

Министерство образования Российской Федерации
ВОРОНЕЖСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

**Обзорные лекции
по зоологии позвоночных**

Учебное пособие
по специальности
011600 – «Биология»

Воронеж
2004

Утверждено научно-методическим советом биолого-почвенного факультета (26 февраля 2004 г., протокол № 18).

Авторы: Делицын В.В., Климов А.С.

Пособие подготовлено на кафедре теоретической и медицинской зоологии биолого-почвенного факультета Воронежского государственного университета.

Рекомендуется для студентов биолого-почвенного факультета, сдающих итоговый междисциплинарный аттестационный экзамен по специальности 011600 – биология.

СОДЕРЖАНИЕ

Сравнительно-анатомический обзор покровов позвоночных и эволюционные тенденции их преобразований	3
Сравнительно-анатомический обзор дыхательной системы позвоночных, ее особенности у птиц.	6
Значение позвоночных как компонента экосистем	10
Проблемы акклиматизации и интродукции животных	13
Современные представления о систематике и филогении амфибий	16
Примитивные и эволюционно продвинутые группы рептилий, факторы, определяющие их распространение по континентам, понятие об эндемичных видах, примеры эндемиков	19
Современные представления о систематике и филогении птиц.....	23
Основные направления эволюционного преобразования черепа позвоночных	25
Литература	31

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР ПОКРОВОВ ПОЗВОНОЧНЫХ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ТЕНДЕНЦИИ ИХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ

Кожные покровы животных как система наружных органов, которая имеет непосредственную связь с окружающей средой, в первую очередь реагируют на изменения в условиях внешней среды. Поэтому кожа и ее производные у хордовых чрезвычайно разнообразны по строению и функции.

В индивидуальном развитии первичный кожный покров - слой эктодермы - дает наружный слой кожи, т.е. эпидермис со всеми его производными (пигмент, органы чувств, железы и роговой слой). Собственно кожа, или кориум, - соединительнотканый слой кожных покровов - развивается за счет мезодермы от кожного листка миотома. Первичным строением кожи можно считать однослойный эпидермис и кориум, состоящий из неоформленной студенистой ткани. Такой кожный покров имеется у ланцетника и у зародышей позвоночных. У асцидий и сальп (подтип Urochordata) кожные покровы срастаются со стенкой тела в общий слой - мантию, а на поверхности тела выделяется особый, содержащий клетчатку покров - туника.

Уже начиная с круглоротых у всех первичноводных позвоночных, т.е. у бесчелюстных и у всех рыб (и даже частично у земноводных), строение кожи характеризуется следующими общими чертами:

1) эпидермис многослойный с большим количеством разнообразных слизистых и зернистых железистых клеток, функционирующих как одноклеточные железы;

2) кориум с плотными рядами коллагеновых и эластических волокон, располагающихся правильными чередующимися слоями - продольным и вертикальным.

У современных круглоротых кожа голая и имеет много слизистых железистых клеток. Она лишена каких-либо костных образований и только в ротовой воронке имеет роговые зубы. У ископаемых бесчелюстных - щитковых (*Ostracodermi*) имелся панцирь из кожных костей, развившийся у них в связи с донным образом жизни.

У рыб кожные покровы, помимо общих черт строения, отмеченных выше (многослойный эпидермис с разнообразными железистыми клетками и правильное расположение волокон в кориуме), характеризуются наличием различных костных чешуи. Наиболее древними (первичными) являются плакоидные чешуи акул рыб. Плакоидная чешуя состоит из костной пластинки с полостью пульпы внутри и зубом из дентина, одетым эмалью, что указывает на генетическую связь с зубами всех позвоночных. Это - свидетельство общего происхождения всех позвоночных от акулотипных предков с плакоидными чешуями. Изучение шлифов чешуи ископаемых рыб, а также эмбрионального развития чешуи современных костных рыб показывает, что зачатки плакоидных чешуй являются составной частью также и сложных ганоидных и космоидных чешуй.

В эволюции чешуи костных рыб можно отметить 3 этапа:

1) усложнение костных чешуй путем срастания отдельных плакоидных чешуй и преобразования дентина в космин - космоидные чешуи кистеперых рыб, ископаемых двоякодышащих;

2) дальнейшее усложнение путем развития нового поверхностного слоя ганоина и глубокого слоя изопедина при преобразовании космоидной чешуи в ганоидную у современных ганоидных (Ganoidomorpha) - осетрообразных (Acipenseriformes), многоперых (Polypteriformes) и панцирнικοобразных (Lepisosteiformes) и у ископаемых палеонисков (Paleonisci);

3) позднейшее упрощение костной чешуи путем редукции всех слоев, за исключением тонкого костного слоя у циклоидных и ктеноидных чешуй, как это имеет место у всех костистых рыб (Teleostei), современных двоякодышащих (Dipnoistomorpha) и ильной рыбы (Amia из Ganoidomorpha).

Кожа современных амфибий имеет еще признаки водных позвоночных. Эпидермис многослойный, слизистый, кориум с правильным расположением коллагеновых волокон. Однако в коже амфибий вместо разбросанных железистых клеток имеются большие мешковидные сложные железы, погруженные глубоко в кожу. У современных хвостатых (Caudata) и бесхвостых (Ecaudata) амфибий кожа голая; только у безногих червяг (Apoda) имеются костные чешуйки, погруженные в особые мешочки в коже. У ископаемых амфибий - стегоцефалов (Stegoccephalia) имелся сильно развитый костный панцирь кожного происхождения, образованный сросшимися костными чешуями.

Кожные покровы рептилий, птиц и млекопитающих, несмотря на резкое различие по внешним признакам (чешуи, перья, волосы), характеризуются общими чертами строения, что является важным признаком для объединения всех трех классов высших животных в группу амниот. Слизистый эпидермис низших позвоночных замещается сухим роговым покровом, предохраняющим кожу амниот от высыхания. Это преобразование эпидермиса для первичных амниот явилось крайне важным приспособлением в процессе их эволюции, позволявшим им расселиться по суше, до тех пор лишенной фауны позвоночных животных, так как первичные наземные позвоночные - амфибии - были вынуждены жить во влажных местах по берегам пресноводных водоемов. Таким образом, превращение слизистого покрова в роговой явилось одним из важных факторов биологического прогресса, обусловившим расцвет рептилий в мезозойскую эру, а также расцвет птиц и млекопитающих, заменивших рептилий, в кайнозойскую эру. Ороговение происходит благодаря появлению в плазме эпидермиса зернышек рогового вещества - кератогиалина и элеидина, которые постепенно заполняют всю клетку, после чего она отмирает. Поэтому эпидермис делится на мальпигиев, или ростковый, слой с живыми клетками и роговой слой с отмирающими клетками. Кориум амниот состоит из сложного переплетения соединительнотканых волокон (коллагеновых и эластических).

Кожа рептилий, вследствие ороговения эпидермиса, лишена желез; остаются только железы специального назначения (бедренные поры ящериц, мускусные железы крокодилов и т. д.). Для всех рептилий характерно развитие роговых чешуй разнообразного строения: простые бугорки, чешуи, плоские

пластинки, стилевидные выросты. У некоторых пресмыкающихся (крокодилы, хамелеоны, gekkonys) под роговой чешуей сохраняются костные пластинки. Изучение развития чешуи рептилий, а также изучение покровов ископаемых амфибий и рептилий позволяет сделать заключение о происхождении роговой чешуи рептилий из костной чешуи предков земноводных путем прогрессивного развития рогового слоя эпидермиса и редукции костной пластинки. Особый интерес представляет наружный костный панцирь черепах, развившийся из костного кожного панциря путем срастания его с внутренним скелетом. Кроме того, у рептилий на пальцах имеются настоящие роговые когти.

Кожа птиц очень близка по строению к коже рептилий; она также лишена желез (кроме копчиковой железы над хвостом), но значительно тоньше и подвижнее. Типичные роговые чешуи у птиц имеются лишь на ногах, на теле же развиваются перья, имеющие разнообразное строение и окраску. Строение чешуевидных перьев на крыльях пингвинов (вторично упрощенных в связи с приспособлением к нырянию под водой) и на ногах страусов, а также на голове археоптерикса позволяет сделать заключение о происхождении перьев из чешуевидных образований. Это вполне подтверждается эмбриональным развитием. Эмбриональный зачаток пера гомологичен зачатку роговой чешуи. Позже он превращается в пальцевидный вырост, эпидермальный чехлик которого на определенной стадии развития распадается на отдельные продольные стержни - бородки. Контурные перья развиваются сложнее благодаря неравномерному росту бородок.

Из других специфических производных кожи у птиц имеются: роговой клюв (различного строения в зависимости от характера пищи), когти на пальцах ног, а у некоторых птиц и на первом пальце крыла (у археоптерикса на трех пальцах крыла) и, наконец, различные кожные выросты - гребни, бородки, сережки и т.д., играющие роль вторичных половых признаков.

Кожа млекопитающих в отличие от других амниот богата различными кожными железами: потовыми, сальными, млечными, а также различными железами специального назначения, например: копытные, мускусные, пахучие, околоанальные и т.д. Все эти железы являются производными эпидермиса и лишь вторично глубоко погружены в кориум. Наличие желез в коже млекопитающих при отсутствии их у рептилий и птиц показывает, что предки млекопитающих произошли в процессе эволюции от очень древних рептилий, еще сохранивших общие признаки с ископаемыми земноводными. Млечные железы - типичные кожные железы, происшедшие от простых мешковидных трубчатых желез типа потовых путем их сложного ветвления.

Совершенно своеобразными образованиями кожных покровов млекопитающих являются волосы. В отличие от роговых чешуй и перьев, волосы - чисто эпидермальные образования, и только в луковице волоса имеется соединительнотканый сосочек. Присутствие роговых чешуй у некоторых млекопитающих (неполнозубые, выхухоль, бобр, нутрия и т. д.) одновременно с волосами показывает, что волосы развились самостоятельно между роговыми чешуями, лишь позднее заменив их. Поэтому вопрос о происхождении волос менее ясен, чем эволюция роговых чешуй и перьев.

Эмбриональное развитие волос дает возможность установить гомологию первичного зачатка волоса с зачатком чешуи. Это показывает, что волосы произошли из чешуевидных органов путем их изменения на ранних стадиях развития.

Помимо волос, производными кожи млекопитающих являются различные другие роговые образования: когти, ногти, копыта и, наконец, рога полорогих.

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР ДЫХАТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ПОЗВОНОЧНЫХ, ЕЕ ОСОБЕННОСТИ У ПТИЦ

Соответственно двум этапам в эволюции позвоночных - первично водному образу жизни и затем наземному в воздушной среде - встречаются два типа дыхания: жаберное и легочное.

Жабры. В отличие от животных всех других типов у хордовых жаберное дыхание совершается в жаберных щелях при помощи жаберных лепестков, сидящих на жаберных дужках. Сохранение жаберных щелей у зародышей рептилий, птиц и млекопитающих является прекрасным примером повторения в онтогенезе признаков предка. Каждая жаберная щель эмбрионально образуется благодаря развивающимся навстречу друг другу двум впячиваниям: наружному — эктодермальному и внутреннему - энтодермальному. Присутствие у низших хордовых большого количества жаберных щелей позволяет сделать вывод, что у первичных предков количество жаберных отверстий доходило до 17, в то время как у рыб имеются 5-7; редукция их шла и спереди и сзади. Редукция спереди произошла вследствие преобразования переднего конца пищеварительной трубки в аппарат для захватывания пищи. У круглоротых развился присасывательный и сосущий аппарат в связи с паразитическим питанием. У челюстноротых 4 передние висцеральные дуги преобразовались в челюстной аппарат. Из преджаберных щелей у акул, осетровых и кистеперых рыб сохраняется брызгальце. У ланцетника в связи с роющим донным образом жизни количество жаберных щелей вторично увеличилось и развилась покрывающая их околожаберная (атриальная) полость. Эволюция жаберного аппарата у позвоночных шла в двух направлениях. У бесчелюстных образовались своеобразные жаберные мешки за счет развития энтодермических жаберных лепестков. У челюстноротых жаберные мешки образованы жаберными перегородками с сидящими на них жаберными лепестками эктодермического происхождения. У костных рыб развивается жаберная крышка (operculum), жаберные перегородки постепенно редуцируются.

Брызгальце представляет рудиментарную жаберную щель между челюстной и подъязычной дугами, но служит для приема дыхательной воды, когда рот занят пищей. У скатов жабры и рот находятся на брюшной стороне их сплющенного тела, а брызгальце — на верхней. Когда скат лежит на дне, а это его обычное положение, дыхательная вода поступает именно через брызгальце,

так как через рот втягивалась бы муть, и жабры засорялись бы.

Строение жаберного аппарата у рыб находится в тесной связи с условиями их существования (обеспеченностью кислородом) и подвижностью. Рыбы быстроплавающие, живущие в насыщенной кислородом воде, имеют редуцированный, с меньшей дыхательной поверхностью жаберный аппарат, по сравнению с рыбами малоподвижными, испытывающими недостаток кислорода. При детальном изучении жабр камбалы и более подвижной ставриды оказалось, что при примерно одинаковом размере тела у камбалы дыхательная поверхность жабр составляет около 50000 мм^2 , а у ставриды лишь 21000 мм^2 .

Легкие. У многоперообразных (Polypteriformes) и двоякодышащих (Dipnoistomorphs) вместо дорзального плавательного пузыря имеются парные вентральные воздухоносные мешки, функционирующие как легкие (у рогозуба легкие непарные). Эмбриональное развитие показывает, что дорзальный плавательный пузырь и легкие развиваются из энтодермических зачатков задних рудиментарных жаберных мешков.

Легочного дыхания у рыб совершенно недостаточно для нормальной жизнедеятельности. Оно играет лишь аварийную роль, для поддержания жизни рыбы в крайне замедленном темпе, в состоянии оцепенения при пересыхании водоема. Протоптерус, например, зарывается в глубокие норы на дне, где и остается до нового паводка. Так он может просуществовать больше года.

У первичных наземных позвоночных они имели вид простых тонкостенных мешков. Такое состояние имеют легкие хвостатых амфибий. У высших амфибий, рептилий и птиц постепенно намечается обособление внутренних перегородок. В результате внутри легкого обособляется особая сеть воздухоносных каналов - бронхов. У птиц как приспособление к полету развивается сложная сеть воздушных мешков. Млекопитающие имеют легкое самого сложного строения; сложная сеть бронхов оканчивается микроскопическими легочными пузырьками - альвеолами.

Для всех наземных позвоночных характерно образование внутренних ноздрей - хоан и поступление воздуха через ноздри в глотку, затем в трахею и бронхи. Брызгальце преобразуется в среднее ухо.

С дыхательной частью кишечной трубки связаны важные железы внутренней секреции:

1) щитовидная железа (glandula thyreoidea), развивающаяся как мешковидное выпячивание на брюшной стороне глотки на месте эндостия (ланцетник);

2) зобная железа (gl. thymus), зачатки которой развиваются путем отщипывания первично нескольких парных зачатков на спинной части жаберных мешков.

Добавочные органы дыхания. В качестве добавочных органов дыхания у отдельных групп рыб функционирует кожа, наружные жабры, различные наджаберные органы, плавательный пузырь, специализированные участки кишечной трубки и т.д. У личинок некоторых рыб (осетровые, многоперы, двоякодышащие, кистеперые) и земноводных, кроме внутренних, имеются

наружные жабры. Они сидят на жаберных дугах снаружи и по строению и кровоснабжению принципиально не отличаются от внутренних жаберных лепестков. Наружные жабры «выручают» рыб, когда механизм дыхания внутренних жабр нарушается при заглатывании крупной добычи.

Многим рыбам свойственно кожное дыхание. У вьюна кожное дыхание преобладает над жаберным: кожа способна отдавать до 92 % выделяемой углекислоты (жабры 48 %) и поглощать (в норме) 63 % кислорода, а при выключении жабр – до 85 %. У очень многих личинок и эмбрионов рыб, до того как у них разовьются дефинитивные жабры в качестве органа усвоения кислорода из воды, функционируют кровеносные сосуды желточного мешка и плавниковой складки. Кожное дыхание наибольшего развития достигает у земноводных. При зимовке в воде кожное дыхание служит единственным способом газообмена; при этом в венозных сосудах от кожи течет артериальная кровь.

Почти все рыбы (не имеющие воздушных органов дыхания) при недостатке кислорода в воде поднимаются к поверхности и, чмокая ртом, «заглатывают» воздух. Настоящего заглатывания здесь не происходит, пузырьки воздуха, захваченные рыбой, не идут дальше ротовой полости, где растворяются и обогащают кислородом воду во рту и жаберной полости.

Некоторые рыбы (анабас, змееголов, клариас) имеют различного типа наджаберные органы, выполняющие основную или вспомогательную функцию при дыхании. Кислород из заглатываемого атмосферного воздуха поглощается стенками наджаберного органа или расположенными ниже жабрами. Кишечное дыхание наблюдается у вьюна и ряда южноамериканских сомов. В некоторых местах кишечника или желудка переваривающая функция выпадает и здесь имеет место только дыхательная функция.

В зародышевом периоде у высших позвоночных (амниот) основным органом дыхания является зародышевый мочевой пузырь - аллантоис. С момента вылупления (рождения) функция дыхания переходит к легким.

Особенности дыхательной системы птиц. Гортань птиц (*larynx*) существенно не отличается от гортани рептилий. Голосовых связок в ней также нет. Голосовой аппарат у птиц, в отличие от всех прочих обладающих голосом животных, находится в месте разветвления трахеи на бронхи. Здесь образуется сложная нижняя гортань (*syrix*). Голосовыми связками служат перепончатые стенки бронхов между раздавшимися хрящевыми или костными кольцами. Они вдаются в просвет гортани складками и, напрягаясь, вибрируют от проходящего выдыхаемого воздуха. Кроме того, на месте самого расхождения бронхов внутри, на так называемом козелке, образуется еще голосовая перепонка.

Управление голосовыми связками осуществляется особой довольно сложной мускулатурой нижней гортани. Строение нижней гортани у разных птиц бывает очень различным. У некоторых уток, например, здесь образуется большой асимметричный пузырь-резонатор. Различна сложность мускулатуры и строения самих голосовых перепонки (связок).

Легкие птиц, в отличие от легких рептилий, полностью расчленены на бронхи и легочные пузырьки-альвеолы и имеют притом своеобразное строение. Бронхи ветвятся очень сложно, главные их ветви выходят из легких в нескольких местах, оканчиваются обширными легочными воздушными мешками: парой шейных с подмышечными, непарным межключичным, двумя-тремя парами грудных и парой брюшных. Мешки располагаются в полости тела и под кожей, а также дают ответвления в некоторые трубчатые кости (в зависимости от степени заполнения полостей костным мозгом), а также и в некоторые губчатые кости.

Между ветвями бронхов имеется множество соединительных трубок-парабронхов, на которых сидят бесчисленные ветвистые легочные альвеолы, обвитые легочными капиллярными кровеносными сосудами.

Благодаря такой расчлененности, дыхательная поверхность легких птиц больше, чем у других животных, что соответствует повышенной потребности в кислороде при работе мощного летательного аппарата. Так, у человека дыхательная поверхность легких равна 13 см^2 на 1 кг живого веса, у голубя — 173 см^2 , а у колибри — до 666 см^2 .

В полете грудная клетка совершает дыхательные движения: расширяется — вдох, сжимается — выдох. При работе крыльев, в лад их подниманию и опусканию, происходит также расширение и сжатие полости тела. Расширение полости передается не столько самим легким, которые плотно притянуты к спинной части полости, сколько воздушным мешкам, которые собственно и набирают дыхательный воздух при расширении, и продувают его через легкие при сжатии. Понятие «вдох» и «выдох» здесь приобретает несколько иное содержание, чем в случае рептилий и млекопитающих.

При поднимании крыльев расширяется грудная клетка и полость тела и осуществляется 1-я фаза вдоха: воздух, проходя по бронхам сквозь легкие, заполняет задние воздушные мешки. Затем (2-я фаза вдоха) воздух при сжатии задних мешков продувается под давлением сквозь всю систему парабронхов и легочных альвеол, где осуществляется процесс дыхания в физиологическом смысле, т.е. газообмен. Отсюда воздух, обогащенный углекислым газом, отсасывается расширяющимися передними воздушными мешками (1-я фаза выдоха) и, при очередном сжатии, отработанный воздух выходит в трахею и наружу (2-я фаза выдоха). Работа задних и передних мешков происходит попеременно. Мешки тонкостенные, специальной дыхательной сети кровеносных сосудов не имеют и в газообмене не участвуют.

В покое акт дыхания у птиц совершается обычным для наземных позвоночных способом: путем сужения и расширения грудной клетки, что достигается активным подтягиванием грудины к позвоночнику (вспомните строение ребер у птиц!) и последующим опусканием ее при расслаблении мышц. При ходьбе вентиляции легких способствует периодическое давление бедер на брюшную стенку и, следовательно, на задние воздушные мешки.

Следует иметь в виду и побочные функции воздушных мешков, из которых главные:

1) устранение перегрева внутренних органов и мускулатуры при усиленной работе летательного аппарата, что достигается постоянной вентиляцией воздушных мешков);

2) предохранение внутренних органов от сотрясения и толчков при беге, полете, посадке и т.д. (воздушные мешки отделены от внутренних органов в полости тела системой пленчатых перегородок-диафрагм и образуют упругие прокладки между органами);

3) уменьшение удельного веса и повышение плавучести водоплавающих птиц.

ЗНАЧЕНИЕ ПОЗВОНОЧНЫХ КАК КОМПОНЕНТА ЭКОСИСТЕМ

В современной фауне тип хордовые занимает всего около 3 % общего числа видов животных (15 классов из 70). Но в биосфере хордовые животные представляют одну из наиболее влиятельных групп организмов. Особенно существенна роль высших хордовых—позвоночных животных, которые в биоценозах моря и суши обычно занимают завершающие звенья в цепях питания. Будучи конечными потребителями растений и низших животных (консументами 1 и 2 порядка), вместе с членистоногими и немногими моллюсками (головоногими) они оказывают существенное влияние не только на численность и ее изменения, но и на эволюцию партнеров по сообществам - растений и животных. Так, причудливая форма, окраска и запахи цветов, вкусовые качества плодов и защитные приспособления (шипы и др.) исторически могли возникнуть под воздействием позвоночных, насекомых и некоторых других беспозвоночных.

Непосредственными потребителями первичной продукции являются растительноядные животные (фитофаги). Многие из них имеют различные приспособления для измельчения и перетирания пищи. Это зубная система грызущего и перетирающего типа у различных растительноядных млекопитающих, мускульный желудок птиц, особенно зерноядных, и т.п. У растительноядных карповых рыб над глоточными зубами, на нижней поверхности мозгового черепа имеется «жерновок» с ороговевшей поверхностью. Сочетание этих структур позволяет перемалывать твердую пищу. Переработка клетчатки особенно специализирована у жвачных копытных, имеющих сложный желудок, в котором проглоченный корм подвергается воздействию ферментов симбиотических бактерий.

Всех консументов 2 порядка обычно рассматривают как хищников, т.е. животных с плотоядным типом питания. Их специфические черты практически не зависят от того, является ли жертва фитофагом или зоофагом.

Земноводные занимают заметное место в биоценозах, в цепях питания. Лягушки и жабы уничтожают много беспозвоночных животных, в том числе вредителей сельского и лесного хозяйства, членистоногих, моллюсков. Водные виды поедают личинок насекомых и животных, вредных человеку и распространяющих болезни. Так, тритоны уничтожают личинок комаров, в том

числе и тех видов, которые передают малярию. Польза амфибий, особенно жаб, усиливается тем, что они часто активны ночью, когда спит большинство насекомоядных птиц.

Пресмыкающиеся нашей фауны заслуживают самого бережного отношения. Ящерицы и змеи уничтожают насекомых и мелких грызунов - вредителей сельского и лесного хозяйства. Например, прыткая ящерица в средней полосе европейской части России поедает насекомых-вредителей чаще, чем обыкновенная овсянка и пеночка-весничка, и лишь немного реже, чем садовая славка.

Особо существенное значение птицы имеют для полеводства, огородничества, птицеводства и лесоводства, где их роль в основном сводится к массовому уничтожению вредных для сельского и лесного хозяйства беспозвоночных.

Сложно хозяйственное значение кедровки. Она поедает огромное количество кедровых орешков, являющихся предметом промышленного сбора во многих местах Сибири. Наряду с этим кедровка, устраивая запасы орешков в почве или подо мхом, служит наиболее действенным фактором расселения кедра. Возобновление кедра на гарях почти всегда связано с указанной стороной деятельности кедровки. Расселение растений осуществляют и другие виды птиц. Сойки разносят преимущественно желуди дуба, которые они закапывают (как пищевой запас) в землю. Многие птицы (дрозды, свиристели, сороки, славки, тетерева, рябчики и др.) имеют решающее значение для расселения таких растений, как рябина, бересклет, терн, малина, ежевика, черника и брусника.

Существенную пользу птицы приносят сельскому хозяйству истреблением мелких грызунов. Многие дневные хищные птицы и совы питаются преимущественно этими зверьками, уничтожая их в огромном количестве. В годы, бедные грызунами, эти птицы переключаются на другой корм (насекомых, рептилий, птиц), но при обилии грызунов, когда последние представляют особую опасность для сельского хозяйства, они питаются только ими. В «мышинные» годы мелких грызунов ловят не только хищные птицы, но и вороны, грачи, сойки, чайки, цапли и др.

Птицы истребляют в первую очередь наиболее подвижных, т.е. наиболее опасных особей грызунов и насекомых-вредителей. Исследования, проведенные в последние десятилетия, показали, что в связи с кормовой специализацией наибольший эффект при использовании насекомоядных птиц для борьбы с вредителями дает формирование комплекса из разнообразных, специально привлеченных человеком, видов.

Обсуждая вопрос о практическом значении птиц, нельзя забывать, что некоторые виды в определенных географических и организационно-хозяйственных условиях могут причинять вред. Так, местами на юге Казахстана полевой и испанский воробьи вредят зерновым и масличным посевам. Колонии этих птиц насчитывают по много тысяч гнезд.

Вредными для хозяйства человека у нас в стране считаются лишь грызуны-синантропы: крысы и домовая мышь. Крысы помимо общеизвестного вреда,

закключающегося в уничтожении и порче съестных продуктов в домах и на складах, совершенно нетерпимы на птицефермах и свинофермах, где они уничтожают яйца, домашнюю птицу, новорожденных поросят и нападают даже на взрослых свиней. Кроме того, крысы распространяют эктопаразитов, могущих хранить и передавать такие опасные инфекции, как чума. Домовые мыши также не только уничтожают съестные продукты, но и служат распространителями передатчиков таких заболеваний, как чума и туляремия.

Во многих районах некоторый вред сельскому хозяйству наносят такие массовые грызуны, как обыкновенная (*Microtus arvalis*) и общественная (*M. socialis*) полевки и суслики, среди них надо особенно отметить малого суслика (*Citellus pygmaeus*).

Среди хищных зверей нашей фауны нет абсолютно вредных видов. Даже волк, ущерб от которого наиболее ощутим, не подлежит повсеместному уничтожению. В районах, где нет интенсивного скотоводства и дичеразведения, волки приносят даже пользу тем, что охотятся на неполноценных особей диких животных.

Еще более дифференцирование и скрупулезно должен решаться вопрос об отношении к лисице и другим хищным зверям. Во-первых, лисица – ценный пушной зверь, занимающий одно из первых мест в заготовке мехов. Однако в районах интенсивного дичеразведения и близ птицеферм ее присутствие явно нежелательно.

Вместе с тем следует учесть очень большую роль лисицы и многих других хищных зверей в истреблении значительного количества потенциально вредных животных. Кормовой рацион хорьков, горноста, ласки состоит почти исключительно из мышевидных грызунов.

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

Среди одомашненных видов они составляют 80 %. Среди них есть животные, используемые для получения продуктов питания, кожи, шерсти, для транспортных, сторожевых, спортивных и других целей. Позвоночные представляют огромный природный резерв для выведения новых хозяйственно полезных пород домашних животных. На наших глазах происходит одомашнивание лисицы, песца, норки, оленей-маралов, лосей, страусов и др.

Промысел рыб, диких птиц и млекопитающих дает значительную долю белка и животного сырья. В настоящее время человечество получает до 40 % животных белков только за счет рыб. Морской промысел дает свыше 80 % добываемой рыбы, промысел на пресных водоемах – не более 14 %, а проходные рыбы – около 5 % улова.

Многие виды позвоночных - вредители, нападающие на домашних животных, повреждающие посевы сельскохозяйственных и лесных культур, вредящие продовольственным запасам и т.п. Некоторые птицы и млекопитающие хранят в природных условиях и передают человеку опасные заболевания: чуму, туляремию, энцефалиты, лептоспирозы, лейшманиозы, спирахитозы и т.д.

Другие виды животных приносят пользу, ограничивая численность вредителей и хранителей инфекций; они способствуют повышению устойчивости природных и искусственных биоценозов.

ПРОБЛЕМЫ АККЛИМАТИЗАЦИИ И ИНТРОДУКЦИИ ЖИВОТНЫХ

Одно из прямых воздействий человека на животный мир выражается в образовании искусственных ареалов путем случайного, неумышленного или, наоборот, планомерного завоза животных в новые районы.

Зачастую синонимом *акклиматизации* неправильно считают *интродукцию*. Интродукция - это ввод, выпуск нового вида на новую территорию. Она дает начало процессу акклиматизации.

Акклиматизация - комплекс мероприятий по вселению вида в новые места обитания, проводимый в целях обогащения естественных или искусственных сообществ полезными для человека организмами.

Интродукция - преднамеренный или случайный перенос особей какого-либо вида животных (или растений) за пределы его ареала. Другими словами, это успешное внедрение (благодаря сознательной или бессознательной деятельности человека) какого-то чуждого вида в местные природные комплексы. Эти новые, вселенные на новые места обитания виды являются *интродуцентами*.

Успешная, как случайная, так и планомерная интродукция широко известна для самых разных групп животных и растений.

Случайный завоз возможен с морским и сухопутным транспортом. К днищам кораблей прикрепляется и разносится масса морских животных. Очевидно, таким образом, в Черном море появился гребневик, новый вид усоногих раков - американский морской жёлудь и брюхоногий моллюск рапана. Из дальневосточных вод в Балтику попал китайский мохнатый краб.

Используя транспортные средства, переселяются сухопутные животные - спутники человека: комары, москиты, тараканы, синантропные грызуны - крысы, мыши и др. С посадочным материалом, неумышленно, были развезены по свету многие насекомые вредители.

Особенно большое значение приобретает сознательный завоз животных в различные страны. Теперь уже трудно перечислить акклиматизированные виды зверей, птиц, рыб, моллюсков, ракообразных и насекомых. Искусственное расселение проводилось для обогащения местной фауны новыми видами в самых различных целях: для увеличения промысловых ресурсов (объекты расселения: копытные и пушные звери, пернатая дичь, рыба), для борьбы с

вредителями сельского хозяйства (мелкие куньи, мангусты, хищные насекомые), для повышения эстетической ценности ландшафтов (певчие птицы) и т. д.

Из беспозвоночных очень интенсивно завозили насекомых с целью борьбы с вредителями и сорняками. Так, в Канаду с 1910 по 1955 г. для борьбы с 68 видами вредных насекомых было переселено около 1 млрд. особей хищных и паразитических насекомых, относящихся к 220 видам.

Благодаря завозу ценных видов рыб, ракообразных и моллюсков обогащается морская и пресноводная фауна. К примеру, в Европу завезли американскую радужную форель, а в реки Северной Америки - европейскую форель. Черноморская кефаль переселена в Каспийское море вместе со своими кормовыми объектами - червями и моллюсками. Дальневосточные лососи успешно прижились в Атлантике у берегов Европы, в Баренцевом море - камчатский краб.

Из Южной Америки в Европу завезли несколько видов млекопитающих. Сейчас они стали обычными видами во многих местах Средней Европы, у нас и в некоторых республиках Средней Азии. Причем американская норка почти полностью вытеснила нашу - европейскую. И это яркий пример одной из важных проблем переселения видов. Ведь интродукция не всегда имеет выгодные для человека последствия. Часто ее результаты бывают отрицательны, а ущерб, причиняемый экономике и животному миру, весьма ощутим. Так, к примеру, проникновение озерной формы морской миноги из р. Св. Лаврентия и оз. Онтарио (Северная Америка) по каналу в оз. Эри, Гурон, Мичиган и Верхнее причинило большой ущерб рыболовству, снизив уловы лососевых рыб в 300-340 раз. В Австралии прекрасно прижился дикий европейский кролик, но стал вредить фермерским хозяйствам и затраты на борьбу с ним измеряются огромными суммами.

К сожалению, переселение животных не всегда проводилось с учетом их экологии. Это нередко оканчивалось вытеснением местных видов пришельцами, особенно на островах. Сильно пострадали оригинальные фауны Новой Зеландии, Австралии, островов Карибского моря, где более конкурентоспособные обитатели Европы и Северной Америки вытеснили примитивных аборигенов, имевших сходные экологические ниши.

Известны особенно многочисленные случаи отрицательного воздействия на фауну пресмыкающихся случайно или преднамеренно вселенных в биоценозы диких и синантропных видов млекопитающих. На главных о-вах Новой Зеландии одичавшими собаками, крысами и свиньями была полностью истреблена гаттерия, к счастью, еще сохранившаяся до наших дней на соседних мелких островах.

От завезенных видов сильно пострадала уникальная герпетофауна Галапагосских о-вов. Размножившиеся крысы, одичавшие собаки, кошки и свиньи длительное время уничтожали здесь откладываемые яйца и редкий молодняк нескольких подвидов слоновой черепахи. Острую пищевую конкуренцию черепахам на островах составляют одичавшие козы, ослы и лошади, объедающие растительность. От кошек и крыс страдают обитающие

здесь немногочисленные эндемичные виды ящериц и змей, в том числе наземные игуаны конолофы.

От конкуренции с одичавшими козами, полностью объедающими листву с нижних веток деревьев и кустарников, страдают гигантские черепахи на Сейшельских о-вах в Индийском океане. Одичавшие и синантропные млекопитающие в значительной степени повинны, видимо, в исчезновении их на о-вах Маврикий, Родригес, Раунд и др. Домашние и одичавшие собаки регулярно выкапывают и поедают яйца морских черепах на многих тропических побережьях Старого и Нового Света.

Считается, что из 74 уязвимых видов пресмыкающихся и 34 видов земноводных, включенных в Международную красную книгу, 13 видов (17 %) пресмыкающихся и 5 видов (14 %) земноводных испытывают отрицательное влияние различных вселенных животных. Вселенные млекопитающие в той или иной степени причастны к исчезновению 15 из 30 видов земноводных и пресмыкающихся, вымерших с 1600 г. до наших дней. Только в редких случаях вселение новых крупных млекопитающих может пойти на пользу местным пресмыкающимся. Так, на о-ве Комодо, в Индонезии, одичавшие буйволы и лошади заметно расширили кормовую базу обитающих здесь эндемичных комодосских варанов.

В большинстве стран акклиматизация животных, как метод перестройки фауны, не применялась. Факты намеренной интродукции животных в западных странах относятся, как правило, к далекому прошлому, к временам колонизации европейцами материков Северной и Южной Америки, Австралии и Океании. Тем не менее, в глобальном масштабе в процесс искусственного перемещения с материка на материк было вовлечено большое количество видов животных.

Один из наиболее ярких примеров массовой интродукции представляют о-ва Новой Зеландии, где в настоящее время, почти половину фауны составляют интродуцированные виды. Здесь прижились десятки новых видов птиц и млекопитающих, завезенных из Европы, Азии, Австралии, Америки и Полинезии. Острова, изначально не имевшие ни одного вида млекопитающих, получили их в большом количестве. Согласно данным некоторых исследователей, всего было переселено 150 видов зверей из 9 отрядов, главным образом парнокопытных (49 видов), грызунов (36 видов) и хищных (34 вида). А всего было завезено более 600 новых видов интродуцентов с разных частей света.

Большое число видов животных интродуцировано в Евразию - около 60, из них успешно акклиматизировался 41. В Северной Америке из 30 завезенных видов успешно акклиматизировались 11, в Австралии - из 17 - 8. Очень большой объем акклиматизационных мероприятий, начиная с конца 20-х - начала 30-х годов 20 столетия, был проведен в Советском Союзе. В разных регионах успешно были акклиматизированы, завезенные из Америки, ондатра, нутрия, енот-полоскун, американская норка. В Европейскую часть страны были завезены с Дальнего Востока енотовидная собака, пятнистый олень, обыкновенный фазан.

Большое внимание уделялось искусственному расселению ценных пушных зверей, запасы которых резко снизились к началу 20 века.

К числу таких животных относится, прежде всего, речной бобр. Начиная с 1930 г., в течение двух десятилетий бобры были завезены почти в 50 областей и республик Советского Союза. Одним из центров их расселения был Воронежский биосферный заповедник, из которого за эти годы было вывезено свыше тысячи бобров. В настоящее время, благодаря активному расселению, бобры вновь появились в 11 государствах Европы и Азии.

С 1927 г. началось искусственное восстановление соболя расселением его во многих районах Сибири, Забайкалья и Дальнего Востока. К концу 40-х годов в различных местностях Союза расселили свыше 4000 соболей.

С 1929 г. проводились работы по искусственному расселению выхухоли. За 12 лет было выпущено около 4 тыс. зверьков, в том числе за пределами бывшей области естественного распространения.

Обыкновенная белка была расселена в Казахстане, на Кавказе и в Крыму. Однако завоз белок в Крым - мера, экономически мало эффективная, поскольку ухудшились качества их меха, да к тому же эти зверьки стали вредить лесному и сельскому хозяйству. Белка выпускалась также местами в Новосибирской области, на Алтае, в Красноярском крае, но результаты расселения там не очень ощутимы.

Алтайский сурок во второй половине тридцатых годов был искусственно расселен в Дагестанской АССР.

Песчаный, или желтый суслик обитатель полупустынных и пустынных областей Нижнего Поволжья, Казахстана и Средней Азии, завезен в Карагандинскую область и на о-в Барса-Кельмес в Аральском море.

В 30-е годы 20 столетия был искусственно заселен в ряд краев и областей Сибири заяц-русак, ранее здесь не обитавший.

Одним из последних видов интродуцентов в бывшем Советском Союзе является камчатский краб, которого в 60-е годы специально завезли с Дальнего Востока в Баренцево море. В настоящее время поголовье крабов достигло высокой численности и, вероятно, скоро начнется его массовый промысловый вылов.

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О СИСТЕМАТИКЕ И ФИЛОГЕНИИ АМФИБИЙ

Земноводные, или амфибии, - первые наземные позвоночные, еще сохранившие значительные связи с водной средой. У большинства видов яйца (икра) лишены плотных оболочек и могут развиваться только в воде. Вылупившиеся из яиц личинки ведут водный образ жизни и лишь затем совершают метаморфоз (превращение), во время которого формируются особенности взрослых, ведущих наземный образ жизни.

Для взрослых земноводных характерны парные конечности с шарнирными суставами. Череп двумя затылочными мышцами подвижно сочленяется с

шейным позвонком. Небно-квадратный хрящ срастается с мозговой коробкой (аутостиличный череп), а верхний элемент подъязычной дуги - подвесок - превращается в косточку среднего уха - стремечко. Тазовый пояс причленяется к поперечным отросткам крестцового позвонка. Формируются два круга кровообращения, полностью не разобщенные: в сердце два предсердия, но один желудочек. Глаза имеют подвижные веки. Органы боковой линии у взрослых обычно исчезают. Средний уровень метаболизма амфибий выше уровня рыб. Наряду с этим земноводные сохранили и признаки водных позвоночных. У них проницаемая для воды и газов голая кожа, имеющая большое количество слизистых желез. Органами выделения служат туловищные (мезонефрические) почки и кожа. Температура тела зависит от температуры окружающей среды и лишь слегка превышает последнюю (пойкилотермия).

Интенсивная адаптивная радиация амфибий имела место в каменноугольном и отчасти в пермском периодах. Первые земноводные - ихтиостегиды, обособились в верхнем девоне от пресноводных кистеперых рыб. Они дали начало двум подклассам земноводных - тонкопозвонковых и дугопозвонковых, господствовавших в наземной фауне каменноугольного периода. Палеозойских земноводных, независимо от их таксономической принадлежности, обычно называют стегоцефалами, или панцирноголовыми. Они имели слабые парные конечности и сплошной панцирь из покровных (кожных) костей, покрывавших черепную коробку, а у некоторых и брюхо.

Палеозойские дугопозвонковые земноводные (подкл. *Apsidospondyli*) объединяются в надотряд Лабиринтодонтов (*Labyrinthodontia*), названных так за сложную складчатость эмалевых складок-лабиринтов на зубах. В надотряд лабиринтодонтов включают четыре отряда. В конце девона от одного из них - от отряда Ихтиостегид, получили свое начало многие группы земноводных. Вторым отряд - Рахитомовые (*Rhachitomi*) и обособившийся от него в карбоне отряд Стереоспондилейных (*Stereospondyli*) амфибий были представлены видами разного размера. Самые крупные достигали 5 м длины, жили по берегам крупных рек и озер, добычу подкарауливали на мелководье.

Видимо, от каких-то рахитомовых произошли прыгающие бесхвостые земноводные - надотряд *Salientia*. В отложениях нижнего триаса обнаружены остатки примитивных бесхвостых длиной около 10 см, объединяемых в отряд *Proanura*. Встречающиеся со средней юры виды, относят уже к отряду бесхвостые - *Anura*, включая в него и всех современных бесхвостых земноводных.

Видимо, в конце девона - начале карбона от каких-то ихтиостегид или примитивных рахитомовых сформировался отряд Антракозавры (*Anthracosauria*) - довольно крупные рыбающие хищники. В середине карбона от них отделились Сеймуриаморфы (*Seymouriamorpha*), обладавшие конечностями, сходными с рептилиями. Несмотря на сходство с пресмыкающимися, многие зоологи относят их все же к классу земноводных, выделяя в качестве подкласса батрахозавров (*Batrachosauria*).

В конце девона от ихтиостегий обособились тонкопозвонковые земноводные - подкласс *Lepospondyli*. Их делят на три отряда. Два из них -

отряд Нектридия (Nectridia) и отряд Аистопода (Aistopoda) вымерли, не оставив потомков. А отряд Микрозаурия (Microsauria) был представлен мелкими формами (до 50 см), внешне напоминающими современных тритонов и саламандр. От них обособились ныне существующие отряды земноводных: хвостатые (Urodela) и безногие (Apoda).

Система класса земноводных относительно проста.

Класс Земноводные, или Амфибии, - Amphibia

I. Подкласс Дугопозвонковые - Apsidospondyli

+ **Надотряд** Лабиринтодонты - Labyrinthodontia

+ Отряд Ихтиостегалии - Ichthyostegalia

+ Отряд Рахитомовые - Rhachitomi

+ Отряд Стереоспондилы - Stereospondyli

+ Отряд Антракозавры - Anthracosauria

Надотряд Прыгающие - Salientia

+ Отряд Прimitивные бесхвостые - Proanura

Отряд Бесхвостые - Anura (Ecaudata)

II. Подкласс Тонкопозвонковые - Lepospondyli

+ Отряд Нектридия - Nectridia

+ Отряд Аистопода - Aistopoda

+ Отряд Микрозаурия - Microsauria

Отряд Хвостатые - Urodela (Caudata)

Отряд Безногие - Apoda

Примечание: + - помечены вымершие группы, современные отряды - подчеркнуты.

Земноводные - самый малочисленный класс современных позвоночных: в трех отрядах имеется около 2 500 видов.

Отряд Бесхвостые - Anura, или Ecaudata

Объединяет около 2 100 видов. Имеют однотипное строение: широкая голова незаметно переходит в короткое, слегка уплощенное туловище; хвоста нет; задние конечности в 2-3 раза длиннее передних. На суше передвигаются прыжками. Отряд разделяют на 10 семейств: хвостатых лягушек, круглоязычных, пиповых, чесночниц, жаб, квакш, короткоголовых, настоящих лягушек, веслоногих лягушек, узкоротых.

Отряд Хвостатые - Urodela, или Caudata

Объединяет около 280 ныне живущих видов. Голова незаметно переходит в удлиненное туловище; всегда есть хвост. Передние и задние конечности примерно одинаковой величины; у части видов конечности развиты слабо, а у сирен задняя пара редуцируется. Многие водные ползают или плавают, змееобразно изгибая тело и хвост. Большинство в северном полушарии. В отряде 8 семейств: скрытожаберники, углозубы, амбистомовые, сиреновые, протеи, настоящие саламандры, безлегочные

саламандры, амфиумы.

Отряд Безногие – Apoda

Включает единственное семейство червяг, объединяющее около 60 видов, внешне напоминающих крупных червей или змей (длина 30-120 см). Большинство из них ведет подземный образ жизни, питаясь беспозвоночными, обитателями почвы.

ПРИМИТИВНЫЕ И ЭВОЛЮЦИОННО ПРОДВИНУТЫЕ ГРУППЫ РЕПТИЛИЙ, ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ИХ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПО КОНТИНЕНТАМ. ПОНЯТИЕ ОБ ЭНДЕМИЧНЫХ ВИДАХ, ПРИМЕРЫ ЭНДЕМИКОВ

Пресмыкающиеся, или рептилии (Reptilia, от «reptare» - ползать на брюхе), произошли от примитивных земноводных - стегоцефалов. Их эволюция была вторым шагом позвоночных на суше, шагом, приведшем к освоению сухих стадий. Последнее сделалось возможным благодаря сильному развитию рогового слоя кожи, что обусловило почти полное исчезновение кожных желез и кожного дыхания. Переход к наземному образу жизни привел к развитию плотных яйцевых оболочек, а также особых зародышевых образований - амниона, серозы, аллантоиса. Подобная перестройка организации позволила пресмыкающимся занять практически все сухие станции вплоть до самых засушливых пустынь, а вторичноводные заселили также и пресные водоемы (крокодилы, змеи, ящерицы), моря и океаны (морские черепахи и змеи). Однако пресмыкающиеся по поверхности нашей планеты распространены неравномерно. Это объясняется их непостоянной температурой тела, зависящей от температуры окружающей среды. Поэтому большинство видов обитают в тропиках и субтропиках. Многие виды пресмыкающихся имеют очень ограниченную площадь своего распространения. Чаще всего это виды *эндемики*. Эндемик - местный вид, обитающий только в данном регионе и не живущий в других местах. Причем в данном случае совершенно не важно населяет ли этот вид целый континент, зоогеографическую область или небольшой остров. Особенно много эндемичных видов пресмыкающихся на удаленных морских островах. Примером их можно назвать варанов острова Комодо, слоновых черепах с Галапагосских островов, гигантских черепах с Сейшельских островов. Эндемичны многие виды крокодилов: австралийский, филиппинский, новогвинейский, кубинский, сиамский и др.

Основные отличия современных пресмыкающихся от земноводных - сухая кожа и отсутствие водной личинки. Более подробно строение пресмыкающихся можно характеризовать следующими признаками:

- 1) череп сочленяется с позвоночником одним затылочным мыщелком;
- 2) нижняя челюсть образована несколькими костями;
- 3) имеется слуховая

косточка; 4) конечности наземного, пятипалого типа, но могут превращаться в лапы или редуцироваться; 5) имеется истинная грудина; 6) кожа почти лишена желез и покрыта чешуей или щитками; 7) температура тела переменная (пойкилотермия); 8) эритроциты имеют ядра и овальные; 9) сердце из 2 предсердий и одного желудочка, не вполне разделенного на две части; 10) дуги аорты две; 11) дыхание легочное; 12) почки метанефрические; 13) оплодотворение внутреннее; 14) в онтогенезе формируется амнион и аллантоис.

Выделяются три типа строения черепа, лежащие в основе систематики амниот. У примитивных форм сохраняется тип, характерный для палеозойских амфибий, со сплошной крышей черепа. Такое строение, называемое *анапсидным*, сохраняется у черепах. Для зверообразных рептилий и их потомков, млекопитающих, характерно присутствие одного височного отверстия в нижней части щеки. Такое строение называется *синанпсидным*. У всех прочих амниот, включая птиц и всех современных пресмыкающихся, кроме черепах, *дианпсидный* череп с двумя парами височных отверстий или его модификация. Наблюдаются случаи слияния ямок и их исчезновения. Строение височной области черепа послужило основой для классификации пресмыкающихся.

Для систематики имеет также значение характер крепления зубов. Наиболее совершенные и прочные - текодонтные, располагающиеся в лунках. Прирастающие к вершине челюсти - акродонтные, менее прочны, а прирастающие к боку челюсти - плевродонтные - самые не прочные и считаются наиболее примитивными.

Современных представителей класса пресмыкающихся делят на 3 подкласса. Подкласс Анапсиды (Anapsida) с одним отрядом - Черепах (Testudines), подкласс Чешуйчатые (Lepidosauria) с отрядами: Клювоголовые (Rhynchocephalia) и Чешуйчатые (Squamata) и подкласс Архозавры (Archosauria) с одним отрядом - Крокодилов (Crocodylia).

Подкласс Анапсиды (Anapsida) **Отряд - Черепахи (Testudines)**

Черепахи - очень древняя группа, сильно отличающаяся от всех пресмыкающихся. Основная особенность строения - панцирь, служащий для пассивной защиты. Возник он в связи с наземным и роющим образом жизни. Вероятно, благодаря именно ему черепахи просуществовали порядка 180 - 200 млн. лет, почти не изменяясь.

Панцирь сверху прикрыт роговыми пластинами, состоит из спинного (сагарах) и брюшного (plastron) щитов, костная основа которых образована сросшимися: позвонками, ребрами, грудиной, коракоидом, ключицами и кожными костями. Из-за развития панциря большая часть позвоночника стала неподвижна и произошла редукция многих туловищных мускулов. Стало невозможно дыхание реберного типа. Поэтому у большинства черепах

заполнение легких воздухом происходит благодаря колебаниям подъязычного аппарата. Дыханию помогают также движения ног и шеи. У черепах нет зубов, поэтому пищу они откусывают острыми краями челюстей, покрытых роговыми чехлами. Наземные виды растительноядные, а водные поедают различных животных. Яйца откладывают на суше в грунт.

В отряде примерно 230 современных видов, объединяемых в 5 подотрядов: скрытошейных, бокошейных, морских, бесщитковых и мягкокожистых черепах.

Подкласс Чешуйчатые (Lepidosauria) Отряд Клювоголовые (Rhynchocephalia)

В древнем отряде Клювоголовых сохранился единственный, внешне похожий на ящериц, современный вид - гаттерия, или таутара (*Sphenodon punctatus*). У нее сохранились многие примитивные признаки предков. Она имеет типичный диапсидный череп. Барабанной перепонки и обособленной барабанной полости у нее нет. На верхней стороне головы расположен теменной глаз. Верхняя челюсть, нёбо и крыша черепа подвижны относительно мозговой коробки. Это явление носит название кинетизма черепа. Зубы акродонтные. Позвонки примитивные амфицельные (двояковогнутые). Утраченный хвост регенерирует. Помимо обычных ребер имеются еще брюшные ребра. В сердце функционирует венозный синус (имеется только у рыб и земноводных). Самцы не имеют копулятивного органа. Все это отличает гаттерию от современных пресмыкающихся. До прихода европейцев гаттерия водилась по всей Новой Зеландии, но в настоящее время, из-за антропогенного влияния, она сохранилась только на мелких островах.

Подотряд Ящерицы (Lacertilia)

Ящерицы (*Sauria*, или *Lacertilia*) - прогрессирующая, самая многочисленная и широко распространенная группа современных пресмыкающихся (свыше 5000 видов). Внешний вид ящериц очень разнообразен. Большинство видов имеет две пары конечностей, однако в ряде случаев сохраняется только передняя или задняя пара ног, или же они отсутствуют вовсе.

У ящериц хорошо развиты плевродонтные или акродонтные зубы. Кожа ящериц покрыта роговой чешуей. Верхний роговой слой чешуи сбрасывается при периодических линьках. Многие способны обламывать хвост, резко сокращая мускулатуру (автотомия). Утраченный хвост позже восстанавливается. Из чувств лучше всего развито зрение. Большое число ящериц имеют так называемый третий, или теменной, глаз.

Ящерицы - чаще наземные животные, встречаются полуводные, а в прошлом были и абсолютно водные. Существуют также лазающие, быстро бегающие и летучие формы. Некоторые роются в земле наподобие червей. Большинство имеют хорошо развитые когти. В некоторых семействах наблюдается возникновение безногих форм.

Большинство ящериц откладывают яйца, покрытые пергаменто-образной оболочкой. Отдельные виды, живущие в холодном климате, яйцеживородны.

Подотряд Змеи (Serpentes)

В процессе эволюции ящериц безногие формы возникали многократно. По сути, змеи представляют собой группу постоянно безногих ящериц, получившую некоторые дополнительные особенности. Это довольно многочисленная (около 3000 видов), прогрессирующая группа современных пресмыкающихся. Змеи имеют длинное, лишенное ног туловище, одетое чешуей, глаза их всегда покрыты прозрачной кожистой оболочкой, у них отсутствует наружное ухо.

Рот змей исключительно растяжим, что позволяет заглатывать целиком добычу, которая значительно толще их тела. В связи с этим, хорошо развитые зубы служат только для укуса, захвата жертвы и проталкивания ее в пищевод. У ядовитых змей имеются еще и бороздчатые или трубчатые зубы, служащие для введения яда в тело жертвы.

У большинства отсутствуют пояса конечностей или сохраняются их небольшие рудименты. Увеличено число позвонков до 140 - 435. Грудины нет, что также облегчает проглатывание крупной добычи. У большинства исчезло левое легкое. Размножаются с откладкой яиц, либо яйцеживорождением.

Подкласс Архозавры (Archosauria)

Отряд Крокодилы (Crocodylia)

Крокодилы древняя немногочисленная группа пресмыкающихся, обладающих рядом прогрессивных признаков. Они занимают высшее место среди всех современных пресмыкающихся. На разных континентах сохранилось 20-25 современных видов. Исходные формы были наземными, а все современные - тесно связаны с водой. Одно из приспособлений к водному образу жизни - формирование хорошо развитого вторичного твердого нёба, позволяющего дышать через ноздри, оставаясь под водой с открытой пастью. Из пресмыкающихся только крокодилы имеют четырехкамерное сердце. Крокодилы, единственные из пресмыкающихся, обладают текодонтными зубами. Череп крокодилов диапсидный, имеет две височные дуги. Общая форма тела крокодилов ящерицеобразная. Тело покрывают крупные роговые щитки. На спине, а у некоторых видов и на брюхе, в коже под роговыми щитками, образуя панцирь, развиваются костные пластины остеодермы, прочно связанные с роговыми щитками.

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О СИСТЕМАТИКЕ И ФИЛОГЕНИИ ПТИЦ

Палеонтологические материалы по птицам очень скудны и отрывочны. Поэтому говорить о предках птиц среди рептилий и о происхождении современных групп птиц приходится преимущественно предположительно, основываясь на морфологических особенностях ныне живущих групп и на отрывочных палеонтологических данных.

По современным представлениям, предками птиц были архозавры (Archosauria) - обширная и очень разнообразная группа рептилий, включавшая различных динозавров, крокодилов, летающих ящеров. Непосредственных предков птиц, видимо, нужно искать среди наиболее древних и примитивных архозавров - текодонтов, или псевдозухий (Thecodontia, или Pseudosuchia), давших начало и остальным архозаврам. Они были похожи на ящериц, вели наземный образ жизни и при необходимости передвигались на задних конечностях. По строению черепа, таза, задних конечностей псевдозухии весьма сходны с птицами. Полагают, что переход к древесному образу жизни и приспособление к прыжкам с ветки на ветку сопровождался разрастанием и усложнением роговых чешуй на боках туловища, по краям конечностей и хвоста, что обеспечивало возможность планирования и удлинения прыжков.

Дальнейшая специализация и отбор привели к развитию оперения крыла, обеспечившего возможность сначала планирующего, а затем активного полета. Оперение всего тела птиц, вероятно, развивалось не столько как приспособление к полету (обтекаемость тела), сколько как приспособление к термоизоляции.

Обособление птиц от пресмыкающихся, видимо, произошло в конце триаса - начале юры (190-170 млн. лет назад). Однако ископаемых остатков птиц этого времени пока не найдено. В настоящее время палеонтологами изучены остатки только двух самых древних известных нам птиц - *Archaeopteryx lithographica* и *Archaeornis simensis*, найденные в Баварии в сланцевых песчаниках (возраст около 150 млн. лет). Судя по внешнему облику и ряду внутренних признаков, несмотря на сходство с пресмыкающимися, многие исследователи считают, что архептерикс и археорнис - древние, примитивные, но все же птицы.

Птицы подкласса настоящих, или веерохвостых, птиц (Neornithes), видимо, являются потомками каких-то ящерохвостых птиц (Archaeornithes), но не обязательно археоптерикса и археорниса. Происхождение же современных отрядов птиц остаются очень гипотетическими.

Ископаемые остатки веерохвостых птиц - гесперорнисов обнаружены только в меловом периоде (примерно 90-80 млн. лет). Эти крупные птицы, похожие на гагар или поганок, имели недоразвитые передние конечности и поэтому не летали, но хорошо плавали и ныряли. Челюсти их несли зубы.

Другие зубастые птицы меловых отложений - ихтиорнисы - были примерно с голубя, имели крылья, киль на груди и, видимо, обладали активным полетом.

Судя по более поздним материалам, можно предполагать, что интенсивная адаптивная радиация птиц и становление большинства современных отрядов проходило в самом конце мелового периода мезозойской эры - в третичный период кайнозойской эры (40-70 млн. лет назад).

Единого взгляда исследователей на ход эволюции класса птиц до настоящего времени не выработано. Чаще всего, всех известных ныне птиц принято делить на 33 отряда.

Систематика класса птиц

Подкласс Древние, или ящерохвостые, птицы

+Отряд 1. Археоптериксы

Подкласс Настоящие, или веерохвостые, птицы

+**Надотряд** I. Зубастые птицы

+Отряд 2. Гесперорнисообразные

+**Надотряд** II. Ихтиорнисы

+Отряд 3. Ихтиорнисообразные

Надотряд III. Плавающие

Отряд 4. Пингвинообразные

Надотряд IV. Новонёбные, или типичные, птицы

Отряд 5. Страусообразные

Отряд 6. Нандуобразные

Отряд 7. Казуарообразные

Отряд 8. Эпиорнисообразные

Отряд 9. Моаобразные

Отряд 10. Кивиобразные, или бескрылые

Отряд 11. Тинамуобразные, или скрытохвостые

Отряд 12. Гагарообразные

Отряд 13. Поганкообразные

Отряд 14. Трубноносообразные

Отряд 15. Пеликанообразные, или веслоногие

Отряд 16. Аистообразные, или голенастые

Отряд 17. Гусеобразные

Отряд 18. Соколообразные, или дневные хищные птицы

Отряд 19. Курообразные

Отряд 20. Журавлеобразные

Отряд 21. Диатримообразные

Отряд 22. Ржанкообразные

Отряд 23. Голубеобразные

Отряд 24. Попугаеобразные

Отряд 25. Кукушкообразные

Отряд 26. Совообразные

Отряд 27. Козодоеобразные

Отряд 28. Стрижеобразные

Отряд 29. Птицы-мыши

Отряд 30. Трогонообразные

Отряд 31. Ракшеобразные

Отряд 32. Дятлообразные

Отряд 33. Воробьинообразные

Вероятно, эволюция в классе птиц шла по двум направлениям - от древних птиц к ветви наземных и водных птиц и ветви древесных птиц. От первой ветви отделились тинаму и бескилевые птицы, включая всех ныне живущих страусоподобных. Далее обособляются куриные птицы и самостоятельной ветвью - гагарообразные (включающие ископаемых меловых зубастых птиц гесперорнисов, гагар и поганок). Тесно связаны друг с другом и несколько противопоставляются другим группам отряды журавлеобразных (пастушки, настоящие журавли, дрофы и др.) и болотно- и чайкообразных птиц (кулики, чайки чистики, а из ископаемых - ихтиорнисы). Далее обособляются отряды гусеобразных, фламинго, голенастых, дневных хищников и веслоногих. От форм, близких к предкам

веслоногих, отделяется ветвь, которая затем разделяется на отряды трубконосых и пингвинов.

Развитие второй ветви - древесных птиц, начинается от каких-то предковых форм, видимо, более древних, чем предки первой ветви. Сначала общим стволом обособляются 3 отряда: кукушкообразных, голубей (голуби, рябки и дронты) и попугаев. Следующая обособившаяся ветвь разделяется на 2 ответвления, каждое из которых образует по 2 отряда. Одно из них дает начало совам и козодоям, другое - трогонам и ракшеобразным. Дальше отделяются отряды птиц-мышей и стрижеобразных (стрижи и колибри), самостоятельной ветвью отходит отряд дятлов, а основной ствол ветвится на многочисленные подразделения отряда воробьиных.

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ЧЕРЕПА ПОЗВОНОЧНЫХ

Развитие головного мозга и связанных с ним органов чувств требовало образования для их защиты новых скелетных образований. Эту функцию выполняет мозговой, или осевой череп. К тому же, переход к активному питанию подвижными пищевыми объектами вызывал необходимость образования дополнительных органов активного захвата и переработки пищи. Это обеспечено формированием висцерального скелета, окружающего передний конец пищеварительной трубки, а у водных позвоночных этот отдел служит и опорой жабр. *Висцеральный (splanchnocranium) и мозговой (neurocranium) череп* у всех позвоночных животных объединяется в единый комплекс - *череп (cranium)*. Впервые в эволюционном ряду позвоночных он начинает формироваться у круглоротых.

Основные этапы эволюционные преобразования черепа наглядно прослеживаются при рассмотрении эмбрионального развития позвоночных.

Мозговой череп закладывается под головным мозгом в виде двух-трех пар хрящей. Одновременно, но независимо от них возникают хрящевые капсулы органов чувств: обонятельные, слуховые и глазные. Разрастаясь и сливаясь друг с другом, они начинают обрастать головной мозг с боков. Такая стадия развития мозгового черепа, еще лишенного крыши, соответствующая ранним этапам эмбрионального развития черепа остальных позвоночных, присуща круглоротым (рис. 1).

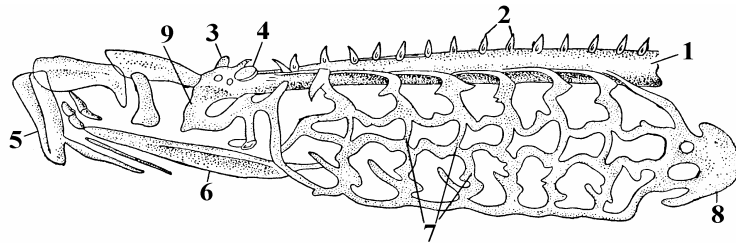


Рис. 1. Схема строения черепа и скелета жаберного аппарата миноги (по Наумову, 1951):

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

У остальных позвоночных еще на личиночной или зародышевой стадии разросшийся хрящ образует и крышу черепа. Такой, полностью хрящевой череп, у хрящевых рыб - акул и скатов (рис. 2).

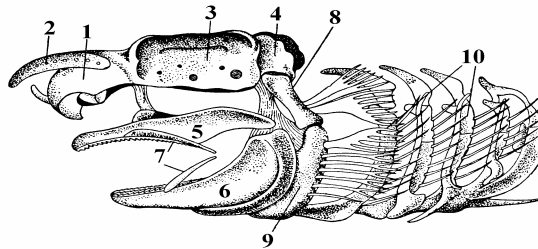


Рис. 2. Череп акулы (по Наумову, 1951): 1 - носовая капсула; 2 - роострум; 3 - глазница; 4 - затылочная капсула; 5 - нёбноквадратный хрящ; 6 - меккелев хрящ; 7 - губные хрящи; 8 - подвесок (геомандибуляре); 9 - гиоид; 10 - жаберные дуги.

У низших костных рыб (хрящевых ганоидов) мозговой череп остается хрящевым, а поверх него образуется панцирь из покровных кожных костей (рис. 3). У остальных групп костных рыб в первичном хрящевом мозговом черепе возникают окостенения, завершающиеся образованием так называемых первичных, или хрящевых, костей. Одновременно покровные кости погружаются под кожу и вступают в соединение с хрящевыми костями. У костистых рыб мозговой череп состоит из большого количества хрящевых и покровных костей; хрящ сохраняется только в области обонятельных и слуховых капсул и глазниц (рис. 4).

У современных амфибий в мозговом черепе остались значительные участки хряща и относительно небольшое число хрящевых и покровных костей (рис. 5).

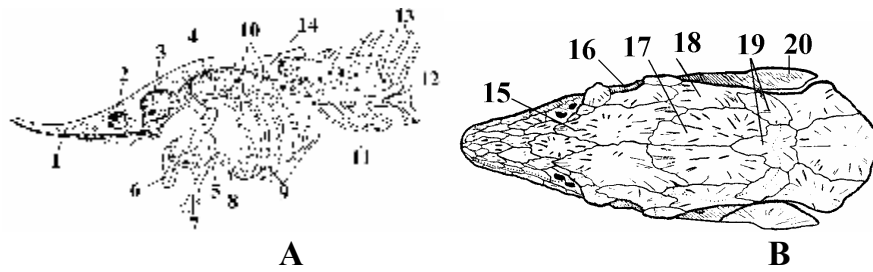


Рис. 3. Череп (А) и крыша черепа (В) осетра (по Шмальгаузену, 1947).

А: 1 - носовая часть (rostrum); 2 - носовое отверстие; 3 - орбита; 4 - подвешок (hyomandibulare); 5 - symplecticum; 6 - частью окостеневший небноквадратный хрящ; 7 - нижняя челюсть; 8 - hyoideum; 9 - sorulae; 10 - жаберные дуги; 11 - ребра; 12 - хорда; 13 - верхние (невральные) дуги; 14 - затылочный отдел черепа;

В: 15 - лобные кости; 16 - глазница; 17 - теменные кости; 18 - верхневисочная кость; 19 - заднетеменные кости; 20 - жаберная крышка.

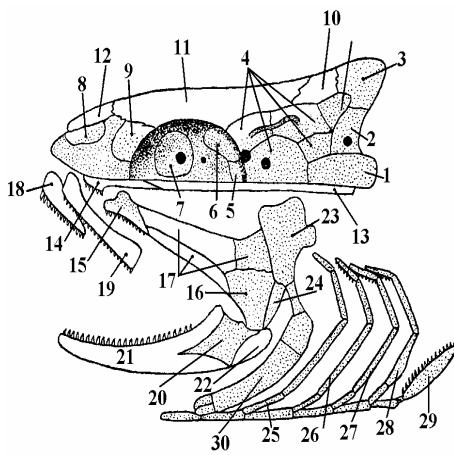


Рис. 4. Схема строения черепа костистой рыбы (по Наумову, 1951).

Хрящевые кости обозначены серым цветом.

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 - нёбная; 16 - квадратная; 17 - крыловидные; 18 - межчелюстная; 19 - верхнечелюстная; 20 - сочленовная; 21 - зубная; 22 - угловая; 23 - гиомандибуляре; 24 - симплектик; 25-29 - I-V жаберные дуги; 30 - гиоид

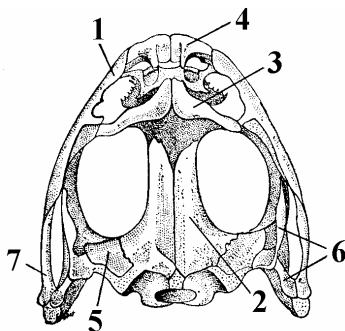


Рис. 5. Череп лягушки (по Наумову, 1951).

Кости:

1 - верхнечелюстная; 2 - лобнотемная; 3 - носовая; 4 - межчелюстная; 5 - переднеушная; 6 - чешуйчатая; 7 - квадратночелюстная.

У рептилий, птиц и млекопитающих мозговой череп во взрослом состоянии образован лишь костями. У птиц и млекопитающих большинство костей срастается между собой, так что их границ обнаружить нельзя. Впервые у некоторых пресмыкающихся, а позже и у остальных позвоночных, в мозговом черепе образуется вторичное твердое костное нёбо, разделяющее

полость рта на верхний отдел - носоглоточный ход - и нижний отдел - собственно ротовую полость (рис. 6). Благодаря этому пища, находящаяся во рту, не мешает дыханию.

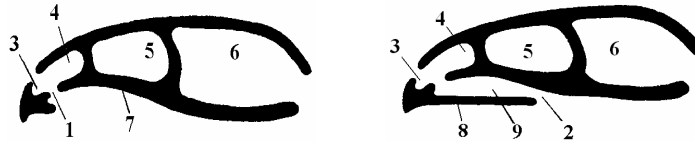


Рис. 6. Схема образования вторичного твердого костного нёба (по Шмальгаузену, 1947).

1 - первичные хоаны; 2 - вторичные хоаны; 3 - дыхательная и 4 - чувствующая части обонятельной полости; 5 - орбита; 6 - черепная полость; 7 - первичное нёбо; 8 - вторичное твёрдое нёбо; 9 - носоглоточный проход.

Эволюция жевательной мускулатуры, начиная с пресмыкающихся, сопровождалась перестройкой крыши и частично боковых стенок первично сплошного «стегального» черепа, имевшегося у древних земноводных - стегоцефалов, предков рептилий. В отдельных ветвях пресмыкающихся эволюция шла разными путями. В группе *анапсиды* (ископаемые котилозавры и их потомки - черепахи) первичная стегальная (сплошная) крыша черепа сохранялась. В группе *диапсиды* (гаттерия, крокодилы) образовались две височные ямы, ограниченные двумя костными дугами (рис. 7).

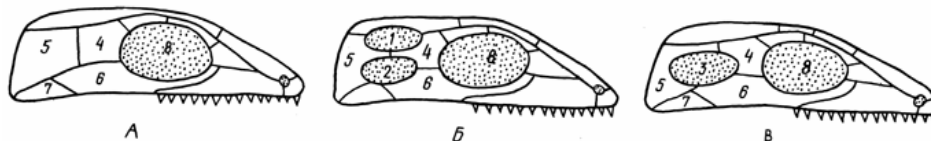


Рис. 7. Схема изменения строения черепа у пресмыкающихся (по Наумову и Карташеву, 1979): А - стегальный, или анапсидный череп; Б - диапсидный череп с двумя височными ямами; В - синапсидный череп с одной боковой височной ямой. 1 - верхняя височная яма, 2 - нижняя височная яма, 3 - единственная боковая височная яма, 4 - заглазничная кость, 5 - чешуйчатая кость, 6 - скуловая кость, 7 - квадратно-скуловая кость, 8 - орбита.

Верхняя дуга состоит из костей залообной (postfrontale) - чешуйчатой (squamosum), нижняя - из скуловой (jugale) - квадратноскуловой (quadratojugale). У ящериц диапсидный тип черепа с редуцированной нижней дугой, а у птиц - с редуцированной верхней дугой; у змей обе дуги редуцируются. В группе *синапсиды* - у звероящеров (тероморфных рептилий) и происшедших от них млекопитающих - образовалась одна боковая яма и ограничивающая ее сложная дуга из костей верхней и нижней дуг: скуловой (jugale) - квадратноскуловой (quadratojugale) - чешуйчатой (squamosum).

По особенностям расположения мозга в черепной коробке различают два основных типа мозгового черепа. *Платибазальный* череп (круглоротые, хрящевые рыбы, амфибии) имеет широкое основание и мозговую полость, расположенную между его глазницами, а *тропибазальный* (костные рыбы, рептилии, птицы, млекопитающие) - узкое основание, глазницы, разделенные лишь тонкой межглазничной перегородкой, и мозговую полость, размещенную позади глазниц (рис. 8).

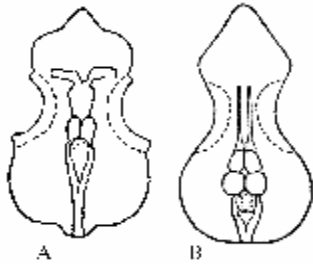


Рис. 8. Положение головного мозга в платибазальном (А) и тропибазальном (В) черепе (по Шмальгаузену, 1947).

По мере движения по эволюционному ряду позвоночных от костистых рыб к млекопитающим происходит постепенное уменьшение количества костей, образующих череп. Наименьшее количество их у млекопитающих.

Висцеральный отдел черепа развивается независимо от мозгового черепа в виде жаберных дуг, лежащих в перегородках между жаберными щелями. У круглоротых эти хрящевые зачатки преобразуются в хрящевую жаберную решетку околосердечный хрящ и в хрящи, поддерживающие язык и ротовую воронку.

У водных челюстноротых позвоночных животных рудименты первых двух жаберных дуг образуют губные хрящи (развиты у акул и рыб). Третья дуга, которую называют *челюстной*, расчленяется на два отдела, образуя собственно челюсти: верхний элемент называют небно-квадратным хрящом (*palatoquadratum*), нижний - меккелевым хрящом (*cartilago meckeli*). Эти элементы выполняют функцию челюстей только у низших рыб (см. рис. 2).

У высших рыб они окостеневают и лишь частично участвуют в удержании добычи; а захват добычи у них переходит вторичными челюстями, образованными покровными костями: верхнечелюстной (*maxillare*) и предчелюстной (*praemaxillare*) - в верхней челюсти; зубной (*dentale*) - в нижней челюсти.

Следующая висцеральная дуга, *подъязычная*, обычно состоит из двух крупных парных хрящевых элементов: подвеска, или гиомандибулярного (*hyomandibulare*), и подъязычного, или гиоида (*hyoideum*). Гиоиды правой и левой сторон соединяются друг с другом при помощи небольшого непарного элемента - копулы (*corulae*). У высших рыб подъязычная дуга окостеневают (рис. 4).

Остальные дуги служат опорой жабр - *жаберные дуги*. У примитивных рыб число их может достигать 7 пар, у большинства хрящевых рыб - 5 пар хрящевых жаберных дуг, у костистых рыб часто их 4 пары (V-рудиментарна) и

они окостеневают. За счет покровных костей у костных рыб формируется скелет жаберной крышки, тоже относящийся к висцеральному черепу.

Различают несколько типов прикрепления челюстного аппарата к мозговому черепу (рис. 9).

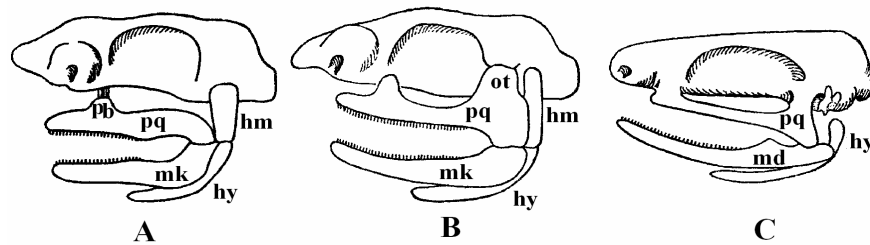


Рис. 9. Отношение передних висцеральных дуг к осевому черепу (по Шмальгаузену, 1947).

А- гиостильный череп акулы; В - амфистильный череп акулы; С - аутостильный череп наземного позвоночного (лягушка); hm - hyomandibulare; hy - hyoideum; mk - меккелев хрящ; md - нижняя челюсть; ot - processus oticus; pb - processus palatobasalis; pq - palatoquadratum.

1. *Протостилия* - челюстная и подъязычная дуги независимо друг от друга связками подвешивались к мозговому черепу. Этот гипотетический исходный тип черепа, вероятно, был свойствен примитивным челюстноротым.

2. *Гиостилия* - верхний конец гиомандибулярного отдела подъязычной дуги прикрепляется к слуховому отделу мозгового черепа и служит подвеском для челюстной дуги (многие группы рыб, в том числе большинство хрящевых и все костистые рыбы).

3. *Амфистилия* - верхний элемент челюстной дуги соединяется с мозговым черепом при помощи одного - двух специальных отростков и, кроме этого, как и при гиостилии, задние концы обоих челюстных элементов прочно связаны с нижним концом гиомандибулярного элемента (некоторые примитивные и современные акулы, костные ганоиды).

4. *Аутостилия* - верхний элемент челюстной дуги соединяется или срастается с мозговым черепом, гиомандибулярный элемент подъязычной дуги в прикреплении челюстей не участвует, и подъязычная дуга в большей или меньшей степени подвергается редукции (цельноголовые и двоякодышащие рыбы, земноводные и все другие наземные позвоночные).

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

У млекопитающих, в отличие от всех остальных позвоночных, нижнюю челюсть образует одна единственная парная кость - зубная (dentale).

ОСНОВНАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Дзержинский Ф.Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных. / Ф.Я. Дзержинский. - М.: Изд-во МГУ, 1998. - 208 с.
2. Наумов Н.П. Зоология позвоночных / Н.П. Наумов, Н.Н. Карташев: Учеб. для биол. спец. ун-тов. - М.: Высш. шк., 1979. - Ч. 2: Пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие. - 272 с.
3. Ромер А. Анатомия позвоночных / А. Ромер, Т. Парсонс. - М.: Мир, - 1992. - Т. 1-2.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Барабаш-Никифоров И.И. Териология / И.И. Барабаш-Никифоров, А.Н. Формозов. - М.: Высш. шк., 1963. - 396 с.
2. Волчанецкий И.Б. Пособие по зоологии позвоночных / И.Б. Волчанецкий, Н.И. Ларина. - Саратов: Изд-во СГУ. - 1973. - 230 с.
3. Делицын В.В. Введение в ихтиологию (систематика, биология и использование рыб): Учеб. пособие / В.В. Делицын, Л.Ф. Делицына. - Воронеж: ИПФ "Воронеж", Воронежский ун-т, 2003. - 147 с.
4. Жизнь животных. - М.: Просвещение, 1983-1989. - Т. 4-7.
5. Наумов Н.П. Зоология позвоночных / Н.П. Наумов, Н.Н. Карташев. - М.: Высш. шк., 1979. - Ч. 1-2.
6. Никольский Г.В. Экология рыб / Г.В. Никольский. - М.: Высш. шк., 1974. - 367 с.
7. Терентьев П.В. Герпетология / П.В. Терентьев. Учение о земноводных и пресмыкающихся. - М.: Высш. шк., 1961. - 343 с.
8. Шмальгаузен И.И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных / И.И. Шмальгаузен. - М.: Сов. наука, 1947. - 540 с.

Авторы: Делицын Владимир Владимирович, Климов Александр Сергеевич
 Редактор Тихомирова О.А.