнитура Таймс. Ризография.

Усл. печ. л. 7,73. Уч.-изд. л. 7,05. Тираж экз. Заказ .

Издатель и полиграфическое исполнение – учреждение образования

«Витебский государственный университет им. П.М. Машерова».

ЛИ № 02330 / 0494385 от 16.03.2009.

Отпечатано на ризографе учреждения образования

«Витебский государственный университет им. П.М. Машерова».

210038, г. Витебск, Московский проспект, 33.