

Міністерство освіти і науки України
Національна Академія Наук України
Харківський національний педагогічний університет імені Г.С. Сковороди
Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена

Л.П. Харченко, М.Ф. Ковтун, І.О. Ликова

*Еволюційно-екологічні аспекти
зоології хребетних*

*Навчальний посібник
видання друге, виправлене і доповнене*

Харків
2019

УДК 591"71":574

Рецензенти:

Пилипенко С.В. – доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри біології та основ здоров'я людини Полтавського національного педагогічного університету імені В.Г. Короленка.

Атемасова Т.А. – кандидат біологічних наук, доцент кафедри зоології та екології Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна.

Затверджено вченою радою Харківського національного педагогічного університету імені Г.С. Сковороди
протокол №___ від_____

Харченко Л.П., Ковтун М.Ф., Ликова І.О.

Еволюційно-екологічні аспекти зоології хребетних. Навчальних посібник. – Харків, 2019. – 88 с.

У посібнику аналізуються шляхи і закономірності еволюційних перебудов покривів, скелету та систем внутрішніх органів представників типу Chordata на різних етапах філогенезу. Розглядаються проблеми формування адаптацій до умов існування хордових тварин.

Рекомендований як навчальний посібник для студентів спеціальностей:
014 Середня освіта (біологія, здоров'я людини), 091 Біологія.

Видано за рахунок авторів.

©Харківський національний педагогічний університет імені Г.С. Сковороди
©Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена
©Харченко Л.П., Ковтун М.Ф., Ликова І.О.

ЗМІСТ

ВСТУП	4
Розділ 1	5
ЕВОЛЮЦІЯ. ОСНОВНІ ПРИНЦИПИ І ЗАКОНОМІРНОСТІ	5
1.1. Адаптивна радіація, зміст і значення	5
1.2. Диференціація і інтеграція – основні принципи розвитку	7
1.3. Закономірності органогенезів	8
Розділ 2	12
ЕВОЛЮЦІЯ СИСТЕМ ОРГАНІВ У ПРЕДСТАВНИКІВ ТИПУ CHORDATA	12
2.1. Покриви та їх похідні	12
2.2. Опорно-рухова система. Локомоція	21
2.2.1. Скелет	21
2.2.2. Локомоція	30
2.3. Порожнини тіла хребетних	34
2.3.1. Розвиток целома	34
2.3.2. Диференціація целома	35
2.3.3. Головна порожнина тіла	37
2.4. Травна система	37
2.5. Дихальна система	47
2.6. Кровоносна система	54
2.7. Сечостатева система	60
2.8. Нервова система і органи чуття	66
Розділ 3	76
ЕКОЛОГІЧНІ АСПЕКТИ ЗООЛОГІЇ ХРЕБЕТНИХ	76
3.1. Становлення гомойотермності у хребетних тварин	76
3.2. Пристосування хребетних тварин до життя у водному середовищі	82
3.3. Пристосування хребетних тварин до життя у наземно-повітряному середовищі	84
Література	86

ВСТУП

Написання посібника пов'язане зі зміною структури навчальної дисципліни «Зоологія хребетних», який читається у педагогічних університетах для студентів 2–го курсу природничих факультетів.

Одним із ефективних методів вивчення систем органів хребетних тварин є порівняльно-анатомічний, який дозволяє порівнювати будову органу у представників різних класів тварин при поступовому ускладненні їх будови.

Лабораторно-практичні заняття з зоології хребетних передбачають вивчення будови тварин типу Chordata в порівняльно-анатомічному аспекті. Така структура має переваги перед вивченням організації представників кожного окремо взятого класу хордових тварин. Перш за все, користуючись методом співставлення, порівняльно-анатомічне вивчення організації тварин дозволяє встановити риси схожості та відмінності. Далі стає питання про виявлення причин, які викликають схожість або відмінність виникає необхідність перейти від аналізу до синтетичного узагальнення.

У результаті такого порівняння студенти розуміють глибокі еволюційні зв'язки, спорідненість усіх представників типу Chordata, тісний взаємозв'язок між формою і функцією. Поняття гомології, єдності плану будови тварин та їх походження є першими основними синтетичними узагальненнями.

При написанні посібника ми виходили з того, що для розуміння особливостей організації окремих органів, систем органів і організму хордових у цілому, необхідно прослідкувати весь шлях, який пройшли в своєму розвитку ті чи інші структури та системи органів організму. Тільки еволюційний підхід дозволяє зрозуміти процес формування тих чи інших органів в організмі хордових тварин, так як його мета: 1) встановити рівень організації тварин і місце їх в системі тваринного світу; 2) з'ясувати родинні зв'язки між різними представникам тваринного світу; 3) показати шляхи їх походження в історичному минулому; 4) реконструювати проміжні форми, які не збереглися у сучасній фауні; 5) встановити загальні закономірності еволюційного процесу.

Вивчення організації тварин у порівняльному аспекті свідчить, що розвиток у процесі еволюції йшов шляхом диференціацій, тобто поступового розчленування спочатку однорідних органів на складові частини, які, маючи різну локалізацію, зв'язки і функції набули різної будови. Процес диференціації у процесі еволюції сприяв ускладненню організації і розподілу функцій. Яскравим прикладом диференціації є еволюція травної системи хордових, коли із простої трубки вона перетворюється у складний травний канал з диференціацією на відділи. Кожна система органів хордових у процесі еволюції пройшла складний шлях від простої до складно організованої системи органів.

З еволюційної та порівняльно-анатомічної точок зору морфо-функціональна організація хордових може бути представлена такими системами органів, які детально висвітлені у посібнику:

1) шкірні покриви та їх похідні; 2) опорно-рухова система; 3) травна система; 4) дихальна система; 5) кровоносна система; 6) сечостатева система; 7) нервова система; 8) органи чуття.

Окремий розділ у посібнику присвячений окремим питанням екології тварин.

Розділ 1. ЕВОЛЮЦІЯ. ОСНОВНІ ПРИНЦИПИ І ЗАКОНОМІРНОСТІ

1.1. Адаптивна радіація, зміст і значення

Виходячи з класичних уявлень, прогресивна еволюція йде шляхом ароморфозів, після яких настає період ідіоадаптацій. Результатом ароморфозу є утворення групи організмів з більш високим рівнем організації порівняно з пращурними групами. На основі тих же уявлень, вважається, що кожна така група організмів може реалізувати лише один напрямок еволюційного розвитку із багатьох теоретично можливих. Проте, це положення не є абсолютним, так як природа мала б труднощі з виникненням і підтриманням різноманіття живих форм. З цього положення природа виходить простим і ефективним шляхом – ароморфна група розпадається на низку філумів, кожний з яких освоює різні адаптивні ніші і реалізує один з багатьох можливих, але відмінний від інших філумів, напрямок розвитку і адаптацій. Така адаптивна радіація (термін введений Г. Осборном) можлива завдяки певній поліморфності організмів, що входять до будь-якої групи. Поліморфізм також є іманентною властивістю живого, так як ця властивість поширюється на всі рівні організації живих форм і на всі їх природні угруповання – від невеликих угруповань до популяцій. Навіть потомство однієї батьківської пари не буває повністю ідентичним, існують певні індивідуальні відмінності. У процесі адаптивної радіації відбувається розходження ознак, що в решті-решт може закінчитися утворенням нових видів. Чим більш масштабним є ароморфоз, який привів до утворення даної групи, тим більш масштабною і різноманітною буде наступна за ним адаптивна радіація форм. Прикладом адаптивної радіації можуть бути сумчасті, які є відокремленою гілкою примітивних ссавців. Ця група не дала початок вищим формам, але у відповідності з різноманітністю умов, в які вона потрапила (багато вільних екологічних ніш), група розділилась на багато різноманітних спеціалізованих форм. Серед них: лазаючий – опосум; риучий – сумчастий кріт; стрибаючий – кенгуру; плануючий – сумчастий літун. За трофічною спеціалізацією виділяють – комахоїдних (мурахоїд), рослиноїдних (діпродонти), хижих (сумчастий вовк) та інші.

Адаптивну радіацію форм добре ілюструє клас ссавців, який нараховує найбільшу кількість видів. Це еволюційне явище Г. Осборн назвав адаптивною радіацією тому, що група організмів, яка розпалась на декілька гілок внаслідок свого поліморфізму, може використати і певну кількість напрямків подальшої еволюції, збагачуючи різноманіття форм. Однак, необхідно мати на увазі, що не всі напрямки адаптивної радіації можуть бути ефективними. Багато вчених вважає, що більшість із напрямків є невдалими або інадаптивними та ведуть до вимирання груп, які стали саме на цей шлях еволюції. З іншого боку, адаптивна радіація є не що інше, як диференціація групи організмів на більш дрібні групи. Диференціація – є однією з фундаментальних складових процесу розвитку.

Утворення різноманіття живих форм різними вченими трактувалося по-різному. Одні із них вважали, що форми живих організмів, які існують на Землі походять від одного кореня – концепція монофілії. Інші вважали, що різні форми

організмів виникли незалежно, тобто мають різні корені – концепція поліфілії. Перша концепція вважає еволюцію процесом, що відбувається шляхом дивергенції (розходження ознак) і веде до збільшення біорізноманіття. Друга – трактує розвиток, як процес конвергентний (сходження ознак). Виходячи з останнього, поліфілія не може вважатися рушієм еволюційного процесу, також не може сприяти і біорізноманіттю.

При дивергенції морфологічна схожість дивергентних груп обумовлена спорідненням організмів (вони походять від одного кореня), а відмінності в будові організмів і гомологічних органів трактуються як такі, що виникли у процесі їх незалежної еволюції (адаптивної радіації) у різних середовищах після їх розходження та відокремлення. Чим більше відрізняється середовище, в якому живуть окремі групи особин споріднених між собою організмів і чим більше часу вони там знаходяться, тим більше проявляється їх дивергенція. Наприклад, розходження між такими близькими родичами як видра і куниця та білка і ховрах досить значні, як і між середовищами, в яких вони живуть.

При конвергенції морфологічна схожість зумовлена сходженням ознак і набуттям схожої будови у результаті розвитку неспоріднених організмів у схожому середовищі. При конвергенції негомологічні органи можуть набути схожої будови (під впливом схожої функції) і стати аналогічними органами. Чим більш специфічні вимоги ставить до організмів середовище і чим тривалішим є перебування їх у цьому середовищі, тим більшою може бути схожість (конвергентна схожість) між цими організмами. Прикладом конвергентної схожості органів можуть бути схожість ластів у вторинноводних плазунів і ссавців, редукція органу зору у печерних тварин. Прикладом конвергентної схожості організмів є схожість між такими різними видами водно-болотних птахів як чепури і лелеки; схожість між хамелеоном і деревною агамою; між сумчастим вовком і звичайним; водяним опосумом і видрою; підземними риучими ссавцями та ін. Хрестоматійним прикладом конвергенції є схожість риучих кінцівок капустиянки і крота. Проте, конвергентна схожість має адаптивний характер і не пов'язана з зміною генома.

Конвергентна схожість формується і при паралельній еволюції споріднених організмів, які пристосовуються до схожих умов існування. У таких випадках схожі структури формуються у двох різних організмах (групах організмів) незалежно одна від одної, але на основі досить схожих, гомологічних структур завдяки спорідненості цих організмів. Тобто, схожі структури формуються на основі структур, успадкованих від спільних пращурів. Прикладом паралелізмів може бути, певною мірою, розвиток кровоносної системи у дводишних риб і амфібій – далеких нащадків примітивних кистеперих риб. Паралельно розвивалися дві гілки птерозаврів – птеродактилі і рамфорінхи; теріодонти і ссавці; паралельно розвивалися тюлені, котики, моржі.

Останні досягнення філогенетики говорять про те, що ні дивергенція, ні конвергенція, ні паралелізми як своєрідні форми чи модуси еволюції, не можна розглядати окремо. У процесі еволюції реалізуються всі ці модуси, проте логічно (з позицій концепції монофілії), що еволюційний процес повинен починатися з дивергенції, що веде до різноманіття форм. Останнє створює основу для конвергенцій і паралелізмів, хоча ці явища тісно пов'язані між собою і провести

межу між ними часто буває складно.

Необхідно мати на увазі, що поняття монофілії і поліфілії не слід доводити до крайнощів, бо при цьому концепція монофілії вимагала б визнання виникнення нового виду від одного підвиду, а в кінці кінців і від однієї особини. Концепція ж поліфілії – визнання того, що кожний вид має своє незалежне коріння і походження. Але ці поняття цілком придатні та корисні для розуміння і обґрунтування походження тієї чи іншої групи організмів: монофілетичною є група, до складу якої входять дивергентні форми; поліфілетичною – група, що складається із форм, які розвиваються конвергентно. За сучасним уявленням, ссавці виникли із кількох гілок теріоморфних плазунів, тобто поліфілетично. Визнано, що гризуни (Ylires) є збірною групою і розпадаються на два самостійних ряди: зайцеподібні (Ladomorpha) і дворізцеві (Rodentia). Група безкіллових птахів (Ratitae) є, ймовірно, поліфілетичною і об'єднує бігаючих птахів різного походження, а їх схожість пов'язана із втратою здатності літати. Потрібно визнати, що останні два приклади є проблемою систематики, а не філогенетики.

Концепції монофілії та поліфілії пояснюють шляхи походження організмів, груп організмів. Поняття дивергенції, паралелізму, конвергенції сприяють розкриттю форми і напрямків еволюції живих форм і диференціації окремих груп організмів. Поняття адаптивна радіація дає певну уяву, яким чином група організмів зберігає потенціал для використання кількох напрямків еволюційного розвитку, підвищуючи, таким чином, вірогідність проникнення нащадків в інші адаптивні зони. Усі ці поняття дають певні уявлення про формотворення (філогенетичну диференціацію груп, утворення різноманіття) та носять здебільшого теоретичний характер. Вони не розкривають самих механізмів формування різноманіття форм, але певною мірою підводять до них.

Таксономічне, морфологічне, екологічне, генетичне та інші види різноманіття живих форм є реальністю, яка доказана відповідними напрямками науки. Різноманіття форм і схожість загального плану будови організмів були головною інтригою науки з давніх часів і до сьогодні.

Наприкінці XVIII століття було накопичено величезну кількість фактів, які свідчили про велике різноманіття форм, про їх мінливість, вимирання, появу нових таксонів, про схожість загального плану будови всіх хребетних, географічне поширення та інше. Настав період узагальнення матеріалу. У ході узагальнень вчені намагалися відкрити і механізми всіх тих процесів, які потім стали називатися еволюцією. Ці узагальнення називалися по-різному – закони, закономірності, принципи, модули, що і понині вносять певні незручності в термінологію.

1.2. Диференціація і інтеграція – основні принципи розвитку

Дуже важливий принцип філогенетичного формотворення був встановлений Г. Мільн-Едвардсом (1815), він названий принципом диференціації. Диференціація – це процес розподілу однорідного на окремі частини, які внаслідок різної топографії, зв'язків, функцій – мають різну будову. Все це приводить до морфологічної диференціації, яка завжди пов'язана з фізіологічним розподілом функцій між окремими органами і частинами органів. Свій принцип Г. Мільн-Едвардс

демонстрував на кінцівках річкового рака, які із плавальних (у пращурних форм) диференціювалися на тактильні органи (антени) у сучасних тварин; органи захоплення і механічної обробки їжі (щелепи); ходильні і плавальні кінцівки; черевні плавальні кінцівки, які частково використовуються для виношування ікри. Прикладами принципу диференціації можуть бути: диференціація первинної кишки, а потім її на відділи; диференціація зябрових щілин; диференціація сомітів, міотомів та інше. Принцип диференціації вважається основним принципом будь-якого розвитку, оскільки саме таким шляхом виникає все нове (Шмальгаузен, 1936).

Процес диференціації породжує інший процес – інтеграцію, на яку вказав Спенсер, без якої диференціація призвела б до повного розпаду організму як цілого. Як приклад, можна навести розвиток травної системи. Травна система диференціюється на органи захоплення їжі, механічної обробки, хімічної обробки, структур для всмоктування поживних речовин, виведення неперетравлених залишків. Чим вище ступінь диференціації, тим більше поглиблюється спеціалізація структур і тим більше вони потрапляють у залежність одна від одної, навіть в межах однієї системи. тому робота всіх органів системи повинна бути інтегрованою. З іншого боку, спеціалізація всіх систем ставить їх в залежність одної від одної в межах цілого організму.

Таким чином, одночасно з диференціацією йде процес супідрядності частин цілому організму; паралельно з морфологічною диференціацією органів здійснюється і протилежний процес – посилення взаємозалежності частин, збереження гармонічної цілісності або процес інтеграції. Саме тому процеси диференціації і інтеграції ідуть паралельно і є основними принципами розвитку.

1.3. Закономірності органогенезів

З'ясувавши і усвідомивши основний принцип розвитку, можемо перейти до обговорення питання про закономірності і механізми утворення органів – органогенез. При цьому слід підкреслити, що морфологічна диференціація, як правило, породжує і функціональну. Кожна частина диференційованого органа отримує деякі із попередніх функцій недиференційованого органу. Ці функції можуть бути у початковому стані але, як правило, їх буває кілька. У процесі спеціалізації даної частини (носія даних функцій) одна із функцій посилюється і стає головною, інші – другорядні, тобто кожний орган, окрім характерної для нього головної функції, виконує ще декілька другорядних. Саме ця властивість органів надає їм широкі можливості для модифікацій і перебудов. На цій основі різні вчені, побудували свої узагальнення у вигляді принципів (закономірностей, законів, модусів) перебудови і трансформації органів в філогенезі хребетних. Узагальнивши дані з цієї проблеми О. М. Северцов (1939) наводить 13 таких принципів (модусів); на сьогодні їх відомо біля 20.

Зміна функцій. Принцип, сформульований А. Дорном (1875). Сутність його у тому, що при зміні умов існування, головна функція може втрачати своє значення, а одна із другорядних, навпаки, може посилюватися і стати головною. Така зміна функцій супроводжується, виходячи з положення про єдність структури і функцій (Кокшайський, 1980), відповідними змінами в будові органа. Наприклад, ниркові

каналі хребетних слугують як органи виділення та як органи виведення статевих продуктів. Остання функція стає головною в частині органа, яка відокремлюється у вигляді придатка сім'яника. Кінцівки ссавців слугували для пересування по поверхні землі, що було їх головною функцією. Другорядні – плавання, повзання, риття, хватання, захист, добування корму. У процесі адаптивної радіації і зміни середовища одна з другорядних функцій ставала на місце головної: у приматів кінцівки слугують, головним чином, для лазіння і хватання; у крота – для риття; у ластиногих – для плавання; у рукокрилих – для польоту. Відповідним чином відбувалася і перебудова кінцівок.

Розширення функцій (Плате, 1912). Розширення функцій має місце при диференціації органа, який у зв'язку із диференціацією набуває деяких нових функцій. Наприклад, парні плавники риб, виникли як пасивні плануючі органи. З набуттям власної мускулатури і прогресивним розчленуванням (диференціацією) вони стають активними рулями глибини; органами, які підтримують рівновагу; органами плавання, а у деяких донних риб інколи слугують для опори і пересуванню по дну. З виходом хребетних на суходіл остання функція стає головною, а кінцівки набувають низку нових функцій, про які згадувалося вище. Розширення функцій підвищує пластичність органу і відкриває нові можливі шляхи еволюції організмів та подальшої зміни функцій, відповідно до перебудови органів.

Зменшення числа функцій (Северцов, 1935). Цей принцип має протилежне попередньому принципу значення перебудов за кінцевим результатом, а саме спеціалізацію. Наприклад, кінцівка копитних спеціалізується до швидкісної локомоції, тому головна функція посилюється, але послаблюється або втрачається низка другорядних функцій.

Посилення функцій (Плате, 1912) пов'язане з переходом гладеньких м'язів у посмуговані; збільшенням секреторних відділів залоз і збільшенням кількості органів.

Інтенсифікація функцій (Северцов, 1928). За змістом близький до попереднього. О.М. Северцов додає до нього ще перетворення пасивних органів в активні (наприклад, розвиток рухливих плавників риб із малорухливих шкірних складок) і вважає цей модус основним типом філогенетичних перетворень органів.

Імобілізація частин організму (Северцов, 1939) – перетворення активного органа у пасивний, рухомого – у нерухомий. Прикладом може бути втрата рухливості первинної верхньої щелепи у хребетних; утворення складного кряжа шляхом злиття відповідних хребців у птахів. У цілому вище зазначені перетворення ведуть до підвищення ефективності функцій, але ця функція не обов'язково буде відповідати попередній.

Поділ функцій (Северцов, 1928) супроводжується диференціацією органа на самостійні відділи. Наприклад, диференціація відділів хребта; розподіл флексорної або екстензорної маси м'язів кінцівок нижчих хребетних на самостійні м'язи у амніот, які виконують, в основному, таку ж функцію (флексія, екстензія).

Субституція функцій (Северцов, 1928) – заміщення функції даного органу аналогічною функцією іншого органу. Наприклад, заміна теплоізоляційного волосяного покриву наземних ссавців шаром жиру у китоподібних; заміна задніх ластів хвостовим плавцем у китоподібних.

Субституція органів (Клейненберг, 1886) – даний орган заміщується органом іншої будови і походження, але виконує ту ж функцію. Наприклад, заміна хорди хрящовими хребцями, а останніх – кістковим хребтом. У цілому субституція органів веде до посилення функції, а головне – підвищує потенції до диференціювання органу.

Фіксація фаз (Северцов, 1928) – нова функція виникає внаслідок закріплення фази, яка періодично повторюється у попередній загальній функції даного органу. У цілому характер функції залишається незмінним, але підвищується її ефективність. Наприклад, у стопоходячих тварин при ходьбі завжди є фаза опори на пальці; підвищуючи швидкість локомоції, тварини спираються переважно на пальці. Поступово ця фаза, яка періодично повторюється, стає постійною, тварини переходять від стопоходіння до пальцеходіння, фалангоходіння – відбувається «фіксація фаз». Цікаво, що у професійних балерин, які постійно виконують вправи з опорою на пальці, спостерігаються зміни в будові суглобів, п'ясних кісток і фаланг, які схожі з аналогічними структурами пальцеходячих тварин.

Симіляція функцій (Северцов, 1939) – схожість органів, які мали різну будову і функції. Симіляція функцій і структур має місце при розширенні, наприклад, поперекового відділу хребта у ссавців: поперековий відділ збільшується за рахунок асиміляції грудних хребців. Останні втрачають ребра і стають схожими з поперековими хребцями.

Олігомеризація (Догель, 1954) – зменшення числа гомологічних органів, органел чи їх частин. Як класичний, наводиться приклад зі зменшенням кількості пальців у представників ряду копитних. Цей принцип органогенезу широко розповсюджений як серед безхребетних, так і серед хребетних. Під нього підпадає і зменшення кількості хребців у хребетних, зменшення частин (головок) складних м'язів при їх спеціалізації, зменшення кількості зубів у деяких ссавців.

Полімеризація (Догель, 1929) – збільшення числа гомологічних органів, органел чи їх частин. Автор описав цей модус на безхребетних. Прикладом може бути збільшення числа хребців у змій.

Формуючи систему модусів або принципів органогенезу О. М. Северцов (1939) опирався, головним чином, на вище перераховані. Але він вважав, що типи філогенетичних змін органів не обмежуються на той час відомими принципами і їх кількість буде зростати. Так воно і сталося. У 1961 р. Н.Воронцовим був сформульований дуже важливий принцип компенсації функцій біологічно координованих органів, що належать до однієї системи. При цьому він опирався, головним чином, на свої дослідження травної системи гризунів і положення про нерівномірність темпів еволюції органів. Нерівномірність темпів добре прослідковується і на травній системі різних трофічних груп гризунів. Сутність принципу компенсації функцій проявляється у тому, що відносно швидка перебудова одних органів, в межах однієї системи органів, компенсує тривале відставання темпів розвитку інших органів тієї ж системи. Саме можливість компенсації функцій одних органів іншими, на нашу думку, сприяла виживанню перехідних форм.

М.Н. Кокшайський пропонує два нових принципи філогенетичного перетворення функцій. Принцип еволюційної *стабілізації функцій*, який діє в

ситуаціях, коли шляхом зміни частини органу зберігається можливість його нормального функціонування в змінених умовах. Цей механізм був відкритий при дослідженні форми і функції дистальної частини крила у птахів, які відрізняються масою та розмірами тіла.

Принцип *концентрації функцій* відтворює процес топографічної локалізації функцій і супроводжується утворенням нового органу. Як приклад, наводиться поява скомброїдного типу плавання у риб, пов'язаного з концентрацією локомоторних рухів в ділянці хвостового плавця.

Запропонований М.Ф. Ковтуном (1984) принцип *спеціалізації функцій* оснований на збереженні висхідних примітивних структур. Цей принцип описаний на основі дослідження механізму підвищення підковносів до субстанції кігтями тазових кінцівок. Його можна сформулювати так: спеціалізація функцій не обов'язково вимагає спеціалізації структур з нею пов'язаних, вона може забезпечуватися висхідними примітивними структурами.

Вся розглянута система принципів органогенезу, базується на двох об'єктивно існуючих у живій природі категоріях чинників: перша – всі органи поліфункціональні; друга – кожна із функцій здатна до кількісних змін. Над цими категоріями стоїть принцип диференціації – інтеграції, як основний принцип розвитку і утворення нових структур, органів, організмів і надорганізмених структур. Диференціацію й інтеграцію можна розглядати як одну із фундаментальних властивостей живого, а систему модусів органогенезу, в певній мірі, як механізм органогенезів. Очевидно, диференціацію потрібно розділяти на дві складові: морфологічну і філогенетичну. Морфологічна веде до розчленування органів; під філогенетичною диференціацією ми розуміємо поділ єдиної групи організмів на дві чи декілька незалежних груп (порівняйте з адаптивною радіацією). Передумовою до розчленування органів є їх поліфункціональність і природний добір на ефективність функцій. Біологічною сутністю філогенетичної диференціації є можливість використання декількох напрямків адаптивної еволюції і найбільш повного використання довкілля. Здається логічним, що морфологічна адаптація повинна передувати філогенетичній.

Розділ 2

ЕВОЛЮЦІЯ СИСТЕМ ОРГАНІВ У ПРЕДСТАВНИКІВ ТИПУ CHORDATA

2.1. Покриви та їх похідні

Тіло хребетних тварин покрите шкірою. Шкіра складається із 2-х шарів, які тісно пов'язані між собою, не дивлячись на те, що відрізняються за будовою та походженням. Верхній шар – епідерміс, нижній шар – дерма та гіподерма (підшкірна жирова клітковина), яка характерна тільки для ссавців.

Епідерміс — епітеліальна тканина ектодермального походження і є складовою поверхневого шару шкіри.

Дерма (коріум) має в основному волокнисту структуру, відносно невелику кількість клітин, утворює глибокий шар шкіри і має мезодермальне походження.

Покриви у тварин виконують важливі і різноманітні функції:

- захищають тіло від пошкоджень і проникнення інфекції;
- пігменти шкіри затримують шкідливе для клітин організму випромінювання;
- носії особливого кольорового візерунку і різних візуальних «міток» (гребінець півня, сідничні мозолі мавпи), які є важливими в міжвидових та внутрішньовидових відносинах між особинами різної статі;
- захисне забарвлення шкіри дозволяє стати непомітними у навколишньому середовищі;
- у шкірі розташовані дотикові, температурні і больові рецептори, а у деяких риб – і смакові;
- клітини шкіри беруть участь в обміні речовин і нерідко виконують функцію додаткового органу дихання та виділення;
- беруть участь у регуляції водного балансу організму;
- похідні шкіри – пір'я та волосся разом з кровоносними судинами та залозами беруть участь у терморегуляції гомойотермних тварин;
- похідні шкіри (роги, копита) слугують для активного захисту.

Найпростішу будову має епідерміс у нижчих хордових, зокрема у ланцетника, він складається із одного шару циліндричних клітин епітелію (залозисті клітини відсутні), поверхня його покрита тонким шаром кутикули (неоформлена драглиста тканина, пронизана пористими каналцями). У покривників компоненти шкіри зростаються із стінками тіла в єдиний шар – мантию, а на поверхню тіла виділяється особлива речовина – туніцин, який утворює туніку.

У круглоротих, риб, амфібій, які живуть переважно у водному середовищі, епідерміс зберігає в основному просту будову, але він стає багат шаровим і має залозисті клітини. У земноводних вперше з'являються багатоклітинні залози.

Дерма, або коріум, у всіх вище зазначених тварин – це сполучнотканинна частина шкіри, в якій розташовані пучки колагенових та еластинових волокон, що переплітаються між собою у взаємно перпендикулярних напрямках.

У хрящових та кісткових риб шкірні покриви, поряд із загальними рисами будови, характеризуються наявністю різних лусочок, які є похідними шкіри. Найбільш давніми є плакоїдні лусочки, які складаються із пластинки з порожниною

всередині і зубцем із дентину, який покритий зовні емаллю, що підтверджує генетичний зв'язок із зубами всіх хребетних тварин. Плакоїдні лусочки розвиваються на межі між ектодермою і мезодермою. Нижній шар ектодерми набуває форму ковпачка, в який знизу у вигляді сосочка вростає мезодерма. Клітини основного шару епідермісу утворюють стінку ковпачка, набувають циліндричну форму, а ті, які знаходяться всередині ковпачка (мезодермальне походження), розташовуються безпосередньо під епідермісом, утворюючи суцільний шар, що нагадує епітелій і вистилає внутрішню порожнину ковпачка. Клітини цієї мезодермальної вистилки носять назву склеробластів. Перша закладка самої плакоїдної луски спостерігається у вигляді потовщення основної (базальної) мембрани, яка підстилає епідерміс. Емаль – продукт виділення клітин епідермісу.

В еволюції лусочок риб можна виділити 3 етапи:

- ускладнення лусочок шляхом зростання окремих плакоїдних лусочок і перетворення дентину в космін – космоїдні луски (кистепері риби, викопні дводишні риби);

- подальше ускладнення будови лусочок йшло шляхом розвитку нового поверхневого шару ганоїду з подальшим перетворенням космоїдних лусочок у ганоїдні (сучасні кісткові ганоїди, багатопері). Новоутворенням ганоїдних лусочок є кісткова речовина на нижньому кінці лусочок;

- на більш пізніших етапах філогенезу відбувається спрощення будови лусочок шляхом редукції всіх шарів, за винятком тонкого кісткового шару, і утворення циклоїдних (з гладким краєм) і ктеноїдних (з зазубреним краєм) лусочок. Такі лусочки мають усі сучасні кісткові риби та дводишні.

Таким чином, усі види лусочок у риб генетично пов'язані.

Покриви риб мають сріблястий відблиск, що пов'язано з наявністю у спеціальних клітинах – іридоцитах – гуаніну, розташований в криптах у вигляді кристалів.

Забарвлення покровів риб зумовлене відкладанням у шкірі пігментів, які можуть бути білкового (меланіни) або ліпідного (ліпохроми) походження. Меланін надає покриттям чорного, бурого, глинисто-жовтого забарвлення: ліпохроми – від яскраво-жовтого до червоного кольорів.

Блакитний і синій кольори утворюються при просвічуванні розсіяного чорного кольору через напівпрозору шкіру і лусочки – це оптичний ефект.

Зелене забарвлення зумовлене оптичним змішуванням синього та жовтого кольорів, які в шкірі залягають самостійно.

Райдужні переливи утворюються від інтерференції світла в багат шарових тонких кісткових пластинках лусочок, а також у шкірі.

Чорний пігмент, як правило, розташований у коріумі в особливих рухомих клітинах – хроматофорах, які мають подвійну іннервацію (симпатичний і парасимпатичний нерви). Один із них викликає скорочення відростків, що сприяє втраті пігменту, при цьому риба набуває світлого кольору. Таким чином, деякі риби можуть змінювати забарвлення, маскуючись до навколишнього середовища. Такі риби, як окунь, щука мають поперечні темні смуги, які чергуються із світло-зеленими, що також використовується для маскування.

Амфібії. Шкіра сучасних амфібій має ще ознаки первинноводних хребетних

тварин, так як епідерміс багатошаровий, слизовий, але, на відміну від водних тварин, у них вперше з'являються багатоклітинні залози, які глибоко занурені у шкіру. У сучасних хвостатих і безхвостих амфібій шкіра гола, тільки у безногих є кісткові лусочки. У викопних амфібій був добре розвинений кістковий панцир шкірного походження, який утворився у результаті зростання кісткових лусочок.

Плазуни – справжні наземні тварини, які вийшли на сушу. У зв'язку з цим покриви повинні захищати їх від надмірної втрати води, тобто це одне із пристосувань, яке у них сформувалося у процесі еволюції для економії води в організмі. Перетворення слизового покриву (шкіри багаті залозами) в роговий покрив – важливий чинник біологічного прогресу, який зумовив розквіт плазунів у мезозої. На поверхні сухої шкіри плазунів, яка має тільки залози спеціального призначення, розвиваються рогові лусочки різноманітної будови: прості горбки, лусочки, щитки, пластинки.

Дослідження кісткових лусочок плазунів і покривів викопних амфібій дозволяють зробити висновок про походження рогових лусочок плазунів із кісткових лусочок земноводних шляхом прогресивного розвитку рогового шару епідермісу і редукції кісткової пластинки. Утворення рогового шару йшло таким шляхом: клітини епідермісу заповнювались крапельками жироподібної речовини, яка поступово ущільнювалася, а клітини ставали плоскими, ядра при цьому перетворювалися у тверді рогові лусочки. У ящірок та змії лусочки розташовуються подібно черепиці.

Не дивлячись на те, що структури, які покривають шкіру плазунів, мають назву лусочок, так як і у риб, необхідно відзначити, що рогові епідермальні лусочки плазунів (та інших амніот) негомологічні кістковим лусочкам риб, які розвивались зовсім іншим шляхом. Рогові луски плазунів закладаються у процесі онтогенезу як вип'ячування епідермісу, які мають у своєму складі мезодермальний сосочок. Широка зовнішня поверхня цього вип'ячування перетворюється в ороговілу луску. У всіх наземних хребетних у зовнішніх клітинах епідермісу відкладається білок – кератин, який постійно витісняє цитоплазму і ядро клітини, що приводить до їх відмирання. Так виникає роговий шар, який дає початок лускам, щиткам, кігтям, нігтям, шкіряним рогам. Особливе морфогенетичне значення цього шару проявляється при утворенні пір'я та волосся у гомойотермних тварин (птахи, ссавці).

Птахи. Шкіра птахів дуже схожа зі шкірою плазунів, у неї також відсутні залози, але вона значно тонша і більш рухома. Типові рогові луски є лише на кінцівках, тіло птаха покрите пір'ям. Будова лускоподібного пір'я на крилах пінгвінів і на ногах страусів, а також на голові археоптерикса, дозволяють зробити висновок про походження пір'я із лускоподібних структур. Ця точка зору повністю підтверджується ембріональним розвитком. На 5-7 день на шкірі ембріона птахів з'являється потовщення у вигляді сосочків (мезодермальне походження). Шкіра навколо нього поглиблюється, утворюючи піхву. Поверхневий шар епідермісу покриває сосочок, в основу якого вростає кровоносна судина. На цьому етапі у пір'ї виділяють: центральну частину і периферичну, яка складається із плоских клітин, що прикриваються роговим чохлаком. Сосочок постійно росте, внутрішній його шар – мальпігієвий – росте інтенсивніше, утворюючи валики – майбутні борідки

пін'я. Поступово пульпа сосочки редукується, борідки дозрівають, розривається рогова оболонка, кісточка борідок вивільняються, висихають і перетворюються у гніздовий пух (первинне пін'я). Далі первинне пін'я замінюється вторинним.

Забарвлення пін'я птахів залежить від:

- пігментів, які знаходяться в ньому;
- структурних особливостей коркового шару пін'я.

Різноманітність забарвлення пін'яного покриву зумовлена поєднанням відносно невеликої кількості пігментів і змінами у структурі поверхневого коркового шару пін'я.

Усі пігменти, які надають забарвлення пін'ю, можна поділити на 2 групи:

– меланіни – еумеланіни, феомеланіни. Ці пігменти – основні і філогенетично давні. За походженням меланіни – похідні білка, що знаходиться в особливих клітинах – хроматофорах, які мають відростки. У залежності від характеру зерняток пігменту, а також від їх кількості, меланіни надають пін'ю такого забарвлення: чорного, червоно-бурого, жовтого. Різні варіації меланінового забарвлення виникають у результаті різної інтенсивності окислення одного і того ж вихідного пігменту. Відтінок забарвлення визначається інтенсивністю окислювального процесу. Утворення малюнку на пін'ї пов'язане з нерівномірністю окислювального процесу у часі. У свою чергу рівень окислення пігменту залежить і знаходиться під контролем щитоподібної залози;

– ліпохроми – це жироподібні забарвлюючі речовини, які надають пін'ю яскравого забарвлення. У клітинах вони розташовуються дифузно і в тваринний організм потрапляють через травний тракт, кровоносну та лімфоїдну системи. Особливо добре розвинені ліпохроми у тварин, які живуть у тропіках та субтропіках. Забарвлення пін'я залежать від характеру корму – велика кількість жиру в кормі приводить до вищеплення ліпохромів і заміни їх меланінами. Наприклад, інтенсивний рожевий або фіолетовий кольори залежать від наявності в кормі каратиноїдів. Так, пін'яний покрив сочевиці при відсутності в кормі каратиноїдів стає жовтим.

Зміна забарвлення пін'я може відбуватися при закладанні нової генерації пін'я. Перезабарвлення сформованого пін'я за рахунок проникнення нового пігменту у сформовану структуру неможливе. Можна виділити декілька винятків:

– бананоїд (ряд зозулі), у якого червоно-фіолетовий колір пін'я під час дощу перебарвлюється у синій, завдяки присутності у пін'ї особливого барвника – турацину, який має у своєму складі солі міді, що залежно від вологості змінюють свій колір;

– єгипетська чапля (ряд лелекоподібні). Жовтий пігмент (пін'я на голові) під впливом яскравого сонячного світла зазнає хімічних змін, у результаті яких воно стає білим;

– пігмент може вимиватися із пін'я. Наприклад, у турако (ряд зозулі) під час купання у неволі, вода забарвлюється в червоний колір, пігмент вимивається із пін'я.

Мікроскопічне дослідження пін'я показало, що різні його ділянки мають неоднакове променезаломлення, що впливає на забарвлення пін'я. Найпростіше структурне забарвлення – біле (пігмент відсутній), що пояснюється повним відбиванням світла від шару прозорих клітин стержня і борідок, які заповнені повітрям.

Структурний блакитний та синій кольори обумовлені тим, що стінки клітин пір'я недостатньо прозорі і мають різну товщину. Синій колір залежить від комбінації жовтого пігментного шару і потовщених стінок клітин мозкового шару стержня. Забарвлення, при наявності блакитного структурного і жовтого ліпохрому в корковому шарі, обумовлює зелений колір. Фіолетовий колір залежить від наявності густого шару феомеланіну в присутності ліпохромів.

Шовковистий відблиск пір'я зумовлений наявністю тонких, довгих, позбавлених гачечків борідок другого порядку, дзеркально гладенька поверхня яких відбиває промені світла.

Бархатистість (повна відсутність блиску) залежить від наявності великої кількості видозмінених борідок, які мають форму щетинок або шипиків, орієнтованих перпендикулярно до поверхні крила і розташованих щільними паралельними рядами. Завдяки такому розташуванню борідок відбувається повне поглинання світла. Блискуче металічне або переливчасте забарвлення з зеленим, блакитним, фіолетовим відблиском обумовлене інтерференцією світла, коли борідки 2-го порядку, покриті прозорими роговими пластинками, іноді розташованими у декілька рядів. Для металічного відблиску необхідна пігментна основа.

Різний розподіл пігментів і тонких рогових структур створює індивідуальний малюнок пір'я. Як правило малюнок добре видно лише на зовнішній поверхні пір'я. Формування загального малюнку пір'яного покриву птахів — явище складне. Ланцюг фізіологічних змін, зумовлений змінами в середовищі, знаходить своє відтворення у забарвленні пір'яного покриву птахів і, в першу чергу, в інтенсивності розподілу пігменту у пір'ї дорсальної та вентральної поверхні тіла. Порушення функцій пігментних клітин у окремих особин може бути пов'язане з припиненням утворення і відкладання пігменту. Це явище носить назву альбінізму (повний, частковий). Спостерігаються також статеві відмінності у забарвленні пір'я птахів, які реалізуються під впливом статевих гормонів. Це явище носить назву – статевого диморфізму.

Ссавці. Своєрідним похідним шкірних покривів ссавців є волосся. На відміну від рогових лусочок і пір'я, волосся має виключно ектодермальне походження і тільки в цибулині волосся є сосочок мезодермального походження.

Розвиток волосся іде таким шляхом: в епідермісі у місці майбутньої закладки волосся відбувається розмноження клітин, які потім занурюються в коріум. Продовжуючи розмножуватись, вони утворюють зачаток волоссяної сумки, на дні якої розташовується волосяна цибулина, в яку вростає волосяний сосочок. Зовні сосочка відбувається ороговіння клітин, які утворюють стержень волосся і його піхву. У стержні розрізняють стовбур і корінь. Стовбур – частина волосся, що знаходиться над поверхнею шкіри: корінь – частина волосся, що знаходиться у волосяній сумці (фолікулі), зануреній у дерму. Стовбур і корінь (крім самої основи) складаються із відмерлих сильно кератинізованих епідермальних клітин. Саме корінь, розширюючись на кінці, утворює порожнину цибулини, під якою знаходиться волосяний сосочок. У волосяну сумку відкриваються також протоки сальних залоз. У волосяній сумці виділяють: сполучнотканинний зовнішній міхур; зовнішню піхву, епітеліальна частина якої є безпосереднім продовженням епідермісу; внутрішню піхву, яка представлена загнутими епітеліальними шарами

зовнішньої піхви. Зовнішня піхва складається: із зовнішнього шару циліндричних клітин; середнього шару округлих клітин; внутрішнього шару плоских клітин. Ці шари є продовженням відповідних шарів шкіри – мальпігієвого, зернистого і рогового. У внутрішній піхві виділяють два шари клітин: внутрішній, середній і ще один зовнішній, який складається із плоских клітин і безпосередньо прилягає до волосся. У дно волоссяної сумки, де розміщена цибулина, вростає сосочок коріуму (papilla), в якому знаходяться кровоносні судини.

У стержні розрізняють три шари: зовнішній, який складається із одного шару черепицеподібних клітин, що налягають одна на одну і утворюють кутикулу волосся; середній шар – із клітин, які витягнуті вздовж волосся і утворюють коркову речовину волосся; центральний – із клітин, які витягнуті вздовж поперечної осі волосся і утворюють його серцевину. У серцевині волосся знаходяться пухирці, а у корковому – пігмент, який утворюється у клітинах цього шару.

Незважаючи на те, що питання про походження волосся у ссавців поки не є до кінця вирішеним, можна говорити про те, що попередником волоссяного покриву був покрив із лусочок. Це можна підтвердити тим, що у багатьох ссавців зустрічаються ще рогові луски, особливо на хвості (багато сумчастих, комахоїдні, гризуни), а іноді закладаються провізорні лусочки, які через деякий час зникають. На користь цього свідчить і послідовність розташуванням волосся у зародків багатьох ссавців.

Забарвлення волосся у ссавців найчастіше – монотонне, бліде і залежить від: 1) пігменту коркового шару; 2) вмісту повітря у клітинах серцевини волосся; 3) поверхневої структури волосся; 4) впливу довкілля.

Крім волосся, до похідних шкіри у ссавців відносяться рогові лусочки. У деяких видів ссавців на тілі зустрічаються рогові лусочки (миша, пацюк, ондатра, бобер). У маніс рогові лусочки покривають все тіло, а у броненосців, крім рогових лусочок, на тілі є ще й кісткові.

У беззубих китів є рогові потовщення на піднебінні, які утворюють так звані піднебінні пластинки. Надмірний розвиток останніх сприяє утворенню великих розщеплених рогових пластинок, які вільно звисають з піднебіння в ротову порожнину і утворюють китовий вус.

До рогових утворень ссавців відноситься також дзьоб єхидни і качконоса, роги носорога, копита, кігті, нігті, а також верхній шар рогів у деяких ссавців. Ріг носорога складається із порожнистих рогових стовпчиків, розташованих відповідно сосочкам коріуму. Шкіра, в тих місцях, де знаходиться ріг, приростає до окістя носових або лобових кісток.

Нігті вперше з'являються у вигляді рогового чохла на кінці пальців у земноводних. Уже у крокодилів, а також у ссавців, нігті складаються з двох частин: верхньої, яка випукла і більш тверда – це нігтьова пластинка; нижньої – яка вигнута, більш пухка – подошовна пластинка. Зверху нігтя, в основі нігтьової пластинки виступає шкірна складка, знизу подошовної пластинки розташована подушечка пальця.

Усі форми копит ссавців є похідними нігтів. Так стінка копита коня відповідає нігтьовій пластинці; подошва копита – подошовній пластинці; стрілка, яка вдається у подошву в задній частині – подушечці; частина, яка відповідає нігтьовому валику, не виражена.

Уперше роги з кістковою основою серед хребетних з'являються у викопних плазунів. Ці роги приростали до лобових кісток як і у ссавців. Серед сучасних плазунів тільки у деяких видів хамелеонів є рогоподібні виступи на голові.

У ссавців зустрічається декілька типів рогів, але всі вони мають кісткову основу. У порожнисторогих (бики, кози, вівці, антилопи) роги утворені відростками лобової кістки. Ці відростки покриті роговим чохлаком. У жирафа кісткова частина рогів покрита м'якою шкірою протягом усього життя, а у оленів – тільки тоді, коли роги молоді. Роги жирафа і порожнисторогих є постійними, не розгалужуються і характерні в більшості випадків обом статям. У оленів роги розгалужені і, за винятком північного оленя, присутні тільки у самців і змінюються щорічно. Роги сидять на відростках лобових кісток і спочатку м'які, багаті кровоносними судинами, покриті шкірою і волоссям. Розвиток таких рогів розпочинається уже з першого року життя, коли утворюються відносно невисокі конічні виступи, які відпадають у кінці другого року життя. Роги, які розвиваються на третьому році, мають уже додатковий вилкоподібний відросток. На рогах, які виростають іще через рік, утворюється ще одна гілка і так далі.

Шкірні залози, як похідні епідермісу – це клітини епідермісу, які мають здатність до секреторної функції. У ланцетника та круглоротих таких клітин велика кількість. У риб також у шкірі велика кількість залозистих клітин різного типу. Найбільш розповсюджені – бокалоподібні залозисті клітини.

У личинок земноводних в епідермісі знаходиться велика кількість залозистих клітин, які у дорослих зникають і замінюються багатоклітинними залозами (вперше з'являються), які розвиваються із клітин основного шару епідермісу, що занурюється у коріум. Власне залоза знаходиться у коріумі, а вивідна протока – в епідермісі.

У плазунів шкіра позбавлена залоз, за винятком: 1) крокодили мають пару мускусних залоз, які розташовані з боків нижньої щелепи; 2) у черепах подібні залози розташовані в місці з'єднання спинного і черевного карапаксів.

У птахів шкіра тонка, суха і позбавлена залоз, за винятком куприкової залози у водоплавних птахів, пудреток у чепур.

Наявність великої кількості залоз у шкірі ссавців при відсутності їх у плазунів і птахів, дозволяє стверджувати, що пращурами ссавців були дуже давні плазуни, які зберегли спільні ознаки з викопними земноводними.

За будовою вивідних протоків виділяють трубчасті та альвеолярні залози. До трубчастих залоз відносяться потові залози, які, в найпростішому вигляді, представлені трубчастим мішечком, який на кінці має клубочок. Характерним є наявність у стінках мішечка м'язового шару, що споріднює їх із описаними вище шкірними залозами земноводних. У більшості випадків залози відкриваються на поверхню шкіри, іноді – у волосяну сумку (у бурого та білого ведмедів вони розгалужені). Потові залози часто відсутні на волосяному покриві тіла і знаходяться тільки на поверхні підошви. Наприклад, це спостерігається у представників родини мишині, дикобрази. У таких тварин, як сиренові, китоподібні, кроти – потові залози зовсім відсутні. Специфічність розташування потових залоз спостерігається у землерийок, у яких з кожного боку тіла розташовується по одному ряду великих потових залоз; у оленів є велика кількість потових залоз на хвості.

Другий тип залоз – це альвеолярні залози, до яких відносяться сальні залози. Секрет утворюється за рахунок руйнування, переродження клітин самої залози. Після того, як клітина переповнюється жиром, вона перетворюється в секрет залози і одна або декілька залоз відкриваються в волосяну сумку. Сальні залози зустрічаються також на частинах тіла, які позбавлені волосся. Вони відсутні у китоподібних, лінивців, деяких комахоїдних, дуже мало їх у сиренових.

Мускусні залози – видозмінені шкірні залози, виділяють пахучу речовину – мускус, який слугує, головним чином, для приваблювання самок і виконує функцію хімічного сигналу для мічення території. Виявлені мускусні залози у деяких плазунів і ссавців. Більшість пахучих залоз мають альвеолярну будову, іноді зустрічаються трубчасті залози та залози змішаної секреції, тобто коли вони поєднують у собі альвеолярну і трубчасту будову. До альвеолярних залоз відносяться залози на спині, та у кореня хвоста лисиці. До трубчастих – залози на задньому боці кистевої частини передніх ніг свині. Змішані комплекси (трубчато-альвеолярні залози) розташовані з боків голови у кажанів.

Складні залози – це мішкоподібні вп'ячування покривів, в які відкриваються декілька протоків залоз і які слугують резервуаром для секрету. До таких залоз відносяться копитні залози, які у багатьох жуйних знаходяться між пальцями; очні залози також у жуйних ще слугують для мічення території; анальні залози у багатьох хижих ссавців виділяють цибетін і відкриваються в один міхур, який лежить між заднім проходом і статевим отвором у самців і самок віверових; мускусна залоза кабарги; препуціальна залоза у самок гризунів, наприклад, у бобра вона виділяє «боброву струю».

Своєрідний залозистий апарат спостерігається у качконоса та єхидни. На задній поверхні стопи (задні кінцівки) є шпора, на вершині якої відкривається трубчаста залоза, що виділяє секрет за властивостями схожий з отрутою гадюки.

Видозміненими потовими залозами є *молочні залози*, які представлені двома типами: перший – характерний для яйцекладних, другий – для живорідних. У перших на череві з кожного боку є так звані залозисті поля, тобто ділянки покривів, на яких відкриваються протоки залоз і добре розвинені гладенькі м'язи. Молочні залози формуються як щільне набухання епідермісу, в якому згодом утворюється порожнина як результат ороговіння і відшнуровування центральних клітин. Порожнина зачатку залози – це карман, із якого формується сосок. Залози складаються із розгалужених трубок і міхурів, які мають свої власні м'язи і відкриваються у волосяну сумку. З волосся стікає секрет, який виділяють залози, а потім під тиском м'язів виприскуються.

Цікаво, що у самців єхидни молочні залози також добре розвинені і навіть функціонують. Це явище можна розглядати як один із видів аномалії. У єхидни в період відкладання яєць в ділянці пупка розвиваються підшкірні м'язи, а ділянка, що позбавлена м'язів, занурюється всередину, цьому сприяє також зв'язок пупка з сечовим міхуром. Подальше занурення сприяє утворенню на череві особливого заглиблення – сумки, в яку відкриваються залози. У малят качконоса губи покриті дзьобом, як і у дорослих, тому вони не можуть ссати молоко, а видавлюють його дзьобом. Сумка, в яку відкриваються молочні залози, характерна і сумчастим, але вона формується по іншому, ніж сумка єхидни. Вона утворюється у вигляді двох

бокових складок. Молочні залози альвеолярного типу і відкриваються не на поверхню залозистого поля, а на верхівку соска. Власні м'язи залоз зберігаються тільки в стінках протоків.

У плацентарних ссавців аналогом залозистого поля є та частина соска, яка має отвір, а власне сосок молочної залози є новоутворенням і за походженням є припіднятою частиною покривів, які оточують залозисте поле.

Кількість пар сосків і залоз у ссавців може бути різна, в основному вона відповідає кількості малят, які народжуються одночасно. Розташовуються соски, як правило, двома парними рядами. У кажанів, приматів, сиренових залишається тільки одна пара сосків на грудях, у китоподібних також – одна пара, тільки вона розташована у паховій ділянці.

Отже, еволюція покривів і їх похідних у хордових тварин йшла такими шляхами: 1) перехід від одношарового до багатшарового епітелію; 2) перехід від одноклітинних залоз до багатоклітинних; 3) утворення захисних структур (похідних шкіри) – лусочок, пір'я, волосся; 4) формування шкіряного скелету – покривні кістки, які занурилися всередину тіла (череп, плечовий пояс); 5) посилення терморегуляційної та захисної функцій шкіри та її похідних.

Линяння – це періодична зміна зовнішніх шкірних покривів та їх похідних (лусочки, шерсть, пір'я та інше) у тварин. Линяння може бути віковим (проходить в перші місяці життя), сезонним (в певні пори року) і постійним (протягом усього року). Настання процесу линяння залежить від стадії розвитку, віку, гормонального стану організму, а також від умов зовнішнього середовища – температури, фотоперіоду та інших чинників.

У хребетних тварин линяння пов'язане з пристосуванням до певних сезонів року, з поновленням покривів. Цей процес регулюється гормонами ендокринної системи.

У земноводних і плазунів линяння відбувається у вигляді скидання і поновлення верхнього ороговілого шару шкіри і проходить протягом усього літа, а частота линяння (від 2 до 6) залежить від температури середовища. Линяння у земноводних, ящірок і гадюк охоплює одночасно всі частини тіла. У крокодилів і черепах линяння часткове, наприклад, у черепах линяють ті частини тіла, які не покриті панциром.

У птахів линяє пір'я, а також рогові утворення на ногах і дзьобі. У багатьох птахів початок линяння пов'язаний зі зміною довжини світлового дня. У птахів розрізняють декілька типів линяння. Так, пташенята, які вилуплюються із яйця, покриті ембріональним пухом, який замінюється так званим гніздовим пір'ям. Після цього відбувається повне або часткове післягніздове линяння. Заміна всього пір'яного покриву відбувається у птахів до кінця літа. У цьому випадку яскраве пір'я шлюбного періоду змінюється на більш густе і менш яскраве зимове пір'я. У деяких груп (гусеподібні, пастушкові, журавлі та інші) одночасно із покривним пір'ям линяють рульові і махові, у результаті чого птахи втрачають здатність до польоту.

У ссавців розрізняють вікове і сезонне линяння, які супроводжуються зміною волосяного покриву по забарвленню та густині. У тварин, які ведуть риючий спосіб життя (кріт, сліпак), волосяний покрив швидко зношується, тому, крім сезонного

линяння, їм характерне постійне або компенсаційне линяння. Тварини, які живуть в умовах різкої зміни холодної зими і жаркого літа, линяють швидко; мешканці тропіків і напівводні тварини (ондатра, нутрія, калан) – поступово. Більшість ссавців линяють два рази на рік – весною і восени, а деякі, наприклад, тюлені, бабаки, ховрахи, тушканчики – один раз.

2.2. Опорно-рухова система. Локомоція

2.2.1. Скелет. Значення скелету, як опорної структури, характеризується тим, що він визначає загальну форму тіла тварини і добре зберігається, тому палеонтологи можуть на основі викопних кісткових решток реконструювати організацію тварин, що жили на землі мільйони років тому. По-друге, скелет є місцем фіксації м'язів і захищає життєвоважливі органи від пошкодження. Нарешті, у результаті швидкого оновлення своїх компонентів скелет бере участь в метаболізмі (мінеральному обміні), так як саме кісткова тканина забезпечує участь у загальному обміні фосфатів, карбонату кальцію та інших речовин і є постійно діючим депо цих речовин.

У порівняльно-анатомічному аспекті можна виділити такі етапи формування скелету у хордових тварин, які підтверджуються і даними порівняльної ембріології.

Перший етап – осьовий скелет представлений спинною струною – хордою (ланцетник, личинки покривників). Хорда складається із зовнішньої еластичної оболонки, клітини якої мають вигляд плоских дисків та внутрішньої волокнистої оболонки – продукту виділення периферичного синцитію. Ця оболонка схожа із епітелієм, тому її ще називають епітелієм хорди. Навколо хорди знаходиться скелетогенна сполучна тканина мезодермального походження, із якої і розвиваються в подальшому елементи хребців.

Другий етап – хорда зберігається і разом з центральною нервовою системою навколо неї утворюється міцний сполучнотканинний футляр, який не розчленований на окремі хребці. Крім того, розпочинається утворення окремих хрящових елементів (круглороті).

Третій етап – повний хрящовий скелет – хребет з ребрами, скелет парних плавників, череп мозковий і вісцеральний (хрящові риби).

Четвертий етап – початок появи кісткового скелету у вигляді зовнішнього панцира із покривних окостенінь шкіряного походження (викопні хрящові риби).

П'ятий етап – утворення кісткового скелету шляхом ентодермального окостеніння і з'єднання хондральних кісток з покривними кістками в єдиний кістковий скелет (кісткові риби та всі наземні хребетні). Покривні кістки розвиваються як луски, які розростаються, особливо в ділянці плечового пояса та черепа. З'явившись у шкірі, ці кістки занурювались у м'які тканини і вступали в тісний зв'язок з внутрішнім скелетом.

Осьовий скелет. У процесі еволюції осьовий скелет зазнає змін. Так спочатку це – хорда, яка поступово витісняється хребцями. У більшості хребетних тварин хорда зберігається тільки на ранніх етапах ембріонального розвитку. На більш пізніх етапах розвитку хорда заміщується хребтом, який складається із хребців.

Однією із ознак класу є ступінь та спосіб витіснення ембріональної хорди

тілами хребців, які відсутні у круглоротих і хрящових ганоїдів, хорда яких зберігає функцію осьового скелету. У переважної більшості риб утворюються ввігнуті у передній і задній частинах (амфіцельні) тіла хребців, а залишки хорди займають простір не витіснений ні хрящем, ні кістковою тканиною.

У амфібій та плазунів між тілами хребців, утворилися суглобові поверхні, а самі тіла хребців можуть бути або процельними (у передній частині – ввігнуті, у задній – випуклі), або опістоцельними (у передній частині – випуклі, у задній – ввігнуті). Залишки хорди, як правило, знаходяться в центрі тіла хребця. Складні сідлоподібні суглобові поверхні характерні для хребців птахів. Хребці ссавців у передній і задній частинах – плоскі. Між такими платицельними хребцями лежать сполучнотканинні міжхребцеві диски з залишками хорди в центрі (ядро диску).

У представників п/класу Риби розпочинається диференціація осьового скелету на відділи: тулубовий, хвостовий.

У земноводних, крім цих двох відділів, з'являється ще два нових – шийний (1 хребець), крижовий (1 хребець). У плазунів хребет складається із 5 відділів: шийний, грудний, поперековий, крижовий і хвостовий. У плазунів також вперше з'являється грудна клітка (відсутня у змії). Грудна клітка генетично відноситься до осьового скелету, що підтверджується і ембріологічними дослідженнями. Два перших хребці в шийному відділі – атлант та епістрофей – забезпечують рухомість голови, що дуже важливо для наземних тварин.

У птахів відмічається велика схожість будови осьового скелету з плазунами, але дуже виражені ознаки спеціалізації, пов'язані з польотом (рухомий шийний відділ, наявність складного крижа). Крім атланта, всі останні хребці шийного відділу у птахів гетероцельного типу – довгі тіла кожного хребця у передній частині (краніально) і задній частині (каудально) мають сідлоподібну поверхню (у сагітальному розрізі хребці – опістоцельні, у фронтальному – процельні). Зчленування таких хребців у вертикальній площині забезпечує велику рухливість одного хребця відносно іншого. У цілому все вище зазначене сприяє великій рухливості голови.

У птахів у зв'язку з польотом грудні хребці беруть участь в утворенні складного крижа. Завдяки цьому тулубовий відділ осьового скелету стає нерухомим, що дуже важливо при польоті. До грудних хребців рухомо приєднуються ребра. Кожне ребро складається із двох відділів – спинного та черевного, які рухомо з'єднуються. Міцність грудної клітки підсилюється гачкоподібними відростками, які закріплені на спинному відділі і налягають на наступне ребро. Велика груднина має вигляд тонкої широкої пластинки, на якій розміщений кіль груднини.

Рухоме з'єднання спинного та черевного відділів ребер між собою і рухоме їх з'єднання з хребтом і грудниною забезпечують зміну об'єму грудної клітки, що сприяє інтенсифікації дихання.

У ссавців також будова осьового скелету схожа з плазунами (5 відділів). Характерна особливість – хребці платицельні (з плоскими поверхнями), між ними розташовані хрящові міжхребцеві диски. У шийному відділі ссавців кількість хребців постійна – 7 (вийнятки: ламантин – 6, лінивець – 8-10), від розмірів яких залежить довжина шиї. У різних видів ссавців неоднакова рухливість хребта, що залежить від способу життя. До грудних хребців приєднуються довгі ребра, черевні

кінці яких за допомогою хрящових відділів прикріплюються до груднини, утворюючи замкнену грудну клітку.

У савців до хребців грудного відділу прикріплюються ребра, які утворюють грудну клітку. Груднина, яка замикає грудну клітку плоска, тільки у кажанів і у видів, які ведуть риучий спосіб життя і мають добре розвинені передні кінцівки є кіль, до якого прикріплюються грудні м'язи.

Основні етапи еволюції осьового скелету у хордових тварин:

- поступове заміщення хорди хребтом, який складається із хребців спочатку хрящових, а потім – кісткових;
- диференціація хребта на відділи (2–4–5);
- поява грудної клітки у наземних тварин (вперше у плазунів);
- збільшення кількості поперекових хребців і видовження поперекового відділу хребта шляхом асиміляції каудальних грудних хребців (савці), що сприяло збільшенню рухливості тварин;
- укріплення тазового поясу у наземних тварин за рахунок збільшення кількості крижових хребців (1–5).

Скелет кінцівок. У залежності від умов існування тварин (водне середовище чи наземне) можна виділити 2 типи вільних кінцівок: плавники риб та п'ятипалі триважильні кінцівки наземних тварин.

Уперше непарні плавники з'являються у ланцетника (хвостовий), а також у круглоротих (спинний, хвостовий). Парні плавники вперше з'явилися у хрящових риб (грудні, черевні), розташовуються вони горизонтально відносно тіла (примітивна ознака); у кісткових риб парні плавники розташовуються під певним кутом по відношенню до тіла. У риб уперше з'являються аналоги поясів кінцівок (плечовий, тазовий), до яких прикріплюються відповідні кінцівки. Кінцівки наземних тварин, як показують палеонтологічні дані, походять від плавників однієї із груп викопних кистеперих риб, у яких парні плавники відзначалися більшими розмірами променів у результаті їх злиття, добре розвиненими м'язами і їх високою рухливістю. Завдяки вище зазначеним змінам викопні кистепері риби могли використовувати плавники для пересування по твердому субстрату дна мілких пересихаючих водойм (нова функція).

Плавники давніх кистеперих риб були основою для розвитку кінцівок наземних хребетних. При цьому відбувалось подальше зменшення числа променів, укріплення кісткових елементів та їх злиття. Важливою ознакою перетворення плавників у кінцівки наземних хребетних була заміна міцного з'єднання елементів кінцівки рухомим з'єднанням у вигляді суглобів. Таким чином, кінцівка перетворилася у складний важіль, в якому всі складові рухомо з'єднані один відносно одного.

Кожен клас наземних тварин залежно від умов існування має певні особливості у будові кінцівок і поясів кінцівок, до яких вони прикріплюються. Незалежно від того, де живуть тварини – у воді або на суші, у всіх кінцівки є гомологічними органами з єдиним планом будови. У вищих тварин, у яких в дорослому стані кінцівки відсутні, під час ембріонального розвитку вони закладаються.

У зв'язку з прогресивним способом пересування (політ) у птахів у процесі

еволюції сформувалась низка адаптацій. По-перше, передні кінцівки перетворилися у крила, у задній кінцівці утворилася додаткова кістка – цівка. У плечовому поясі ключиця перетворилася в так звану «вилочку», яка виконує функцію амортизатора під час приземлення птаха.

Осьовий скелет, пояси кінцівок і вільні кінцівки складають опорно-рухову систему наземних тварин. У більшості риб плавники використовуються для зміни напрямку руху під час плавання і опускання на глибину або для піднімання на поверхню.

Еволюція опорно-рухової системи йшла шляхом набуття тваринами більшої рухомості, що у свою чергу досягалось:

- збільшенням міцності системи (кількість хребців збільшується, з'являються нові відділи);
- зміною будови власне хребців;
- зміною гістологічної будови кісток.

Більш активний спосіб пересування у тварин нерозривно пов'язаний з набуттям у процесі еволюції маневреності. Маневреність у пересуванні стала можливою завдяки тому, що:

- у наземних тварин з'являється п'ятипала триважільна кінцівка, рухомо з'єднана за допомогою суглобів;
- укоротилась довжина стопи і кисті, у результаті чого утворився інтеркарпальний (передня кінцівка) і інтартарзальний (задня кінцівка) суглоби, що сприяло зменшенню площі опори на субстрат, збільшення швидкості і маневреності пересування;
- кінцівки наблизилися до осі тіла, що дозволило підняти тіло над землею і стало легше долати силу тяжіння і, відповідно, збільшувати маневреність і швидкість пересування.

Скелет голови (череп). Череп утворився із зовнішнього панцира (екзокраній) дермального походження, кістки якого зрослися між собою. Цей відділ черепа є «першим» кістковим черепом, так як був досить добре розвинений у вимерлих у девоні форм та існував ще до появи внутрішнього кісткового скелету. Іншим за походженням у часі і за локалізацією є внутрішній (ендокраній) скелет мезодермального походження. Не дивлячись на те, що покривний – екзокраній – був досить добре розвинений у примітивних вимерлих форм круглоротих, у хрящових риб він відсутній. У кісткових риб знову з'являється екзокраній, який, однак, вступає в тісний зв'язок з ендокраніумом – внутрішнім кістковим черепом. У свою чергу ендокраній складається із 2-х відділів: неврального та вісцерального.

Незважаючи на те, що закладання нейрокраніуму та вісцерокраніуму (спланхнокраній) здійснюється за рахунок склеротомів мезодерми, різниця полягає в тому, що нейрокраній – похідне сегментованої частини мезодерми у ділянці краніального відділу тіла (із 7–9 пар головних сомітів), а спланхнокраній формується із несегментованої частини мезодерми.

Прогресивний розвиток органів чуття на передньому кінці тіла сприяв диференціації передньої частини нервової трубки в головний мозок, а уже навколо нього сформувався мозковий череп, який виконує функцію зовнішнього скелету для головного мозку і органів чуття (нюхового, зорового та слухового).

Вісцеральна частина черепа утворилася в результаті диференціації переднього відділу кишкової трубки, органів ротової порожнини і органів дихання – зябер. Основна функція вісцерального черепа – це підтримання і опора ротового та дихального апаратів.

Крім того, до черепа у кісткових риб прикріплюється пояс грудного парного плавця, у наземних тварин до черепа прикріплюється мускулатура шиї та тулуба.

Першим у філогенезі хордових тварин сформувався вісцеральний відділ черепа. Найбільш примітивним представником хордових є ланцетник (п/тип Безчерепні). У ланцетника відсутні головний мозок і органи чуття. Отже, відсутній і череп. Але у безчерепних вже є скелет переднього відділу кишки (вісцеральний). Це більше 100 пар стержнів, які складаються із драглистої ущільненої неклітинної маси. Вони і утворюють своєрідний скелет, строму зябрового апарату. Ці стержні утримують зяброві щілини у розкритому стані і забезпечують вільне перетікання води через них.

Подальша еволюція вісцерального черепа, вважає О. М. Северцов, пов'язана з активізацією дихання і процесу травлення, що сприяло утворенню міцної мускулатури вісцерального походження, яка здатна стискати стінку зябрової порожнини. Завдяки пружності та своєрідності будови скелетного відділу кишки – зябрових дуг – зворотне розширення зябрової порожнини відбувається пасивно. Такий вісцеральний скелет мають сучасні круглороті.

У щелепноротих, починаючи із селакій, звуження глотки і зябрової щілини і виштовхування води із глотки відбувається активно, під дією також вісцеральної мускулатури. Але розширення зябрових дуг і зябрової щілини, на відміну від круглоротих, відбувається уже активно, завдяки скороченню соматичної мускулатури.

Подальша еволюція зябрових дуг йшла таким шляхом:

- 1-а і 2-а зяброві дуги перетворилися в губні хрящі;
- 3-я зяброва дуга – в щелепи (верхня, нижня);
- 4-а зяброва дуга – в під'язикову дугу;
- 5-а – 9-а зяброві дуги – в зябра.

Таким шляхом йшла еволюція сучасних риб.

Доказом того, що 3-я та 4-а дуги були у минулому зябровими дугами є те, що між ними розташований рудимент зябрової щілини – бризкальце.

Прогресивний розвиток щелепового апарату у кісткових риб йшов в напрямку перетворення хряща у кістку. З покривних кісток формується зяброва кришка, а у передній частині щелепний апарат (вісцерального походження) починає доповнюватися щелеповими кістками покривного походження, з наступним витісненням первинних щелеп.

На місці задньої частини Меккелевого хряща формується зчленівна кістка, яка з квадратною кісткою утворює суглоб. У передній частині цього хряща формується декілька покривних кісток: зубна, пластинчаста, кутова, надкутова. Під'язикова дуга видозмінювалась у зв'язку з перетворенням щелепової дуги. Верхня частина під'язикової дуги перетворилася в гіамандибуляре і стала слугувати для прикріплення щелепової дуги до черепа. Вісцеральні дуги зовсім не були пов'язані з мозковим черепом. У подальшому встановлюється зв'язок між мозковим і

вісцеральним черепом за допомогою зв'язок або шляхом безпосереднього приростання (наземні тварини). Цей зв'язок є вторинним.

По типу фіксації верхньої щелепи до нейрокраніуму у філогенезі череп пройшов такі етапи:

- протостилія – гіпотетичний вихідний тип, при якому щелепна і гіюїдна дуги підвішуються до мозкового черепа своїми верхніми кінцями незалежно одна від одної;

- амфістилія – потрійний зв'язок щелепової дуги з черепом. Верхній відділ щелепової дуги кріпиться в передній частині за допомогою одного відростка до дна черепа, другого відростка – до слухової капсули, а задній відділ – міцно кріпиться за допомогою гіомандибуляре;

- гіюстилія – верхній відділ щелепової дуги зв'язаний з мозковим черепом тільки в передній частині, задній же відділ піднебінно-квадратного хряща кріпиться до черепа тільки за допомогою гіомандибуляре;

- аутостилія – розвивається вторинно із амфістелії або гіюстелії. Щелепна дуга безпосередньо приростає до мозкового черепа (верхній відділ повністю зливається з мозковим черепом).

Перші наземні хребетні (іхтіостегіди) були перехідною формою між рибами і наземними тваринами. У них піднебінно-квадратний комплекс кісток приєднується до нейрокраніума теж в декількох місцях. Квадратна кістка кріпиться в ділянці слухової капсули, а гіомандибуляре втрачає функцію фіксації піднебінно-квадратної дуги до нейрокраніума. Він здійснює функцію на передачу звукових коливань повітря в механічні коливання кісточки. Між слуховою ділянкою черепа та зовнішньою стінкою брызгальця у цих тварин з'являється середнє вухо.

Вихід хребетних на сушу супроводжувався морфофункціональними перебудовами у вісцеральному черепі, які були пов'язані з легеневим типом дихання. Елементи під'язикової дуги, які слугували для підтримання ротового та зябрового апаратів зазнали найбільших змін. Так, гіомандибуляре, яке при гіюстелії слугувало для з'єднання верхнього відділу щелепової дуги з мозковим черепом, втратило свою функцію і перетворилося в слухову кісточку – стремінце. У наземних тварин відбувається безпосереднє приростання щелепової дуги до мозкового черепа.

Перетворення під'язикової дуги і зябрових дуг у процесі еволюції йшло таким шляхом:

- нижній відділ під'язикової дуги перетворився в передні ріжки;
- тіло під'язикової кістки – залишок копули;
- перша зяброва дуга перетворилася в задні ріжки;
- друга та третя зяброві дуги з'єднуються і утворюють щитоподібний хрящ гортані (вперше з'явився у ссавців);
- четверта та п'ята зяброві дуги дали початок перснєподібному та черпакуватим хрящам, а також беруть участь в утворенні трахеальних хрящів.

Еволюція двох відділів черепа йшла спочатку незалежно одна від одної, а пізніше відбулося з'єднання. Тільки у наземних тварин ці два відділи утворили єдиний череп. Вільною залишилась під'язикова кістка (пластинка).

У філогенетичному ряду хребетних тварин мозковий череп пройшов три різних по щільності і міцності сполучної тканини етапи: перетинчасту, хрящову,

кісткову. Сполучна скелетогенна тканина утворилась із мезенхіми склеротому, що знаходиться на медіальному боці мезодерми, з якої спочатку утворюється перетинчаста сполучнотканинна оболонка, яка далі перетворюється в хрящ, а останній – у кісткову тканину, тобто кістка утворюється на місці хрящового попередника. Покривні кістки утворюються не маючи хрящового попередника, у цьому випадку відсутня хрящова стадія у розвитку черепа. Послідовну зміну стадій частково можна спостерігати в ембріогенезі деяких хребетних. Мозковий відділ черепа у більшості хребетних тварин, крім сучасних круглоротих та хрящових риб, утворився від більш чи менш тісного з'єднання хрящового черепа з кістками різного походження. Ці кістки сформувалися у результаті осифікації хрящового попередника, або за рахунок кісток дермального походження. Мозковий череп у філогенезі з'являється дещо пізніше від вісцерального.

На ранніх етапах онтогенезу усіх хребетних тварин у стінці дна перетинчастого черепа, як опорні структури для головного мозку, з'являються дві пари стержнів із хрящової тканини. Один з них знаходиться збоку хорди в її передній частині – парахордалії. У передній частині від хорди (в основі переднього мозку) утворюється друга пара хрящів – трабекули. Крім цих хрящів, які утворюють основу черепа, знаходиться пара хрящів в його бокових стінках, у задній частині очної ямки. Це так звані бокові хрящі або сфенолатеральні хрящі. Більш-менш незалежно від цих елементів черепа розвивається хрящ у сполучнотканинній оболонці, який знаходиться навколо органів чуття. Слухові капсули розвиваються дуже близько до переднього відділу парахордалій, з якими вони зростаються. Розвиток нюхових капсул пов'язаний з переднім кінцем трабекул. Нарешті, капсула органу зору залишається завжди незалежною і утворює склеру, яка у більшості хребетних залишається хрящовою, але іноді частково на місці хряща утворюється кістка.

У черепі хребетних є ділянка, де присутня хорда – хордальна частина черепа – продукт перетворень осьового скелету передньої частини тіла, яка стимулюється розвитком головного мозку і органа слуху та необхідністю прикріплення вісцерального апарату і м'язів. Друга ділянка, в якій відсутня хорда – прехордальна – новоутворення черепа, яке розвивалося у зв'язку з розвитком переднього мозку і відповідних органів чуття: нюху, зору.

Під час подальшого розвитку черепа задні кінці трабекул зростаються з передніми кінцями парахордалій, які у свою чергу зростаються між собою під і над хордою, повністю оточуючи її. Трабекули також зростаються між собою і, таким чином, розвивається загальна хрящова пластинка або дно черепа. У цій пластинці довго (а іноді і протягом усього життя) зберігається непарний отвір – основна фонтанель. У дорослих тварин на цьому місці залишається ямка, в якій розташований гіпофіз.

З хрящовою основою черепа з самого початку тісно пов'язані нюхові капсули в передній частині і слухові – на місці парахордалій. Бокові хрящі зростаються з основою черепа, а також поступово розростаються вгору, утворюючи бокові стінки черепа. Передній кінець основи черепа розростається у вигляді вертикальної пластинки між нюховими капсулами, утворюючи носову перетинку. Нарешті, хрящ бокових стінок черепа розростається над головним мозком, утворюючи дах черепа, у деяких хребетних ця частина залишається перетинчастою і у дорослих тварин.

Первинний череп дорослих тварин має вигляд коробки із випуклою передньою частиною – нюхова ділянка; зжатою середньою частиною – очна ділянка, за якою знову йде випукла – слухова ділянка і, нарешті, задню частину черепа замикає потиличний відділ. У черепній коробці також є отвори для виходу черепно-мозкових нервів.

Розрізняють два основних типи черепа:

- платибазальний (круглороті, селахії, амфібії). Характерна ознака – широка основа, стінки очних ям широко розставлені і між ними знаходиться мозкова порожнина черепа;
- тропібазальний (цільноголові, кісткові риби, плазуни, птахи, ссавці). Характерна ознака – вузька основа, стінки очних ям дуже близько розташовані одна від одної, тому мозкова порожнина витісняється і головний мозок розташовується за очними ямками.

Серед сучасних хребетних найбільш примітивний череп у круглоротих. У задній частині черепа відсутня потилична кістка. Мозкова коробка у них є ніби продовженням спинномозкового каналу, який доходить до задньої стінки непарного нюхового міхура. Хрящ у черепі круглоротих складає лише основу та бокові стінки мозкового черепа, його дах майже весь перетинчастий і лише на рівні слухових капсул розташовані дві тоненькі хрящові комісури: одна з них розташована у передній частині від краю слухових капсул, інша – на рівні цих капсул. Знизу від основи хрящового черепа косо вниз відходить підочна дуга, яка слугує основою для очного яблука і обмежує знизу підочний отвір. Приблизно у середній частині дна мозкової коробки є широкий отвір, який відділяє прехордальний (передній) відділ черепа від хордального (заднього). Слухові капсули повністю хрящові і зливаються з хрящовим черепом так, що відділити їх практично неможливо. Нюхова капсула непарна і з'єднана з черепом за допомогою зв'язок і тому легко від нього відділяється, так як більша частина її сполучнотканинна і лише задня її стінка хрящова.

У хрящових риб нейрокраній – це хрящовий череп відкритий у передній частині, а у верхній ділянці даху коробки є досить велика фонтанель, яка закрита сполучнотканинною плівкою. У черепі є отвори для виходу черепно-мозкових нервів (10 пар). Хрящові капсули: нюхові та слухові повністю асимільовані черепом. У передній частині черепа від нюхових капсул відходить роstrум. Череп – платибазальний, так як між орбітами розташований головний мозок. Умовно в черепі виділяють: відділ в ділянці нюхових капсул з роstrумом; очний відділ у середній частині та слуховий – у задній. Мозковий відділ черепа з'єднується із вісцеральним за допомогою гіомандибуляре – гіостелія.

У кісткових риб хрящовий нейрокраній майже повністю зникає і заміщується хондральними та покривними кістками.

Починаючи з плазунів, у черепі наземних хребетних утворюється кісткове піднебіння, яке поділяє первинну ротову порожнину на дві: верхню – носову, яка відкривається назовні носовим отвором, а в глотку – хоанами та нижню – ротову порожнину.

Дах ротової порожнини у нижчих наземних хребетних утворений дном самого черепа – леміш, парасфеноїд, піднебінно-квадратний хрящ (залишки) і покривними

кістками – крилоподібні, піднебінні. Зовнішній його край утворений передщелеповими і щелеповими кістками, які утворюють первинне тверде піднебіння. При цьому внутрішні ніздрі (первинні хоани) відкриваються безпосередньо між щелеповою кісткою і лемішом. У ящірок піднебіння побудоване ще по цьому типу, але на щелепних кістках уже можна помітити невеликі горизонтальні вирости, які розташовані вздовж внутрішнього краю цих кісток – піднебінні відростки. У черепах вони розростаються і частково утворюють вторинне кісткове піднебіння, яке відділяє верхню частину ротової порожнини, де знаходяться первинні хоани, від останньої частини. Леміш зростається в одну непарну кістку, яка ділить ротову порожнину на ліву і праву частини. Отвори, які лежать з боків від леміша і ведуть в порожнину, яка відділена вторинним кістковим піднебінням, є вторинними хоанами. У черепах участь в формуванні вторинного піднебіння бере і нижня частина леміша, іноді це спостерігається і у крокодилів. У сучасних крокодилів вторинне кісткове піднебіння добре розвинене і розташоване вздовж усієї основи черепа і утворене горизонтальними відростками піднебінних, міжщелепних і щелепних кісток, а іноді, навіть, крилоподібних.

Зовнішній дах черепа має вигляд суцільного панцира не тільки у стегоцефалів, а і у давніх плазунів. У більш пізніх за походженням плазунів спостерігається полегшення черепа шляхом часткової редукції деяких кісток. Редукція зовнішнього даху черепа у хребетних тварин у процесі еволюції йшла двома незалежними шляхами:

1) часткова редукція зовнішнього даху сприяла утворенню відразу двох отворів у скроневій ділянці. У давніх плазунів ці отвори були невеликі, а у пізніших – вони збільшилися. Таким чином, стегальний череп перетворився в череп з вилицевими дугами:

- верхня вилицева дуга – заорбітальна і луската кістки;
- нижня вилицева дуга – вилицева, квадратно-вилицева кістки.

За цією схемою йшов розвиток вилицевих дуг у більшості плазунів (Diapsida).

Із сучасних плазунів дві вилицеві дуги є тільки у гаттерії і крокодилів (дізигальний череп). У інших плазунів одна із дуг редукувалася і сформувався череп з однією вилицевою дугою (монозигальний). У ящірок – тільки верхня вилицева дуга, але і вона іноді редукується і є неповною. У змій і деяких ящірок зникають обидві дуги. Нарешті, у птахів, які пішли від плазунів, редукувалася верхня вилицева дуга і залишилась нижня вилицева дуга;

2) часткова редукція зовнішнього даху черепа сприяла утворенню лише одного отвору в задній верхній частині вилицевої ділянки – верхня вилицева ямка і однієї вилицевої дуги, яка складається із елементів характерних для обох дуг – верхньої і нижньої при діапсидному типі черепа. Такий тип черепа характерний для деяких, викопних плазунів, для сучасних черепах (Synapsida), а також для савців.

Череп птахів тропі базальний характеризується великими очними орбітами, що розділені тонкою міжорбітальною перегородкою. Склад кісток черепа рептильного типу. У зв'язку із пристосуванням до польоту їх череп легкий і одночасно міцний. Більшість кісток у процесі онтогенезу зростаються без утворення швів, зуби відсутні, один потиличний суглобовий горбик для сполучення з шийним хребцем. Вільними залишаються піднебінна кістка, крилоподібна, слізна, квадратна

і вилицева. Присутня тільки одна вилицева дуга (нижня), яка утворена вилицевою та квадратно-вилицевою кістками. У птахів також нерідко добре розвинене вторинне тверде кісткове піднебіння, утворене піднебінними відростками передньощелепних і верхньощелепних кісток (леміш, піднебінні і крилоподібні кістки). Квадратна кістка з'єднана з мозковим черепом рухомо, як і у ящірки, тобто характерна стрептостилія.

Череп савців тропі базальний, аутостилчний, синапсидний. У черепі савців спостерігається зменшення кількості кісток у результаті їх зростання в комплекси. Так, в потиличному відділі черепа бокові потиличні кістки разом з основною потиличною мають парні потиличні горбики, які утворилися із простого горбика плазунів, шляхом редукції його середньої частити. Усі чотири кістки потиличного відділу зрослись в одну потиличну.

У слуховій капсулі передньовушна, надвушна і задньовушна кістки зростаються дуже рано і утворюють одну кам'янисту кістку. Лише у савців у слуховій ділянці з'являється барабанна кістка, яка зовні обмежує порожнину середнього вуха, в якому у савців знаходяться три слухові кісточки – стременичко (видозмінене гіомандибуляре), молоточок (видозмінена зчленівна кістка), ковадличко (видозмінена квадратна кістка). Нижня щелепа представлена однією кісткою – зубною.

Суглоб між нижньою щелепою та нейрокраніумом утворюється в ділянці лускатої кістки. Безпосереднє з'єднання лускатої кістки з черепом – найбільш характерна особливість черепа савців. Луската кістка, на якій знаходиться направлений вперед вилицевий відросток, що разом із вилицевою кісткою і вилицевим відростком щелепової кістки утворюють єдину у савців вилицеву дугу.

У нюховій капсулі у передній частині від клиноподібних кісток розвивається градчаста кістка із декількох скостенінь.

Кістки верхньої і бокової стінок черепа дещо змінені. Тім'яна (у деяких савців) може зростатися в непарну кістку. Між тім'яною та потиличною кістками знаходиться міжтім'яна. Лобові кістки можуть утворювати частину носової порожнини. Щелепна дуга у савців має схожу будову з плазунами і птахами. Вторинні верхні щелепи міцно зростаються з мозковим черепом. Нижня щелепа має тільки одну зубну кістку.

2.2.2. Локомоція. Локомоція (походить від латинського «locus» місце і «tosio» рух) – рух тварин, що забезпечує активне переміщення у просторі. Виділяють типи локомоції в залежності: 1) від середовища, в якому вона здійснюється (водна, повітряна, наземна, підземна); 2) за характером самої локомоції (ходіння, біг, плавання, політ, повзання та інше).

Ходіння та біг можуть здійснюватись двома (тазовими) кінцівками – деякі динозаври, сучасні плазуни, примати і чотирма – більшість хребетних. Таким чином, виділяють двоногоу або біпедальну локомоцію і чотириногу або квадріпедальну.

Поступальний рух риб пов'язаний з проходженням вздовж їх тіла хвилеподібного вигину тулуба в горизонтальній площині. На тілі риби укладається лише одна хвиля або дві півхвилі. Що можна порівняти зі звичайним коливанням з утворенням поперечних хвиль, де точки з максимальною амплітудою коливань розташовуються на відстані однієї півхвилі одна від одної. У тілі риби кожна точка осевого скелету проходить діаметрально протилежні фази з періодом півхвилі.

Іншими словами, дві послідовні точки на тілі риби, розташовані на відстані півхвилі горизонтального вигину тулуба, завжди знаходяться в різних фазах: якщо одна максимально відхилена праворуч, то інша – ліворуч.

В умовах первинної інтеграції рухів тулуба і кінцівок початок вигину тулуба ліворуч повинен був сприяти виносу вперед правого грудного плавця; через півперіод хвилі, коли вигин розповсюджується до заднього поясу – лівого черевного. Новий вигин, але вже праворуч, забезпечить такий саме послідовний рух – спочатку лівого грудного, а потім і правого черевного плавників. Таким чином, проходження одиночного хвилеподібного вигину по тулубу риби повинно було викликати такі ж рухи парних плавників у типовій симетрично-діагональній послідовності.

Швидкість пересування риб у воді також обумовлена формою тіла і розвитком м'язів. Так, торпедоподібна форма забезпечує найбільш швидке пересування у відкритій воді; сплющена з боків форма тіла забезпечує плавання у водоймах з густою рослинністю; змієподібний тип тіла характерний для риб, які живуть в заростях та зариваються в іл. Повільно плаваючі риби мають кулеподібну, плоску форму тіла.

Природно, перші наземні хребетні повільно рухалися, так як успадковали від риб горизонтальне положенням стілоподії (проксимальна частина кінцівок – плече, стегно). Проблемою було підтримання рівноваги тіла при відриві кінцівки від субстрату. Симетрично-діагональна послідовність роботи кінцівок забезпечує максимальну стійкість на всіх етапах локомоторного циклу, тому саме симетрично-діагональна послідовність розглядається як первинна для наземних тварин. У будь-якому випадку історичний зв'язок між механізмом наземного ходіння і плаванням риб здається безперечним.

У всіх наземних тетрапод пояси кінцівок розташовані саме на такій відстані, як у риб, що і є передумовою припущення, що вони – спадок рибоподібного пращура.

Вивчення локомоції має два основних напрямки: з одного боку, вона є предметом біомеханіки; з іншого – фізіології і зоології, які вивчають форми локомоції. Біомеханічний напрямок розглядає локомоцію, а також систему органів локомоції з точки зору законів механіки. Засновником останнього напрямку вважають Бореллі (Borelli, 1681). Вивчення форм локомоції також має давню історію, у всякому разі опис алюрів коня Ньюкасл зробив ще в 17 столітті (Newcastle, 1657).

Не вдаючись до багатой історії досліджень у цьому плані, згадаємо лише кількох авторів, які внесли великий внесок у вивчення і розшифрування механізмів локомоції: Хауел (Howell, 1944), Хільдебранд (Hildebrand, 1962, 1963), В. Б. Суханов (1968). Перші працювали з кінями, останній – з плазунами.

Усе різноманіття пересування наземних тварин по суходолу можна звести до двох типів локомоції: симетричної і асиметричної.

Симетрична локомоція. Послідовність рухів характеризується однотипними або подібними рухами (тільки вперед або тільки назад) симетричних передньої і задньої кінцівок. Симетрія може бути діагональною (права задня – ПЗ і ліва передня –ЛП) і латеральною (права задня – ПЗ і права передня – ПП). У залежності від цього

в симетричній локомоції виділяють – симетрично-діагональну (слон) і симетрично-латеральну (бабуїн) послідовності.

Асиметрична локомоція характеризується тим, що за послідовною роботою обох передніх (або задніх) кінцівок йдуть подібні рухи також послідовно обох задніх (або передніх). В асиметричній локомоції розрізняють чотири послідовності: дві асиметрично діагональні (коні), пряму асиметрично-латеральну (собака).

До симетричної ходи відноситься чимало форм локомоції, або алюрів. Найпоширенішим є крок, у якому розрізняють дуже повільний крок – чотири і три опорні стадії (черепахи); нормальний крок – характеризується чергуванням двоопорних стадій з одноопорними (коні, зубри, бізони). Дуже повільний крок вважається історично вихідною формою руху наземних хребетних.

Рисеподібний крок (рись) характеризується зближенням у часі однойменних рухів кінцівок, розташованих по діагоналі одна від одної. Розрізняють два різновиди рисеподібного кроку: повільний (хвостаті амфібії, черепахи, ящірки), та швидкий (коні). Теоретично – це форма руху в умовах повної синхронності роботи діагональних кінцівок. У чистому вигляді явище рідкісне. *Рись* використовують більшість копитних, хижі. При швидкій рисі виникає стадія вільного польоту, коли всі чотири кінцівки не торкаються землі. Також виділяють дві швидкісні градації риси: швидку і повільну.

Інохідеподібний крок (інохідь) характеризується наближенням у часі однакових рухів кінцівок однієї сторони. Така форма локомоції частіше зустрічається у довгоногих легких тварин (гепарда, жирафова газель). Інохідь характеризується тим, що кінцівки одного боку тіла одночасно виносяться вперед, опускаються і відриваються від землі. При цьому цілком усувається небезпека засікання кінцівки, але має значне поперечне зміщення центру ваги тіла, тому інохідь є найбільш нестійкою ходою, але можливо саме тому вона і найбільш швидкісна на рівній місцевості. Інохіддю пересуваються верблюди, жирафи, лосі, ведмеді, деякі коні. Розрізняють повільну і швидку інохідь.

Необхідно зазначити, що вище перераховані алюри мають екстер'єрні варіанти, обумовлені довжиною важелів кінцівок, довжиною кінцівок, довжиною хребта, розвитком грудних м'язів та інше.

Асиметричні алюри за своєю різноманітністю значно переважають симетричну локомоцію, так як асиметричність не підпорядкована таким суворим правилам, як симетричність і тому передбачає значно більше варіацій. До асиметричної ходи або форми локомоції, належать: примітивний рикошетний стрибок, рикошет, біпедальний стрибок, галоп, кентер.

Галоп — найбільш швидкісна хода ссавців, що використовується в умовах максимально ефективно пропульсивної дії всієї локомоторної мускулатури і тулуба, при якій частота рухів кінцівок відносно невелика. Різновидів галопу дуже багато. Найбільш розповсюджений – чотиритемповий галоп, для якого характерний такий загальний план: після відновлювального періоду одна із задніх кінцівок вступає в контакт з субстратом; з кроком вперед це ж робить друга задня кінцівка. Внаслідок заднього поштовху, обумовленого спільною, але несинхронною дією обох задніх кінцівок, тварина може цілком відірватися від субстрату і певний проміжок часу вільно летіти у повітрі з витягнутими назад задніми кінцівками і передніми – вперед.

Це стадія розтягнутого польоту. Коли поштовх недостатньо сильний, ще до відриву другої задньої кінцівки, на субстрат опускається одна з передніх кінцівок. Спільною, хоч і не синхронною дією передніх кінцівок, відбувається передній поштовх, в результаті якого тварина переходить у стан вільного польоту, але вже з перехрещеними кінцівками – стадія перехрещеного польоту, при якому передні кінцівки тільки-но відірвалися від субстрату і знаходяться у стані крайньої ретракції, а задні, готуючись до нового контакту з субстратом – протрактуються.

Принципова різниця між галопом і рикошетом фіксується у стадії польоту тварини. Якщо на початку стадії інтенсивність заносу задніх кінцівок вперед збільшується пропорційно зростанню довжини стрибка, то це буде примітивний рикошетний стрибок. Якщо інтенсивність заносу задніх кінцівок вперед зменшується пропорційно величині стрибка, то такі алюри називають галопом (тушканчики).

Усі форми галопу поділяють на: перемережовуючий – приземлення і відрив кожної із передніх і задніх кінцівок відбувається незалежно одна від одної; парний – задні кінцівки, а іноді і передні переміщуються синхронно. Парний галоп характерний для невеликих за розмірами ссавців: ховрахи, ласки, пищухи. Відомо п'ять форм перемережовуючого галопу: 1) уповільнений; 2) важкий; 3) легкий; 4) напівстрімкий; 5) стрімкий.

Відмічена велика різноманітність рухової активності у наземних тварин, особливо у ссавців. Однопрохідні ссавці (качконіс) проявляють більшу активність у воді, ніж на суші, так як добре плаває, пірнає. Єхидна, порівняно з качконосом, більш активна. Дуже висока активність характерна для кенгуру, який здатний робити стрибки 6–10 м довжиною і розвивати швидкість до 90 км/год.

Для комахоїдних, які в більшості випадків є нічними тваринами (їжак, землерийка), характерне ходіння, біг і риюча діяльність. Їжак має добре розвинену мускулатуру шкіри, яку, виходячи з її функцій, можна поділити на три групи: одні м'язи підтримують положення тіла; другі – стягують шкіряний покрив і тіло їжака в кулю; треті – стягують шкіру над головою.

У кажанів добре розвинені грудні м'язи і м'язи плечового (грудного) поясу та порівняно слабко – м'язи тазового поясу. Швидкість їх польоту сягає 8-10 м/сек.

У гризунів зустрічаються різноманітні форми рухової активності. Летяги здійснюють своєрідні польоти, які можна порівняти з затяжним стрибком; білки добре лазять; тушканчики та зайці добре бігають. Так, єгипетський тушканчик, при довжині тіла 133 мм і довжині задніх кінцівок 161 мм, робить стрибки на 250 см, розвиваючи швидкість до 40 км/год.

У хижих ссавців виявлені різноманітні форми пересування. По швидкості виконання рухів вони відрізняються між собою. Так, борсуку, ведмедю характерні повільні рухи. Вовки, лисиці бігають з великою швидкістю. Максимальна швидкість бігу у вовка – 45 км/год може підтримуватися на відстані до 15 км; у лисиці максимальна швидкість не перевищує 35 км/год. Кабарга пересувається стрибками і може розвивати швидкість до 70-80 км/год.

Напівмаври – тупаї, лемури переважно нічні тварини, малорухомі. Серед мавп не всі види відзначаються різноманітністю рухів. Найбільш різноманітні рухи у мавп, які живуть на деревах.

2.3. Порожнини тіла хребетних

У тілі хордових розрізняють первинну і вторинну порожнини тіла: первинна – це порожнина первинної кишки; вторинна порожнина, або целом, утворюється шляхом розшарування бокових пластинок мезодерми на зовнішній і внутрішній листки. Зовнішній листок утворює внутрішню поверхню стінок тіла. Внутрішній листок покриває зовнішню поверхню кишечника (внутрішньої трубки) і його виростів. Порожнина між цими листками і утворює вторинну порожнину тіла, або целом. Кишкова трубка ділить целом на праву і ліву частини. Ембріональна целомічна порожнина заповнена рідиною, яка залишається і в постнатальний період онтогенезу, що дозволяє внутрішнім органам більше чи менше вільно рухатися в процесі функціонування (наприклад, перистальтика кишечника), змінюватися у розмірах у процесі росту, змінювати форму органам.

Для порівняльної анатомії найбільш важливим є еволюційно-філогенетичний аспект вивчення порожнин тіла і, перш за все, диференціація целомічної порожнини у зв'язку з утворення внутрішніх органів та ускладненням їх будови у хордових тварин.

2.3.1. Розвиток целома. Більшість безхребетних мають тільки первинну порожнину тіла. У хребетних первинна порожнина утворюється на стадії гастрული і існує, як єдина порожнина, до утворення середнього зародкового листка – мезодерми та її розшарування на вісцеральний і парієнтальний листки. У процесі розшарування мезодерми і утворюється головна вторинна порожнина тіла хребетних – целом.

У ланцетника целом, сегментований, оскільки виникає із посегментно розташованих міхурців, які відшнурувалися від первинної кишки як мезодермальні соміти. У цьому відношенні целом ланцетника схожий з целомом представників безхребетних, таких як голкошкірі.

Формування *вторинної порожнини* у представників різних класів хребетних, певною мірою, обумовлене кількістю жовтка в їх яйці. У представників з мезолецитальними яйцями ліва і права бокові пластинки мезодерми на ранній стадії розростаються з боків тіла, поширюються вентрально до злиття вздовж середньої лінії черева. У представників хребетних з полілецитальними яйцями бокові пластинки мезодерми спочатку поширюються в боки поверх жовтка і переходять у позазародкову мезодерму і тільки дещо пізніше, коли тіло набуває нормальної форми, ці бокові пластинки, до яких, уже більше підходить назва «листки», зливаються на череві. А. Ромер і Т. Парсонс стінки тіла образно називають зовнішньою «трубкою» що спрощує описову частину. Целом – слово, яке має старогрецьке походження і перекладається як поглиблення, порожнина. Таким чином, словосполучення целомічна порожнина є тавтологією, але в зарубіжній літературі таке словосполучення досить поширене, оскільки воно дає повне уявлення про що йде мова, ми не відмовляємося від його вживання.

Кожна із двох бокових пластинок мезодерми (права і ліва) – це суцільний листок, який покриває внутрішні стінки відповідної половини тіла від голови до каудального кінця тулубового відділу. Згодом ці листки розшаровуються, утворюючи кожний по два листки – зовнішній і внутрішній, між якими і

утворюються права і ліва ембріональні целомічні порожнини, а самі листки після цього стають зовнішньою і внутрішньою стінками відповідної целомічної порожнини.

Із мезодерми стінок утворюються спершу сполучна тканина, м'язи, кісткова тканина. У подальшому із матеріалів цих же стінок формуються відповідно парієнтальний або соматичний і вісцеральний або внутрішній листки очеревини (peritoneum), які тепер називаються парієнтальною і вісцеральною очеревиною (peritoneum parietale et peritoneum viscerale). Парієнтальна очеревина покриває внутрішню поверхню великої зовнішньої «трубки» тіла (зовнішню поверхню якої покриває шкіра); вісцеральна – покриває зовнішню поверхню кишкової або внутрішньої трубки і її виростів. У зародка парієнтальна очеревина називається соматоплеврою, саме в ній розвиваються соматичний скелет і соматична мускулатура. Вісцеральна очеревина називається відповідно спланхноплеврою і разом з передньою частиною первинної кишки бере участь у формуванні вісцерального скелета та його мускулатури.

У результаті описаного процесу маємо дві целомічні порожнини, між якими знаходиться кишкова трубка з її первинною порожниною. При подальшому розвитку ембріона стінки двох целомічних порожнин зникають над і під кишковою трубкою. У результаті такого змикання утворюється відповідно дорсальна і вентральна брижі (mesenterium dorsal et m. ventrale). Брижі слугують місцем, де розташовуються нерви, кровоносні і лімфатичні судини, а також забезпечують м'яку фіксацію кишечника та інших органів травної системи.

В описаному вигляді, тобто «класичний целом», можна спостерігати тільки на ранніх стадіях розвитку ембріона, до появи внутрішніх органів.

На більш пізніх етапах ембріогенезу розвиваються і швидко ростуть як органи травної системи – шлунок, печінка, підшлункова залоза, росте і диференціюється на відділи кишечник, так і інші органи – серце, легені, гонади, нирки. Кожен з вище зазначених органів потребує відповідного простору і умов для нормального функціонування. Цей простір вони «відвойовують» у целома, йде повна конкурентна боротьба між органами за місце у целомі, відбувається диференціація целома. Целом втрачає свій первинний вигляд і стає порожниною для внутрішніх органів.

2.3.2. Диференціація целома. Такі важливі для наземних хребетних органи як легені і серце, відібравши у целому частину простору, ближче до переднього кінця тіла, не задовольняються цим і відмежовуються від целома, а потім і між собою. Першою виникає перикардіальна порожнина, тобто порожнина, в якій знаходиться серце. У хребетних із зябровим типом дихання перикардіальна порожнина розміщена найбільш краніально і вентрально відносно до головної кишки. У більшості тетрапод, у зв'язку із втратою функціонуючих зябер і появою шийного відділу хребта, перикардіальна порожнина витісняється каудальніше у грудну порожнину.

У зародків хребетних на ранніх етапах розвитку перикардіальна порожнина каудально повністю відкрита в целом. На більш пізніх етапах ембріогенезу, на рівні венозного синуса серця, починає утворюватися поперечна перегородка (septum

transversum), яка поступово перекриває прохід між перикардіальною порожниною і головним целомом. У деяких риб з краніального боку перикардіальної порожнини зберігається прохід між нею і головним целомом. У більшості ж хребетних у дефінітивному періоді цей прохід також закривається і перикардіальна порожнина повністю відмежовується від головного целому.

Легені є у дводишних риб і у всіх тетрапод. Як відомо, вони є похідними глотки, частини передньої кишки. Легені розташовані з боків стравоходу, дорсальніше перикардіальної порожнини так званих целомічних карманах.

На ранніх етапах розвитку порожнина, в якій знаходяться серце і легені не розмежовуються повністю, згодом розвивається плеврокардіальна перегородка (membrane pleurocardialis), яка повністю розділяє серцеву і легеневі порожнини.

У земноводних і більшості плазунів целомічні кармани, в яких розташовані легені, є частиною загальної порожнини тіла, тобто целому. У крокодилів, деяких ящірок і змій розвивається перегородка, яка відділяє легеневі кармани від решти целому; кармани перетворюються в плевральні порожнини (cava pleuralia), які характерні також птахам і савцям. У останніх перикардіальна і плевральна порожнини відмежовуються від решти целому ще однією перегородкою, специфічною для савців – діафрагмою. Діафрагма розмежовує целом на грудну і черевну порожнини.

Найбільш диференційованим є целом птахів, що обумовлено розвитком так званих повітряних міхурів, які значно посилюють ефективність дихального апарата. У птахів, крім плевроперикардіальної перегородки, є ще три пари перегородок, які поділяють головну порожнину на чотири пари порожнин. Краніальна пара перегородок утворює плевральні порожнини, в яких розміщені легені. Середня пара перегородок, це так звані косі перегородки, що обмежують пару латеральних порожнин, в яких знаходяться повітряні міхури, з'єднані з легенями. Третя пара перегородок – горизонтальні перегородки проходять вздовж правої і лівої половин печінки і розділяють частину целому навколо цього органа на дорсальний і вентральний, відносно печінки, целомічні кармани.

Як уже згадувалося, у савців з'явилася ще одна перегородка, яка розділяє головну порожнину тіла на грудну і черевну порожнини – діафрагма. У першій знаходяться перикардіальна і плевральні порожнини, обмежені відповідними стінками, утвореними очеревиною. У савців стінки плевральних порожнин розростаються вентрально і каудально по обидва боки від серця і змикаються під серцем. У результаті утворюється певний простір, який отримав назву середостіння (mediastinum), між суміжними плевральними листками. У середостінні проходять стравохід, трахея, судини. У другій (черевній) порожнині розташовані органи травної, видільної, репродуктивної систем, всі вони огорнуті листками очеревини.

Діафрагма неоднорідна за походженням, тобто в її формуванні брали участь різні структури. Вважається, що до її складу входить частина поперечної перегородки, яка відмежовує перикардіальну порожнину від головної порожнини у нижчих хребетних; матеріали стінок зовнішньої трубки тіла; посмуговані м'язи в ділянці ший. Останнє підтверджується іннервацією діафрагми нервами шийного сплетіння. Окрім функції розмежування целому, діафрагма має велике значення в механізмі дихання савців, навіть говорять про діафрагмальний тип дихання.

2.3.3. Головна порожнина тіла. Що ж сталося з головною порожниною тіла хребетних після всіх перебудов і диференціацій, про які йшла мова вище? Целом – це замкнений простір, який розташований між парієнтальним і вісцеральним листками очеревини. Вважається, що у пращурів риб існувала пара невеликих черевних отворів (pori abdominales), які зв'язували целом з зовнішнім середовищем. Такі отвори є ще у пластинозьябрових і зустрічаються у деяких кісткових риб. У тетрапод вони відсутні. Таким чином, без будь яких застережень можна стверджувати, що вся вторинна порожнина тіла хребетних вистелена суцільним шаром очеревини. Поява і розвиток внутрішніх органів ніколи не порушує цієї цілісності, але сприяє диференціації самої очеревини на низку структур, які отримали назву брижі.

Ми торкалися утворення дорсальної і вентральної брижі, які розмежовують целом на праву і ліву частини. Вентральна брижа повністю зберігається у дводишних і деяких інших риб; у хвостатих амфібій – зберігається на більшій половині її довжини. У інших хребетних первинна брижа значно редукувалася, так як трансформувалася в низку вторинних структур. Краніально зберігається її частині, пов'язана з печінкою; частина вентральної брижі, яка зв'язує шлунок і печінку, утворює шлунково-печінкову зв'язку або малий сальник (omentum minus); та частина, що знаходиться каудальніше печінки, утворює серпоподібну зв'язку (lidamentum falciforme hepatis).

Дорсальна брижа у ранніх зародків – це простий, але безперервний поздовжній листок. У плазунів і ссавців такий стан (безперервність) зберігається і у дорослих форм, але брижа значно ускладнюється, утворюючи складки і кармани. У земноводних і плазунів дорсальна брижа розвинена вздовж всій довжини. У риб брижа фрагментарна, а у дорослих круглоротих зберігається лише незначна її частина. У хребетних, з диференційованим на відділи і звивистим кишечником, брижа утворює відповідні складки, її окремі ділянки можуть зливатися, інші приростають до стінки тіла. Дорсальна брижа шлунка називається великим сальником (omentum magnus). Частина целому з правого боку над печінкою, завдяки перегрупуванню частин дорсальної брижі, утворює так звану сальникову сумку (bursa omentalis).

З дорсального боку у целомі розташовані органи, які не пов'язані з травною системою: нирки, сім'яники, яєчники. При цьому вони повністю оточуються брижею, остання утворює спеціальні невеликі брижі, які і підтримують ці органи. Таким чином, утворюється складна система бриж у вигляді зв'язок, сальників, карманів, сумок, спеціальних бриж, в яких знаходяться судини і нерви органів травної системи і, які рухомо підтримують всі внутрішні органи. Тому систему бриж необхідно достеменно знати хірургам, які виконують операції на внутрішніх органах. Переважну частину головної порожнини у хребетних займають органи травної системи, а сама порожнина отримує назву черевна порожнина.

2.4. Травна система

Травна система у хордових тварин виконує важливу трофічну функцію, саме в цій системі відбувається перетравлення їжі за допомогою ферментів, які виділяють травні залози. Травна система, як і дихальна є похідною передньої кишки.

Органи травлення у хордових представлені шлунково-кишковим трактом, який у дорослих тварин ділиться на передню, середню і задню кишку. Передня кишка продовжується від ротового отвору до того місця, де владають протоки двох великих травних залоз – печінки та підшлункової залози. Передня кишка диференційована на такі відділи: ротову порожнину, глотку, стравохід і шлунок. Середня кишка має у своєму складі дванадцятипала кишку та власне тонкий кишечник. Сліпа кишка, товстий кишечник та пряма кишка входять до складу задньої кишки.

Первинним зачатком травної системи є ентодермальна трубка замкнена на передньому кінці, яка переходить у нервово-кишковий канал на задньому кінці. Ротова порожнина розвивається із ектодермального вп'ячування і проривається в кишечник. Ектодермальне вп'ячування у задній частині трубки утворює анальний отвір. Стінки кишечнику вистелені внутрішньою слизовою оболонкою, яка складається із епітеліального і сполучнотканинного шарів.

Так як далеко не у всіх нижчих хребетних виражені всі відділи травного тракту, а сліпа кишка відсутня, в цьому випадку необхідно знаходити інші межі, які відділяють середню кишку від задньої. Задня кишка у цих тварин представлена більш широкою короткою ділянкою кишечнику. У більшості нижчих хребетних тварин в цю ділянку відкриваються сечоводи та статеві протоки або сечовий міхур, якщо він присутній. Ця частина травного тракту отримала назву клоаки. Тільки у ссавців, за винятком яйцекладних, сечостатевий отвір відкривається окремо від анального.

Еволюція травної системи у хордових тварин – це приклад поступової диференціації простого органу – недиференційованої кишкової трубки – в складну систему органів, кожен із яких виконує окремі функції в процесі травлення. У процесі еволюції травної системи збільшувалась поверхня для перетравлення їжі. Цей процес здійснювався двома шляхами, які поступово змінювали один одного. Більш давній – внутрішня диференціація стінок кишечнику шляхом утворення спірального клапана у хрящовий риб. Другий – загальне збільшення довжини кишечнику шляхом утворення петлеподібних вигинів, а також зміна структури внутрішніх стінок тонкого кишечнику. Крім того, передній відділ кишкової трубки – ротоглоткова порожнина – диференціюється в особливу систему органів дихання.

У результаті диференціації травного тракту утворюються такі відділи:

1) ротова порожнина – орган захоплення їжі, в якому знаходяться зуби, залози та язик;

2) глотка, яка у ланцетника, міноги і риб виконує і дихальну функцію – через зяброві щілини і плавальний міхур; у наземних тварин у глотці утворюється перехрещування травного і дихального шляхів при встановленні зв'язку глотки з ніздрями і легенями. Крім цього, глоткова частина кишкової трубки у них є місцем утворення важливої залози внутрішньої секреції – щитоподібної;

3) стравохід у водних тварин у передній частині з дорсального боку утворює вип'ячування, яке дає початок плавальному міхуру, а парні вип'ячування з вентрального боку утворюють легені;

4) шлунок – це орган хімічної обробки їжі (у птахів і механічної обробки);

5) передній відділ тонкого кишечнику – дванадцятипала кишка важливий

відділ кишечника, де відбувається розщеплення жирів і білків, завдяки дії ферментів травних залоз – печінки і підшлункової залози, протоки яких відкриваються у цей відділ;

б) власне тонкий кишечник має різну довжину і диференціювання на відділи, де відбувається всмоктування поживних речовин;

7) сліпа кишка характерна тільки для вищих хребетних (зачатки сліпої кишки з'являються у плазунів) ;

8) товстий кишечник слугує резервуаром залишків неперетравлених решток корму;

9) пряма кишка, в якій відбувається оформлення калових мас, відкривається анальним отвором в клоаку або прямо назовні.

Ротова порожнина. Розпочинається травна система у всіх хордових ротовою порожниною, яка обмежена двома губами: верхньою та нижньою. Тільки у безхвостих амфібій, а головним чином, у ссавців в губах є м'язи. У більшості випадків – це прості шкіряні нерухомі складки. У круглоротих ротова порожнина обмежена присмоктувальною лійкою. Губи недорозвинені у тварин, щелепи яких покриті роговими утвореннями або дзьобом (черепахи, птахи, яйцекладні ссавці). Порожнина, яка знаходиться між щелепами і губами носить назву ротового пристінку і присутня тільки у ссавців. Епітелій ротової порожнини у хордових багатощаровий, а у деяких земноводних ротова порожнина і глотка пронизані густою сіткою капілярів і беруть участь у процесі дихання.

У більшості риб дах ротової порожнини є плоским і відсутні отвори. У земноводних є внутрішні ніздрі – хоани. У плазунів і птахів для кращого проходження повітря з'являється пара піднебінних складок. У крокодилів і ссавців цей повітряний шлях повністю ізольований.

На дні ротової порожнини у хребетних є непарна складка слизової оболонки – язик. У круглоротих на язиці є рогові зуби, які мають велике значення в процесі присмоктування до жертви. Язик у риб не має власних м'язів і рухається в залежності від руху вісцерального скелету і є органом дотику.

У земноводних язик має свої власні м'язи, а в передній частині, яка є новоутворенням, знаходиться велика кількість трубчастих залоз. Язик прикріплений до дна ротової порожнини своїм переднім кінцем, а задній кінець залишається вільним. Така форма язика обумовлена тим, що він слугує для захоплення корму.

Із плазунів добре розвинений язик у змії і деяких ящірок, йому характерна велика рухомість, різноманітністю форм і використовується як орган нюху. Форма язика у ящірок слугувала раніше для класифікації їх на групи. Язик черепах та крокодилів – малорухомий. Хамелеону характерний дуже довгий язик, який розширюється на кінці і має велику кількість трубчастих залоз, так як використовується, як і у земноводних, для захоплення корму.

У птахів язик малорухомий, за винятком папуг, і відзначається ороговінням поверхні. У зв'язку із особливостями живлення язик може мати різну форму: у дятлів він дуже довгий, у колібрі – роздвоєний на кінці. У цих птахів витягування дуже довгого язика здійснюється завдяки витягуванню дуже довгих рижків (утворилися із першої пари зябрових дуг), при скороченні м'язів.

М'язи і залози язика у ссавців дуже добре розвинені. Роговий покрив язика

добре розвинений у хижаків. Основна функція язика у ссавців – це маніпуляція кормом, але він виконує і інші функції – носій смакових цибулин; у собак і інших хижих, із слабо розвиненими потовими залозами, язик виконує важливу функцію в терморегуляції.

У ротовій порожнині також знаходяться слинні залози, які утворюються, в більшості випадків, як щільні набухання епітелію ротової порожнини, які далі перетворюються в розгалужені трубчасті або альвеолярні залози.

Еволюція секреторного апарату ротової порожнини хордових тісно пов'язана з еволюцією зубної системи, трофічною спеціалізацією і умовами існування. У ротовій порожнині відбувається підготовка корму до хімічної обробки; розташовуються органи смаку, дотику, діяльність яких пов'язана з залозами ротової порожнини.

У ланцетника ротовий отвір переходить в глотку, на дні якої знаходиться ендостиль. Одношаровий епітелій, який вистилає ендостиль, складається із війчастих та секреторних клітин, які виділяють слизистий секрет.

Слизова оболонка ротової порожнини міноги вивчена ще недостатньо, але можна констатувати що, як і в усіх хребетних, вона покрита багат шаровим епітелієм. У окремих ділянках цього епітелію, відбувається його ороговіння, що приводить до утворення рогових зубів. Поверхневі клітини епітелію проявляють дифузну секреторну діяльність.

У більшості риб слизова оболонка ротової порожнини покрита багат шаровим епітелієм, що диференційований на клітини, в яких відсутня секреторна функція і спеціалізовані клітини, які утворюють одноклітинні бокалоподібні залози. Таким чином, у риб розпочинається процес концентрації і відокремлення секреторної функції в ротовій порожнині. Кистепері риби мали міжщелепову залозу, яка була у них отруйною і виділяла отруту, що паралізувала жертву.

У хвостатих і безхвостих земноводних слизова оболонка ротової порожнини вистелена багат шаровим епітелієм, в якому розташовані бокалоподібні секреторні клітини. У земноводних вперше формуються позаепітеліальні багатоклітинні залози. Інтенсивність розвитку цих залоз залежить від трофічної спеціалізації і умов існування. Цю закономірність можна спостерігати на прикладі амбістоми, яка більшу частину життя проводить на суші і її неотенічної личинки – аксолотля, який постійно живе у воді. В амбістоми слизова оболонка вистелена багат шаровим миготливим епітелієм, в якому є бокалоподібні секреторні залози, крім цього, трубчасті залози, протоки яких відкриваються у роту порожнину. Навпаки, у аксолотля секреторний апарат ротової порожнини нагадує такий у риб. Як викопні, так і сучасні земноводні, мають міжщелепову залозу – головну слинну залозу, а також язикову і глоткову. Язикова залоза виділяє слизовий липучий секрет, який використовується при захопленні корму.

У плазунів відбувається ороговіння епітелію ротової порожнини і поступовий подальший розвиток секреторного апарату. Епітелій і секреторний апарат ротової порожнини у плазунів відзначаються великим різноманіттям. До складу епітелію ротової порожнини входить велика кількість бокалоподібних секреторних клітин – мукоцитів, але у гадюк вони зовсім відсутні, так як у них добре розвинені спеціалізовані губні залози і під'язикові. Крім цього, у гадюк є ще отруйні залози – високоспеціалізовані пристосування для добування корму і захисту від ворогів. У

більшості представників ряду лускаті добре розвинений секреторний апарат, який представлений як мукоцитами, так і багатоклітинними залозами, серед яких є губні, язикові, під'язикові та піднебінні. Отже, у плазунів, перших справжніх наземних хребетних тварин, відбувається подальша перебудова епітелію ротової порожнини: із багаторядного в'язчастого він переходить в багат шаровий плоский з ознаками ороговіння в окремих ділянках. Якщо у вторинноводних плазунів (крокодили) відбувається вторинна редукція секреторного апарату, то у наземних – відбувається подальша диференціація секреторного апарату. У залозах уже утворюється секрет різного хімічного складу і, можливо, навіть травні ферменти.

У птахів вперше у процесі еволюції із поверхневого епітелію ротової порожнини зникають секреторні елементи, а весь епітелій стає багат шаровим плоским, а деякі ділянки зроговівають. Вся секреторна функція концентрується в позаепітеліальних залозах – слинних залозах (піднебінні, язикові, під'язикові). Слинні залози добре розвинені у зерноїдних і гірше – у водоплавних. Редуковані слинні залози у веслоногих, які ковтають рибу, виловлюючи її із води. Секрет слинних залоз у птахів, поряд з тим що він змочує корм, починає все більше брати участь у процесі травлення.

У ссавців вперше в процесі еволюції в ротовій порожнині з'являються великі слинні залози, кінцеві секреторні відділи яких розташовані поза слизовою оболонкою, секрет рухається по системі вивідних протоків. Поява великих слинних залоз – не тільки важлива кількісна зміна, але і новий якісний етап в еволюції секреторного апарату ротової порожнини.

У процесі еволюції формування слинних залоз пов'язане з перетворенням дрібних залоз з великою кількістю вивідних протоків (земноводні, плазуни, птахи) в більш великі залози з одним вивідним протоком (ссавці), який відкривається на поверхню слизової оболонки. У ротову порожнину ссавців відкривається три пари слинних залоз: навколоушні, підщелепові, під'язикові.

Зуби знаходяться в ротовій порожнині і за походженням – це видозмінені плакоїдні луски, тому що в своєму розвитку проявляють дуже велику схожість з розвитком плакоїдних лусок. У хрящових риб на внутрішній поверхні щелеп з'являється щільне епітеліальне потовщення – зубна пластинка, на нижній поверхні якої у місці зіткнення з коріумом відбувається утворення зубів. Із коріума в зубну пластинку вростають сосочки, які протягом усього життя утворюються в глибинній частині зубної пластинки. Периферичні клітини сосочків виділяють дентин, в той час як клітини, які прилягають до сосочка, на своїй внутрішній поверхні виділяють емаль. Із сполучної тканини, яка знаходиться навколо сосочка утворюється цемент, а сосочок коріума формує зубну пульпу. Зуби формуються як результат росту зубної пластинки і переміщуються до зовнішньої частини щелеп, де прориваються на поверхню і починають функціонувати.

Зуби більшості хребетних, крім зубів ссавців, слугують, головним чином, для захоплення їжі, мають конічну форму і їх в ротовій порожнині знаходиться багато. З виходом хребетних на сушу кількість зубів зменшується. Спочатку зуби розміщені виключно на щелепах, які ще були видовженими. У процесі еволюції йде укорочення щелеп, так як вони починають пристосовуватись до жування корму. При цьому більш ефективними були щелепи з добре розвиненими м'язами. Але

вторинноводні (китоподібні) ссавці, знову мають видовжені щелепи, на яких знаходиться велика кількість конічних зубів, тобто жувальна функція у них знову замінюється хватальною.

Що стосується беззубих форм, то впевнено можна сказати, що це явище є вторинним, так як їх пращури мали зуби і вони закладаються у них у процесі ембріонального розвитку.

Вперше, у процесі еволюції зуби з'являються у круглоротих, але вони несправжні. Це рогові зуби, які знаходяться в присмоктувальній лійці, а також на язиці.

Видозміненими плакоїдними лусками представлені зуби у селакій, які знаходяться на щелепних хрящах. Форма зубів дуже різноманітна і для них характерна безмежна кількість заміщення зубів.

У кісткових риб зуби можуть знаходитися на різних кістках (не тільки на щелепних). Форма зубів цих риб знаходиться у прямій залежності від функцій, які вони виконують. Так, якщо функція зубів в основному хапальна, то в більшості випадків, вони мають конічну форму. Зуби, які знаходяться на зябрових дугах часто використовуються для подрібнення корму.

Зуби земноводних схожі із зубами риб, мають таку ж конічну форму і знаходяться не тільки на щелепах.

У плазунів зуби також можуть розташовуватися не тільки на щелепах. У плазунів може бути різне прикріплення зубів до щелеп:

- зуби своєю боковою поверхнею прирастають до внутрішньої поверхні щелепних кісток;
- прирастають своєю основою до щелеп;
- сидять в альвеолах (крокодили).

У більшості випадків зуби мають конічну форму. Для плазунів характерно, що основна частина зуба подовжена, справжній корінь зуба відсутній, але уже є передумови для його утворення. У черепаха зуби відсутні, так як щелепи покриті роговими структурами.

Викопні птахи мали зуби, які знаходилися в альвеолах, у сучасних птахах зуби відсутні у зв'язку із пристосуванням до самого прогресивного способу локомоції – польоту, коли необхідно було максимально полегшити передню частину тіла.

Найбільшої складності зубна система досягає у ссавців. Зуби у них гетеродонтні, тобто для них характерна диференціація на: різці, ікла, передкорінні і корінні. У ссавців зуби знаходяться в альвеолах – текодонтні. Більшість ссавців мають 2 покоління зубів. У ссавців спостерігається дуже велика різноманітність зубних систем. Так, наприклад, мало спеціалізовані комахоїдні мають велику кількість порівняно малодиференційованих зубів. Для гризунів характерний розвиток однієї пари різців, відсутність іклів і плоска жувальна поверхня корінних зубів. Така будова зубної системи пов'язана з характером живлення: різцями вони відгризають або обгризають рослинність, а корінними перетирають їжу, як жорнами. Хижі ссавці характеризуються дуже розвиненими іклами, які слугують для захоплення, а іноді і для умертвіння здобичі. Корінні зуби хижих мають різальні вершини і плоскі жувальні виступи.

Загальна кількість зубів та їх поділ на групи у різних видів ссавців цілком визначені і постійні тому слугують важливою систематичною ознакою.

За ротовою порожниною у хордових тварин розташована глотка. У нижчих хордових вона пронизана зябровими щілинами і крім трофічної функції виконує і дихальну функцію.

Глотка у хребетних тварин переходить у стравохід, довжина якого залежить від довжини шиї. Розширена і потовщена частина стравоходу утворює *шлунок*, який має особливо складну будову у птахів і ссавців.

У птахів шлунок ділиться на два відділи: залозистий і мускульний. Правда, у хижих птахів відсутній такий поділ на відділи. Залозистий шлунок у більшості випадків немає чітких меж із стравоходом і відділяється від нього більш товстими стінками і великою кількістю залоз, які виділяють травні ферменти. У зв'язку з відсутністю зубів у птахів мускульний шлунок виконує функцію механічної обробки корму. Перетиранню корму у цьому відділі шлунка допомагають гастроліти, які концентруються в порожнині шлунка і постійно поновлюються. Особливості будови мускульного шлунка знаходяться у прямій залежності від трофічної спеціалізації птахів, чим грубіший корм, тим стінки шлунка товщі, а внутрішня частина вистелена кутикулою, яка може мати на своїй поверхні навіть горбики. У цьому відділі шлунка корм проходить механічну та хімічну обробку.

Кишечник у птахів різної трофічної спеціалізації має різну довжину. У кишечнику можна виділити тонкий (дванадцятипала, порожня і клубова кишки) кишечник, який мало диференційований на відділи. Товстий кишечник представлений прямою кишкою. На межі тонкого та товстого кишечнику розташована сліпа кишка, яка дуже добре розвинена у птахів, які живляться кормами рослинного походження.

Скороченість кишечнику птахів традиційно розглядається у зв'язку з пристосуванням до польоту. Проте у більшості випадків це положення декларується без аналізу морфофункціональних особливостей, які забезпечують високоефективний процес травлення і швидке проходження хімусу по короткому кишечнику. Як наслідок відносно короткого кишечнику, відмічається слабка морфологічна та функціональна диференціація кишечнику птахів. Незважаючи на те, що з позицій класичних уявлень це є анцестральною ознакою, такий стан диференціації кишечнику цілком узгоджується, на нашу думку, з пристосуванням до польоту.

По-перше, відносно короткий кишечник робить неможливим і непотрібним його диференціацію; по-друге, відсутність диференціації кишечнику на спеціалізовані відділи робить його універсальним органом, здатним виконувати функцію травлення і всмоктування по всій його довжині; по-третє, відносна скороченість кишечнику і зменшення його об'єму обмежують, з одного боку, масу корму, який може одночасно перебувати у травному тракті, а з іншого – сприяють зменшенню часу проходження корму через травний тракт. Останнє компенсується високою швидкістю процесу травлення й всмоктування поживних речовин. Швидкість травлення забезпечується високою активністю панкреатичних ферментів і великою запасною ємкістю ферментів; активністю ферментів загальнокишкових залоз (крипт); високою лугостійкістю пепсину; антиперистальтичними скороченнями стінки кишечнику; а швидкість всмоктування – складністю архітекtonіки рельєфу слизової оболонки стінки кишечнику.

Органи травлення ссавців характеризуються складністю будови, що являється у збільшенні довжини травного тракту; високій диференціації на відділи травного тракту.

Особливістю морфофункціональної організації травного тракту ссавців є те, що травний тракт починається ротовим пристінком, розташованим між притаманними тільки ссавцям м'язистими губами, щоками. У деяких видів пристінок розширяється, утворюючи великі защічні мішки, що характерно для хом'яків, бурундуків, мавп. М'ясисті губи слугують для захоплення корму, а пристінок рота – для тимчасового його резервування. Так хом'яки і бурундуки переносять у защічних мішках корм до своїх нір. М'ясисті губи відсутні в однопрохідних і китоподібних.

Основні відділи травного тракту у ссавців добре виражені, мають межі, які відокремлюють один відділ від іншого. Щодо особливостей окремих відділів травного тракту можна констатувати: у більшості ссавців стінки стравоходу мають гладеньку мускулатуру, але у деяких, наприклад, у жуйних, у цей відділ проникає із ділянки глотки посмугована мускулатура, яка забезпечує зворотну перистальтику стінок стравоходу, що важливо для жуйних ссавців.

Шлунок. У жуйних копитних дуже складна будова шлунка, який складається із чотирьох відділів: 1) рубець, внутрішня поверхня якого має тверді здуття; 2) сітка, стінки якої поділені на комірочки; 3) книжка зі стінками, які мають поздовжні складки; 4) сичуг або залозистий шлунок. Корм, який потрапляє в рубець, під впливом слини і життєдіяльності бактерій, починає бродіння. З рубця корм, завдяки перистальтичним рухам стінки шлунка надходить у сітку, із якої у результаті зворотної перистальтики стінки стравоходу потрапляє знову у ротову порожнину, де корм подрібнюється зубами і обробляється ферментами слини. Напіврідка маса, що утворилася таким чином, заковтується і по вузькому жолобку, який з'єднує стравохід з книжкою, надходить у останню, а далі – в сичуг. Описане пристосування має велике значення, бо корма рослинного походження важко перетравлюються. У шлунку жуйних знаходиться величезна кількість бактерій, які викликають процеси бродіння і діяльність яких істотно сприяє перетравленню корму.

Власне кишечник поділяється на тонкий, товстий відділи. На межі тонкого і товстого кишечника знаходиться сліпа кишка, в якій відбувається симбіотичне травлення, особливо вона розвинена у видів, які живляться грубими рослинними кормами.

У представників типу Chordata можна виділити такі етапи еволюції травної системи:

У безчерепних травна система представлена прямою кишковою трубкою не диференційованою на відділи. Із травних залоз є печінковий виріст, в якому утворюється воротна система. Цей виріст є попередником печінки хребетних тварин.

Безщелепові, представниками яких є міноги та міксини, є боковою гілкою в розвитку хребетних тварин і пристосувалися до паразитичного способу життя. У них утворився присмоктувальний апарат для висмоктування крові із жертви. Травна система, у зв'язку з цим, представлена прямою трубкою.

Для всіх щелепноротих, розпочинаючи з хрящових риб і закінчуючи ссавцями, характерна наявність щелеп, які в основному призначені для активного захоплення

корму. У зв'язку із зміною характеру живлення збільшується довжина травного тракту і відбувається його диференціація на шлунок і кишечник.

У хрящових, осетрових, двоцихтих, кісткових ганоїдів, кистеперих риб є спіральний клапан для збільшення всисної поверхні. У кісткових риб спіральний клапан відсутній, його частково функціонально замінюють пілоричні вирости. Всі інші відділи травного тракту мало чим відрізняються від таких у попередніх груп риб.

Травна система наземних тварин відрізняється значно більшою складністю будови порівняно із водними тваринами, що проявляється, перш за все, в значному збільшенні довжини травного тракту і у диференціюванні його на відділи, між якими (особливо у ссавців) можна відмітити чіткі межі.

Своєрідні особливості будови травної системи птахів у зв'язку з пристосуванням до польоту – відсутність зубів, розчленування шлунка на залозистий та мускульний.

Особливої уваги заслуговує травна система ссавців. Живлення, відзначається великою різноманітністю – жоден клас хребетних тварин не використовує таку велику кількість рослинної їжі. Травний тракт ссавців відзначається більшою порівняно з плазунами і птахами довжиною і диференціацією на відділи.

Травні залози – печінка і підшлункова залози в ембріогенезі формуються із ектодерми кишки.

У всіх хребетних тварин протоки печінки та підшлункової залози відкриваються у дванадцятипалу кишку, у кісткових риб ще різна кількість пілоричних придатків. Уперше прототип печінки (печінковий виріст) з'являється у ланцетника у вигляді мішкоподібного утворення, який розташований біля стінки недиференційованої кишки у тому місці, де утворюється печінка у хребетних.

Печінка у хребетних тварин формується у вигляді порожнистого повздожнього вип'ячування черевної стінки кишечника, який в процесі розвитку ділиться на дві частини: передню – зачаток печінки і задню – зачаток жовчного міхура. Саме на етапі порожнистого вип'ячування печінка хребетних проявляє схожість з печінковим виростом ланцетника.

Усі хребетні тварини у дорослому стані мають *печінку*, яка складається з двох або більше часточок, навколо яких знаходиться сполучна тканина і судини. У змії, наприклад, у зв'язку із формою тіла, печінка не розділена на часточки і має цигаркоподібну форму.

Печінка хребетних складається із сполучнотканинного каркаса, що утворює струму органу; великої кількості судин і жовчних капілярів та безлічі печінкових клітин, які мають ентодермальне походження. Печінкові клітини (гепатоцити) і є основною структурною одиницею печінки і виконують досить складні та різноманітні функції. У ссавців гепатоцити з'єднуються у так звані печінкові часточки зі складною системою приносних і виносних кровоносних судин, жовчних капілярів і протоків. Капіляри збирають жовч, основний секрет гепатоцитів печінки у печінкові протоки. Останні об'єднуються (або впадають) у жовчну протоку, яка зв'язана з жовчним міхуром. Виділяють ще загальну жовчну протоку, яка виводить жовч із жовчного міхура, відкриваючись у дванадцятипалу кишку або в передню частину задньої кишки у хребетних з мало диференційованою кишковою трубкою .

Жовчний міхур утворюється із ентодерми як і печінка і слугує резервуаром для накопичення жовчі. У деяких видів хребетних жовчний міхур відсутній, наприклад, міног, деяких птахів і ссавців. У такому випадку, жовч надходить до кишечника безпосередньо із жовчних протоків. Вважається, що в історичному аспекті, печінка виникла як залозистий орган, що підтверджується розвитком печінки в ембріогенезі хребетних. Однак, в дефінітивному стані печінка частково втрачає первинну залозисту будову.

Функції печінки у сучасних хребетних різноманітні. Одна із ункцій – запасання вуглеводів у вигляді глікогену і використання його в разі потреби. З током крові до печінки надходять токсичні речовини (продукти азотистого обміну). У печінці відбувається нейтралізація цих токсичних для організму речовин шляхом перетворення їх в інші речовини. Наприклад, аміак перетворюється в сечовину, яка потім виводиться із організму нирками.

У деяких риб (акулові, тріскові) у печінці запасається жир. У риб, земноводних, плазунів (черепах) печінка частково виконує функцію кровотворення; у хвостатих амфібій значна кількість лейкоцитів утворюється саме у печінці. Гепатоцити мають здатність синтезувати білки, змінювати склад білків, перетворювати білки і жири на вуглеводи. Все вище зазначене свідчить про те, що печінка обслуговує весь організм, а не тільки травну систему як це мала б робити спеціалізована травна залоза. Ось чому печінку часто порівнюють з «хімічним заводом». Таким чином, можна констатувати, що природа в процесі еволюції організмів створила унікальні структури, до яких відноситься і печінка.

Підшлункова залоза є у всіх хребетних, але відрізняється топографією структур, розмірами та ступенем компактизації.

У ланцетника відсутня сформована залоза, але із дорсального боку передньої частини кишечника знайдені групи клітин, які ідентифікуються як клітини підшлункової залози. У міноги залоза хоча і не оформлена як цілісний орган, але спостерігається більш виражена концентрації клітин підшлункової залози навколо передньої частини кишки у ділянці, де в неї впадає жовчна протока. Зазначені вище клітини утворюють декілька окремих невеликих залоз. Подібна будова підшлункової залози також у дводишних риб. У кісткових риб підшлункова залоза має дифузну структуру, її компоненти розміщуються в брижі, в печінці, в селезінці. У більшості інших хребетних підшлункова залоза є компактним органом, який розміщений в брижі дещо позаду шлунка.

В ембріогенезі підшлункова залоза закладається з двох зачатків: один – вип'ячування дорсальної стінки кишки – головний зачаток (дорсальна частина підшлункової залози); другий – формується в ділянці печінкового вип'ячування (вентральна частина підшлункової залози), він може бути парним. Кожна із частин залози (вентральна і дорсальна) можуть зберігати окремі вивідні протоки, а можуть мати одну спільну протоку, яка відкривається в кишечник поряд з протоком жовчного міхура. Екзокринна частина підшлункової залози продукує травні ферменти, які розщеплюють білки, жири, вуглеводи.

Острівки Лангерганса (ендокринна частина підшлункової залози) складаються із клітин двох типів, які продукують гормони – інсулін і глюкагон, що потрапляють безпосередньо у кров (вивідні протоки відсутні). Глюкагон сприяє розщепленню

глікогена, що накопичується у печінці, і в результаті підвищує концентрацію глюкози у крові. Інсулін регулює обмін речовин в організмі, особливо вуглеводів. Відоме захворювання – діабет, є наслідком порушення функції підшлункової залози. Підшлункова залоза є залозою змішаної секреції.

2.5. Дихальна система

Відповідно двом етапам в еволюції хордових тварин – первинноводному способу життя та наземному – формувалися два типи дихання – зябровий і легеневий, допоміжне – шкірне дихання.

Основна функція дихальної системи – газообмін – безпосередньо пов'язана з метаболізмом і енергетикою організму.

У нижчих хордових (покривників, безчерепних) основне значення в процесі газообміну ще виконує шкірне дихання, тобто коли газообмін відбувається шляхом дифузії кисню і вуглекислого газу (по градієнту концентрації) між кровоносними судинами, які знаходяться в покривах, і зовнішнім середовищем. Але при цьому у нижчих хордових існує ще один важливий орган газообміну – зяброві щілини, через які постійно проходить вода, яка омиває тонкі зяброві перегородки з густою сіткою розгалужених кровоносних судин. Саме зяброві щілини дали початок розвитку спеціальних органів дихання – зябер.

На ранніх етапах ембріонального розвитку із ентодермальної вистілки переднього кінця первинної кишки утворюються парні вип'ячування. Далі вони витягуються і зливаються із парними вп'ячуваннями ектодерми. Ектодерма і ентодерма зливаються і утворюють вистілку зябрових щілин, пізніше із них утворюються зяброві пелюстки. *Зябра* можуть розвиватися як з ектодермальної, так і з ентодермальної частини зябрової щілини, тому розрізняють: ектодермальні зябра, які виникли у пращурів щелепноротих і ентодермальні – у пращурів безщелепних. У круглоротих зяброві пелюстки формуються із ентодерми, тому деякі дослідники вважають, що зябра круглоротих не є справжніми гомологами зябер риб.

У нижчих хордових була велика кількість зябрових щілин, у процесі еволюції їх кількість зменшувалась, що є прогресивною ознакою і у риб їх кількість уже дорівнює 5-7; їх редукція відбувалася як в передній, так і в задній частині глотки. Редукція зябрових щілин в передній частині відбулася в результаті перетворення переднього кінця травної трубки в апарат для захоплення корму. У щелепноротих передні чотири вісцеральні дуги перетворюються у щелепний апарат. Один із рудиментів зябрової щілини перетворюється в бризкальце, яке добре розвинене у хрящових риб, особливо у тих, які ведуть придонний спосіб життя. Вище зазначена обставина пояснюється тим, що у цих риб ротовий отвір може бути в тій чи іншій мірі занурений в мул чи пісок. У такій ситуації для надходження чистої води у зябра і використовується бризкальце.

У сучасних безщелепних (міноги, міксини) *зябра* розвинені добре, але за будовою відрізняються від щелепних, так як зябра у них мають форму міхурів, кількість яких може бути від 7 до 14. Тонкі зяброві пелюстки звисають у порожнину міхурів, в яких є отвори і вони відкриваються у дихальну трубку. У передній частині дихальної труб є клапан, який забезпечує рух води тільки в одному напрямку – із

ротової порожнини у дихальну трубку. Така будова не дає змоги мінозі здійснювати газообмін у зябрах у тому випадку, коли вона присмоктується до жертви і вода не може поступати через ротову порожнину. У цьому випадку вода входить і виходить із зябрових міхурів через зовнішні зяброві отвори.

У процесі еволюції поступово збільшується інтенсифікація дихання, що пов'язано із ускладненням будови зябер і поступовою диференціацією зябрової решітки, характерної круглоротим. У щелепноротих перші 4 зяброві дуги перетворюються у щелепний і під'язиковий апарати, які вони використовували для захоплення й утримання корму (щелепна дуга) та для опори і з'єднання щелеп з мозковим черепом (всі елементи під'язикової дуги).

Хрящові риби мають 5-7 пар зябрових дуг, на зовнішньому боці яких знаходяться сполучнотканинні зяброві перегородки, на яких розташовані зяброві пелюстки. Зяброва поверхня представлена у вигляді багаточисельних паралельних зябрових пелюсток, які збільшують ефективну поверхню для газообміну. У середині зябрових пелюсток проходять капіляри, які одним кінцем з'єднуються з приносними зябровими артеріями, а другим – з виносними, які звиваються у корні спинної аорти.

Редукована зяброва щілина у хрящових риб представлена *бризкальцем*. У ротовій порожнині і у бризкальці є клапани, які при скороченні зябрових дуг забезпечують тік води тільки в одному напрямку. Механізм дихання у хрящових риб, в більшості випадків, нагнітального типу, але у скатів – всисного типу, так як вони ведуть придонний спосіб життя. У цьому випадку вода засмоктується в глотку через ротовий отвір і бризкальце, яке дуже добре розвинене і досягає великих розмірів.

Подальша значна інтенсифікація зябрового апарату відбулася у кісткових риб, у зв'язку із появою зябрової кришечки, яка утворилася із парної пластинки панцира, що розташовується між головою і плечовим поясом. Спеціальні м'язи приводять в рух зяброву кришечку, збільшуючи навколозяброву порожнину, повертаючи її у вихідне положення. Зяброві перегородки редукуються, а зяброві пелюстки прикріплюються, у більшості випадків, безпосередньо до зябрових дуг. Про те, що у кісткових риб було бризкальце, свідчить той факт, що воно збереглося у целоканта і у трьох сучасних груп кістковохрящових риб. У всіх останніх сучасних кісткових риб воно відсутнє, лише на його місці залишився сліпий внутрішній карман.

Завдяки наявності зябрової кришечки і її руху змінився механізм дихання у кісткових риб порівняно з хрящовими. Характерний для хрящових риб нагнітальний тип дихання змінився на більш прогресивний – всисний. Централізований всисний апарат зябрової кришечки у кісткових риб забезпечує більш інтенсивний газообмін у зябрах порівняно з індивідуальною роботою окремих зябрових дуг у хрящових риб.

Деякі кісткові риби, крім основних *органів дихання – зябер* – можуть мати додаткові органи дихання, наявність яких було пов'язане з умовами існування. Лімітуючим фактором у водному середовищі для первинноводних тварин є кисень. У неглибоких прісних водоймах багатих рослинністю, де інтенсивно протікають процеси гниття, завжди тварини відчувають дефіцит кисню, з одного боку, а з другого – їх приваблюють ці водойми великою кількістю корму. У зв'язку з цим, у деяких риб у процесі еволюції сформувалися спеціальні пристосування – додаткові органи дихання, які здатні засвоювати кисень із повітря. До них відносяться: 1)

складна система складок слизової оболонки, яка має розгалужену систему кровоносних судин і розташована на дорсальному боці гортані – це так звані лабіринти; 2) не менш давнім органом повітряного дихання у риб були легені; 3) гомологічним органом легенів є плавальний міхур.

Особливої уваги заслуговує плавальний міхур, який, в більшості випадків, втратив функцію органу дихання, і перетворився на гідростатичний орган. Більшість риб мають плавальний міхур, який є порожнистим виступом ектодермальної частини стравоходу з спинного боку. В одних випадках плавальний міхур протягом усього життя зберігає зв'язок з травною трубкою. Риби, які мають такий міхур, відносяться до відкритоміхурових. Друга група риб відноситься до закритоміхурових, коли плавальний міхур втрачає зв'язок з травною трубкою і стає замкнутим. Первинними є відкритоміхурові, вторинними – закритоміхурові.

Стінки плавального міхура складаються із внутрішнього епітеліального шару, який вистелений плоскими клітинами, і шару сполучної тканини. На внутрішній поверхні епітеліального шару у багатьох риб є так звані «червоні тіла», що представлені комплексами спеціальних клітин, навколо яких знаходиться густа сітка кровоносних судин – це «газова залоза», яка розташована на поверхні міхура, іноді вона може занурюватися у товщу стінок міхура у такому випадку від неї відходять протоки. У корошових риб, відсутня залоза, але в епітелії плавального міхура у них є окремі клітини, які виділяють кисень, так як і «газова залоза».

Плавальний міхур функціонує як гідростатичний орган, але в деяких випадках він може виконувати й інші функції:

- бере участь у проведенні звуку до внутрішнього вуха;
- виконує функцію акустичного резонатора;
- виконує функцію барорецептора.

Крім цього, іноді плавальний міхур виконує функцію додаткового органу дихання, яка добре виражена у панцирників та мулової риби – примітивних променеперих риб.

Справжні легені є у дводишних і багатоперих риб. Легені відрізняються від плавального міхура тим, що вони зберегли відносно широкий зв'язок з травним трактом через гортанну щілину, яка відкривається у глотку, і густою сіткою кровоносних судин в легенях.

Пращури наземних хребетних – кистепері риби також мали легеневе дихання схоже з диханням сучасних дводишних риб, з якими вони мають багато спільного. Але єдиному представнику кистеперих, що живе у морі – латимерії, додатковий орган повітряного дихання не потрібний. У зв'язку з цим у латимерії легені заповнені жировою тканиною, що сприяє підвищенню плавучості.

При виході хребетних тварин на сушу принципово змінюються органи дихання. Зябровий тип дихання, як правило, у наземних тварин змінюється новим типом дихання – легеневим. Перші наземні тварини – земноводні багато у чому зберігають схожість з рибоподібними пращурами. У морфологічному відношенні легені амфібій схожі з легенями дводишних риб.

Функціональна схожість зябер і легенів доповнюється схожістю походження, так як і ті і інші є похідними передньої частини травного тракту. В ембріогенезі легені утворюються у вигляді вентрального вип'ячування дна глотки, яке

розростаючись розділяється на два вирости, із яких формуються *легені*. До легенів примикає тканина мезенхімного походження, яка укріплює їх стінки і дає початок скелетним елементам гортані, трахеї, бронхам.

У процесі еволюції легенів, як органу дихання тварин, відбувається ускладнення їх будови, а як наслідок цього, з'являється більш ефективний механізм вентиляції легенів.

Так, у земноводних легені – це парні міхуроподібні органи, які відкриваються в загальну гортанно-трахеїну камеру, дихальні шляхи у більшості відсутні. Внутрішня поверхня легенів у деяких видів гладенька, у інших має перегородки, складки, що приводить до збільшення поверхні газообміну. У дихальних шляхах хвостатих земноводних добре виражена досить довга трахея, яка в каудальній частині розгалужується і заходить у легені. У безхвостих трахея настільки коротка, що легені відкриваються безпосередньо у гортань. Гортань підтримують гортанні хрящі, які в найпростішій формі представлені тільки двома черпакуватими хрящами.

Механізм вентиляції легенів у земноводних проходить у три етапи і в ротоглотковій порожнині відбувається змішування повітря, яке потім потрапляє в легені. Механізм дихання у земноводних нагнітального типу, здійснюється за допомогою роботи під'язикового апарату і має дуже низьку ефективність, але земноводні мають низький рівень метаболізму, тому такий механізм газообміну в легенях їх задовольняє. Залишається проблема виведення із організму земноводних вуглекислого газу. Ця проблема пов'язана з тим, що легені ніколи до кінця не скорочуються і в них залишається повітря багате вуглекислим газом. При такому механізмі вентиляції легенів, який притаманний земноводним, не можливо вирішити цю проблему. У риб, які дихали за допомогою легенів, надлишок вуглекислого газу виводився через зябра. При освоєнні наземними тваринами суші, паралельно з редукцією зябер, повинен був сформуватися новий механізм виведення вуглекислого газу із організму. Пращури земноводних для вирішення цієї проблеми почали використовуватися шкірні покриви.

Необхідність забезпечити шкіру дихальною функцією, викликала цілий ряд морфо-фізіологічних перетворень. По-перше, газообмін відбувається в фазі водних розчинів, тому шкіра у земноводних завжди волога, що досягається наявністю великої кількості шкірних залоз, які виділяють слиз. По-друге, для того, щоб відбувалось шкірне дихання, шкіра повинна бути голою, через такі покриви легко проникають різні речовини, але одночасно вони погано захищають організм від обезводнювання. У зв'язку з цим земноводні ніколи не використовують море як середовище для існування. На суші вони б повністю втрачали воду у результаті випаровування з поверхні шкіри, тому вони живуть переважно у вологих місцях. У деяких видів земноводних шкірне дихання переважає над легенеvim. Прикладом цього можуть бути хвостаті амфібії. У безхвостих амфібії переважає легенеve дихання.

У справжніх наземних хребетних тварин плазунів – вперше з'являється грудна клітка. У зв'язку з цим принципово змінюється механізм вентиляції легенів. Починає формуватися новий механізм, в основі якого лежить зміна об'єму грудної клітки, де розташовані легені. Цьому сприяє рух ребер, зумовлений скороченням м'язів стінок тіла. Такий всисний тип вентиляції легенів більш ефективний, ніж нагнітальний, який здійснювався за допомогою під'язикового апарату.

У плазунів легені і дихальні шляхи мають значно складнішу будову порівняно із земноводними. Перш за все, це стосується легенів, у внутрішній порожнині яких з'являються перегородки, що приводить до утворення складної системи фолікул, а в подальшому легені можуть набувати навіть губчасту будову. Це загальна тенденція ускладнення будови дихальної системи у плазунів у процесі еволюції. Але серед представників цього класу – у гаттерій, гадюк і багатьох ящірок – відбулося незначне ускладнення легенів, як основних органів дихання. У плазунів, які мають видовжену форму тіла і редуковані кінцівки розвивається тільки одна легеня. Так, у безногих ящірок, гадюк розвивається тільки одна права легеня. У зв'язку із значною довжиною тіла вентиляція однієї легені погіршується. Ця проблема у гадюк вирішилась шляхом утворення так званих повітряних тонкостінних міхурів. Газообмін у цих міхурах не відбувається, але вони сприяють тому, що повітря в легенях не застоюється і при кожному вдиху змішується з новими порціями повітря. Таким чином, легені є органом, через який проходить повітря і на вдиху і на видиху. У гадюк грудна клітина відсутня у зв'язку з тим, що вони повзають і опорою для них слугують кінці ребер. Звичайний механізм дихання у даному випадку функціонувати не може. Зміна об'єму порожнини тіла у цих тварин здійснюється завдяки рухам середньої частини черева, до якого прикріплюються спеціальні м'язи. У черепах у процесі дихання також не може спрацювати загальний механізм, так як ребра у них нерухомі і зрослися з панциром. Тому ці тварини використовують, головним чином, грудні (передні) кінцівки і плечовий пояс, рух яких сприяє розширенню і звуженню порожнини тіла, де знаходяться легені. У крокодилів утворюється перегородка, яка дещо нагадує діафрагму ссавців. Цей діафрагмальний м'яз прикріплюється до печінки, яка здійснює поршенеподібні рухи і зміщується, що приводить до збільшення об'єму грудної клітини (вдих). Завдяки скороченню поперечних м'язів живота печінка повертається у вихідне положення (видих).

Гортань плазунів вдається в ротову порожнину у вигляді виступу і, за винятком гадюк, знаходиться в тісному зв'язку з під'язиковим апаратом. Гортань підтримується черпакуватими і першенеподібним хрящами. На передньому боці глоткової щілини у ящірок є невелика складка слизової оболонки – надгортанник. Голосові зв'язки розташовані в основі черпакуватих хрящів у деяких ящірок (гекони), хамелеонів. У хамелеонів у місці переходу гортані в трахею є виступ або трахеальний міхур. Крім цього, за допомогою евстахієвої труби у глотку з кожного боку відкриваються глоткові міхури. Всі вище зазначені міхури наповнюються повітрям і тіло хамелеона роздувається, набуваючи загрозливий вигляд. У черепах трахея утворює складний вигин, у місці роздвоєння трахеї на бронхи є розширення, яке нагадує нижню гортань птахів.

У птахів у зв'язку із прогресивним способом пересування – польотом – дихальна система має адаптивні ознаки. Політ як спосіб локомоції пов'язаний із підвищенням процесів метаболізму та інтенсифікацією газообміну, що було досягнуто ускладненням будови легенів, високим ступенем диференціації дихальних шляхів і формуванням особливого механізму вентиляції легенів – подвійного дихання. У птахів, як і у гадюк, легені не є сліпими кінцевими відділами дихальної системи, так як легені з'єднані цілою системою повітряних міхурів, які беруть участь у зміні об'єму порожнини тіла. Об'єм легенів при цьому практично не змінюється.

Своєрідність дихальної системи птахів найбільш яскраво проявляється в будові дихальних шляхів. Гортань птахів розташована за хоанами і підтримується хрящами: черпакуватими (парні), і перснеподібним (непарний). Трахея, яка складається із хрящових кілець, у птахів має різну довжину. Наприклад, трахея у таких птахів, як лебеді, журавлі, чепури утворює складний вигин, який розташовується в порожнині грудного гребеня.

У деяких представників роду шпаки, дуже довга трахея утворює петлю, закручену у вигляді спіралі, яка вип'ячується під шкірою краніально від грудини. Вище зазначена низка пристосувань, які сформувалися у птахів у процесі еволюції, мають значення резонаторів для підсилення голосових звуків. У більшості птахів трахея має вигляд трубки, яка складається із кілець, але є випадки, коли трахея утворює розширення. У буревісника каудальна частина трахеї розділена перегородкою всередині на дві частини, а у деяких пінгвінів такий поділ має місце вздовж всієї трахеї.

Однією із основних особливостей дихальних шляхів птахів є наявність нижньої гортані, яка розташована на межі між трахеєю і бронхами. Вона утворена нижніми хрящовими кільцями трахеї і верхніми кільцями бронхів. У невеликої кількості птахів нижня гортань може бути сформована тільки кільцями трахеї або бронхів. На зовнішньому та внутрішньому боці нижньої гортані знаходяться голосові зв'язки. М'язи нижньої гортані у різних видів птахів мають різну ступінь складності. Випадки, коли у нижній гортані відсутні власні м'язи (страус, куроподібні, голубоподібні та інші) її діяльність регулюється тільки м'язами дихальних шляхів. В інших птахів (мартини, чепури, хижі, зозулі, дятли) є одна пара бронхотрахеальних м'язів, які верхніми кінцями прикріплюються до трахеї, а нижніми – до бронхів. Найкраще розвинені м'язи у представників ряду горобцеподібні, які мають від 3 до 7 пар м'язів нижньої гортані. У самців голосовий апарат, а також м'язи розвинені краще, ніж у самок.

Основними органами дихання у птахів є легені, які не є сліпим кінцевим відділом дихальної системи. За легенями дихальні шляхи продовжуються в систему повітряних міхурів, розташованих у порожнині тіла між органами і навіть проникають у трубчасті кістки. Внутрішня поверхня повітряних міхурів гладенька, тому вона не використовується як дихальна поверхня і газообмін у них не відбувається.

Механізм дихання у птахів всисного типу, але самі легені розширюються і стискаються дуже слабко. Повітря у дихальні шляхи потрапляє завдяки рухам ребер і грудини, що приводить до збільшення об'єму порожнини тіла. Характерною особливістю дихальної системи птахів є безперервне проходження через легені (вдих і видих) насиченого киснем повітря, що в свою чергу сприяє збагаченню крові киснем. Більш повному насиченню крові киснем сприяє і рух крові в легенях назустріч току повітря.

При всій складності та високій досконалості органів дихання у птахів, їх організація в процесі еволюції склалась як подальший прогресивний розвиток органів дихання і дихальних шляхів, які були характерні плазунам.

У ссавців розвиток органів дихання йшов іншим шляхом. Так, внутрішня структура легенів формувалась із простих однокамерних пухирців, кількість яких

збільшувалась, що в результаті сприяло утворенню складної структури легенів, які складаються із великої кількості альвеолярних пухирців. Розвиток саме такої структури легенів у ссавців можна прослідкувати у процесі онтогенезу легенів у зародка. У процесі ембріонального розвитку легенів у ссавців первинна легенева брунька увігнулася в суцільну масу мезенхіми, всередині якої відбувалося дихотомічне галуження, яке сприяло утворенню складного «бронхіального дерева».

Такий хід ембріонального розвитку легенів у ссавців ставить їх в особливе положення порівняно з легенями земноводних, плазунів і птахів. У цих тварин розвиток легенів у процесі еволюції йшов шляхом ускладнення простих легеневих міхурів, в яких утворилась складна система перегородок, що сприяло утворенню великої кількості маленьких за розмірами камер. Що стосується ссавців, очевидно, їх альвеолярна структура легенів виникла у процесі еволюції завдяки радикальній перебудові на самих ранніх етапах ембріонального розвитку цього органу.

Дихальні шляхи у ссавців розпочинаються носовою порожниною, далі повітря проходить у гортань. Гортань ссавців характеризується появою щитоподібного хряща, який утворився від злиття 1-ї, 2-ї, 3-ї зябрових дуг (у яйцекладних) і 2-ї та 3-ї зябрових дуг (у плацентарних); розвитком надгортанника, який є гомологом 4-ї зябрової дуги; ускладненням м'язів гортані. У плацентарних щитоподібний хрящ з'єднується з під'язиковим апаратом за допомогою зв'язки, яка відповідає 1-й парі зябрової дуги. Крім щитоподібного хряща, у ссавців, так як у плазунів і птахів, є черпакуваті (2) і перснеподібний (1) хрящі, які також підтримують гортань. У гортані між щитоподібним та черпакуватими хрящами знаходяться голосові зв'язки, які утворені складками слизової оболонки.

Для відтворення звуків, крім голосових зв'язок, у ссавців ще є гортанні міхури, які є вип'ячуваннями гортані між щитоподібним, і перснеподібним хрящами (китоподібні, хижі, ігрункові із приматів); між щитоподібним і надгортанним хрящами – у парнокопитних (північний олень, газель), у деяких непарнокопитих, а також у вузьконосних мавп. Гортанні міхури, непарний гортанний міхур виконують функцію резонаторів для підсилення голосу. За гортанню розташована трахея, яка складається із хрящових кілець і ділиться на два бронхи,

Механізм дихання ссавців всисного типу і в основу його покладено зміну об'єму грудної клітки, що відділяється від черевної порожнини діафрагмою, яка також бере участь у зміні об'єму грудної клітки (в акті дихання). Діафрагма має куполоподібну форму, середня її частина має перетинчасту будову, периферійна – м'язову. М'язи діафрагми в процесі еволюції відокремились від мускулатури черевної стінки тіла.

Велика кількість перетворень, які стосуються органів дихання в процесі еволюції стали орогенезами, що сприяло морфофізіологічному прогресу на що вказував О. М. Северцов.

В еволюції дихальної системи хордових можна виділити такі орогенези:

- 1) заміна пасивного дихання активним; 2) інтенсифікація дихання при розчленуванні зябрових дуг на рухомі відділи; 3) подальша інтенсифікація дихання з підсиленням значення всисного насоса (поява зябрової кришечки); 4) поява легень у наземних хребетних як основного органу дихання.

2.6. Кровоносна система

Однією із основних властивостей живого є обмін речовин (метаболізм). Для здійснення метаболізму необхідне постійне надходження в організм поживних речовин і кисню та виділення із нього продуктів обміну. У тварин, які знаходяться на різних ступенях еволюційного розвитку, проблема транспорту речовин вирішувалась по-різному. Тварини, які ведуть активний спосіб життя, мають більш складну будову і інтенсивний обмін речовин. У процесі еволюції сформувались ефективні спеціальні системи транспорту речовин, одна із яких – кровоносна система. В організмі вищих тварин вона прийняла на себе універсальну транспортну функцію і стала інтегруючою системою організму, яка забезпечує його цілісність.

В організмі хребетних тварин кровоносна система забезпечує:

- розносить поживні речовини, засвоєні органами травлення;
- переносить кисень від органів дихання до всіх органів тіла, а вуглекислий газ до органів дихання;
- переносить кінцеві продукти метаболізму до органів виділення;
- розносить гормони від ендокринних залоз по всьому організму.

У безхребетних тварин (всіх типів) кров по черевній аорті тече до задньої частини тіла, а по спинній – до передньої. У представників типу хордові навпаки: по черевній аорті кров тече до передньої частини тіла, а по спинній – до задньої. Різну функцію також у цих тварин виконують черевна і спинна аорти. У безхребетних функцію пульсуючого органу виконує спинна аорта, у хордових – розширена частина черевної аорти (серце).

На основі сучасних уявлень про походження кровоносної системи хордових, вона не може походити від кровоносної системи безхребетних тварин (ні від вторинноротих, ні, тим більше, від первинноротих). Очевидно, у різних гілках вторинноротих розвиток кровоносної системи пішов різними шляхами.

У процесі еволюції кровоносна система формувалася на місці рудиментів первинної порожнини тіла, яка витіснилась у хордових вторинною порожниною. Кров, яка заповнює судини, відноситься до типу тканин внутрішнього середовища і складається із клітин мезенхімного походження та плазми – рідкого компоненту крові. Судини кровоносної системи також розвиваються із ембріональної мезенхіми. Як тільки в тілі раннього зародка утворюються потоки поживних речовин, мезенхімні клітини збираються навколо таких потоків і утворюють тонку, суцільну стінку. Так відбувається розвиток усіх основних кровоносних судин. Внутрішня вистілка судин утворена ендотелієм – особливим типом епітелію.

Усі хордові, за винятком покритників, мають замкнену кровоносну систему, яку можна розділити на артеріальну та венозну кровоносні системи. Артеріальна кровоносна система – це система судин, які несуть кров від серця. Венозна кровоносна система – це система судин, які несуть кров до серця. За винятком ланцетника, всі хордові мають центральний орган кровоносної системи – серце.

Розвиток серця можна прослідкувати в найбільш простому вигляді у Anamnia, коли бокові пластинки мезодерми сходяться на черевній стінці, то між ними спочатку є вертикальна перегородка. Перш ніж редукується перегородка, вісцеральний шар бокових пластинок, які зрослися і прилягають до кишечника на

черевній стороні, поступово відходять від кишечника, утворюють жолобок. Далі і він перетворюється в трубочку, порожнина якої і є порожниною серця, а стінки цієї трубочки утворюють стінки серця.

Серце, яке закладається у вигляді прямої трубки, що швидко росте, потім загинається буквою S, при цьому задня половина трубки залишається більш тонкостінною, здвигається на спинний бік і переміщується далі вперед, утворюючи передсердя. У той же час передня частина залишається на черевному боці, утворюючи шлуночок, м'язові стінки якого потовщуються. До передсердя прилягає тонкостінний відділ серцевої трубки, який утворює венозний синус. До шлуночка в передній його частині прилягає вузька м'язова трубка – артеріальний конус. Всі відділи серця розділені один від одного, ендокардій утворює клапани, а також клапани утворюються вздовж усього артеріального конуса.

У Amniota розвиток серця здійснюється інакше і, очевидно, різниця зумовлена наявністю великої кількості жовтка в яйці. Зачатки серця з'являються дуже рано, на стадії розвитку, коли тіло зародка ще знаходиться на поверхні жовтка у вигляді невеликих порожнин мезодерми з боків тіла у передній її частині. При поступовому наближенні бокових частин зародка, ці порожнини все більше і більше сходяться на черевному боці і, нарешті, зливаються під передньою частиною кишечника. Але в той час як у птахів кожна із двох порожнин майбутнього серця розвивається шляхом простого розходження клітин у потовщеннях вісцерального листка мезодерми, у ссавців кожна порожнина утворюється шляхом загинання того ж вісцерального листка мезодерми. В обох випадках серце утворюється під передньою частиною кишечника. Порожнина серця як і порожнина судин є залишком первинної порожнини тіла.

Серед хордових тварин найбільш примітивну кровоносну систему має ланцетник (п/т Безчерепні). У нього відсутнє серце, функцію якого виконує пульсуюча черевна аорта. Кров у нього безбарвна. Така проста кровоносна система забезпечує той низький рівень метаболізму, який характерний ланцетнику, як тварині, яка веде пасивний спосіб життя. У кровоносній системі ланцетника можна виділити як магістральну судину – черевну аорту – яка пульсує і виконує функцію серця. Від черевної аорти відходять багаточисельні (більше 100) приносні зяброві артерії, що несуть кров до перегоронок у зябрових щілинах; до зябрових щілин постійно надходять нові порції води де і відбувається газообмін. Із зябрових щілин виходять виносні зяброві артерії, які зливаються в корені спинної аорти. У верхній частині від них відходять сонні артерії, які несуть кров до голови; в задній частині вони зливаються і утворюють спинну аорту, від якої відходять артерії, що несуть кров до внутрішніх органів та покривів, де вони розпадаються на капіляри.

Венозна кровоносна система ланцетника представлена хвостовою веною, яка збирає кров від хвостового відділу, далі вона ділиться на підкишкову, що збирає кров від внутрішніх органів і несе кров в печінковий виріст. Остання розгалужується на густу сітку капілярів, утворюючи воротну систему печінки і далі з печінкового виросту виходить печінкова вена, яка несе кров у венозний синус (розширена частина черевної аорти). Від хвостової вени також відходять нижні кардинальні вени, які збирають кров від тулубової частини тіла, і впадають у

К'юверові протоки. З передніх частин тіла кров збирається у верхні кардинальні вени, які також впадають у К'юверові протоки.

Особливий інтерес серед хордових тварин представляє кровоносна система покривників, яка у своєму розвитку зазнала деякої редуції, ця обставина пов'язана перш за все із способом життя. Цікаво, що напрямок пульсації току крові у покривників непостійний – кров рухається по судинах то до передньої (або головної) частини тіла, то до хвостової. Деякі вчені вважають цю ознаку примітивною і пов'язують її з тим, що ще не встановився постійний напрямок кровотоку. Друга особливість кровоносної системи покривників стосується кров'яного пігменту – гемованадину, в якому замість іонів заліза знаходяться іони ванадію. Серце у типових представників покривників – асцидій – знаходиться під шлунком у вигляді трубки, від якої відходять дві магістральні судини: передня – зяброва артерія, яка йде вздовж черевної частини глотки і розгалужується на гілки, які несуть кров до перегородок між зябровим отворами; задня – кишкова артерія, яка розгалужується і несе кров до внутрішніх органів. У кінцевому результаті артерії впадають в лакуни, тобто кровоносна система у покривників незамкнена – це третя її особливість.

Серце. Вперше примітивне двокамерне серце з'являється у круглоротих. У міксин є додаткове «заднє серце», у всіх останніх хребетних серце – одне.

Серце риб представлене єдиною трубкою, яка складається із чотирьох послідовно розташованих камер. У птахів і ссавців серце також чотирикамерне, але камери не відповідають вихідним. Тому часто серце цих тварин порівнюють із подвійним насосом, кожна із половинок якого складається із двох камер. Еволюція серця супроводжувалась великими змінами, які пов'язані з переходом від зябрового дихання до легеневого.

У зародків нижчих хребетних всі чотири камери (венозний синус, передсердя, шлуночок, артеріальний конус) розташовуються послідовно. У процесі розвитку передня частина серцевої трубки має тенденцію S – подібно згинатися, що дозволяє сумістити значну довжину з компактністю. Такий тип будови серця характерний для міног, хрящових риб. У кісткових риб артеріальний конус замінюється на цибулину аорти. У дводишних риб серце також складається із венозного синуса, передсердя, шлуночка і артеріального конуса. Венозний синус впадає в праву половину передсердя, тоді як в ліву впадають легеневі вени. У передсерді, шлуночку та артеріальному конусі є неповні внутрішні перегородки.

У перших наземних тварин – земноводних – серце трикамерне (2 передсердя, шлуночок). У лівому передсерді знаходиться артеріальна кров, до нього несуть кров легеневі вени. До правого передсердя примикає венозний синус, куди впадають передні і задня порожнисті вени, тому в цьому передсерді кров венозна. Ліве і праве передсердя з'єднуються із шлуночком одним антривентрикулярним отвором, тому кров у шлуночку змішується. Нерідко це явище пояснюють примітивністю будови серця, але насправді все значно складніше. Змішування крові у шлуночку земноводних має важливе функціональне значення, без цього земноводні не змогли б ефективно використовувати шкірне дихання.

Серце у плазунів трикамерне (два передсердя і шлуночок). Венозний синус і артеріальний конус редукуються. У шлуночку є неповна перегородка досить складної будови, розташована майже горизонтально, яка розділяє шлуночок на

спинний і черевний відділи. Повний анатомічний розподіл шлуночка на дві самостійні камери такою горизонтальною перегородкою неможливий. Проблема чотирикамерного серця у плазунів була вирішена у крокодилів. У їх пращурів первинно горизонтальна перегородка в шлуночку серця частково редукувалась, а частково перетворилася на нову вертикальну перегородку, яка повністю розділила шлуночок на ліву і праву частини.

У птахів і ссавців серце чотирикамерне. Шлуночок за допомогою вертикальної перегородки повністю розділився на дві камери – ліву і праву.

З поступовим ускладненням будови серця і розподілом шлуночка на дві камери відбувався і розподіл двох потоків крові у серці, що сприяло установаженню гомойотермності (птахи, ссавці). Поява чотирикамерного серця сприяла повному розподілу артеріальної і венозної крові у серці. Якщо у круглоротих і риб у серці знаходилася тільки венозна кров, у земноводних, з переходом на легеневий тип дихання, в серці з'являється артеріальна кров. Змішування крові у шлуночку серця земноводних має важливе функціональне значення, так як ці тварини живуть як на суші, так і у водному середовищі. Артеріальна кров від легенів через легеневі вени потрапляє у ліве передсердя, а від шкіри – у праве передсердя.

У житті земноводних, коли вони довго перебувають під водою, виникає необхідність переходу виключно на шкірне дихання і в цьому випадку легені не можуть постачати організм киснем. Якби шлуночок був розділений на два відділи, то артеріальна кров від шкіри потрапляла б до легень, а органи, яким необхідний кисень, залишилися б без кисню. Необхідно відзначити, що і напрямок пульсації шлуночку при легеновому і шкірному диханні змінюється. При легеновому диханні – перша порція крові (найбільш венозна) йде у легеневі артерії; друга – у дуги аорти і третя (найбільш артеріальна) – у сонні артерії. Якщо ж тварина дихає тільки за допомогою шкіри (знаходиться під водою), змінюється фаза пульсації шлуночка і артеріального конуса. У результаті в легеневі артерії поступає менше крові, а у шлуночку кров із лівого і правого передсердь змішується і ефективніше використовується артеріальна кров. Таким чином, у земноводних залежно від умов існування, йде перерозподіл крові у серці і саме така будова серця, задовольняє механізм перерозподілу крові.

У плазунів, у зв'язку з відсутністю шкірного дихання і ускладненням механізму вентиляції легенів (поява грудної клітки), з'являється принципово інша можливість розподілу артеріального і венозного потоків крові. Як було відзначено раніше, перегородка у серці плазунів ще неповна і кров у шлуночку також може змішуватися. Завдяки цій особливості кров у серці плазунів також може перерозподілятися, що має велике значення для плазунів, так як їм притаманна особлива форма терморегуляції – геліотермія – підвищення температури тіла до оптимального рівня шляхом обігрівання в променях сонця (інсоляція). При інсоляції фізіологічно вигідно направляти більше крові до шкірних покривів, ніж у легені, де випаровування води через слизові оболонки приводить, навпаки, до пониження температури тіла. У тому випадку, коли температура тіла тварин досягає оптимальної величини, вони переходять до активного способу життя (шукають корм, пересуваються). У цьому випадку більше крові поступає у легені. У залежності від потреб організму і регулюються потоки крові у серці.

Проблема повного розподілу крові у серці вперше була вирішена в процесі еволюції у крокодилів, які мають у шлуночку вертикальну перегородку. Але крокодили мають також одну особливість. У тому випадку, коли крокодили знаходяться на поверхні води або на суші, по лівій дузі аорти венозна кров проходить тільки до перехрестя двох дуг аорти, де між останніми є Паницевий отвір. Завдяки більш високому тиску у правій дузі аорти, артеріальна кров із неї через цей отвір поступає і у ліву дугу аорти. При пірнанні і при інсоляції у крокодилів відбувається перерозподіл крові в магістральних судинах, як і у інших плазунів. На відміну від інших плазунів, ліва дуга аорти у крокодилів не зливається з правою, а продовжується в черевну аорту, яка несе кров до кишечника. Спинну аорту утворює лише права дуга аорти.

У двох найбільш високоорганізованих класах хребетних – птахів і ссавців – утворюється повна вертикальна перегородка у серці і два потоки крові повністю розділилися у серці, що і обумовило гомойотермність цих тварин.

Кровоносна система птахів схожа із такою крокодилі і як би продовжує напрямком еволюційних перебудов, який започаткований у крокодилів. Але у зв'язку з тим, що птахи стали гомойотермними, у них зникла необхідність в інсоляції і перерозподілі крові у серці і магістральних судинах, тому ліва дуга аорти редуувалась. Тепер від серця відходить права дуга аорти (лівий шлуночок) та загальний стовбур легневих артерій (правий шлуночок). Порівняно з плазунами, кровоносна система птахів має більш просту будову, так як морфофізіологічний прогрес був досягнутий не шляхом ускладнення будови, а навпаки, спрощенням і раціоналізацією. Воротна система нирок у птахів відсутня, до нирок поступає кров із ниркових артерій, які відходять від спинної аорти.

При великій схожості кровоносних систем птахів і ссавців між ними є велика різниця. Очевидно, це можна пов'язати з тривалою і незалежною еволюцією пращурів птахів і ссавців, які різними шляхами набули схожих прогресивних рис в організації кровоносної системи. Так, у ссавців збереглася ліва дуга аорти, від якої відходить безіменна артерія, у птахів – права дуга аорти. Інколи безіменну артерію вважають гомологом правої дуги аорти.

У процесі еволюції хребетних тварин кровоносна система ставала все більш ефективнішою, що пов'язано також з появою малого (легеневого) кола кровообігу.

Як правило, у первинноводних тварин у двох-чотирьох частинах тіла (зябра, печінка, нирки) в судинах знижується тиск, так як судини розпадаються на капіляри. Це приводить до різкого зменшення ефективності кровообігу і з появою малого кола кровообігу (вперше дводишні риби, земноводні) тому із втратою зябрового дихання ефективність кровообігу значно підвищується.

При зябровому диханні різкий спад тиску у судинах відбувається два рази: спочатку у зябрах, де судини розгалужуються на густу сітку капілярів, а потім після об'єднання судин у спинну аорту – в тканинах, де судини також галузяться на капіляри (печінка, нирки). При цьому значна частина крові, повертаючись до серця, додатково проходить через воротну систему печінки (у всіх первинноводних), а у риб також – через воротну систему нирок, втрачаючи в кожній із них значну долю тиску.

З появою легеневого дихання і, відповідно, малого кола кровообігу, ефективність кровотоку зросла. При цьому зяброва капілярна сітка зникає і кров поступає безпосередньо до тканин з незначною втратою тиску.

З втратою зябер відбувалося перетворення приносних зябрових артерій:

- перша пара зябрових артерій перетворилася в сонні артерії;
- друга – в системні дуги аорти;
- третя – редукувалася;
- четверта – перетворилася у легеневі артерії (у земноводних – шкірно-легеневі артерії).

Повертаючись до серця від легенів і від органів, кров завершує коло, проходячи не більше ніж через одну систему капілярів. Кров, яка омиває каудальну частину тіла, повинна пройти, повертаючись назад, через воротну систему печінки. Редукція воротної системи нирок у плазунів, птахів ссавців ще більше підвищує ефективність кровообігу.

Повний розподіл двох кіл кровообігу став можливим тільки у птахів і ссавців, так як у них єдиним органом дихання є легені. В усіх попередніх тварин не відбулося розподілу тому, що в одному організмі були поєднані два або більше органів дихання, а за такої умови розподіл неможливий.

У процесі еволюції кровоносна система пройшла через низку ароморфозів і ідіоадаптацій. Серед ароморфозів необхідно відзначити:

- появу серця, як центрального органу кровообігу;
- формування замкнутої кровоносної системи у щелепноротих;
- перетворення магістральних судин при виході тварин на сушу, що пов'язано з переходом від зябрового до легеневого типу дихання;
- розподіл потоків артеріальної і венозної крові у серці.

Всі вище зазначені перебудови кровоносної системі сприяли більш високому рівню життєдіяльності, метаболізму та підвищенню активності тварин.

До ідіоадаптацій необхідно віднести:

- появу другого кола кровообігу;
- ускладнення будови серця у дводишних риб;
- зменшення кількості воротних систем.

Еволюція кровоносної системи третього п/типу хордових (хребетні) йшла шляхом морфологічного прогресу.

Основні напрямки еволюції кровоносної системи в п/типі:

- ускладнення будови центрального органу кровоносної системи – серця (від двокамерного до чотирикамерного);
- відокремлення потоків артеріальної і венозної крові в серці. Ліва частина серця (передсердя і шлуночок) мають артеріальну кров, права частина серця (передсердя, шлуночок) – венозну кров. Такий розподіл характерний для птахів і ссавців, серед плазунів – у крокодилів;
- поява другого (малого) кола кровообігу. Цей напрямок еволюції пов'язаний із заміною зябрового дихання на легеневе. Однак вперше в філогенезі мале коло кровообігу з'являється у дводишних риб;
- інтенсифікація функції за рахунок збільшення концентрації гемоглобіну в крові і зміна будови клітин крові – еритроцитів.

2.7. Сечостатева система

На перший погляд здається недоцільним розглядати разом видільну і статеву системи, так як виділення і розмноження не мають нічого спільного. Однак, морфологічно ці дві системи тісно пов'язані між собою в своєму розвитку та використанні спільних протоків, тому неможливо описувати одну з них без іншої. Такий зв'язок зумовлений, головним чином, їх ембріональним розвитком, так як у зародка основні органи обох систем формуються в сусідніх частинах мезодерми, які розташовані в стінках тулуба на верхньому боці ціломічної порожнини.

Видільна система у хордових побудована по типу нефридіальних трубок, які закладаються метамерно в мезодермі. У своєму розвитку видільна система пройшла через такі стадії:

- нефридіальну;
- переднирки (пронефрос);
- первинної нирки (мезонефрос);
- вторинної нирки (метанефрос).

Різниця у будові і розвитку різних типів нирок обумовлена зміною локалізації мезодерми. У зв'язку з цим усі типи нирок можна розглядати як різні покоління одного і того ж органу.

Видільна система у вигляді нефридіальних трубок (більше 100) представлена у безчерепних (ланцетника). Одним кінцем нефридіальна трубка відкривається у порожнину тіла, куди потрапляють продукти розпаду, а другим – у навколосерцеву порожнину, тобто виділення продуктів метаболізму здійснюється через целом без участі кровоносної системи.

Еволюція видільної системи хордових відбувається шляхом переходу від нефридіальної видільної системи у нижчих хордових до спеціалізованих органів – нирок, які у своєму розвитку пройшли три послідовні стадії:

- переднирки (пронефрос) – міксини;
- первинної нирки (мезонефрос) – мінога, хрящові, кісткові риби, земноводні;
- вторинної нирки (метанефрос) – плазуни, птахи, ссавці.

Круглороті (міксини) мають орган виділення – пронефрос, який за допомогою фільтраційного апарату виводить із організму надлишок води, а разом з нею і продукти метаболізму. Міксини, на відміну від останніх хребетних, взагалі не регулюють вміст солей в організмі, їх склад в ньому такий, як у морській воді. Ця обставина дає можливість вважати, що міксини, завойовуючи океан, не змогли вирішити проблему боротьби із збільшенням концентрації солей в організмі, так як органи виділення у них мають ще дуже примітивну будову. Тварини, які не підтримують активну осмотичну рівновагу із зовнішнім середовищем – осмоконформери.

У більшості останніх круглоротих, у тому числі і у міног, переднирка редукується, від неї залишається тільки декілька каналців, які відкриваються у навколосерцеву сумку. Нирки круглоротих суттєво відрізняються від нирок щелепноротих і є першим етапом виникнення гломерулярного фільтрувального апарату (мальпігієвих тілець), який представлений артеріальними капілярами, де відбувається утворення фільтрату, що збирається у короткі ниркові каналця, де

відбувається часткове вилучення із фільтрату корисних для організму речовин. У більшості випадків переднірка складається із 6-12 метамерно розташованих лійок, від яких відходять прямі видільні каналці. Поряд з нирками розташовані артеріальні клубочки. Між видільними каналцями і клубочками ще відсутній безпосередній зв'язок. Продукти метаболізму шляхом дифузії із судин потрапляють до целому, а потім у лійки і виводяться по вивідних каналцях. Таким чином, у круглоротих ще не відбулося анатомічного з'єднання фільтруючого клубочка і капсули, яка приймає фільтрат.

Нирки. Подальше ускладнення видільної системи спостерігається у хрящових та кісткових риб, яким характерні мезонефричні нирки. Формування мезонефричних нирок пов'язане з утворенням на стінці вивідного каналця вип'ячування – Боуманової капсули, всередині якої знаходиться клубочок судин. Ця структура має назву гломерули. Основною структурною одиницею нирок є нефрон, який складається із гломерул (мальпігієвих тілець – клубочків капілярних судин, які розташовані у Боумановій капсулі), від яких відходять ниркові каналці. Стінки ниркових каналців обплетені густою сіткою капілярів, які виходять із Боуманової капсули, та капілярами воротних вен нирок.

Таким чином, при мезонефричній нирці встановлюється безпосередній зв'язок між кровоносною та видільною системами. Видільний канадець при цьому стає значно довшим, утворює вигини і розпочинається його диференціація. Такі зміни в довжині і структурі каналців сприяють реабсорбції сечі і формуванню вторинної сечі. У хрящових риб є ще і нефростоми, характерні для пронефроса та миготливі лійки, які відкриваються у целом.

Незважаючи на те, що мезонефрична нирка має більш складну будову, із головною ниркою її об'єднує наявність лійки, яка відкривається у целом. Але продукти розпаду лише в незначній кількості потрапляють із целомічної рідини у ниркові каналці через війчасті нефростоми. Основний шлях виділення із організму продуктів розпаду – це фільтрація кров'яної плазми через стінки мальпігієвих клубочків. Така первинна сеча, яка поступила із гломерул у ниркові каналці, має в своєму складі не тільки велику кількість води, але і такі важливі речовини, як цукор, вітаміни, амінокислоти. Вони знову всмоктуються через стінки каналців. Такий тип фільтрації нирки виник ще у давніх хребетних, які жили у прісних водоймах, що дозволило виділяти надлишок води, яка потрапляла в тіло через покриви, а з другого боку, загрожувало втратою необхідних організму речовин. Утворення складної структури ниркових каналців з залозистим апаратом в їх стінках вирішило і цю проблему.

Однак, при переході примітивних хрящових риб, які мали саме таку нирку, у море у них виникла інша небезпека – обезводнювання тіла в результаті проникнення води через покриви у зовнішнє середовище, солоність якого в 2-3 рази перевищила вміст солі в крові і тканинній рідині. У зв'язку з цим еволюція видільної системи хрящових риб йшла своєрідним біологічно ефективним шляхом – вони зберегли фільтруючий апарат нирок і біохімічно забезпечили майже повну ізотонічність крові і тканинних рідин до зовнішнього середовища. Це було досягнуто шляхом утримання у крові і тканинних рідинах сечовини та солей. Лише надлишок сечовини, солей і води виділяється із сечею назовні.

Морські хрящові риби, досягнувши таким шляхом ізотонії із середовищем, виділяють невелику кількість сечі: всього від 2 до 50 мл на 1 кг маси тіла за добу. Хрящові риби, які живуть в прісних водоймах (риба-пилка, деякі скати), понизили осмотичний тиск у крові і тканинах, але залишилися гіпертонічними до середовища. Кінцевим продуктом азотистого обміну у хрящових риб є аміак, який нейтралізується шляхом синтезу із аміаку сечовини, а в ниркових каналцях відбувається реабсорбція сечовини із первинної сечі у кров. Завдяки цьому осмотичний тиск крові підвищується і досягається осмотична рівновага з морською водою. Сіль виводиться в обхід нирки через ректальну залозу.

В організм кісткових риб (прісноводні) осмотично (на основі різниці концентрацій) поступає вода із зовнішнього середовища, тому основна функція нирок – виведення надлишку води шляхом фільтрації і наступної реабсорбції корисних речовин. Аміак вивільняється через зябра. Морські кісткові риби – осмотична рівновага рідин тіла з морською водою досягається так, як і у хрящових риб – за рахунок синтезу сечовини і агромерулярної нирки.

Мезонефричний канал нирки розщеплюється на два канали:

- Вольфів канал;
- Мюллерів канал.

Доля цих каналів у різних класів хребетних тварин і різних статей різна. Так, Вольфів канал у самок Anamnia виконує функцію сечоводу, у самців одночасно сечоводу і сім'япроводу. У самок Amniota Вольфів канал редукується, а у самців виконує тільки функцію сім'япроводу, так як каналці вторинної нирки відкриваються в особливий вивідний протік – сечовід, який утворився у результаті відшнуровування від заднього відділу Вольфового каналу. Мюллерів канал у самок Anamnia та Amniota виконує функцію яйцепроводу, а у самців – редукується.

Земноводні зберегли зв'язок з прісною водою, тому їх видільна система повинна постійно виділяти надлишок води. З другого боку, як наземні хребетні вони втратили здатність виділяти продукти азотистого обміну через зябра. З виходом тварин на сушу відбувається заміна мезонефричної нирки на метанефричну, яка закладається у тазовому відділі та втрачає зв'язок з целомом. Відбувається також диференціація вивідного каналця на відділи:

- проксимальний звивистий відділ;
- звивистий дистальний відділ, який впадає у збірну трубку.

Чітка межа між будовою переднирки, первинної і вторинної нирок відсутня, вони поступово переходять одна в іншу. Звертає на себе увагу все більш тісний зв'язок видільної системи з кровоносною системою і збільшення поверхні виділення у процесі еволюції. Збільшення останньої є закономірність, яка спостерігається в процесі філогенезу. Наприклад у тритона налічується близько 400 нефронів; у жаби – 2 тисячі; у кролика – 285 тисяч, у людини – 1 мільйон.

Формування статевих зачатків у хребетних відбувається на стадії зародка поблизу з нефридіальним відділом. У той час, як епітелій останніх частин тіла зародка сплющується, у статевих зачатках епітелій залишається високим, циліндричним і між його клітинами з'являються великі круглі статеві клітини, які спочатку з'являються у селахій в інших частинах перитоніального епітелію, але потім вони концентруються тільки на двох бокових складках і представлені

зачатками двох гонад, які розташовані біля переднього кінця Мюллерового каналу. У двох живородних кісткових риб (бельдюги і *Micrometrus aggregatus*) дуже рано відокремлюються окремі клітини, але при формуванні зародка вони розташовуються у перітоніальному епітелії і їх подальший розвиток проходить як і у всіх останніх кісткових риб. Подібний ранній розвиток статевих клітин, переважно в ентодермі спостерігається і у інших риб (скати, ганоїдні, кісткові). Відокремлення статевих клітин в ентодермі, на ранніх етапах розвитку спостерігається у земноводних і плазунів. Нарешті, є також докази раннього відокремлення статевих клітин в ентодермі у птахів і ссавців.

Таким чином, майбутні статеві органи (яєчники і сім'яники) спочатку закладаються як парні набухання сполучної тканини, які покриті особливим епітелієм (перітоніальним) і підвішені до спинної стінки порожнини тіла на брижі. У більшості випадків закладаються парні гонади. Якщо спостерігаються непарні гонади, це явище треба вважати вторинним. Так, у міноги спочатку закладаються дві гонади, але в процесі розвитку вони зливаються в одну. У міксин розвивається тільки одна права гонада. Такий асиметричний розвиток гонад спостерігається і у деяких риб, а також у птахів. Поступово в процесі еволюції гонади перетворюються в спеціалізовані органи розмноження у хребетних тварин: у самок – в яєчники, у самців – у сім'яники. З'являються також зовнішні статеві органи, які забезпечують внутрішнє запліднення.

Після загальної характеристики сечостатевої системи у представників типу хордові можна перейти до розгляду особливостей цієї системи у представників різних класів в процесі еволюційного розвитку.

Сечостатева система круглоротих у багатьох випадках має особливості. Мезонефричні нирки у вигляді двох видовжених тіл лежать на спинній стороні. Сечоводи (Вольфові канали за походженням), які відходять від нирок, впадають у сечостатевий синус, що відкривається назовні на кінці сечостатевого сосочку. У міксин мезонефрос має короткі каналці і не утворює єдиного органу, у молодих особин мають метамерію. Протонефрос зберігається у обох видів круглоротих у вигляді декількох лійок, які відкриваються у перикардіальну порожнину, а вона, в свою чергу, зберігає зв'язок з целомом.

Статеві органи у самок круглоротих представлені яєчниками, які підвішені на брижі до спинної стінки порожнини тіла. У міксин самці зустрічаються дуже рідко і тому задня частина яєчника у молодих самок функціонує як сім'яник, тобто, міксини відносяться до гермафродитів. Статеві продукти у навколишнє середовище потрапляють через статеву пору. Запліднення (зовнішнє) відбувається у навколишньому середовищі.

Нирки хрящових риб мезонефричні, рудиментарний пронефрос, який складається із незначної кількості трубочок без клубочків, дуже рано редукується. На відміну від круглоротих у селахій основну масу нирки заповнюють нефрони, які складаються із гломерул – клубочків капілярів, які знаходяться у Боуменовій капсулі. У зв'язку з цим основний тип виділення продуктів розпаду – це фільтрація кров'яної плазми через стінки капілярів Мальпігієвих клубочків, а не через війчасті нефростоми. Такий тип фільтрації виник у тварин, які жили у прісних водоймах, і мав ті переваги, що виводив із організму надлишок води, який проникав в організм

через покриття. Але разом з водою із організму виводилась велика кількість і корисних, необхідних організму речовин. У процесі еволюції ця проблема була вирішена шляхом ускладнення будови вивідних ниркових каналців, що забезпечило процес реабсорбції.

У подальшому, коли селакії почали розселятися в моря та океани, вони спіткнулися з іншою проблемою – обезводнення організму. Необхідно було виробити такі пристосування, які б утримували у крові і тканинній рідині солі. У процесі еволюції у них зберігся фільтраційний апарат нирок, але і утворилася ректальна залоза, яка здатна активно концентрувати солі і зберігати осмотичну рівновагу в організмі.

Статеві органи селакій представлені у самок яєчниками, які у більшості випадків парні. Спостерігаються випадки, коли розвивається тільки один лівий яєчник, наприклад, у скатів. Зазначене явище, певно, залежить від великих розмірів у деяких видів ділянки кишки, де знаходиться спіральний клапан, який витісняє правий яєчник. Чоловічі статеві органи представлені парними сім'яниками, які підвішені на брижі. Вивідні протоки сім'яників утворені передніми мезонефридальними трубками і Вольфовим каналом.

Характерною особливістю розмноження селакій є внутрішнє запліднення, яке стало можливим у зв'язку з наявністю парувальних органів, функцію яких у самців виконують анальні плавники або птерігоподії. Для багатьох акул та скатів характерне яйцеживородіння. При такому розмноженні запліднені яйцеклітини захищені від несприятливих умов зовнішнього середовища, так як залишаються у статевих шляхах самки (маточна частина яйцепроводу). Розвиток зародка відбувається за рахунок енергетичних запасів яйця (жовток). Досить широко розповсюджений спосіб розмноження у селакій – це відкладання яєць. Яйце, яке шляхом розриву стінок фолікула, випадає у порожнину тіла, захоплюється лійкою яйцепроводу і поступово переміщується, при цьому відбувається запліднення і яйце покривається оболонками. Характерною особливістю яйцекладних видів є те, що їх яйця покриваються щільною рогоподібною оболонкою, яка має вирости і джугти. І, нарешті, для деяких видів акул характерне справжнє живородіння, коли між зародком і материнським організмом виникає тісний зв'язок. При цьому навіть утворюється своєрідна «плацента».

Не дивлячись на те, що хрящові риби в еволюційному плані є давньою і примітивною групою, у процесі розмноження вони набули прогресивних ознак (внутрішнє запліднення, яйцеживородіння, живородіння), а також у них сформувалася низка адаптацій – великі розміри яєць із значним запасом поживних речовин; щільна оболонка, яка покриває яйце. Все вище зазначене допомогло хрящовим риbam вижити, витримати значну конкуренцію в складних біоценозах морів, незважаючи на низьку, порівняно із іншими водними тваринами, плодючість.

Дводишні риби мають такий же тип будови сечостатевої системи, як і хрящові риби. У самок Мюллерові канали видозмінені в яйцепроводи, які відкриваються у порожнину тіла; Вольфові канали у самок виконують функцію сечоводу, а у самців – одночасно сечоводу і сім'япроводу, але іноді вивідні протоки відсутні. У цьому випадку статеві продукти самців потрапляють у навколишнє середовище через пори, які розташовані на череві. Крім того, у самців відсутні парувальні органи.

Запліднення зовнішнє. Яйцеклітина (ікра) досить великих розмірів, навколо неї розташована драглиста оболонка. Розвиток проходить з метаморфозом. Личинка має зовнішні зябра.

Сечостатевий апарат гоноїдних і кісткових риб має багато особливостей порівняно з вище зазначеними рибами. Нирки представлені мезонефросом, у деяких випадках (осетрові, *Amia*) зберігаються лійки. Пронефрос спостерігається тільки у зародків. Парні нирки, у більшості випадків, з'єднуються між собою у задній частині тіла, іноді у передній і у середній частинах. Ниркові каналці збираються у два сечоводи, у кісткових риб ниркові протоки входять у товщу нирки і в кінцевій частині утворюють парне або непарне розширення – сечовий синус. Сечоводи ганоїдних і кісткових риб представлені Вольфовими каналами.

У більшості випадків кісткові риби різностатеві. Яєчники у них можуть мати форму парних пластинчастих, іноді складчастих ланцюгів, яйця потрапляють у порожнину тіла, а потім виводяться різними шляхами у навколишнє середовище. Статеві органи самців ганоїдних і кісткових риб також представлені двома ланцюгоподібними або складчастими тілами, які утворені із радіальних сім'яних каналців. Серед кісткових риб також зустрічаються гермафродити. Наприклад, кам'яні окуні, морські карасі. Крім нормального гермафродитизму, зустрічається випадковий, який характерний для тріски, скумбрії. У цьому випадку в одній і тій же перитональній складці розвиваються з кожного боку яєчник і сім'яник, які мають порожнини. Такий розвиток створює враження, що сім'яник розвивається у товщі стінки яєчника. Так само поряд з яйцепроводом проходить сім'япровід, який складається із низки лакун і як би залягає у товщі стінки яйцепроводу.

Сечостатева система земноводних найбільше схожа з такою у селажів і ганоїдів. Пронефрос у земноводних є виключно ембріональним органом. Мезонефрос зберігає лійки і має форму двох видовжених тіл. Так як Вольфів канал у амфібій одночасно виконує функцію сечоводу і сім'япроводу, то виникає ціла низка видозмін. По-перше, в період парування у безхвостих земноводних сечоводи перед тим, як вони впадають у клоаку, утворюють розширення – сім'яний міхур; по-друге, у самій нирці у безхвостих та хвостатих можна виділити два відділи: більш вузький – передній (статевий) і більш широкий – задній (тазовий). Сечовий міхур утворюється як виступ черевної стінки клоаки.

Статеві продукти земноводних, у більшості випадків, виділяються у навколишнє середовище. У той час коли яйце пересувається по яйцепроводу, воно покривається драглистим шаром, який виділяють залози яйцепроводу. Яйця великі за розмірами і багаті жовтком. Запліднення зовнішнє.

Серед пристосувань, які дозволили плазунам перейти до наземного способу життя, важливе місце займає заміна мезонефричної нирки метанефричною і пов'язана з цим перебудова водно-сольового обміну. При цьому також змінився склад продуктів азотистого обміну, які виділяються із організму. Первинним (у риб) було виділення аміаку, але його висока токсичність вимагала швидкого виведення із організму, що у прісних водоймах полегшується надходженням води через покриви. При обмеженому надходженні води виникає необхідність переходу аміаку у менш отруйну сполуку – сечову кислоту і сечовину. Цей процес забезпечується формуванням воротної системи нирок. Економія води у плазунів особливо

збільшилась, тому з'явився новий тип екскреції – виділення слабо розчиненої у воді сечової кислоти. Вона переважає у сечі більшості плазунів і виводиться у вигляді зависі мілких кристаликів – «біла сеча». Економія води при екскреції сечової кислоти порівняно з сечовиною досягається майже в 200 разів.

Метанефрична нирка порівняно з мезонефричною має більш простий гломерулярний апарат і ускладнену будову ниркових каналців. Клубочки метанефроса мають всього 2-3 капілярні петлі і тому у них зменшується здатність до фільтрації.

Плазуни – характерна здатність дуже сильно концентрувати сечу, адсорбуючи із неї воду (петля Генлі відсутня). Сечова кислота кристалізується у сечоводах і по них виводиться рідка «біла сеча», яка додатково висушується до твердого стану в клоаці за рахунок колоїдного осмотичного току крові.

Здатність ящірок сильно концентрувати сечу визначається низькою розчинністю сечової кислоти. Добре розчинені електроліти, які б могли завадити такому процесу активно ре абсорбується із первинної сечі в проксимальному звивистому каналці, а з організму виводяться іншим шляхом – через носові залози, які декретують гіпертонічний розчин.

У птахів будова видільної системи схожа з плазунами, є коротка петля Генлі.

Ссавці мають довгу петлю Генлі, завдяки цьому у нефронах концентрується добре розчинна сечовина, тому у ссавців відсутня необхідність використовувати окремий шлях для видалення солі, так як вона виводиться з сечею.

Прогресивний розвиток органів виділення, перш за все, залежить від будови ниркових каналців. Найбільш примітивні ниркові каналці, які характерні переднирці за будовою нагадують метанефридії кільчастих червів. Нирковий каналець такого типу утворений звивистою кутикулою, а має направлену в порожнину тіла миготливу лійку. У порожнині тіла біля лійки знаходиться зовнішній судинний клубочок, в якому відбувається фільтрація крові в ціломічну порожнину.

Ускладнення в будові ниркового каналця пов'язані з розвитком фільтрувального апарату всередині каналця. Капіляри клубочків стають більш звивистими і розташовуються в особливих камерах, утворених стінками каналців. Ці камери носять назву – капсул Шумлянського, які разом з судинними клубочками утворюють мальпігієві тільця (первинна нирка).

Подальша еволюція пов'язана із втратою миготливої лійки і розвитком капсули Шумлянського. У розвитку органів виділення звертає на себе увагу все більш тісний зв'язок з кровоносною системою і збільшення поверхні виділення.

Так переднирка має 4-10, первинна нирка – 100, вторинна нирка до 1млн.каналців.

2.8. Нервова система і органи чуття

Основна функція нервової системи може бути визначена як інтеграційна, що поєднує координацію і регуляцію функцій всього організму, а також забезпечує адекватну реакцію організму на дію подразників зовнішнього та внутрішнього середовища.

Нервова система хордових побудована за принципом нервових стовбурів, але поряд з цим у хребетних є автономна симпатична нервова система, побудована за гангліонарним принципом.

Своєрідність нервової системи хордових особливо яскраво проявляється в її ембріогенезі. Німецький ембріолог Т. Борелі обґрунтував гіпотезу, за якою нервова система хордових виникла із особливого нервоворецепторного комплексу – так званого аборального органу, що був характерний реброплавам, голкошкірим і напівхордовим, які виникли від загального кореня з хордовими. Аборальний орган розташований на верхньому полюсі тіла і є комплексом, який складається із нервового вузла, статоциста (органу рівноваги), примітивного ока і вінчика чутливих війок.

У всіх хордових нервова система розвивається із ектодерми у вигляді нервової пластинки над зачатком хорди. На стадії гастрюляції зачаток нервової системи розташовується дорсально. У процесі нейруляції бокові краї нервової пластинки починають потовщуватися і підніматися над поверхнею пластинки у вигляді нервових валиків, таким чином середня частина нервової пластинки стає ввігнутою. Так формується нервовий жолобок, який проходить вздовж дорсального боку зародка. Подальше розростання нервових валиків вгору і до середньої лінії завершується їх змиканням і жолобок перетворюється у нервову трубку. Навколо нервової трубки йде проліферація клітин покривної ектодерми у напрямку до середньої лінії. У результаті цього ектодерма зникається над нервовою трубкою. Таким чином, нервова трубка заглиблюється всередину ембріона. Із нервової трубки розвивається центральна нервова система (головний та спинний мозок). На межі між медулярними валиками і покривною ектодермою відокремлюється група клітин, які після змикання нервової трубки розташовуються над нею у вигляді повздовжньої смужки, яка називається гангліонарною пластинкою. У процесі подальшого розвитку гангліонарна пластинка розпадається на окремі клітини, які мігрують у різних напрямках і утворюють ганглії спинно- і черепномозкових нервів; ганглії симпатичної автономної нервової системи; пігментні клітини і цілу низку скелетних і м'язових структур голови.

Розвиток і еволюцію центральної нервової системи найкраще можна розглянути на прикладі головного мозку.

У зародка дуже рано зачаток головного мозку розширюється і формується три мозкових міхура, із яких утворюються 5 основних відділів головного мозку. Перший мозковий міхур перешнуровується і утворює власне передній і проміжний мозок. Другий мозковий міхур перетворюється у середній мозок. Третій мозковий міхур у верхній частині перетворюється у мозочок, а у нижній – у довгастий мозок, який переходить у спинний мозок.

Еволюція хребетних тварин характеризується прогресивним розвитком головного мозку, але розвиток його йшов різними шляхами.

Головний мозок. Найбільш примітивний головний мозок серед хребетних тварин мають представники класу круглороті. Їх головний мозок складається із 5 відділів (передній, проміжний, середній, мозочок, довгастий), але всі вони лежать в одній горизонтальній площині і мають епітеліальний дах. Найбільших розмірів серед 5 відділів досягає довгастий мозок, він складає біля половини загальної маси

головного мозку, контролює положення тіла цих тварин у просторі і функціонування дихальної системи. Незначних розмірів у круглоротих досягає мозочок, він здійснює координацію інформації, яка надходить від вестибулярного апарату та сейсмоденситивних рецепторів і сигналів від внутрішніх органів. Розвиток середнього мозку знаходиться у прямій залежності від розвитку органу зору. Так як у міног орган зору розвинений слабо, а у міксин взагалі недорозвинений, то середній мозок (зорові долі) майже не розвинений. З проміжним мозком у круглоротих пов'язані світлочутливі органи – пінеальний і паріетальний. Функція цих органів пов'язана з фотоперіодизмом і річними циклами, а також з регуляцією процесу розмноження. Передній мозок представлений, головним чином, двома нюховими долями, півкулі головного мозку розвинені слабо і складаються із смугастих тіл.

У цілому риби характеризуються малорозвиненим головним мозком. Порівняно з вагою тіла головний мозок складає 1/1400 цієї ваги. У риб еволюція головного мозку відбувалася у двох напрямках, які були обумовлені екологією риб. Одним шляхом пішла еволюція нектонних риб (хрящові риби, хрящові ганоїди, кісткові ганоїди, кісткові риби). У цих риб головний мозок досяг значної диференціації. Порівняно з круглоротими у них різні відділи мозку налягають один на один і утворюють звивину у ділянці середнього мозку.

Передній мозок характеризується слабким розвитком, але добре розвинені нюхові долі. Передній мозок не розділений на півкулі, тому є загальний мозковий шлуночок. Нервова тканина локалізована в основному у смугастих тілах, а дах мозку зберігає епітеліальний характер. У проміжному мозку розвинена лише задня частина, яка представлена залозистим органом – епіфізом – і відповідає пінеальному органу круглоротих. Епіфіз зберігає функцію світлочутливого органу. На дні проміжного мозку у лійці знаходиться «судинний міхурець» – орган, який має тонкі складчасті стінки, густу сітку кровоносних судин і рецепторні клітини. Цей орган регулює кров'яний тиск у судинах мозку і тиск рідини в шлуночках мозку залежно від зміни зовнішнього тиску (при переміщенні риб на різних глибинах у товщі води).

Середній мозок, особливо зорові долі, добре розвинений у хижих риб. Мозочок, як координаційний центр мускулатури тіла, особливо розвитку досягає у хрящових риб, які є активними плавцями.

Другий напрямок в еволюції головного мозку риб пов'язаний з давніми хоановими рибами – кистепері і двоцичні, які жили у закритих прісних водоймах з великою кількістю водної рослинності, де риbam доводилось пересуватися не стільки плаваючи, скільки повзаючи серед рослин, опираючись плавцями на ґрунт. Якщо представники першої групи риб використовували для орієнтації, як орган нюху, так і зір, в умовах існування хоанових риб, зір був малоефективним і орган нюху став провідним в орієнтації. У зв'язку з цим у хоанових риб нюхові долі досягли особливо великих розмірів. Одночасно з цим великих розмірів досягають і півкулі переднього мозку, шлуночки яких уже розділені, а дах мозку уже має значну кількість нервових клітин, які утворюють зачаток архіпаліума. Проміжний мозок хоанових риб у своєму складі має паріетальний орган та епіфіз, що особливо важливо для риб, які мешкають у мілких водоймах. Відсутність судинного міхура,

який регулює тиск на різній глибині, також пояснюється умовами існування цих риб. Середній мозок та мозочок у хоанових риб розвинений слабо, що стоїть у прямій залежності з малоактивним способом пересування.

Той напрямок еволюції головного мозку, який був започаткований у хоанових риб, продовжується у наземних тварин. Першими тваринами, які частково вийшли на сушу, були земноводні, так як вони пішли в своєму розвитку від однієї із груп кистеперих риб (хоанові). Основні особливості їх головного мозку схожі з хоановими рибами.

Передній мозок земноводних характеризується: 1) відносно великими розмірами (від загальної маси мозку передній мозок складає половину; 2) півкулі відділені повздовжньою щілиною; 3) присутнє первинне склепіння переднього мозку – архіпаліум, а також уже є зачатки вторинного склепіння – неопаліуму, тобто як дно, так і дах переднього мозку складаються із нервової тканини. У наземних тварин, розпочинаючи з земноводних, проміжний мозок втрачає структури, які регулювали кров'яний тиск і тиск рідини головного мозку при зануренні риб на різну глибину. Це перш за все стосується судинного мішка. Середній мозок у земноводних розвинений слабо. Відносно мала рухомість і одноманітність рухів у земноводних привела до слабого розвитку мозочка.

З переходом тварин в інше середовище – наземне, більш різноманітне за дією екологічних чинників, відбувалося ускладнення форм пересування тварин, ускладнювалася поведінка тварин, що супроводжувалась прогресивним розвитком, перш за все, центрального органу нервової системи – головного мозку. У плазунів – перших справжніх наземних тварин – головний мозок відзначається прогресивним розвитком всіх відділів. Передній мозок у плазунів досягає значних розмірів завдяки розвитку смугастих тіл, кори мозку (архіпаліуму, неопаліуму), які розрослись по верхній і бокових стінках шлуночків, а також і в нюхові долі.

У сучасних плазунів функцію основного асоціативного центру, який визначає характер поведінки, відповідає передній мозок і кора середнього мозку, які пов'язані між собою через центри проміжного мозку. Якщо у представників усіх попередніх класів хребетних тварин основною і першочерговою функцією переднього мозку була обробка інформації, яка поступала через органи нюху, у плазунів ця функція зберігається, але вона стає вторинною. У передньому мозку плазунів виникають екранні структури, які свідчать про ускладнення нервової діяльності. Екранні структури – це пошарове розташування тіл нейронів, їх аксонів і дендритів, що свідчить про високий рівень упорядкування мозкових структур і забезпечення обробки інформації, яку отримує мозок від рецепторів.

У ящірок і гатерій в проміжному мозку розвинений парієтальний орган, який має примітивну будову і перетворюється в «тім'яне око», верхня стінка якого прозора, потовщена і є аналогом роговиці і кришталика; у внутрішній частині знаходиться світлочутлива сітківка, яка має пігментну оболонку. Парієтальний орган знаходиться у спеціальному тім'яному отворі, який прикривається прозорою шкірою. Експерименти підтвердили, що парієтальний орган у ящірок бере участь у дозріванні статевих залоз, терморегуляційній поведінці і активному пересуванні. Дно проміжного мозку бере участь в роботі ендокринної системи в якості нейросекреторної долі гіпофізу.

Зорова кора середнього мозку у плазунів більш розвинена порівняно з земноводними. Середній мозок зберігає функцію основного центру переробки зорової інформації, а також бере участь у формуванні актів складної поведінки. Мозочок добре розвинений, досягає великих розмірів, що пов'язано зі складністю і інтенсивністю пересування. Довгастий мозок утворює вигин характерний для всіх амніот. У ньому знаходяться центри руху і основних вегетативних функцій – дихання, кровообігу, травлення та інших.

Подальша еволюція головного мозку у вищих хребетних – птахів та ссавців – пішла в двох напрямках, які привели до формування вищих типів організації центральної нервової системи, характерної для птахів і ссавців. Основним морфологічним субстратом головного мозку цих тварин є структури великих півкуль головного мозку, але ці структури у птахів і ссавців цілковито різні.

Так, у птахів субстратом вищої нервової діяльності є *смугасті тіла*, які набули великих розмірів і утворили основну частину нервової тканини великих півкуль головного мозку (так званий гіперстріатум). Кора в півкулях переднього мозку птахів розвинена уже слабо. У ссавців, на відміну від птахів, основна маса нервової тканини в півкулях головного мозку утворена корою, головним чином, неопаліумом, який покриває всю зовнішню поверхню півкуль.

Передній мозок у птахів складається із двох основних типів структур: кори і стріатуму (смугастих тіл). Ці дві структури є уже у плазунів і птахи їх успадкували від них. На особливу увагу заслуговує верхня частина стріатуму – гіперстріатум. Дослідження нейролога Гарвардського університету Стенлі Кобб показали, що кора у птахів практично не бере участі у вищій нервовій діяльності. Він установив, що основна функція кори – нюхова, а оскільки високоорганізовані види практично не використовують її, кора втратила своє значення, зменшилася в розмірах. С. Кобб приходить до висновку, що у птахів структурою, яка відповідає за розсудливу діяльність є не кора, а гіперстріатум. Дослідження, які були проведені по вивченню реакції екстраполяції у птахів (Крушинський Л. В., Крапивний О. П., Харченко Л. П., Молодкіна Л. М., Зоріна З. О. та інші), як прояв елементарної розсудливої діяльності, підтвердили вище зазначені положення.

Середній мозок у птахів дуже добре розвинений, що пов'язано з прогресивним розвитком органу зору, за допомогою якого в більшості випадків птахи орієнтуються в навколишньому середовищі. Складний та прогресивний спосіб пересування у птахів – політ – вимагає і складної координації роботи м'язів літального апарату і високої досконалості орієнтації тіла в просторі. Це обумовило складну будову мозочка, який складається із сірої і білої речовини. Сіра речовина розрослась і проникла в товщу розташованої глибше білої речовини. У розрізі мозочок представлений чергуванням шарів сірої і білої речовин.

У ссавців у передньому мозку домінуючою стала кора – неопаліум. У подальшому збільшення поверхні неопаліуму у деяких груп ссавців відбувалося швидше, ніж загальне збільшення розмірів півкуль. У результаті такого процесу кора утворила складки, які проникли у внутрішню частину півкуль, що привело до утворення своєрідного рельєфу поверхні кори мозку. У примітивних ссавців (однопрохідні, сумчасті, комахоїдні, гризуни) поверхня півкуль залишилась гладенькою. Як один із прикладів еволюційного паралелізму, обумовлений дією

морфо-генетичних і морфо-фізіологічних еволюційних обмежень, можна привести розвиток складчастої кори у деяких філогенетичних гілках ссавців: копитних, хижих, китоподібних і приматів.

Проміжний мозок ссавців зверху прикритий великими півкулями. У цьому відділі мозку знаходиться центр терморегуляції, який координує діяльність різних систем, які забезпечують постійну температуру тіла гомойотермним тварин.

Зорові доли середнього мозку у ссавців розділені поперековою борозенкою на чотири горбики. Два передні з них є зоровими центрами, а задні – центрами акустичного аналізатора. Мозочок у ссавців диференційований на декілька частин. Крім середньої частини мозочка, який відповідає мозочку інших наземних хребетних, мозочок ссавців характеризується розвитком нових структур – півкуль мозочка, які зв'язані міцною комісурою поперекових волокон – варолієвим містком. Як і у птахів, кора мозочка розростається у ссавців у товщу білої речовини, що є ще одним прикладом еволюційного паралелізму у різних груп хребетних тварин.

У процесі еволюції нервової системи головні зміни відбувалися в цитоархітектоніці центральної нервової системи.

Анатомічні перетворення головного мозку привели до ускладнення і удосконалення нервової системи, мали велике значення в еволюції хребетних по шляху морфофізіологічного прогресу.

Найбільш важливими еволюційними надбаннями нервової системи у процесі філогенезу хребетних були: значний розвиток мозочка у хрящових та променеперих риб; прогресивний розвиток півкуль переднього мозку за рахунок смугастих тіл у птахів і нової кори у ссавців; диференціація мозочка у птахів та ссавців; формування центру терморегуляції в гіпоталамусі у амніот.

Орган зору. У хребетних тварин розрізняють непарні і парні органи зору. Непарні органи зору – очі, розвиваються як порожнистий виріст даху проміжного мозку, який поступово відшнуровується і перетворюється в розташовані один за одним міхурці, з'єднані з мозком за допомогою ніжки.

Так, у круглоротих розвивається два типи очних міхурців – передній рудиментарний – це тім'яний орган, задній розташований біля прозорих покривів і є пінеальним органом (епіфіз), який виконує також світлочутливу функцію. Тім'яний орган виконує також іноді функцію органу зору у вищих риб (*Amia*, дводишні) і у земноводних, а також у деяких плазунів (гаттерія, ящірки).

Парні органи зору хребетних сформувалися шляхом диференціації центральної нервової системи. Підтвердженням цього є наявність світлочутливих клітин у нервовій трубці ланцетника (очки Гессе). У процесі ембріонального розвитку очі хребетних закладаються на дуже ранніх стадіях розвитку, коли зачаток нервової системи має вигляд потовщеної пластинки. З боків передньої, розширеної частини цієї пластинки можна бачити зачаток очей у вигляді пігментних крапель, які потім заглиблюються і утворюють дві ямки. Коли нервова пластинка замикається в трубку, зачаток очей знаходиться у ділянці бокових стінок переднього мозку.

Існує декілька теорій на походження органу зору у хребетних тварин. Перша базується на ембріологічних даних. Ймовірно, що вся центральна нервова система хребетних спочатку мала поверхнево розміщену чутливу пластинку, яка одночасно

була і світлочутливою. Можна вважати, що в межах такої пластинки відбулася диференціація, яка сприяла утворенню очних плям, а потім і очних ямок. Коли нервова пластинка занурилась глибше і потім замкнулась в трубку, очні ямки опинилися у вигляді виступів на цій трубці. Друга теорія базується на порівняльно-анатомічних даних. Згідно з цією точкою зору орган зору хребетних утворився філогенетично пізніше, коли нервова пластинка замкнулась у трубку. У ланцетника центральна нервова система має вигляд пластинки, але вся вона ще світлочутлива. Своєрідна диференціація спостерігається і у ланцетника (передня пігментна пляма), але у прашурів хребетних відбулася інша диференціація. Із збільшенням розмірів тіла і зменшенням прозорості тканин, мозок потрапляє в менш сприятливі умови для сприйняття світлових подразників. Для компенсації цього деякі ділянки мозку з великою кількістю світлочутливих елементів почали вип'ячуватися у вигляді міхурців, які наближались до покривів з більшою прозорістю. Одночасно в інших місцях відбувалось потовщення ектодерми, що сприяло утворенню світлозаломлюючого тіла кришталика, поява якого обумовила якісну зміну в еволюції органу зору і зробила можливим розпізнавання предметів. По мірі наближення очних міхурів до покривів, кривизна кришталика збільшувалась. Тому передня стінка очних міхурів вдавлювалась всередину і, таким чином, розвивались очні бокалі, внутрішня стінка яких утворила сітківку.

Подальша еволюція парних органів зору сприяла удосконаленню світлозаломлюючих середовищ, розвитку оболонки, мускулатури, яка слугує для руху очного яблука. У представників хребетних відбувається поступове вдосконалення акомодатії, поява рухомих повік, слізозових залоз та інших допоміжних структур ока. Фоторецептори ока розташовуються у зовнішньому шарі сітківки, на відміну від складних очей безхребетних, в яких світло має прямий доступ до фоторецепторів мембрани.

Існує два типи рецепторів в сітківці – палички і колбочки. В обох типів зовнішні сегменти – це модифіковані війки. Колбочки плазунів і птахів мають у своїх внутрішніх сегментах масляні краплі різного кольору – фільтри, які обумовлюють кольоровий зір. У ряду хордових тварин еволюція органу зору йшла різними шляхами.

У безчерепних (ланцетник) органи зору відсутні, на нервовій трубці є очки Гессе, які виконують світлочутливу функцію. Круглороті (міноги) мають слабо розвинені непарні органи зору, а у міксин орган зору взагалі недорозвинений, що стоїть у прямій залежності із умовами життя.

Зір риб – це важливий засіб ближньої орієнтації і взаємозв'язку риб в зграях. Очі у риб в зв'язку з тим, що вони живуть у воді, мають плоску рогівку і кулеподібний кришталик. Акомодатія досягається переміщенням самого кришталика. Відсутні рухомі повіки, м'язи зіниці, війчасті м'язи. Відносні розміри очей різноманітні. У риб, які живуть в умовах недостатнього освітлення, очі досягають великих розмірів, у деяких набувають «телескопічну» форму, або, навпаки, дуже малі (печерні риби). Це компенсується розвитком інших органів чуття. Риби сприймають світлові хвилі довжиною в 400-750 нм. Більшість кісткових риб мають кольоровий зір, за допомогою якого вони розпізнають забарвлення особин свого виду.

У земноводних у зв'язку з напівназемним способом життя значні зміни відбуваються в будові органу зору. По-перше, з'являється війчасте тіло – кільцеподібний валик, який розташований за кришталиком, при його скороченні кришталик переміщається. Рогівка має вигнуту форму, а кришталик має форму подвійно випуклої лінзи. У радужній оболонці і війчастому тілі уже є гладенькі м'язи. По-друге, акомодация відбувається завдяки переміщенню кришталика.

У плазунів – справжніх наземних тварин – орган зору пристосований до функціонування в повітряному середовищі. У зв'язку з цим у процесі еволюції виробилась низька адаптація: 1) зовнішні повіки і миготлива перегородка; 2) слезові залози, секрет яких захищає від висихання очі; 3) акомодация очей досягається як за рахунок переміщення кришталика, так і завдяки зміні його кривизни за допомогою посмугованого війчастого м'яза.

Найбільш розвиненим органом чуття у птахів є зір. Серед птахів немає жодного виду з редукованим органом зору. Очі у птахів – це домінуючий аналізатор, тільки у ківі домінуючим аналізатором є орган нюху. Очі у птахів великі і у багатьох по об'єму більші за мозок. Відносно великі розміри очей у малих за розмірами птахів. У м'ясоїдних видів очі більші, ніж у рослиноїдних; у нічних і сутінкових – більші, ніж у денних. Очам птахів властива потрійна акомодация, яке здійснюється завдяки зміні форми кришталика, форми рогівки і відстані між рогівкою і кришталиком. Так еволюційне пристосування характерне тільки для птахів. Судинна оболонка особливо добре розвинена у дятлів, так як вона має велике значення як амортизатор, який попереджує пошкодження внутрішньої частини ока, коли дятел довбе деревину.

Для птахів характерний кольоровий зір. Крячок пізнає своїх пташенят за індивідуальним забарвленням. Для пташенят сріблястого мартина кормовим подразником слугує червоний колір на піддзьобку дорослого птаха. З того часу, як в сітківці ока птахів були відкриті масляні краплі, склалось переконання, що ці краплі виконують функцію світлових фільтрів, але знання з цього питання ще не достатні, щоб давати оцінку його функціонального і екологічного значення.

Що стосується кольорового зору у савців, то у більшості воно розвинене обмежено у зв'язку з тим, що перші савці, очевидно, були нічними тваринами. Кольоровий зір виник вторинно, головним чином, у гілці хребетних, яка вела до приматів, що перейшли до денного способу життя. Як зазначав Т. Голдсміт (*T. Holdsmith*) система кольорового зору пов'язана з сітківкою, так як вона у приматів позбавлена таких спеціальних пристосувань, як масляні краплі і елементи чутливі до ультрафіолетового випромінювання, які роблять сітківку птахів досконалою для денного і нічного зору.

Орган слуху. Орган слуху у хребетних має цікаву і досить складну філогенетичну історію, яка тісно пов'язана з розвитком вестибулярного апарату. Обидва ці органи розглядаються як видозмінені органи бокової лінії, які присутні у всіх водних хребетних (від личинок круглоротих до земноводних). Можна вважати цілком ймовірно, що внутрішнє вухо є, певним чином, спеціалізований комплекс органів бокової лінії. З появою кристалів вапняку в порожнині цього органу з'явилась їх нова функція – органів рівноваги. Утворення більших за розмірами статолітів слугувало поштовхом до появи ще однієї функції власне органу слуху.

Однак, орган слуху набув великого значення тільки у наземних хребетних тварин, у яких завдяки повітряному середовищу стало можливим передавати звукові коливання в одному певному напрямку.

Орган слуху у хребетних, так як і органи бокової лінії, розвивається із потовщення ектодерми в задній частині голови. Цей зачаток вуха (потовщення) заглиблюється, утворюючи ямку, яка далі набуває форму міхура.

Спочатку міхур з'єднується з навколишнім середовищем за допомогою каналу, а потім відшнуровується від ектодерми. При подальшому розвитку він ділиться на два відділи: верхній і нижній. У верхньому відділі утворюється три кишенькоподібних складки, які дають початок півколовим каналам; остання частина верхнього відділу утворює овальне вікно. У нижньому відділі утворюється порожнистий виступ, який у ссавців перетворюється в спіральну закручений канал завитка. Остання частина нижнього відділу отримала назву круглого вікна.

Таким чином, із слухового міхура утворюється досить складна структура, яка заповнена рідиною – ендолімфою і, яка є основною частиною органа слуху і органа рівноваги у хребетних – перетинчастий лабіринт або внутрішнє вухо.

У процесі еволюції іде поступова диференціація *органа рівноваги і органа слуху*. У водних тварин більше значення має орган рівноваги, в той час як для наземних тварин характерний прогресивний розвиток саме слухового апарату, а орган рівноваги в своєму розвитку майже не змінюється. Однак прогресивна еволюція органа слуху не обмежується тільки ускладненням будови перетинчастого лабіринту.

Для наземних тварин у зв'язку з освоєнням суші, характерний розвиток додаткового слухового апарату, який слугує для сприйняття коливань повітряного середовища і для передачі їх до внутрішнього вуха через порожнину середнього вуха, де і знаходиться додатковий слуховий апарат для підсилення звукових коливань.

У наземних тварин порожнина середнього вуха з'являється вперше, утворюється вона із порожнини бризкальця і заповнена повітрям. Порожнина середнього вуха розташована між слуховою капсулою, з одного боку, і покривами – з другого боку. У риб порожнина бризкальця також тісно прилягає до слухової капсули. Ця порожнина бризкальця з'єднується з задньою частиною ротової порожнини звуженим проходом, який отримав назву – євстахієвої труби, що, мабуть, є наслідком спільного походження цих структур. Зовнішня стінка порожнини стає тонкою в певному місці і утворює барабанну перетинку. Один із елементів під'язикової дуги (гіомандибуляре), який виконував функцію підвіски нижньої щелепи до мозкового черепу у риб, уже у земноводних перетворюється в слухову кісточку – стремінце, яке одним кінцем упирається в барабанну перетинку, а другим – в овальне вікно. Крім цього, у земноводних є ще додатковий апарат, який спеціально слугує для передачі коливань ґрунту через передні кінцівки (плечовий пояс).

У плазунів і птахів у стінках слухової капсули з'являється так зване кругле вікно, яке відділяє перелімфатичний простір від барабанної порожнини. Це має велике значення в процесі еволюції органа слуху, так як стає більш досконалою передача коливань барабанної перегородки через стремінце і овальне вікно на

перелімфатичний простір і далі у внутрішнє вухо. До появи круглого вікна значною перешкодою передачі звукових коливань була нестискуваність рідини. Барабанна перегородка у деяких плазунів (ящірки, крокодили) і птахів занурюється нижче загального рівня шкіри і в наслідок цього утворюється зачатковий зовнішній слуховий прохід. З боків цього проходу утворюється шкіряна складка, яка є зачатком вушної раковини.

Прогресивного розвитку орган слуху зазнає у ссавців. Серед усіх структур слухового апарату найбільшою складністю відзначається будова перетинчастого апарату. Три слухові кісточки (молоточок, ковадличко і стремінце) з'єднуються між собою, а також приєднуються до стінки барабанної порожнини і овального вікна. Передача коливань барабанної перегородки здійснюється по ланцюгу, який складається із трьох вище зазначених кісток.

Амплітуду коливань всього слухового апарату регулюють спеціальні м'язи. Один м'яз – прикріплюється до молоточка і натягує барабанну перетинку, другий – прикріплюється до стремінця, нагинає його і в результаті натягує перетинку овального вікна. Скорочення цих м'язів рефлекторно зменшує амплітуду коливань слухового апарату, коли звук надмірний. Друга особливість органу слуху ссавців набута в процесі еволюції – це значний розвиток зовнішнього слухового проходу, утворення і розвиток зовнішньої вушної раковини, яка збирає хвилі і направляє їх в слуховий прохід. Вушна раковина має хрящовий скелет і рухається за допомогою м'язів, які розташовані на обличчі.

Розділ 3

ЕКОЛОГІЧНІ АСПЕКТИ ЗООЛОГІЇ ХРЕБЕТНИХ

3.1. Становлення гомойотермності у хребетних тварин

В еволюції тваринного світу прийнято після плазунів: розглядати птахів, а потім ссавців. Такий порядок визначається загальним значенням ссавців в біосфері і тим, що до цього класу відноситься людина, з розвитком якої пов'язане становлення людського суспільства і поява нової форми руху матерії – соціальної. При цьому складається враження, що птахи в історичному розвитку як би передували ссавцям, але в дійсності обидва класи виникли незалежно один від одного, від давніх плазунів (діапсиди – птахи, синапсиди – ссавці). І першими в процесі еволюції виникли ссавці (тріас), а потім – птахи (юра).

Цей процес відбувався таким чином: плазуни відокремились від земноводних (іхтіостегід) в кам'яновугільний період (карбон). Першими плазунами були котилозаври, які в кінці карбону і в пермі дали початок різноманітним групам плазунів. Одна із цих груп (синапсиди) була попередником ссавців, стала багаточисельно в пермі, а в тріасі від неї відокремились перші звірі. У пермський період також від котилозаврів відокремлюються діапсиди, які пройшли в своєму розвитку через архозаврів (тріас), псевдозухій (кінець тріасу) і в юрі дали початок представникам класу птахи.

Конкуренція і пряме переслідування із боку багаточисельних і екологічно дуже різноманітних плазунів змушувало примітивних ссавців та птахів заселяти найменш сприятливі, незаселені або малозаселені плазунами ділянки суші. Ці обставини вимагали формування нових адаптацій: при добуванні корму; рятуванні від ворогів; для переживання несприятливих умов довкілля.

Очевидно, в цих умовах найкращим пристосуванням, крім перебудов в органах опорно-рухової системи, травлення, дихання та інших було формування більш пластичної поведінки, на основі ускладнення центральної нервової системи та органів чуття. Активізація поведінки, крім перетворень в центральній нервовій системі, в свою чергу, вимагала посилення всіх фізіологічних функцій, що забезпечувалось морфологічними перебудовами. Тому в обох класах (ссавці, птахи) виникли аналогічні пристосування, які розвивались незалежно і сприяли процесу інтенсифікації метаболізму птахів і ссавців, що підняло їх на більш високий рівень морфофункціональної організації. Саме вище зазначене створило майже рівні можливості для розвитку обох класів, тому сучасну еру (кайнозойську) історії розвитку Землі називають нерідко ерою ссавців та птахів. Таке положення ссавців і птахів забезпечує їм складний комплекс пристосувань і головним із них є гомойотермність.

Гомойотермність передбачає: 1) наявність механізмів, які підтримують сталу температуру тіла при зміні температури довкілля; 2) удосконалення нервової системи і органів чуття, ускладнення поведінки; 3) розширення зв'язків між особинами і формування на цій основі складних форм внутрішньовидової організації, підвищення конкурентноздатності виду в боротьбі за існування.

Гомойотермність птахів і ссавців має схожу морфофізіологічну основу – це підвищення рівня обміну речовин шляхом інтенсифікації травлення, дихання, кровообігу, виділення, наявність термоізоляційних покривів. Все вище зазначене досягалось шляхом регуляції теплопродукції в організмі та тепловіддачею у навколишнє середовище. Вивільнення теплової енергії відбувається при всіх окислювальних процесах, теплопродукція збільшується при перетравленні корму і роботі м'язів. Ці механізми теплопродукції функціонують у всіх хребетних тварин.

У швидко плаваючих риб, наприклад у тунців, температура тіла може підвищуватись до 35°–37°C і залишатися на цьому рівні під час руху. У плазунів, які ведуть активний спосіб життя також установлюється висока і відносно постійна температура, але ефективні механізми сталої терморегуляції у них відсутні. Таке явище носить назву екзотермії, а тварини відносяться до екзотермних (пойкілотермних).

Птахи і ссавці відносяться до ендотермних тварин (гомойотермних). Постійна температура тіла у них забезпечується переважно за рахунок внутрішніх фізіолого-біохімічних процесів. У представників обох класів добре розвинена хімічна терморегуляція. У цих тварин у проміжному мозку знаходиться тепловий центр, під дією якого рефлекторно змінюється інтенсивність окислювально–відновлювальних процесів, а тим самим і кількість продукованого тепла. Більша частина енергії окислення накопичується в АТФ, при розщепленні якої виділяється енергія. Але при сильному охолодженні такий фосфорилуючий тип окислення не забезпечує виділення достатньої кількості енергії. У цьому випадку включається тканевий тип дихання (без участі АТФ), при якому більша частина енергії, яка вивільнилась, виділяється у вигляді тепла. При виснаженні енергетичних запасів (жири, вуглеводи) і неможливості їх поновлення, теплопродукція знижується і теплокровний організм гине, при цьому смерть настає не від переохолодження, а від виснаження.

У гомойотермних тварин у процесі терморегуляції включаються морфологічні пристосування. Велике значення для підтримання температурного балансу у тварин має відношення поверхні тіла до його об'єму, так як кількість тепла, яке продукується, залежить від маси тварини, а теплообмін регулюється через його покриви (поверхню).

Зв'язок розмірів та пропорцій тіла тварин з кліматичними умовами їх існування встановлений ще у ХІХ столітті. Згідно з правилом К. Бергмана, якщо два близьких види теплокровних тварин відрізняються розмірами, то більші за розмірами мешкають в умовах холодного клімату, а менші – в умовах теплого або тропічного клімату. К. Бергман підкреслював, що ця закономірність проявляється тільки тоді, коли види не відрізняються між собою пристосуваннями до терморегуляції (ссавці, птахи). Цю закономірність можна пояснити тим, що у тварин більших за розмірами відношення площі поверхні тіла до його об'єму менше, ніж у малих за розмірами тварин, тому витрати енергії для підтримання постійної температури тіла менші, що має особливо важливе значення в умовах низьких температур.

У процесі еволюції у тварин сформувалися адаптації до тих чи інших умов існування. Виходячи із правила поверхні, яке було сформульоване Ш. Ріше (1899) та

М. Рубнером (1902) відношення тепла, яке продукується, до одиниці поверхні тіла у більшості гомойотермних тварин позначається приблизно однаковими величинами (1000 ккал/ 24 години). Емпірично доведено, що середня величина теплопродукції, яку можна оцінити по кількості кисню, пов'язана з величиною тепловіддачі, остання – тим більша, чим менша тварина. У зв'язку з тим, що маса (об'єм) зростає пропорційно кубу, а поверхня – лише квадрату поперечника (діаметра), у невеликих за розмірами тварин – одиниці маси відповідає відносно більша поверхня, ніж у великих тварин. У зв'язку з цим відносна віддача тепла в навколишнє середовище малими за розмірами тваринами вища, що компенсується збільшенням теплопродукції. Ця закономірність дуже добре прослідковується на прикладі розповсюдження тварин по земній кулі (сучасний стан).

Ще одна закономірність щодо багатьох птахів та ссавців була помічена в 1877 році Д. Алленом. Сутність її полягає в тому, що відносні розміри кінцівок та виступаючих частин тіла (хвосту, вуха та інші) збільшуються в напрямку півдня. Це явище пов'язане з різним терморегуляційним значенням окремих ділянок тіла, які виступають. Виходячи із правила поверхні, частини тіла, які виступають, мають більшу відносну поверхню, а це дає переваги в умовах жаркого клімату. У багатьох ссавців особливе значення для підтримання теплового балансу мають вуха, які пронизані густою сіткою кровоносних судин. Прикладами цього можуть бути великі вуха африканського слона, лисиці фенека, які перетворилися в спеціалізовані органи терморегуляції.

При адаптації до холоду у тварин також проявляється закон економії поверхні. Усі тварини, які живуть в умовах холодного клімату, мають компактну форму тіла з мінімальним відношенням площі до об'єму, так як це найбільш ефективно для збереження тепла в організмі, що є необхідною умовою для тварин, які живуть у холодному кліматі. Використовуючи правила К. Бергмана і Д. Аллена, можна пояснити сучасне розповсюдження тварин на земній кулі, а також проілюструвати адаптації, які у них сформувалися у процесі еволюції до збереження постійної температури тіла.

Певне значення в регуляції теплових втрат організму має фізіологічна терморегуляція. Зниження температури тіла тварин нижче оптимальної сприяє втраті тепла, в цей час включається фізіологічна терморегуляція, яка дозволяє суттєво не збільшувати рівень метаболізму. Подальше охолодження організму переводить його у зону переохолодження, в якій механізм хімічної і фізіологічної терморегуляції не можуть забезпечити постійну температуру тілу. На початку зони переохолодження метаболізм підвищується, але в подальшому відбувається зниження температури тіла і організм гине. Особливе значення при цьому мають покриви (волосяний, пір'я). Так, змінюючи положення волосся і пір'я тварини збільшують або зменшують товщину повітряного шару між тілом і навколишнім середовищем, а це відповідно приводить до втрати або економії тепла (тепломоторні реакції пір'яного покриву у птахів).

Прикладами фізіологічної терморегуляції можуть бути:

– підвищення теплоізоляційних властивостей покривів взимку забезпечує осіннє линяння, під час якого тварини покриваються більш довгим і густим волосяним (пір'яним) покривом;

- зміна діаметру периферичних кровоносних судин, швидкість кровотоку також змінює тепловіддачу;
- втрати тепла знижуються при відкладанні жиру в сполучну тканину, утворюючи жировий шар (водні тварини);
- захищає від перегрівання організм і сприяє виділенню надлишка тепла в навколишнє середовище підвищення інтенсивності дихання і збільшення випаровування з поверхні дихальних шляхів.

Дуже велике значення в регуляції теплообміну має поведінка тварин – еколого-етологічна терморегуляція, яка проявляється у різноманітних змінах поз тіла, пошуку сховищ, споруді складних нір, гнізд, ночівлі під снігом, у здійсненні кочівель і міграцій та інше. Всі ці зміни у поведінці тварин сприяють підтриманню постійної температури тіла і дозволяють протягом року перебувати у сприятливих умовах існування. Так, у норних тварин коливання температури в норах протягом усього року незначна. У середніх широтах на відстані 150 см від поверхні ґрунту не відчуваються навіть сезонні температурні зміни. У гніздах птахи підтримують комфортні температурні умови для своїх пташенят шляхом зміни своєї поведінки. Наприклад, у гнізді синиці – ремеза, яке має тільки один вузький боковий хід – тепло і сухо при різній погоді.

Особливо цікава групова поведінка тварин (колективна терморегуляція) з метою збереження постійної температури тіла. Так, пінгвіни при дуже низькій температурі і бурях збираються в купу, так звану «черепашу». Особини, які знаходяться на периферії, через деякий час, переміщуються всередину і «черепаша» крутиться і пересувається по суші. Всередині «черепашки», температура підтримується понад $+37^{\circ}\text{C}$, навіть у сильні морози. Прикладом етологічної терморегуляції можуть бути деякі пустельні ящірки, які пересуваючись в жару, приймають вертикальне положення і бігають на задніх кінцівках. Завдяки цьому їх тіло піднімається над поверхнею розігрітого субстрату.

Мешканці пустель верблюди при високій температурі також збиваються в купи, притискаючись один до одного боками. При цьому створюється ефект протилежний попередньому. Температура в центрі купи тварин буде дорівнювати температурі їх тіла $+39^{\circ}\text{C}$, тоді як шерсть на спині з боків у особин, які знаходяться на периферії, нагрівається до $+70^{\circ}\text{C}$. Але адаптації у верблюдів не обмежуються тільки етологічними пристосуваннями до жаркого та сухого клімату. Ці тварини, як показали дослідження Шмідт-Ніельсона (1964), не здатні запасати воду і використовувати її в кількостях, які б поповнювали втрати. Стійкість верблюдів, до дії високих температур пов'язана з іншим, ніж у останніх ссавців, типом терморегуляції. У тому випадку, коли верблюди часто вживають воду, проявляються незначні коливання температури тіла. Але при довгих маршах через пустелю без води, температура тіла верблюдів протягом дня підвищується до 41°C . При цьому організм тварин акумулює велику кількість тепла. Вночі температура тіла падає до 34°C через втрати тепла. Такий тип підтримання теплового балансу дозволяє тваринам економити біля 4 л води на добу. Додатковим захисним чинником для верблюдів є шерсть, яка захищає їх від випромінювання і надходження тепла із навколишнього середовища. Теплоізоляційні якості шерсті дозволяють тварині економити біля 5 л води на добу. Третя особливість – стійкість до обезводнювання.

У ссавців смерть, як правило, наступає, коли обезводнювання досягає 12–15 % маси тіла. Верблюди здатні витримувати втрати води, які складають до 30 % маси тіла.

Характерні для птахів та ссавців сезонні міграції дозволяють тваринам протягом усього року перебувати в районах, які сприятливі за погодними умовами і запасами корму.

Міграції тварин – це закономірні переміщення тварин, що викликані змінами умов існування, в більшості випадків пов'язані з дією несприятливих умов навколишнього середовища. Всі міграції можна розділити на дві великі групи: 1) періодичні міграції; 2) неперіодичні або спонтанні.

Періодичні міграції в свою чергу можуть бути різноманітними: вертикальні міграції ссавців, птахів; прохідних риб – з морів у річки (анадромні міграції) і з річок у моря, навпаки, (катадромні міграції); морських черепах в океанах; копитних, хижих, гризунів – на суші; багатьох птахів, кажанів – у повітрі. Причиною неперіодичних міграцій може бути неочікуване погіршення умов середовища (пожари, посуха, повінь), а також перенаселення. Такі нерегулярні масові виселення здійснюють лемінги, білки, кедрівки. У більшості випадків вони закінчуються масовою смертю тварин.

Особливий інтерес мають міграції птахів, одна із форм яких є перельоти. Перельоти у птахів – це щорічні далекі переміщення птахів з території гніздування на територію зимування з поверненням птахів на місця гніздування. Перельоти у птахів – це пристосування до перенесення несприятливих умов навколишнього середовища або до одного із них. Наприклад, доступність корму, відкритої води. В основі перельотів птахів лежить спадкова програма. Доказом цього є птахи, яких тримають вдома і які у відповідні сезони проявляють перелітне збудження. Весною сигналом до перельоту, крім «внутрішнього календаря», слугує збільшення світлового дня до критичного рівня (в експерименті, змінюючи довжину світлового дня, можна штучно викликати перелітний стан у птахів); восени частіше діє один «внутрішній календар».

Сигнал до перельоту спочатку потрапляє в гіпоталамус, який стимулює секрецію гормонів гіпофіза (перш за все, пролактину і адренкортикотропних гормонів). Гормони, у свою чергу, змінюють добові ритми печінки, викликають гіперфагію, відкладання жиру, перелітний стан, який супроводжується утворенням зграй. У молодих птахів до відльоту формується на основі імпринтингу здатність весною знаходити гніздову територію, а на зимівлі – територію першої зимівлі. Термін і дальність перельоту птахів залежать від типу живлення, екологічних потреб виду, успішності конкуренції на зимівлі, історії розселення виду. Зерноїдні птахи відлітають пізніше і прилітають раніше і зимують ближче до місць гніздування. Комахоїдні відлітають раніше, а прилітають на місця гніздувань пізніше і зимують на значній відстані від місць гніздування.

Самий далекий переліт здійснює полярний крячок (біля 30 тис. км), який гніздиться в Арктиці і Субарктиці, а зимує в Антарктиді. Середня швидкість перельоту одних птахів (синиці) 30–50 км на добу, інших (славки, мухоловки, трясогузки) до 200–300 км на добу.

Температура середовища, як екологічний фактор, по різному впливає на

рівень метаболізму. У свою чергу, умови, в яких живуть організми, також впливають на рівень метаболізму. Наприклад, у тварин, які живуть в умовах помірного і холодного клімату, максимальний рівень метаболізму настає при температурі $+20^{\circ}\text{C}$.

Дія високих або низьких температур на гомойотермних тварин завжди пов'язана з підвищенням метаболізму. Цю закономірність можна наочно проілюструвати на кількості корму, який споживають тварини. У гомойотермних тварин при підвищенні або зниженні температури навколишнього середовища збільшується кількість корму, що споживають тварини.

У тварин у процесі еволюції сформувалися пристосування до несприятливих температурних умов навколишнього середовища. Однією із таких адаптацій є зимова і літня сплячки у гомойотермних хребетних тварин і заціпеніння у пойкилотермних.

Необхідно пам'ятати, що тварини під час зимової сплячки не проявляють стійкості до замерзання, тому вони повинні знаходити місця для сплячки, де температура не знижується нижче 0°C .

Сплячка – це стан пониженої життєдіяльності, який настає у гомойотермних тварин у періоди, коли корм стає малодоступним і збереження високої активності та інтенсивного обміну речовин – неможливі. Перед тим, як тварини входять у стан сплячки, вони накопичують в організмі резервні запаси, в основному жири (30–40 % маси тіла), перебуваючи у схованках, де сприятливий мікроклімат (гнізда, дупла, нори, ущелини скель). Сплячка супроводжується значним пониженням обміну речовин, гальмуванням нервових реакцій, уповільнюється дихання і інші фізіологічні процеси. Якщо умови сплячки стають несприятливими (підвищується або знижується температура у схованках), у тварин різко підвищується теплопродукція, тварина «просипається». Деякі ссавці (наприклад, ведмеді, єноти, борсуки) впадають на зиму в зимовий сон, для якого характерне менше зниження температури та інтенсивності обміну речовин, ніж при сплячці. Розрізняють добову сплячку, характерну для кажанів, колібрі та інших; сезонну літню сплячку або естивацію (у пустельних тварин) і зимову сплячку або гібернацію (наприклад, у комахоїдних, багатьох гризунів) і неперіодичну сплячку, коли раптово наступають несприятливі умови. Таке явище спостерігається у білок, єнотоподібних собак, стрижів, ластівок.

Стан пойкилотермних тварин, аналогічний сплячці, називають заціпенінням, яке характеризується різким зниженням життєдіяльності, як пристосування до несприятливих умов навколишнього середовища, особливо до нестачі тепла, вологи та корму. При заціпенінні тварини стають нерухомими, перестають споживати корм, газообмін і інші фізіологічні процеси різко уповільнюються. Зимове заціпеніння характерне для тварин північних та помірних широт, у тому числі риbam, земноводним і плазунам. Більшість тварин, які впадають у заціпеніння, переносять переохолодження, коли температура знижується до 0°C . Цей процес відбувається без заморожування води в тканинах. Літнє заціпеніння зустрічається значно рідше (у дводишних риб, земноводних, плазунів) і пов'язане із засухою.

3.2. Пристосування хребетних тварин до життя у водному середовищі

Згідно сучасній парадигмі – життя виникло у водному середовищі (гідросфері). У процесі еволюції відбулися суттєві зміни, як на поверхні Землі (літосфері), так і в оточуючому її середовищі (атмосфері). Зокрема, в атмосфері з'явився кисень, його концентрація повільно зростала. У результаті створилися умови для виходу водних тварин на сушу та їх життя в наземно-повітряному середовищі. У цьому середовищі тварини швидко еволюціонували і адаптувалися до різних умов існування. Більшість видів продовжили освоювати водне середовище, де досягли великого різноманіття.

Основна маса води, що складає гідросферу, знаходиться в океанах. Це середовище, найважливіше для життя, можна поділити на зони. Узбережні зони океану, що розміщені на континентальному шельфі, складають бентальну зону, а ті, що виходять за межі континентального шельфу – океанічну.

В океанах спостерігаються регулярні вертикальні переміщення води, які називають припливами і відпливами, а також горизонтальні, що утворюють течії, завдяки останнім відбувається переміщення океанічних вод, а також часткове вирівнювання температури на поверхні планети.

Воді, як середовищу, де мешкають організми, характерні особливі фізико-хімічні властивості. Серед цих властивостей перш за все необхідно відзначити густину води – це фактор, який визначає умови пересування організмів, а також тиск на різних глибинах. Для дистильованої води густина дорівнює 1 г/куб. см при 4°C. Густина природних вод, що містять у собі солі, може бути більшою — до 1,35 г/куб. см. Тиск зростає з глибиною приблизно в середньому на 100 000 Па (1 атм.) на кожні 10 м.

У зв'язку з різним градієнтом тиску у водоймах гідробіонти в цілому значно більш еврибатні порівняно з організмами на суходолі. Деякі види тварин, що мешкають на різних глибинах, переносять тиск до сотень атмосфер. Проте більшість мешканців морів та океанів відносно стенобатні та живуть на певних глибинах. Стенобатність найчастіше властива мілководним та глибоководним видам.

Густина води дуже впливає на здатність активного плавання водних тварин. Тварини, що здатні швидко плавати, відносяться до екологічної групи нектону (риби, дельфіни). Як пристосування до швидкого руху, у цих тварин дуже добре розвинена мускулатура і в процесі еволюції їх тіло набуло обтічної форми. А у риб, які швидко плавають, покриття виділяють велику кількість слизу, який зменшує тертя при пересуванні.

Велике значення у водному середовищі для тварин має кисневий режим. Кисень надходить у воду, в основному, за рахунок фотосинтезу водоростей та дифузно з повітря. Тому верхні шари водної товщі значно багатші на кисень, ніж нижчі. З підвищенням температури та солоності води концентрація у ній кисню знижується.

Серед водних є багато видів тварин, які здатні переносити широкі коливання вмісту кисню в воді, майже до повного його зникнення (евріоксифіонти). До цієї екологічної групи відносять таких риб, як сазан, линь, карась. Стеноксифіонти (форель, кумжа, гол'ян) можуть існувати тільки при високому насиченні води киснем. При недостатньому вмісті кисню у воді впадають у неактивний стан – аноксифіоз.

Сольовий режим. Підтримання водного балансу гідробіонтів має свою специфіку. Гідробіонти повинні підтримувати певну кількість води у своєму організмі. Надлишок води у клітинах сприяє зміні осмотичного тиску та порушенню найважливіших функцій організму. Більшість пойкилоосмотичних гідробіонтів переважно безхребетні – осмотичний тиск в їх організмі залежить від концентрації солі у воді. Основний засіб утримати свій сольовий баланс – уникати місць існування з невідповідною концентрацією солей.

Хребетні тварини відносяться до гомойоосмотичних. Вони зберігають постійний осмотичний тиск у своєму організмі незалежно від концентрації солі у воді. У прісноводних надлишок води виділяється завдяки видільній системі, а солі поглинаються через зяброві пелюстки. Морські риби, навпаки, вимушені поповнювати запаси води і тому п'ють морську воду. Надлишок солей, які поступають разом з водою, виводять із організму через зяброві пелюстки або спеціальні залози.

Якщо вода, в якій знаходяться тварини, гіпертонічна по відношенню до концентрації солей в організмі, тваринам загрожує зневоднення, але цього не відбувається. У процесі еволюції сформувався надійний захист проти цього. По-перше, у цих тварин підвищилась концентрація солей в організмі. Крім того, риби, водні ссавці мають покрови, які не пропускають воду.

Евригалінних видів, які здатні активно існувати, як у прісній, так і у морській воді, серед хребетних невелика кількість. Це, в основному, прохідні риби – лососеві, вугрі.

Температурний режим водоймищ більш стійкий, ніж на суші. Це пов'язане з фізичними властивостями води, насамперед, з високою питомою теплоємністю, завдяки чому у воді не відбувається різких коливань температури. Випаровування води з поверхні водоймищ, на яке використовується понад 2263,8 Дж/ч, гальмує перегрівання нижніх шарів, а утворення льоду, при якому виділяється тепло плавлення (333,48 Дж/ч), сповільнює охолодження.

Амплітуда річних коливань у верхніх шарах океану не більша, ніж 10-15°C, у континентальних водах – 30-35°C. Глибокі шари води мають сталу температуру, у екваторіальних водах середньорічна температура поверхневого шару складає +26-27°C, а у полярних – понад 0°C і нижче.

У зв'язку з тим, що температурний режим води більш-менш стійкий, серед гідробіонтів більш розповсюджена стенотермність.

Світла у воді значно менше, ніж на суші. Частина променів, що падають на поверхню водойм, відбивається у повітряне середовище. Промені з різною довжиною хвилі поглинаються неоднаково: червоні відбиваються від поверхні, тоді як синьо-зелені, синьо-фіолетові проникають значно глибше і поглинаються.

З глибиною закономірно змінюється забарвлення тварин. У поверхневих світлих шарах води, як правило, мешкають яскраво і різноманітно забарвлені тварини, тоді як у глибоководних видів відсутній яскравий колір. У сутінковій зоні океану мешкають тварини, забарвлені в кольори з червоним відтінком, що допомагає їм ховатися від ворогів, тому що червоний колір у синьо-фіолетових променях сприймається як чорний.

Зміна вище зазначених умов існування у водному середовищі сприяла зміні поведінки тварин. Так, із зміною світла, температури, солоності, газового режиму і

інших чинників тварини здійснюють вертикальні міграції. При горизонтальних міграціях водні тварини можуть долати сотні і тисячі кілометрів. До таких міграцій відносяться нерестові, зимувальні і нагульні міграції багатьох риб і водних ссавців.

3.3. Пристосування хребетних тварин до життя у наземно-повітряному середовищі

Наземно-повітряне середовище є найскладнішим за екологічними умовами. Життя на суходолі потребує таких пристосувань, які стали можливими тільки при достатньо високому рівні організації тваринного світу.

Мешканці наземно-повітряного середовища повинні мати міцну опорно-м'язову систему, яка підтримує тіло. Крім того, усі мешканці наземного середовища тісно пов'язані з поверхнею землі, яка слугує їм для пересування, розмноження, живлення та інше. Постійне життя в повітрі неможливе. Для більшості тварин життя у повітрі пов'язане тільки з розселенням або пошуком корму. Незначна густина повітря обумовила низький опір пересування. Багато наземних тварин використали цю особливість повітряного середовища у процесі еволюції, а саме: у них сформувалася здатність до польоту. До активного польоту пристосувались в процесі еволюції 75 % видів усіх наземних тварин, переважно комахи та птахи.

Мала густина повітря зумовлює порівняно низький тиск на суші, із збільшенням висоти над рівнем моря тиск зменшується. На висоті 5800 метрів він досягає вже половини від нормального тиску. Низький тиск обмежує розповсюдження тварин у горах. Для більшості хребетних верхня межа життя складає понад 6000 метрів. Зниження тиску сприяє зменшенню кисню, який необхідний для тварин, а також сприяє значним втратам води за рахунок збільшення частоти дихання. Наземні тварини більш стенобатні, ніж водні, оскільки коливання тиску в навколишньому середовищі складають долі атмосфери.

Для наземних тварин велике значення мають не тільки фізичні властивості повітря, але і хімічні. Газовий склад повітря в наземному шарі атмосфери досить сталий за складом головних компонентів (азот – 78,3 %, кисень – 21,0 %, аргон – 0,9 %, вуглекислий газ – 0,03 % по об'єму). Проте різні газоподібні, крапельно-рідинні та тверді частинки, що надходять в атмосферу, можуть мати певне екологічне значення.

Високий вміст кисню сприяє підвищенню обміну речовин у наземних тварин. Саме у наземному середовищі виникли гомойотермні тварини (птахи, ссавці). Вміст вуглекислого газу може змінюватися в окремих ділянках приземного шару повітря у досить значних межах, наприклад у центрі великих міст, у зонах вулканічної діяльності, біля термальних джерел. У високих концентраціях вуглекислий газ отруйний. Азот повітря для більшості мешканців наземного середовища є інертним газом.

Рельєф місцевості та характер ґрунту також слід розглядати як екологічні фактори. Наприклад, копитні, страуси, дрофи, що мешкають на відкритих ділянках води, потребують твердого ґрунту, від якого легше відштовхуватися. У ящірки, яка живе на сипучих пісках, пальці облямовані бахромою із рогових лусочок, що збільшують поверхню опори.

Для наземних тварин, які риють нори, велике значення має щільність ґрунту. Характер ґрунту у деяких випадках впливає на розселення наземних тварин, які риють нори або зариваються в ґрунт, щоб перенести спеку, рятуватися від хижаків або відкладати в ґрунт яйця.

Опади. Крім водозабезпечення і створення запасів вологи, опади можуть відігравати і інше екологічне значення. Сильні зливи, град сприяють механічному пошкодженню тварин. Особливо різноманітне екологічне значення снігового покриву. Добові коливання температури довкілля проникають у товщу снігу лише до 25 см, глибше температура майже не змінюється. При пониженні температури до -20°C – -30°C під сніговим покривом в 30–40 см температура лише трохи нижче 0°C . Глибокий сніговий покрив захищає багатьох тварин, які ведуть взимку активний спосіб життя. Деякі види, що живляться підсніговою рослинністю, розмножуються взимку. Наприклад, жовтогорлі миші, деякі полівки, водяні пацюки. Тетерукові птахи – рябчики, тетеруки, тундряні куріпки – зариваються у сніг на ніч.

Великим за розмірами хребетним тваринам сніговий покрив заважає добувати корм. Багато копитних (північний олень, кабани, вівцебики та інші) живляться взимку виключно рослинністю, яка знаходиться під снігом, тому глибокий сніговий покрив, особливо тверда кірка на його поверхні, що з'являється під час ожеледиці, позбавляють тварин корму. У тварин, які переміщуються по глибокому снігу, виробились різноманітні пристосування. Так, у білої куріпки лапи, в тому числі і фаланги пальців, покриті густим пір'ям. Лисиця, наприклад, у сніжну зиму майже не виходить на відкриті поляни та узлісся, переважно беребує під густими ялинками, де сніговий покрив значно менший. Глибина снігового покриву також може обмежувати географічне розповсюдження тварин. Наприклад, північний олень не проникає на північ у ті місця, де товща снігу взимку перевищує 40–50 см.

Сніговий покрив демаскує темних тварин. У формуванні сезонної зміни забарвлення у тундряної куріпки, зайця-біляка, горностає, ласки, мабуть, велике значення мав відбір на маскування під колір фону. На Командорських островах поряд з білими багато блакитних песців. За спостереженнями зоологів, останні тримаються переважно поблизу темних скель та прибічної смуги, що не замерзає, а білі песці мешкають на ділянках із сніговим покривом.

Література

1. Беляченко А.В. Строение и эволюция нервной системы позвоночных животных / под ред. д. б. н. проф. Г. В. Шляхтина. Саратов : СГУ им. Н.Г. Чернышевского, 2000. 35 с.
2. Дзержинский Ф.Я., Васильев Б.Д., Малахов В.В. Зоология позвоночных. Москва : Академия, 2013. 465 с.
3. Дзержинский Ф.Я. Сравнительная анатомия позвоночных животных. 2-е изд. Москва : Аспект Пресс, 2005. 304 с.
4. Иванов К. П. Эволюция легочного дыхания у высших позвоночных. Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2012. № 2. С. 182-185.
5. Иорданский Н.Н. Направления эволюции организмов. Биология в школе. 1982. № 1. С.20-26.
6. Иорданский Н.Н. Эволюция органов дыхания хордовых. Биология в школе. 1989. № 1. С.8-15.
7. Иорданский Н.Н. Эволюция органов дыхания хордовых животных (наземные позвоночные). Биология в школе. 1989. № 4. С.11-16.
8. Ковальчук Г.В. Зоологія з основами екології: навчальний посібник для вузів Суми : Університетська книга, 2003. 592 с.
9. Ковтун М.Ф., Микитюк О.М., Харченко Л.П. Порівняльна анатомія хребетних: Навчальний посібник. Харків : ОВС, 2001. Ч. 1. 270 с.
10. Ковтун М.Ф., Микитюк О.М., Харченко Л.П. Порівняльна анатомія хребетних: Навчальний посібник. Харків : ОВС, 2003. Ч. 2. 272 с.
11. Ковтун М.Ф., Микитюк О.М., Харченко Л.П. Порівняльна анатомія хребетних: Підручник. Харків : ОВС, 2005. – 688 с.
12. Константинов В.М., Шаталова С.П. Зоология позвоночных. Москва.: ГИЦ Владос, 2004. 527 с.
13. Константинов В.М., Шаталова С.П. Сравнительная анатомия позвоночных животных: уч. пос. Москва: Издательский центр Академия, 2005. 304 с.
14. Лебедкина Н.С. Эволюция черепа амфибий. Москва : Наука, 1979. 283 с.
15. Литвин О.О., Ястребов С.А. Сравнительная физиология: дыхание и кровообращение позвоночных. Учебное пособие. 2-е изд., доп. Москва : МАКС Пресс, 2000. 63 с.
16. Лопатин И.К. Функциональная зоология: учебное пособие. Минск : Выс. школа, 2002. 150 с.: ил.
17. Марисова І. В. Походження і філогенія наземних хребетних : навч.-метод. посіб. Ніжин : Редакційно-видавничий відділ НДПУ, 2001. 64 с.
18. Меншуткин В.В., Наточин Ю.В. Сочетанная эволюция систем пищеварения, кровообращения, дыхания и выделения: модельное исследование. Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2007. Т. 43. № 3. С. 279-285.
19. Неведомська Є.О., Маруненко І.М., Омері І.Д. Зоологія: навчальний посібник для студ. небіол. спец. вищ. навч. закл. Київ : ЦУЛ, 2013. 290 с.
20. Приходська К.Г., Мардар Г.І., Ільєнко М.М. Порівняльна анатомія хребетних. Чернівці : Рута, 2002. 240 с.

- 21.** Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных: в 2 ч. Москва : Мир, 1992. Ч.1. 356 с.; Ч.2. 406 с.
- 22.** Савельев С.В. Закономерности эволюции мозга позвоночных. Наука в России. 2011. № 2. С. 22-30.
- 23.** Савельев С.В. Нейробиологические закономерности происхождения наземных позвоночных. Журнал общей биологии. 2008. Т. 69. № 2. С. 118-129.
- 24.** Северцов А.Н. Главные направления эволюционного процесса. 3-е изд. Москва : 1967. 204 с.
- 25.** Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. Москва, Ленинград : Изд-во АН СССР, 1939. 610 с. : ил.
- 26.** Харченко Л.П. Еволюційно-екологічні аспекти курсу "Зоологія хребетних": Навчальний посібник. Харків : ЗАТ Харківська друкарня, 1997. 106 с.
- 27.** Шмальгаузен И.И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. 4-е изд. Москва : Советская наука, 1947. 541 с.
URL:<http://booksshare.net/index.php?id1=4&category=biol&author=shmalgauzen-ii&book=1947>
- 28.** Шмальгаузен И.И. Происхождение наземных позвоночных. Москва: Наука, 1964. 273 с.
URL: <http://booksshare.net/index.php?id1=4&category=med&author=shmalgauzen-ii&book=1964>
- 29.** <https://pidruchniki.com/77365/prirodoznavstvo/hordovi>

**Міністерство освіти і науки України
Національна Академія Наук України
Харківський національний педагогічний університет імені Г.С. Сковороди
Інститут зоології імені І.І. Шмальгаузена**

«Рекомендовано до друку»

директор Інституту інформатизації освіти
професор А.І. Прокопенко

«До друку та в світ дозволяю»

проректор з наукової роботи
професор Бойчук Ю.Д.

Л.П. Харченко, М.Ф. Ковтун, І.О. Ликова

Еволюційно-екологічні аспекти зоології хребетних

Навчальний посібник
видання друге, виправлене і доповнене

Харків – 2019

Навчальне видання

Автори:

**Харченко Людмила Павлівна
Ковтун Михайло Фотійович
Ликова Ірина Олександрівна**

Еволюційно-екологічні аспекти зоології хребетних

Навчальний посібник

видання друге, виправлене і доповнене

Відповідальний за випуск: Харченко Л.П.

Комп'ютерна верстка: Антоненко О.В.

Підписано до друку

Формат

Папір офсетний

Гарнітура Times New Roman. Друк офсетний. Ум. друк. арк.

Обл. -вид. арк. Зам. №

Тираж

прим. Ціна договірна